



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**BIOGEOGRAFÍA EVOLUTIVA DEL GÉNERO *MIMOSA* L. (FABACEAE)**

**EN MÉXICO Y ÁREAS RELACIONADAS.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ALDO DOMÍNGUEZ DE LA TORRE**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. LAURA CALVILLO CANADELL**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

**COMITÉ TUTOR: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

**DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

**MÉXICO, D.F. JUNIO, 2016**



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**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**BIOGEOGRAFÍA EVOLUTIVA DEL GÉNERO *MIMOSA* L. (FABACEAE)**

**EN MÉXICO Y ÁREAS RELACIONADAS.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ALDO DOMÍNGUEZ DE LA TORRE**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. LAURA CALVILLO CANADELL**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

**COMITÉ TUTOR: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

**DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

**MÉXICO, D.F. JUNIO, 2016**



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

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 30 de noviembre de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **DOMÍNGUEZ DE LA TORRE ALDO** con número de cuenta **304114982** con la tesis titulada **"Biogeografía evolutiva del género Mimosa L. (Fabaceae) en México y áreas relacionadas"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. LAURA CALVILLO CANADELL**:

Presidente: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
Vocal: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA  
Secretario: DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS  
Suplente: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ  
Suplente: DRA. ROSAURA GREYER GONZÁLEZ

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

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. Mx, a 26 de mayo de 2016.

*M. del Coro Arizmendi*  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero expresar mi agradecimiento al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por darme la oportunidad de emprender y culminar esta etapa de aprendizaje, tanto a mí como al resto de mis compañeros habidos y por haber.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada para la realización de mis estudios de maestría con número 371727.

A mi tutora la Dra. Laura Calvillo Canadell, por todo el apoyo brindado, por compartirme sus saberes académicos como los no académicos, por respetar mis ritmos y mis ausencias, gracias por todo el cariño.

Agradezco a los miembros de mi Comité Tutor: a la Dra. Tania Escalante Espinosa y al Dr. Alfonso Octavio Delgado Salinas, por toda la ayuda brindada a lo largo de la realización de este trabajo, por todos sus comentarios y sugerencias, y su guía siempre que lo requerí.

## AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco profundamente a los miembros de mi jurado: al Dr. Juan José Morrone Lupi, al Dr. David Nahum Espinosa Organista, al Dr. Alfonso Octavio Delgado Salinas, al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez y a la Dra. Rosaura Grether González, por sus comentarios y correcciones a esta tesis. Destacando la participación de la Dra. Rosaura, por compartir sus conocimientos sobre el género *Mimosa* y por su compromiso en el enriquecimiento de este trabajo.

Al Herbario Nacional de México (MEXU) y a todos sus técnicos, por brindarme el acceso a la colección y su amable trato todos los días. Un especial agradecimiento para el Maestro Rafael Torres Colín, por su amistad y apoyo en la revisión del material herborizado y por invitarme a compartir la cancha de futbol. Agradezco a la técnico de montaje Teresa Colín Cisneros, por el buenos días de cada mañana y la comicidad, que hicieron mi estancia en el herbario mucho más agradable.

Al Instituto de Biología, incluyendo la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, por todos los servicios brindados y permitirme ser parte de su comunidad.

A mis maestros de Ilustración de la Historia Natural: Aldi de Oyarzabal, Aslam Narvaez y Alberto Guerra, por mostrarme que se puede observar el mundo con otros ojos.

Agradezco a mis papas y a mis hermanas, por su apoyo, por su empatía, por saber escucharme cuando la frustración y desesperanza me invadían, por el cafecito de la mañana, por ser testigos de esta transformación.

A Erik, por ayudarme a mantener la calma y a abandonarla cuando era necesario, a Belensilla por saber escucharme y la confianza, a Adrián por seguir ahí, a Ivonne por las buenas palabras siempre bien entonadas y a Jacky por reanimarme siempre.

A Ixchel, Gris la pestañas, Xochilt e Isa, por su amistad y compañía en este camino pedregoso, por las carcajadas y los buenos momentos, sin ustedes esto habría sido demasiado solitario.

A Mayela, por toda la inspiración, por tu levedad y esa sonrisa maravillosa.

## DEDICATORIA

*A la emoción por el misterio*



## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	2
<b>1.- INTRODUCCIÓN</b>	3
1.1.- La identificación de áreas de endemismo	5
1.2.- Biogeografía en un marco filogenético	7
<b>2.- ANTECEDENTES</b>	8
2.1.- El género <i>Mimosa</i>	8
<b>3.-JUSTIFICACIÓN</b>	11
<b>4.-OBJETIVOS</b>	12
<b>5.- HIPÓTESIS</b>	12
<b>6.- MATERIALES Y MÉTODOS</b>	13
6.1-. Material	13
6.2.- Análisis de Endemicidad	15
6.3.- Análisis Espacial de Vicarianza	20
<b>7.- RESULTADOS</b>	25
7.1.- Análisis de Endemicidad	25
<i>Perú.-</i>	27
<i>Perú Sur.-</i>	28
<i>Perú-Ecuador.-</i>	29
<i>Centroamérica-México.-</i>	30
<i>Tehuantepec.-</i>	32
<i>Oaxaca-Balsas.-</i>	34
<i>Tehuantepec-Balsas.-</i>	37

<i>Faja Volcánica- Balsas.-</i>	38
<i>Balsas-Pacífico.-</i>	40
<i>Balsas.-</i>	42
<i>Pacífico 1.-</i>	43
<i>Pacífico 2.-</i>	44
<i>Jalisco-Nayarit.-</i>	45
<i>Pacífico Occidental.-</i>	47
<i>Sinaloa-Michoacán.-</i>	49
<i>Sonora.-</i>	50
<i>Sonora-Chihuahua.-</i>	51
<i>Sierra Madre Oriental.-</i>	53
6.2.- Análisis Espacial de Vicarianza	56
6.2.1.- Análisis 1	60
CLADO A.-	60
CLADO C.-	64
CLADO J.-	64
CLADO T.-	66
CLADO V y W.-	66
CLADO W.-	69
6.2.2.- Análisis 2	69
CLADO J.-	70
CLADO N.-	70
CLADO S y T.-	70

<b>8.- DISCUSIÓN</b>	74
7.1.- <i>Patrones de endemismo</i>	75
7.2.- <i>Patrones de distribución disyunta entre grupos hermanos</i>	77
7.3.- <i>Origen, expansión y diversificación de Mimosa en el Neotrópico con base en procesos históricos y ecológicos</i>	83
<b>9.- CONCLUSIONES</b>	97
<b>10- REFERENCIAS</b>	100

## RESUMEN

Se llevó a cabo un estudio biogeográfico evolutivo del género *Mimosa* L. (Fabaceae) en México, Centroamérica y los Andes, con base en los patrones de distribución actuales del género y la información filogenética disponible. Se implementó un análisis de endemidad, identificándose 18 áreas de endemismo, teniendo como unidad de estudio lo que se ha denominado el centro de diversidad y endemismo del género en México, esto llevó al reconocimiento de la Cuenca del Río Balsas y la vertiente del Pacífico, desde Sonora al Istmo de Tehuantepec como los centros de endemismo más importantes. Se realizó un Análisis Espacial de Vicarianza resultando en la identificación de 14 nodos con distribución disyunta, sugiriendo que algunos patrones de distribución pudieron ser generados por procesos de dispersión y vicarianza. La integración de la información filogenética calibrada en el tiempo, el registro fósil y la historia geológica del continente americano, permiten postular una hipótesis de la historia biogeográfica de *Mimosa* con un origen en América del Norte, un desplazamiento hacia América del Sur y su diversificación en esta área, para después incorporarse al trópico seco en México. Además, se postula que la reciente diversificación del género en el área de estudio puede relacionarse con especiación *in situ*, heterogeneidad ambiental, dispersión a larga distancia y en menor medida vicarianza.

## **ABSTRACT**

An evolutionary biogeographic study of the genus *Mimosa* L. (Fabaceae) in Mexico, Central America and the Andes was performed based on current distribution patterns of the genus and the available phylogenetic information. An Analysis of Endemicity was implemented, identifying 18 areas of endemism, having as a study unit the named diversity and endemism center for *Mimosa* in Mexico, which led to the recognition of the Balsas River Basin and the Pacific coast, from Sonora to Tehuantepec's isthmus, as the most important centers of endemism. Spatial analysis of vicariance led to the identification of 14 nodes with disjunct distribution, suggesting that some distributional patterns may have been generated by dispersal and vicariance processes. The integration of these results, together with a calibrated estimation of its phylogenetic age, and fossil and geological records from America, allows to suggest an hypothesis of the biogeographic history of *Mimosa* with ancestral origin in North America, a shift to South America and diversification in this area, and later, its incorporation into the dry tropics in Mexico. Finally, it is assumed that the recent diversification of the genus on the study area may be associated to *in situ* speciation, environmental heterogeneity, long-distance dispersal and to a lesser extent vicariance.

## 1.- INTRODUCCIÓN

Las regiones tropicales de la Tierra contienen la mayor concentración de comunidades de organismos en el planeta. Entender su origen, diversificación, dispersión, estado actual y valor en el sentido más amplio, y desarrollar políticas realistas para su conservación y desarrollo sustentable, constituyen algunos de los problemas más desafiantes que jamás ha enfrentado la humanidad (Graham, 2010). Las hipótesis que se proponen para explicar la diversidad de los trópicos deben considerar cómo se originó ésta y cómo se mantiene, considerando procesos biogeográficos históricos, como procesos biogeográficos ecológicos contemporáneos (Hill y Hill, 2001).

Los análisis biogeográficos históricos estudian los procesos que han determinado a lo largo del tiempo la diversidad de los patrones de distribución actual de los seres vivos (Zunino y Zullini, 2003). Los procesos históricos incorporan la evolución y extinción de los seres vivos a lo largo de millones de años, que son traducidos en patrones en escalas espaciales grandes y en niveles taxonómicos supraespecíficos; estos procesos establecen el origen de la diversidad (Hill y Hill, 2001). De ahí surge un principio fundamental: la historia de la vida y del soporte físico donde ésta se desarrolla e interactúa, están relacionados entre sí por nexos inseparables, donde la evolución de la Tierra y la evolución orgánica se entrelazan en una historia única, hecha de contingencias pero al mismo tiempo de influencias y construcciones mutuas (Zunino y Zullini, 2003). Los procesos ecológicos operan en escalas de tiempo más cortas y generan patrones en escalas espaciales más pequeñas, que mantienen y pueden aumentar la diversidad producida por los procesos biogeográficos históricos (Hill y Hill, 2001).

En biogeografía se reconocen dos patrones básicos en la distribución geográfica: 1) las distribuciones geográficas de los organismos están limitadas por factores ecológicos o históricos, por lo que ningún taxón es totalmente cosmopolita, pero muchos son endémicos, y 2) las especies endémicas no están distribuidas al azar sino que tienden a concentrarse en ciertas regiones del mundo, constituyendo un fenómeno conocido como provincialismo (Brown y Lomolino, 1998). Las regiones con al menos dos taxones endémicos se llaman áreas de endemismo (Cracraft, 1985; Platnick, 1991). Estas áreas representan la unidad geográfica mínima en biogeografía histórica y permiten postular hipótesis sobre la historia de las unidades geográficas y de las biotas (Cracraft, 1985, 1994; Morrone, 1994; Morrone y Crisci, 1995). Además contienen biotas únicas y pueden

ser consideradas como áreas prioritarias para la conservación (Terborgh y Winter, 1982; Fjelds , 1993).

Los conceptos de endemismo y regi n se atribuyen a De Candolle (1820), quien reconoci  que la distribuci n de las especies no es al azar, ya que muchas de ellas tienen la misma distribuci n, conformando regiones bi ticas, denominando como especies abor genes o end micas a aquellas que le dan identidad a tales regiones (Espinosa et al., 2003). En este sentido una regi n biotica est  definida por la superposici n de dos o m s especies, lo que es equivalente al concepto actual de  rea de endemismo (Platnik, 1991). Los enfoques modernos en Biogeograf a Hist rica parten de la observaci n del endemismo y de la distribuci n disyunta, donde la superposici n o congruencia tanto de las  reas de endemismo como de los patrones de distribuci n disyunta, conducen a un tipo especial de homolog a, la homolog a geogr fica (Grehan, 1989; Nelson, 1989; Espinosa et al., 2003; Morrone, 2004). En evoluci n, dos estructuras morfol gicas son hom logas porque son el resultado de una serie de transformaciones evolutivas, lo que implica que comparten una historia com n y son equivalentes taxon micamente, de forma an loga las especies que suelen mostrar una correspondencia en sus distribuciones, llevan a postular una hip tesis de homolog a biogeogr fica (Espinosa et al., 2003; Morrone, 2004). Dos o m s especies, que muestren una gran coincidencia en la ubicaci n, tama o y forma de sus distribuciones, son homop tridas y pueden denominarse end micas, porque configuran un  rea de endemismo y podr an compartir una historia com n (Espinosa et al., 2003). En la b squeda de los factores que determinan la conformaci n de tales  reas, se han propuesto dos hip tesis principales: la dispersalista y la vicariancista (Espinosa et al., 2003).

La dispersi n es el movimiento de los organismos sobre el paisaje (Higgins et al., 2003). La dispersi n puede ser gradual respecto al conjunto de mecanismos que hacen que una poblaci n en crecimiento demogr fico tienda a expandirse en el espacio, o puede ser abrupta, donde act a como un mecanismo de especiaci n en la que los organismos que llevan con ellos una porci n del acervo gen tico de su especie, se aíslan de la poblaci n parental y siguen una v a evolutiva independiente (Graham, 2010; Zunino y Zullini, 2003).

La vicarianza es la separaci n de una poblaci n en subpoblaciones por la intervenci n de una barrera, es un mecanismo de especiaci n si los taxones no pueden cruzar dicha barrera (Graham, 2010; Morrone, 2004, 2007). La hip tesis de la vicarianza supone que las  reas de endemismo se forman a partir de  reas de distribuci n ancestral, en las que la aparici n de una

barrera intermedia separa subpoblaciones de una biota, cuyos constituyentes tienen distintas capacidades dispersoras y colonizadoras. Posteriormente, cada subpoblación diverge durante el aislamiento a través del tiempo, hasta formar nuevas especies. Por lo tanto, las historias de distribución de muchas especies deben ser congruentes y debe existir una correlación estrecha entre la historia de la Tierra y la historia de la biota (Croizat, 1964). De esta forma, las relaciones de ancestría común que se puedan establecer entre las especies, pueden también revelar relaciones de ancestría común entre las áreas y viceversa (Espinosa et al., 2003). En biogeografía cladística, el elemento central para el establecimiento de las relaciones entre áreas de endemismo es la filogenia de las especies, por lo que en orden metodológico, es necesario primero hacer sistemática y después biogeografía (Page, 1987; Craw, 1988).

Debido a la existencia de ciclos de vicarianza y dispersión de los taxones que habitan determinadas áreas, éstas pierden su integridad y frecuentemente se tornan híbridas. Por ello, al reconstruir las relaciones de las mismas usualmente emergen patrones generales en conflicto con respecto a su historia (Morrone, 2004). Espinosa et al., 2003 indican que la superposición de las áreas de distribución de las especies siempre es parcial, lo que hace que la identificación de las áreas de endemismo se convierta en un proceso subjetivo. Estos autores también señalan que puede presentarse un endemismo sucesivamente anidado, cuando hay dos áreas de endemismo contenidas en una de mayor tamaño, esto se debe a que el endemismo es además sensible a los cambios de escala y a la selección de taxones. Resulta lógico que para un taxón monofilético, las áreas de distribución de sus especies sean más pequeñas que las de los géneros y las áreas de éstos, a su vez, más pequeñas que las de las familias. Sin embargo, entre distintos linajes no siempre existe una correspondencia entre las áreas de distribución de los taxones del mismo rango por ejemplo, la distribución de una especie de planta puede corresponder con la de una subespecie de mariposa (Espinosa et al., 2003).

### **1.1.- La identificación de áreas de endemismo**

Debido a que el área de distribución de los taxones ha sido y es determinada por factores tanto históricos como actuales, se puede suponer que aquellos taxones que muestran una distribución similar hayan sido afectados por los mismos factores de una forma similar (Szumik et al., 2002). La identificación de las áreas de endemismo es un primer paso esencial para poder entender la historia de la biota y el espacio donde se desarrolla (Casagrande y Lizarralde de Grosso, 2013). Sin embargo, el endemismo involucra una serie de problemas que van desde su

definición, la ausencia de un marco de referencia definido y aquellos relacionados con la identificación de las áreas de endemismo (Anderson, 1994; Szumik et al., 2002; Szumik y Goloboff, 2004). En general, los métodos empleados para el reconocimiento de áreas de endemismo pueden clasificarse en dos tipos: 1) los que identifican patrones de especies, i.e., grupos de especies con distribución superpuesta y 2) los métodos que determinan patrones geográficos, i.e., grupos de unidades de área con una composición de especies similar (Casagrande y Lizarralde de Grosso, 2013). Los métodos que se usan actualmente son muy heterogéneos y reflejan las diferentes concepciones del área de endemismo, difieren en sus bases teóricas, así como en sus formulaciones matemáticas (Casagrande y Lizarralde de Grosso, 2013). Tres de ellos son: el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE), Elementos Bióticos (EB; Hausdorf y Hennig, 2003) y el Análisis de Endemicidad (EA; Szumik et al., 2002; Szumik y Goloboff, 2004).

Un método lo suficientemente claro en la identificación de áreas de endemismo debería ser capaz de relacionar evidencias relevantes sobre la distribución de los organismos, con las conclusiones que se desprenden de éstas (Szumik et al., 2002). De esta forma, el aceptar o no los límites de un área de endemismo, requiere en principio de la evaluación de todas las posibles conclusiones, seleccionando sólo aquellas que sean óptimas con base en un criterio establecido (Szumik et al., 2002). El análisis de endemicidad (Szumik et al., 2002; Szumik y Goloboff, 2004) es el primer método para la identificación de áreas de endemismo que implementa un criterio de optimización, basado en aspectos importantes de la distribución de las especies. Además de considerar los taxones que se encuentran en un área determinada, toma en cuenta su posición en el espacio, aspecto no incluido en métodos precedentes (Szumik y Goloboff, 2004).

La identificación de un área de endemismo puede indicar que los procesos de especiación de los diferentes taxones que integran el área hayan sido causados por factores comunes, sin embargo, el conocimiento de dichos factores no es un prerrequisito para la identificación de un área de endemismo por sí misma, es decir, con base en las evidencias que la sustentan (Szumik y Goloboff, 2004). Esta consideración es la base fundamental para establecer el criterio de optimización del análisis de endemicidad. Un área de endemismo ideal tendría límites infranqueables, de tal forma que ningún taxón se encuentre distribuido fuera de ésta (Szumik y Goloboff, 2004). Además, de forma ideal, todos sus taxones deberían encontrarse en cada parte del área de endemismo. Sin embargo, no todos los taxones responden de la misma manera a los factores que modifican el área de endemismo, dando como resultado bordes difusos, algunos de

los cuales están sustentados solo por la presencia de ciertos taxones (Szumik y Goloboff, 2004). El que una especie sea considerada como endémica o no, dependerá de cómo se establezcan los límites del área de endemismo, por lo que resulta natural delimitar las áreas de tal forma que la mayor cantidad de taxones puedan ser considerados endémicos (Szumik y Goloboff, 2004).

## **1.2.- Biogeografía en un marco filogenético**

De acuerdo con Hovenkamp (1997) hay dos enfoques en biogeografía histórica, uno es el de “historia de la Tierra” y el otro es el de “historia de un taxón”. En el primero se busca entender la historia biótica de la Tierra, por medio del análisis simultáneo de taxones no relacionados, lo cual es el principio fundamental de las escuelas panbiogeográfica y de la biogeografía cladística. Por su parte, el segundo enfoque tiene como objetivo entender la historia de un taxón en particular, el cual es el objetivo principal de la biogeografía filogenética. Este fue un método desarrollado por Hennig (1966) y Brundin (1966, 1972) y puede definirse como el estudio de la historia biogeográfica de un clado particular a la luz de su información filogenética y su distribución geográfica (Arias, 2010).

La biogeografía filogenética, en el sentido de Van Veller et al. (2002), busca deducir eventos de dispersión y vicarianza a partir de un cladograma de áreas, mientras que la biogeografía cladística no toma en cuenta las explicaciones con base en dispersión (Ebach y Humphries, 2002). El enfoque de la biogeografía filogenética enfatiza la geografía de la diversificación y reconoce de forma explícita que las biotas en la naturaleza son complejas, tanto con eventos de vicarianza como de dispersión, contribuyendo significativamente a su historia biogeográfica (Riddle y Hafner, 2006). Ebach y Humphries (2002) mencionan que la biogeografía cladística, por su parte, tiene como objetivo la búsqueda de una congruencia biogeográfica entre cladogramas de áreas de varios grupos monofiléticos, hasta la derivación de un cladograma general de áreas, que proporciona una explicación de la historia geográfica de varios grupos no relacionados. Van Veller y Brooks (2003) reconocen que esto es cierto para la historia geográfica común de diferentes grupos, pero no lo es para la historia geográfica de la especiación en general, ya que descarta procesos que incluyen la especiación simpátrida, especiación por dispersión, dispersión post-especiación o aislamiento sin especiación. Además de la especiación por vicarianza, estos procesos no necesariamente producen patrones congruentes con la historia geográfica de varios grupos simultáneamente (Van Veller y Brooks 2003).

A diferencia de la biogeografía cladística, los métodos en biogeografía filogenética pueden distinguir tanto patrones de distribución generales (relaciones de áreas respaldadas por múltiples clados), como de elementos únicos, que incluyen a aquellos que son incongruentes con el patrón general (Van Veller y Brooks 2003). Este enfoque en el que se asume que los análisis filogenéticos son hipótesis de eventos de especiación, puede usarse en estudios de evolución de grupos particulares, como es el caso del presente estudio, que busca develar los procesos de diversificación del género *Mimosa* en México y Centroamérica y su relación con especies de los Andes.

## **2.- ANTECEDENTES**

### **2.1.- El género *Mimosa* L.**

*Mimosa* L. (Fabaceae, Mimosoideae) es uno de los géneros más diversos de la familia de las leguminosas, con cerca de 540 especies distribuidas principalmente en el Neotrópico (496 especies), y con cerca de 40 especies en el Viejo Mundo, 34 en Madagascar (de las que 32 son endémicas), y solo algunas especies en África del este y en el sur de Asia. El género es particularmente diverso en vegetaciones abiertas y es rico en endemismos muy restringidos (Simon et al., 2011). Las mayores concentraciones de diversidad de especies y endemismos se localizan en el centro de Brasil, América del Sur subtropical (Paraguay, Argentina, Uruguay y el sur de Brasil) y México, con centros de diversidad secundarios en los Andes, el Caribe y Madagascar (Barneby, 1991; Grether et al., 1996; Simon y Proença, 2000; Villiers, 2002). En México, es el género de la subfamilia Mimosoideae DC. mejor representado, con 102 especies que corresponden al 20% de las especies del género, seguido de *Acacia* Mill. con 85 especies (Camargo-Ricalde et al., 2001). El país ocupa el segundo lugar en riqueza, después de Brasil, considerado el principal centro de diversificación (Grether et al., 1996). De las especies mexicanas, 59% son endémicas y se distribuyen principalmente en regiones tropicales, zonas áridas y semiáridas desde el nivel del mar hasta los 2,250 m, algunas especies se encuentran en regiones templadas y en elevaciones de 2,000 a 2,850 m (Grether et al., 1996; Martínez-Bernal et al., 2008).

La mayoría de las especies de *Mimosa* distribuidas ampliamente son especies neotropicales invasivas, recientemente introducidas, sin embargo, es posible que algunas especies tengan una distribución pantropical original (Barneby, 1991). Algunas mimosas tienen la reputación de ser las más notorias plantas invasivas del mundo, por ejemplo, *M. pigra* L. está

dentro de las 100 especies más invasivas del planeta (Lowe et al., 2000). En contraste, la mayoría de las especies del género son globalmente raras, con numerosos endemismos muy restringidos (Simon y Hay, 2003; Särkinen et al., 2011).

El género ha sido tratado en diversos trabajos florísticos y taxonómicos que incluyen a México, Centroamérica y los Andes. Para la región de los Andes el trabajo más destacado es la monografía del género para el Nuevo Mundo (Barneby, 1991), donde incluso el autor propone una serie restringida a la región andina: *Mimosa* sect. *Batocaulon* ser. *Andinae* Barneby. En un trabajo más reciente de Särkinen et al. (2011) reconocen nueve especies endémicas de *Mimosa* al interior de los Andes, específicamente en el Valle del Río Marañón al norte de Perú, sugiriendo que la diversidad no solo del género sino de otros grupos pudiera estar subestimada.

Grether (1997) menciona que *Mimosa* tiene una diversidad interesante en Mesoamérica, donde es posible encontrar 58 taxa distribuidos en 47 especies con 28 variedades. De acuerdo a la autora, estas especies representan el 10.19% de las especies americanas y el 9.77 del total del género, la cual es relativamente baja si se compara con la de México, donde se encuentra el 21.2 % de las especies a nivel mundial. Respecto a los patrones de distribución geográfica en esta región, reconoce 11 taxa endémicos a Mesoamérica, 6 taxa mexicanos con límite sur en Chiapas, 9 endémicos de México y Centroamérica, 11 taxa sudamericanos con límite noreste en Mesoamérica, 17 taxa de amplia distribución en América y 4 con una distribución disyunta. Para la flora de Nicaragua, (Grether, 2001) pueden encontrarse 19 especies (40% de las 47 descritas para Mesoamérica) y se esperan encontrar 4 más.

Entre los trabajos florísticos y taxonómicos llevados a cabo en el territorio nacional, la Flora de Veracruz registra para el estado 26 especies y 12 variedades del género *Mimosa*, de las cuales cuatro especies son endémicas de México: *M. aculeaticarpa*, *M. calcicola*, *M. polyantha* y *M. rhodocarpa*, mientras que sólo *M. quadrivalvis* var. *quadrivalvis* es endémica del estado de Veracruz. La mayoría de las especies veracruzanas (21) se encuentran en Mesoamérica, 13 de ellas están ampliamente distribuidas hasta Sudamérica y dos especies tienen distribución disyunta (Martínez-Bernal et al., 2008). En la Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se describen para la región 16 especies con seis variedades, de las cuales cuatro especies y una variedad son endémicas: *M. brevispicata*, *M. calcicola*, *M. luisana*, *M. purpusii* y *M. texana filipes* (Martínez-

Bernal et al., 2006). Dentro de la Flora del Bajío y regiones adyacentes se refieren 15 especies, de las cuales *M. depauperata*, *M. minutifolia* y *M. similis* se han considerado como endémicas o restringidas al centro de México (Grether et al., 2007).

Estudios basados en datos moleculares han reconocido a *Mimosa* como un grupo monofilético anidado dentro del grupo *Piptadenia* (Simon et al., 2011). Por su parte, el clado *Eupiptadenia* (*Piptadenia* en el sentido de Jobson y Luckow, 2007) se ha sugerido como el clado hermano de *Mimosa*, aunque con poco soporte (Jobson y Luckow, 2007; Barneby, 1991; Lewis y Elias, 1981; Simon et al., 2009; 2011), el grupo *Piptadenia* incluye los géneros *Piptadenia* y *Stryphnodendron*, entre otros. En la investigación de Simon et al., (2011) se generó una hipótesis de filogenia para *Mimosa*, a partir de secuencias génicas *trnD<sub>2</sub>-trnT* de 259 especies, con un buen soporte para varios grupos infragenéricos, solo una sección (*Mimadenia*) fue recuperada como monofilética. Los caracteres morfológicos mapeados, a excepción de uno, mostraron altos niveles de homoplasia. La importancia de la geografía y la ecología más que la morfología para predecir muchos de los grupos principales en *Mimosa* es uno de los descubrimientos más sorprendentes de su trabajo. Un resultado general encontrado es la fuerte estructura geográfica de la filogenia, en la cual las especies de un clado en particular tienden a ocurrir en una misma región biogeográfica (Simon et al., 2011).

Esta estructura se ha atribuido al conservadurismo filogenético del nicho, la limitación a la dispersión y la especiación *in situ* dentro de las áreas individuales (Schrire et al., 2009; Pennington et al., 2006, 2009). Estudios previos, que incluyen los bosques tropicales caducifolios del sur de México, los valles secos andinos, Madagascar y la Caatinga, en el noreste de Brasil, han mostrado que las filogenias de las plantas del trópico seco con conservadurismo de nicho filogenético tienen altos niveles de estructura geográfica filogenética (Lavin, 2006; Pennington et al., 2006; Queiroz y Lavin, 2011). Este resultado sugiere que los linajes endémicos restringidos a estas áreas de bosques tropicales secos han persistido en aislamiento relativo por varios millones de años y que la dispersión entre los fragmentos de bosque tropical seco muy separados ha sido limitada (Simon et al., 2011).

El género *Mimosa* también es diverso en otros hábitats neotropicales, como el bosque tropical perennifolio, sabana, bosque espinoso, desierto, pastizal y humedales, dando así una idea acerca del tiempo de origen y evolución de diferentes biomas (Simon et al., 2011). La filogenia de

*Mimosa* calibrada en el tiempo sugiere una acumulación gradual de los principales linajes de 15 a 3 M.a., a pesar de que no se usó en el análisis como punto de restricción a los fósiles identificados como *Mimosa* del Oligoceno de México (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005), los cuales son compatibles con el marco de tiempo estimado para la evolución del género (28 M.a. para el nodo base de *Mimosa*; Simon et al., 2009). La tasa de sustitución de nucleótidos no presenta una tasa constante a lo largo de la filogenia, lo que indica una importante heterogeneidad de la tasa de ramificación entre linajes (Simon et al., 2011).

*Mimosa* es un grupo taxonómicamente complicado, debido a la falta de caracteres morfológicos diagnósticos que sustenten claramente una clasificación infragenérica, aunada al alto grado de homoplasia de algunos caracteres, su amplia distribución geográfica, y el hecho de que se trate de un género muy diverso, por lo que los intentos por generar una filogenia bien establecida constituyen un verdadero reto. En el caso de la filogenia presentada por Simon et al. (2011) la homoplasia fue una constante entre los 6 caracteres analizados y las causas de ésta se relacionan más con factores ecológicos, que con factores de índole filogenético (Morales et al., 2011). Parece ser que la adaptación al ambiente es la que rige los cambios de estado entre los caracteres morfológicos. Existiendo dentro del género caracteres variables como el hábito, el armamento y el indumento, el tipo de inflorescencia, el tipo de fruto, el tipo de dehiscencia y su dispersión, etc. Tal variabilidad, podría relacionarse con la capacidad del género, para sobrevivir en ambientes con condiciones adversas, tales como las altas latitudes (las regiones más al sur de la distribución del género en Argentina), zonas áridas, y el trópico seco, o para sobrevivir en ambientes perturbados.

### **3.- JUSTIFICACIÓN**

El presente trabajo es relevante debido a la importancia del género *Mimosa* en México y el mundo, debido a su amplia distribución, su nivel de endemismo, su gran diversidad, y por ser uno de los géneros de la familia Fabaceae mejor representados en el Neotrópico. Debido a estas características y dados los esfuerzos por establecer su correcta taxonomía y sistemática en años recientes, vale la pena develar las pautas de su evolución en el espacio geográfico bajo un enfoque biogeográfico evolutivo, que además de constituir una aproximación hacia los procesos que dieron origen a su diversidad, permitan postular hipótesis sobre el establecimiento y evolución de los tipos de vegetación y hábitats donde *Mimosa* se distribuye actualmente en México, y

Centroamérica comparando con los Andes. La complejidad que representa inferir su historia biogeográfica también coadyuva a tener un panorama más claro de la compleja historia de la vegetación en México y Centroamérica comparando con los Andes

#### **4.- OBJETIVOS**

1. Identificar y describir los patrones biogeográficos de endemismo y diversidad del género *Mimosa* en México y áreas relacionadas (Centroamérica, las Antillas y los Andes).
2. Generar una hipótesis de los procesos históricos y/o ecológicos que indujeron los patrones de distribución disyunta del género, por medio de un estudio de biogeografía filogenética y empleando información adicional como el registro fósil y la historia geológica del continente americano para confirmar dichas hipótesis.

#### **5.- HIPÓTESIS**

El registro fósil del género *Mimosa*, aunado a la edad estimada de 28 Ma. para el nodo base del género, sugiere que existe una historia antigua de la evolución del género, previa a la acumulación de los principales linajes en los últimos 15 Ma. En este sentido, si *Mimosa* cuenta con un componente histórico, entonces actualmente podrían existir patrones biogeográficos generados por procesos históricos como dispersión y vicarianza, causados posiblemente por eventos geológicos de importancia como el desarrollo de las serranías particularmente la Faja Volcánica Transmexicana desde el Mioceno medio, el Altiplano mexicano y la formación del Istmo de Panamá desde hace 10 Ma.

## **6.- MATERIALES Y MÉTODOS**

Para llevar a cabo este estudio de biogeografía evolutiva se dividió la investigación en dos enfoques. El primero involucra la identificación de las áreas de endemismo del género *Mimosa*, a partir de su distribución geográfica, mediante un análisis de endemidad (Szumik y Goloboff, 2004). Identificar las áreas de endemismo requiere establecer una hipótesis de homología biogeográfica primaria que, de acuerdo con Morrone (2004), es una conjetura sobre una historia biótica común, que resulta en la identificación de componentes bióticos, en este caso, para las especies de *Mimosa* que se distribuyan en una misma área de endemismo. El segundo enfoque tiene que ver con la identificación de patrones de distribución disyunta entre grupos hermanos, por medio de un Análisis Espacial de Vicarianza (Arias, 2010), que parte de la distribución geográfica y la información filogenética disponible, para postular hipótesis sobre los procesos que pudieron originarlos. Este método, al ser parte de la biogeografía filogenética, busca entender la historia geográfica de un taxón supraespecífico en particular, integrando su filogenia con la distribución de sus especies.

Posteriormente se integró la información obtenida por los dos análisis llevados a cabo, con la información temporal del género, dada por los datos fósiles y por la filogenia molecular calibrada en el tiempo (Simon et al., 2011), para postular una hipótesis sobre la evolución biogeográfica de *Mimosa*, aunada a la información sobre la evolución geológica de México, Centroamérica y los Andes.

### **6.1.- Material**

Los datos registrados a partir del material herbario son la base para inferir el área de distribución de las distintas especies del género y poder ubicarlas en el espacio geográfico, mediante coordenadas geográficas. Se revisaron y registraron un total de 6289 ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU) pertenecientes al género *Mimosa*, de los cuales 59 corresponden a Estados Unidos de América, 5604 a México, 560 a Centroamérica y 15 a las Antillas. Del total de ejemplares revisados , 3925 (62.4 %), carecían de coordenadas geográficas, por lo que fueron georreferenciados mediante información adicional de la localidad, por medio del software Google Earth versión 6.2 para Windows, y con la ayuda de bases de datos geográficos, disponibles en los sitios web PueblosAmerica.com (<http://mexico.pueblosamerica.com/>) y Mapas e imágenes de satélite de Latinoamérica (<http://mapasamerica.dices.net/>).

Cabe destacar que si bien se revisaron todos los ejemplares del MEXU, sólo se registraron aquellos cuyas coordenadas y localidades no se repetían para la misma especie, es decir no se registraron los duplicados, ni aquellos ejemplares cuyas coordenadas eran muy similares considerando que la coordenada no ocupara un mismo cuadrante, en este caso en una cuadrícula de medio grado (0.5° de latitud por 0.5° de longitud). De acuerdo con Balleza et al. (2005) este es el mejor tamaño de cuadrícula en el que se puede relacionar la información disponible y las unidades geográficas operativas (UGO), bajo la consideración de que trabajos posteriores requieran de una resolución adecuada para incorporar información ecológica de las localidades, mediante un modelado de nicho ecológico. En biogeografía, una UGO es la unidad mínima de análisis en que se divide el área o universo de estudio y representa el máximo nivel de resolución (Morrone y Escalante, 2012).

Posteriormente se procedió a depurar la base de datos empleando para ello literatura taxonómica y florística donde se refiere al género: Flora del Bajío y regiones adyacentes, Familia Leguminosae, Subfamilia Mimosoideae (Andrade et al., 2007), Flora de Chiapas (Breedlove, 1986), Flora de Nicaragua (Stevens et al., 2009), Flora de Guatemala (Standley et al., 1946-1975), Flora Fanerogámica del Valle de México (Calderón de Rzendowski y Rzendowski, 2001), Flora de Veracruz, Leguminosae I, Mimosoideae: *Mimosa* (Martínez-Bernal et al. 2008), y la Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Mimosaceae, Tribu Mimosae (Grether et al., 2006; Martínez-Bernal et al., 2006). También se consultó la monografía del género en el Nuevo Mundo (Barneby, 1991) y la revisión taxonómica del género en Mesoamérica (Grether, 1997), tanto para revisar nombres y sinonimias, así como para consultar datos de distribución, hábitat, altitud, etc.

De los 6289 ejemplares registrados, se reconoció un total de 133 especies, de las cuales 104 tienen distribución en México, lo que concuerda con los datos propuestos para México que sugieren que pueden encontrarse de 104-110 especies (Camargo-Ricalde et al., 2001). Así mismo, se registraron seis especies exclusivas de Centroamérica, cuatro exclusivas de Estados Unidos y dos exclusivas de las Antillas. De la misma forma se analizaron las variedades de dichas especies, un total de 72 variedades y cuatro subespecies.

A estos registros se adicionaron 4253 registros georreferenciados disponibles en las bases de datos de Tropicos® (<http://www.tropicos.org/>) provenientes de 84 instituciones, y que corresponden a las especies ya registradas y a 17 especies más distribuidas en los Andes, las cuales fueron elegidas con base en el trabajo de Simon et al. (2011). Se decidió incluir las especies

andinas debido a que constituyen clados estrechamente relacionados con los clados mexicanos B y V de la filogenia (Simon et al., 2011). Finalmente se creó una base de datos con 208 especies y categorías infraespecíficas (Cuadro 1.), y 13121 registros en forma de coordenadas geográficas (latitud/longitud) que dan información sobre los puntos de ocurrencia para cada taxón.

En el caso de las especies con categorías infraespecíficas, la mayoría tenían ejemplares que no fueron identificados a nivel de variedad o subespecie y en algunos casos la mayoría de los ejemplares sólo estaban identificados a nivel de especie. Por lo anterior, en la base de datos la información geográfica de las especies, contiene toda la información de la especie incluyendo la de sus categorías infraespecíficas, de la variedad típica y de los ejemplares identificados sólo a nivel de especie. Sólo en los casos de *Mimosa antioquensis*, *M. emoryana*, *M. hirsutissima* y *M. texana* todos los ejemplares y registros estaban identificados a nivel de variedad.

## **6.2.- Análisis de Endemicidad**

Con la base de datos se llevó a cabo un análisis de endemicidad, para la identificación de áreas de endemismo por medio del software NDM/VNDM 3.0 (Goloboff, 2005) que aplica la propuesta de Szumik et al. (2002) y Szumik y Goloboff (2004). Este método se basa explícitamente en el concepto de áreas de endemismo de Platnick (1991), según el cual un área de endemismo es un área geográfica delimitada por la congruencia en las áreas de distribución de al menos dos taxones. Dado que la distribución de un taxón es producto de factores históricos y actuales, podemos inferir que aquellos taxones que presentan áreas de distribución similares, habrían sido influidos de manera similar por dichos factores (Szumik et al., 2002). Este método incluye el componente espacial y aplica un criterio de optimización durante la evaluación de las hipótesis y no después de la obtención de éstas, dicho criterio evalúa mediante un índice de endemicidad (IE) cuántos y cuán endémicos son los taxones para un área dada, los valores de IE varían entre 0 y 1, donde un IE igual a 1 representa una especie cuya área de distribución es perfectamente congruente al área evaluada, se penaliza la ausencia de la especie en una parte del área, así como su presencia fuera de ésta (el grado de penalización puede ser definido por el usuario). Aquellas áreas mejor apoyadas por los datos son seleccionadas como áreas de endemismo, el valor de endemicidad del área será la suma de los índices de cada taxón endémico que posee (Szumik et al., 2002; 2006). Así el valor del IE del área dependerá tanto del número de especies congruentes al área, así como el grado de concordancia entre el área y dichas especies (Aagesen et al., 2013).

Cuadro 1. Lista de los taxones que integran la base de datos. *Recuadros de numeración en blanco*: especies. *Recuadros de numeración en gris*: categorías infraespecíficas( variedades var. y subespecies ssp). *Fondo blanco*: con distribución en México. *Fondo verde*: con distribución que excede los límites geopolíticos de México.

1	<i>M. acantholoba</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Poir.	53	<i>M. diplotricha</i> var. <i>diplotricha</i>
2	<i>M. acantholoba</i> var. <i>Acantholoba</i>	54	<i>M. diplotricha</i> var. <i>odibilis</i> Barneby
3	<i>M. acantholoba</i> var. <i>eurycarpa</i> (B.L. Rob.) Barneby	55	<i>M. distachya</i> Cav.
4	<i>M. acantholoba</i> var. <i>molinarum</i> Barneby	56	<i>M. distachya</i> var. <i>distachya</i>
5	<i>M. acantholoba</i> var. <i>seticuspis</i> (Barneby) R. Grether	57	<i>M. distachya</i> var. <i>chamelae</i> Barneby
6	<i>M. acapulcensis</i> B.L. Rob.	58	<i>M. distachya</i> var. <i>laxiflora</i> (Benth.) Barneby
7	<i>M. aculeaticarpa</i> Ortega	59	<i>M. distachya</i> var. <i>oligacantha</i> (DC.) Barneby
8	<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>	60	<i>M. domingensis</i> (Bertero ex DC.) Benth.
9	<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>biuncifera</i> (Benth.) Barneby	61	<i>M. dormiens</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.
10	<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>desmanthocarpa</i> (B.L. Rob.) J.F. Macbr.	62	<i>M. dysocarpa</i> Benth.
11	<i>M. adenantheroides</i> (M. Martens & Galeotti) Benth.	63	<i>M. egregia</i> Sandwith
12	<i>M. affinis</i> B.L. Rob.	64	<i>M. emoryana</i> var. <i>emoryana</i> Benth.
13	<i>M. albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	65	<i>M. emoryana</i> var. <i>canescens</i> Villarreal
14	<i>M. albida</i> var. <i>albida</i>	66	<i>M. emoryana</i> var. <i>chihuahuana</i> (Britton & Rose) Barneby
15	<i>M. albida</i> var. <i>euryphylla</i> B.L. Rob.	67	<i>M. epitropica</i> Barneby & León de la Luz
16	<i>M. albida</i> var. <i>glabrior</i> B.L. Rob.	68	<i>M. ervendbergii</i> A. Gray
17	<i>M. albida</i> var. <i>pochutlensis</i> R. Grether	69	<i>M. farinosa</i> Griseb.
18	<i>M. albida</i> var. <i>strigosa</i> (Willd.) B.L. Rob.	70	<i>M. ferrisiae</i> Britton & Rose
19	<i>M. albida</i> var. <i>willdenowi</i> (Poir.) Rudd	71	<i>M. galeottii</i> Benth.
20	<i>M. andina</i> Benth.	72	<i>M. gentryi</i> Barneby
21	<i>M. antioquensis</i> var. <i>isthmensis</i> R. Grether	73	<i>M. goldmanii</i> B.L. Rob.
22	<i>M. arenosa</i> (Willd.) Poir.	74	<i>M. grahamii</i> A. Gray
23	<i>M. arenosa</i> var. <i>arenosa</i>	75	<i>M. grahamii</i> var. <i>grahamii</i>
24	<i>M. arenosa</i> var. <i>leiocarpa</i> (DC.) Barneby	76	<i>M. grahamii</i> var. <i>prolifca</i> (S. Watson) Barneby
25	<i>M. aspera</i> M.E. Jones	77	<i>M. guarantica</i> Chodat & Hassl.
26	<i>M. bahamensis</i> Benth.	78	<i>M. guatemalensis</i> (Hook. & Arn.) Benth.
27	<i>M. barrancana</i> Gentry	79	<i>M. guilandinae</i> (DC.) Barneby
28	<i>M. benthamii</i> J.F. Macbr.	80	<i>M. guilandinae</i> var. <i>guilandinae</i>
29	<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	81	<i>M. guilandinae</i> var. <i>cuatrecasasii</i> (Rudd) Barneby
30	<i>M. benthamii</i> var. <i>malacocarpa</i> (B.L. Rob.) J.F. Macbr.	82	<i>M. guilandinae</i> var. <i>duckei</i> (Huber) Barneby
31	<i>M. bimucronata</i> (DC.) Kuntze	83	<i>M. guilandinae</i> var. <i>extensissima</i> (Ducke) Barneby
32	<i>M. boliviana</i> Benth.	84	<i>M. guilandinae</i> var. <i>paterata</i> Barneby
33	<i>M. borealis</i> A. Gray	85	<i>M. guilandinae</i> var. <i>spruceana</i> (Benth.) Barneby
34	<i>M. brevispicata</i> Britton	86	<i>M. girocobensis</i> Gentry
35	<i>M. caduca</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Poir.	87	<i>M. hexandra</i> Micheli
36	<i>M. caerulea</i> Rose	88	<i>M. hirsutissima</i> var. <i>hirsutissima</i> Mart.
37	<i>M. calcicola</i> B.L. Rob.	89	<i>M. hirsutissima</i> var. <i>barbigera</i> (Benth.) Barneby
38	<i>M. candollei</i> R. Grether	90	<i>M. hondurana</i> Britton
39	<i>M. casta</i> L.	91	<i>M. hystricina</i> (Small ex Britton & Rose) B.L. Turner
40	<i>M. ceratonia</i> L.	92	<i>M. incarum</i> Barneby
41	<i>M. coelocarpa</i> B.L. Rob.	93	<i>M. lacerata</i> Rose
42	<i>M. corynadenia</i> Britton & Rose	94	<i>M. lactiflua</i> Delile ex Benth.
43	<i>M. ctenodes</i> Barneby	95	<i>M. latidens</i> (Small) B.L. Turner
44	<i>M. deamii</i> B.L. Rob.	96	<i>M. leucaenoides</i> Benth.
45	<i>M. debilis</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	97	<i>M. loxensis</i> Barneby
46	<i>M. debilis</i> var. <i>debilis</i>	98	<i>M. luisana</i> Brandegee
47	<i>M. debilis</i> var. <i>aequatoriana</i> (Rudd) Barneby	99	<i>M. malacopylla</i> A. Gray
48	<i>M. debilis</i> var. <i>panamensis</i> Benth.	100	<i>M. margaritae</i> Rose
49	<i>M. debilis</i> var. <i>parapitensis</i> (Burkart) Barneby	101	<i>M. martindelcampoi</i> González Medrano, Francisco
50	<i>M. debilis</i> var. <i>vastita</i> (Benth.) Barneby	102	<i>M. mellii</i> Britton & Rose
51	<i>M. depauperata</i> Benth.	103	<i>M. minutifolia</i> B.L. Rob. & Greenm.
52	<i>M. diplotricha</i> C. Wright ex Sauvalle	104	<i>M. mollis</i> Benth.

105	<i>M. moniliformis</i> (Britton & Rose) R. Grether & Barneby	157	<i>M. rosei</i> B.L. Rob.
106	<i>M. monancistra</i> Benth.	158	<i>M. rufescens</i> Benth.
107	<i>M. montana</i> Kunth	159	<i>M. rupertiana</i> B.L. Turner
108	<i>M. montana</i> var. <i>montana</i>	160	<i>M. rusbyana</i> Barneby & Fortunato
109	<i>M. montana</i> var. <i>sandemanii</i> Barneby	161	<i>M. scabrella</i> Benth.
110	<i>M. myriadenia</i> (Benth.) Benth.	162	<i>M. schomburgkii</i> Benth.
111	<i>M. myriadenia</i> var. <i>myriadenia</i>	163	<i>M. setosa</i> ssp. <i>paludosa</i> var. <i>paludosa</i> (Benth.) Barneby
112	<i>M. myriadenia</i> var. <i>dispersa</i> Barneby	164	<i>M. setulisetia</i> Villarreal
113	<i>M. myriadenia</i> var. <i>punctulata</i> (Spruce ex Benth.) Barneby	165	<i>M. sycocarpa</i> B.L. Rob.
114	<i>M. nanchititlana</i> R. Grether & Barneby	166	<i>M. similis</i> Britton & Rose
115	<i>M. nothacacia</i> Barneby	167	<i>M. sinaloensis</i> Britton & Rose
116	<i>M. nuttallii</i> (DC.) B.L. Turner	168	<i>M. skinneri</i> Benth.
117	<i>M. occidentalis</i> Britton & Rose	169	<i>M. skinneri</i> var. <i>skinneri</i>
118	<i>M. orthocarpa</i> Spruce ex Benth.	170	<i>M. skinneri</i> var. <i>desmodioides</i> (Benth.) Barneby
119	<i>M. palmeri</i> Rose	171	<i>M. somnians</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.
120	<i>M. paucijuga</i> (Britton & Rose) B.L. Turner	172	<i>M. somnians</i> ssp. <i>somnians</i>
121	<i>M. pauli</i> Barneby	173	<i>M. somnians</i> ssp. <i>lasiocarpa</i> (Benth.) Barneby
122	<i>M. pectinatipinna</i> Burkart	174	<i>M. somnians</i> ssp. <i>viscida</i> (Willd.) Barneby
123	<i>M. pigra</i> L.	175	<i>M. sousae</i> R. Grether
124	<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	176	<i>M. spirocarpa</i> Rose
125	<i>M. pigra</i> var. <i>berlandieri</i> (A. Gray ex Torr.) B.L. Turner	177	<i>M. strigillosa</i> Torr. & A. Gray
126	<i>M. pigra</i> var. <i>dehiscens</i> (Barneby) Glazier & Mackinder	178	<i>M. tarda</i> Barneby
127	<i>M. platycarpa</i> Benth.	179	<i>M. tejupilcana</i> R. Grether & Martínez-Bernal
128	<i>M. platycarpa</i> var. <i>platycarpa</i>	180	<i>M. teledactyla</i> Donn. Sm.
129	<i>M. platycarpa</i> var. <i>lisneri</i> (Barneby) R. Grether	181	<i>M. tenuiflora</i> (Willd.) Poir.
130	<i>M. polyantha</i> Benth.	182	<i>M. tequilana</i> (Willd.) Poir.
131	<i>M. polycarpa</i> Kunth	183	<i>M. texana</i> var. <i>filipes</i> (Britton & Rose) Barneby
132	<i>M. polycarpa</i> var. <i>polycarpa</i>	184	<i>M. texana</i> var. <i>texana</i> (A. Gray) Small
133	<i>M. polycarpa</i> var. <i>redundans</i> Barneby	185	<i>M. torresiae</i> R. Grether
134	<i>M. polycarpa</i> var. <i>spagazzinii</i> (Pirota) Burkart	186	<i>M. townsendii</i> Barneby
135	<i>M. polycarpa</i> var. <i>subandina</i> Barneby	187	<i>M. tricephala</i> Schltdl. & Cham.
136	<i>M. polydactyla</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	188	<i>M. tricephala</i> var. <i>tricephala</i>
137	<i>M. pringlei</i> S. Watson	189	<i>M. tricephala</i> var. <i>lignosa</i> (Micheli) Chehaibar & R. Grether
138	<i>M. psilocarpa</i> B.L. Rob.	190	<i>M. tricephala</i> var. <i>nelsonii</i> (B.L. Rob.) Chehaibar & R. Grether
139	<i>M. puberula</i> Benth.	191	<i>M. tricephala</i> var. <i>xanti</i> (A. Gray) Chehaibar & R. Grether
140	<i>M. pudica</i> L.	192	<i>M. turneri</i> Barneby
141	<i>M. pudica</i> var. <i>hispida</i> Brenan	193	<i>M. unipinnata</i> B.D. Parfitt & Pinkava
142	<i>M. pudica</i> var. <i>unijuga</i> (Duchass. & Walp.) Griseb.	194	<i>M. ursina</i> Mart.
143	<i>M. purpurascens</i> B.L. Rob.	195	<i>M. velloziana</i> Mart.
144	<i>M. purpusii</i> Brandegees	196	<i>M. velloziana</i> var. <i>velloziana</i>
145	<i>M. quadrivalvis</i> L.	197	<i>M. velloziana</i> var. <i>maxonii</i> (Standl.) R. Grether
146	<i>M. quadrivalvis</i> var. <i>quadrivalvis</i>	198	<i>M. watsonii</i> B.L. Rob.
147	<i>M. quadrivalvis</i> var. <i>angustata</i> (Torr. & A. Gray) Barneby	199	<i>M. weberbaueri</i> Harms
148	<i>M. quadrivalvis</i> var. <i>diffusa</i> (Rose) Beard ex Barneby	200	<i>M. woodii</i> Atahuachi & C.E. Hughes
149	<i>M. quadrivalvis</i> var. <i>jaliscensis</i> (J.F. Macbr.) Beard ex Barneby	201	<i>M. xanthocentra</i> Mart.
150	<i>M. quadrivalvis</i> var. <i>paucijuga</i> (Britton & Rose) Beard ex Barneby	202	<i>M. xanthocentra</i> ssp. <i>xanthocentra</i>
151	<i>M. quitensis</i> Benth.	203	<i>M. xanthocentra</i> var. <i>mansii</i> (Mart.) Barneby
152	<i>M. revoluta</i> (Kunth) Benth.	204	<i>M. xanthocentra</i> var. <i>subsericea</i> (Benth.) Barneby
153	<i>M. rhodocarpa</i> (Britton & Rose) R. Grether	205	<i>M. xochipalensis</i> R. Grether
154	<i>M. rhododactyla</i> B.L. Rob.	206	<i>M. zimapanensis</i> Britton
155	<i>M. robusta</i> R. Grether	207	<i>M. zygophylla</i> Benth.
156	<i>M. roemeriana</i> Scheele		

Se utilizaron diferentes escalas de análisis (tamaños de celda en el área analizada) y dos diferentes formas de cuadrícula (cuadrangular y rectangular) con el objetivo de identificar áreas de endemismo sobrepuestas independientes, así como reafirmar áreas reiterativas en diferentes niveles de estudio. Se superpusieron los puntos de ocurrencia de las 207 especies y variedades

seleccionadas a lo largo México, Estados Unidos de América, Centroamérica y los Andes, en cinco matrices con tamaños y formas de celda diferentes, que representan cinco análisis independientes (Cuadro 2), de 1°x1°, 1.5°x1.5°, 2°x2°, 1.5°x0.75° y de 2°x1° (longitud-latitud), para aquellos puntos que caen cerca del límite de una celda el programa puede aplicar la opción de relleno. En el programa debe especificarse el radio de relleno que va de 0 a 100 (el default es 0) y el tipo de relleno: presencia observada (*fill*: de igual valor que la celda que posee el punto) o presencia asumida (*assume*: altamente probable que esté presente, y vale menos que la observada; Szumik et al., 2006). Donde un *fill* de 20 le indica al programa que si el registro de una especie está cerca del límite de una celda (20% de su radio) esta especie está presente en la celda adyacente.

Los rellenos para los diferentes análisis fueron los siguientes: *fill*= 20 y *assume*= 40 para la de 1°x1°, *fill*=15 y *assume*= 30 para la de 1.5°x1.5°, *fill*= 10 y *assume*= 20 para la de 2°x2°, *fill*= 7.5 en el eje de las “x” y de 15 en el de las “y” y *assume*= 15 en el eje de las “x” y 30 en el eje de las “y” para la de 1.5°x0.75°, y *fill*= 5 en el eje de las “x” y 10 en el eje de las “y” y *assume*= 10 en el eje de las “x” y 20 en el eje de las “y” para la de 2°x1° (Cuadro 2). Se aplicó esta opción bajo el supuesto de que un taxón puede estar ausente por falta de muestreo, pero su presencia (aunque no esté confirmada) puede asumirse o inferirse. Se optó por ir reduciendo el relleno conforme aumentaba el tamaño de la cuadrícula debido a que aumentaba el riesgo de sobrestimar la distribución de los taxones, de la misma forma en las dos cuadrículas rectangulares se redujo el radio de relleno en el eje de las “x” (el ancho) para que el relleno fuera igual tanto en el ancho como en el largo de la celda.

Cuadro 2. Criterios aplicados a los cinco análisis de endemividad llevados a cabo con el programa NDM/VNDM: distintos tamaños y formas de celda con sus correspondientes opciones de radio de relleno.

		Tamaño de celda longitud/latitud						
		1°x1°	1.5°x1.5°	2°x2°	1.5°x0.75°		2°x1°	
Radio de	<i>assume</i>	40%	30%	20%	(y)30%	(x)15%	(y)20%	(x)10%
relleno	<i>fill</i>	20%	15%	10%	(y)15%	(x)7.5%	(y)10%	(x)5%

El criterio de optimización fue llevado a cabo para los cinco análisis, el programa realiza soluciones heurísticas y permite definir un buen número de variables (e.g., modificar las constantes de la fórmula, dar un tope mínimo de endemividad, evaluar y retener subóptimos, etc.). En los análisis llevados a cabo en este trabajo se usaron los parámetros predeterminados:

guardar aquellos conjuntos de áreas con dos o más especies endémicas, guardar los conjuntos con un puntaje por encima de 2.000 y retener conjuntos subóptimos 0.990 peores que los óptimos, utilizando la opción de que en el cálculo del IE del área, tomar en cuenta la proporción de celdas que la limitan. De forma adicional y modificando los parámetros predeterminados se estableció retener las áreas superpuestas sólo si tienen 96% de especies únicas. Esto evita la aglomeración de áreas individuales por los ecotonos de las comunidades, considerando que los ecotonos son zonas de transición entre dos o más comunidades ecológicas distintas y donde viven especies propias de ambas comunidades. De esta forma se incrementa la probabilidad de que las especies únicas le estén dando identidad a las áreas.

Como resultado del criterio de búsqueda aplicado por NDM/VNDM, muchas veces se obtienen áreas que difieren levemente en la presencia de algunas celdas o especies endémicas. En vez de descartar estos resultados, otra posibilidad es sintetizar toda esa información contenida en dichas áreas en un área consenso. Los consensos pueden clasificarse según el criterio aplicado: consenso estricto (un área individual formará parte del consenso siempre y cuando comparta un porcentaje dado de especies endémicas con todas las áreas que componen dicho consenso) y consenso flexible que es más aglomerativo (un área individual será incluida en el consenso mientras comparta el porcentaje dado de especies endémicas con alguna de las áreas que componen dicho consenso; Szumik et al., 2006). De acuerdo con Aagesen et al. (2013), utilizar uno u otro tipo de consenso dependerá del objetivo y de la escala del análisis, ellos recomiendan utilizar un consenso estricto en una escala pequeña y si el objetivo principal es delimitar áreas de endemismo bien definidas, lo cual es un escenario ideal; el consenso flexible recomienda utilizarlo en una escala geográfica mayor y cuando el objetivo es identificar patrones difusos donde hay remplazo de especies de forma gradual. Para este trabajo se aplicó un consenso flexible con un 40% de similitud mínima de especies endémicas para agrupar las áreas, en los cinco análisis llevados a cabo.

Las áreas consenso son las mejores candidatas para ser consideradas áreas de endemismo debido a que integran en una misma área, áreas de endemismo ambiguas por compartir taxones entre ellas. En este caso, si la composición de especies era muy similar entre áreas, éstas se integraron en una misma área de endemismo. Para reconocer las áreas de endemismo entre los diferentes análisis se comparó la composición de especies y la ubicación geográfica de cada una de

éstas. Cuando las áreas coincidían en composición y ubicación eran consideradas una misma área de endemismo, aunque fueran obtenidas por análisis distintos.

A las áreas de endemismo reconocidas mediante esta comparación les fue asignado un nombre para facilitar el lenguaje. La asignación de nombres fue realizada de acuerdo con la nomenclatura de regionalizaciones previas para México y el Neotrópico (Morrone, 2005, 2014), y de acuerdo con su posición y extensión geográfica (en relación a los límites geopolíticos de México y América, y a unidades geográficas reconocibles). Posteriormente, con base en la información de cada área de endemismo (taxones que la integran, índices de endemividad, ubicación y extensión geográfica) y con base en la bibliografía, se analizó la identidad e integridad de cada área de endemismo, relacionándola con regionalizaciones previas para México y el Neotrópico, tomando como guía principal los trabajos de Morrone (2005; 2014), además de otros trabajos más específicos para cada región y tipos de vegetación.

En la sección de resultados se muestran las visualizaciones de los resultados generadas por el software. Cada área de endemismo se representa mediante una figura integrada por un mapa para cada análisis en el que se identificó el área de endemismo, que se indica en color anaranjado. En color verde olivo se indica el área de distribución para el género *Mimosa*, con base en las georreferencias recopiladas para la región de estudio. En la parte superior izquierda de cada mapa aparece el tamaño de cuadrícula del análisis. En la parte superior derecha el rango de los índices de endemividad entre los taxones con un mayor y un menor índice. Si el área es producto del consenso entre dos áreas, se indica de igual forma en la parte superior derecha y la coloración del área puede cambiar a un tono más intenso, de acuerdo con el valor de los índices de endemividad, que en el caso de los consensos puede ser mayor o menor a lo largo del área. En la parte inferior del área, y en diferentes colores, se enlistan los taxones que conforman cada área y vienen acompañados del índice de endemividad que aporta cada uno al índice total del área. Los colores fueron usados para facilitar la comparación entre análisis.

### **6.3.- Análisis Espacial de Vicarianza**

El Análisis Espacial de Vicarianza (Arias, 2010) es un método que en vez de enfocarse en áreas predefinidas, como la mayoría de los métodos de la biogeografía filogenética, se encarga de detectar patrones de distribución disyunta, es decir una “distribución vicariante” entre especies hermanas. Este tipo de distribución se conoce como distribución alopátrida y se asocia con una

barrera. De esta forma la búsqueda de patrones disyuntos es una forma de buscar barreras (Hovenkamp, 1997; 2001).

La barrera es una explicación del fenómeno filogenético (cladogénesis) y biogeográfico (alopatría). Tanto la dispersión como la vicarianza requieren de la presencia de una barrera, ya sea de su formación o de la oportunidad para cruzarla. Cuando la barrera es anterior al evento cladogenético, significa que la barrera fue cruzada (un evento de dispersión). La dificultad de cruzar la barrera es la que mantiene a los grupos hermanos disyuntos.

Bajo este enfoque se asume que la especiación alopátrida (el modo de especiación que se da por aislamiento geográfico) es la única que puede ser inferida a partir de la filogenia y los patrones de distribución. De tal forma que si la especiación simpátrida es común (entendiendo a la especiación simpátrida como aquella que depende de mecanismos de aislamiento diferentes a la aparición de una barrera geográfica), significa que no se espera que haya una explicación geográfica de los eventos cladogenéticos. Si hay mucha simpatria será más difícil encontrar distribuciones disyuntas y las que se encuentren tendrán pocas posibilidades de serlo.

El análisis fue implementado por medio del software VIP (Vicariance Inference Program; Arias, 2010) utilizando como marco filogenético, la filogenia de *Mimosa* propuesta por Simon et al. (2011) y la información geográfica recabada. La filogenia fue ajustada a la información geográfica disponible, es decir sólo se dejaron las terminales de las que se contaba con datos de distribución geográfica (Fig. 1). En el análisis, la unión de la distribución de los descendientes de un nodo de la filogenia es considerada como la distribución de dicho nodo, la cual puede ser comparada con la distribución del nodo o grupo hermano. Si es una distribución disyunta entonces puede inferirse una barrera. Cuando la distribución de los grupos hermanos se superpone, el programa tiene la opción de ignorar esta superposición y proponer que la distribución de los grupos es disyunta. Esto debido a que si bien los nodos pueden ser perfectamente alopátridos, algunos registros pueden coincidir con la distribución de otro nodo. En este estudio se ensayó con dos porcentajes de superposición de 20% y 40%, debido a que ambos valores se encuentran en un intervalo significativo de superposición. Se eligió un porcentaje de 20% porque uno de 10% puede reconocerse como bajo, en el sentido que apenas puede considerarse como superposición y sería un valor muy estricto para considerar dos distribuciones como no disyuntas, por lo que uno de 20% es más adecuado. Para el ensayo con 40% de superposición, se ha considerado que una superposición del 50% que involucra que la mitad de las distribuciones estén superpuestas, es un

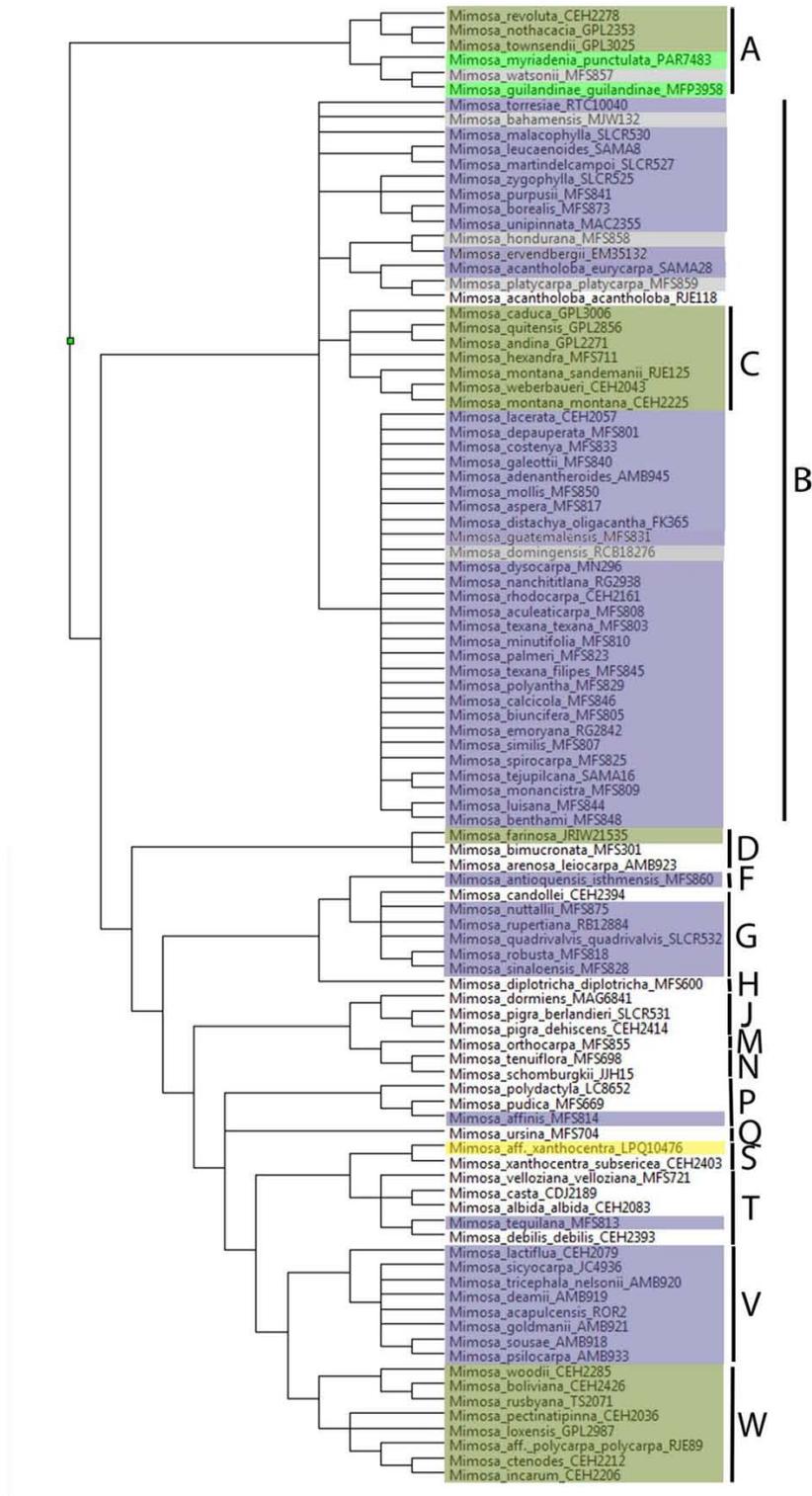


Fig. 1. Filogenia ajustada a los datos de distribución geográfica recabados para el presente trabajo y modificada de la filogenia del género *Mimosa* propuesta por Simon et al. (2011). Las letras en el extremo derecho indican los principales clados de la filogenia original y los colores corresponden a la distribución geográfica. *Blanco*: Amplia distribución, *Verde seco*: Andes, *Verde intenso*: Cuenca del Amazonas, *Gris*: Mesoamérica, *Morado*: E.U.A. y México (sin Mesoamérica), *Amarillo*: Brasil central.

límite adecuado para reconocer dos distribuciones como disyuntas o no, de tal forma que un porcentaje de superposición de 40% está por debajo de este límite y no es tan flexible como uno de 50% para considerar dos distribuciones como no disyuntas.

VIP utiliza una cuadrícula para almacenar la información geográfica de cada nodo. Si hay un registro dentro de una celda, ésta es considerada como una presencia. Una cuadrícula pequeña siempre será una buena opción si se considera un muestreo ideal, como no lo es, debe buscarse un equilibrio entre una escala fina (para dar mayor detalle) y una escala más amplia (para compensar los problemas de muestreo). En este estudio se empleó un tamaño de cuadrícula de 1°, para mantener las distribuciones lo más restringidas a sus registros georreferenciados. De la misma forma como en el análisis de endemidad implementado por NDM, existe la opción de relleno para crear un área de distribución más adecuada y solventar los problemas que pudieran producirse por el tamaño y punto de origen de la cuadrícula. Se establece una distancia máxima a partir del registro para considerarse o no a las celdas adyacentes como una presencia y puede basarse en la distancia Manhattan (como la distancia en términos de calles entre dos puntos de una ciudad) y la distancia Chebichev (como los movimientos del rey en un tablero de ajedrez). Como pueden existir taxones con distribuciones restringidas, puede aplicarse un relleno diferente para cada terminal de la filogenia si así se desea. Para todos los ensayos de este estudio se estableció una distancia Manhattan de 1 para el relleno y se aplicó en todos los nodos. Siempre que se establece un relleno se recomienda establecer un porcentaje de superposición permitido para considerar distribuciones disyuntas, ya que el relleno incrementa las posibilidades de superposición entre celdas. Sin embargo, a medida que se establece un porcentaje de superposición más alto existen más posibilidades de considerar como disyuntas a todo par de grupos hermanos, incluso cuando no haya ninguna evidencia de distribución disyunta. Todos estos son los criterios para poder hacer una reconstrucción y establecer las posibles barreras entre grupos hermanos con distribución disyunta. En el presente trabajo se llevaron a cabo dos análisis espaciales de vicarianza independientes con los criterios previamente mencionados, para poder hacer comparaciones entre ellos y que se resumen en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Características de los dos análisis llevados a cabo con el programa VIP.

<b>Análisis</b>	<b>Tamaño de Cuadrícula</b>	<b>Porcentaje de Superposición</b>
<b>1</b>	1°	20%
<b>2</b>	2°	40%

El programa además puede aplicar un criterio de optimización para poder hacer comparaciones entre varias reconstrucciones y seleccionar aquella que se ajuste mejor a los datos. Este criterio estima si la eliminación de la distribución de uno o varios nodos incrementa el número de distribuciones disyuntas de una reconstrucción, bajo el supuesto de que ignorar cierta información podría generar una reconstrucción con un mayor poder explicativo. Esto lo hace mediante la asignación de un costo a la eliminación de la distribución de un nodo y mediante la búsqueda de la reconstrucción que arroje un mayor número de nodos hermanos disyuntos a un menor costo. La optimización básicamente consiste en minimizar número de nodos eliminados por su distribución y minimizar el número de nodos superpuestos.

En estas optimizaciones por eliminación de distribuciones, se debe considerar el riesgo de sobreestimar las disyunciones entre nodos hermanos. Si bien así se maximiza el poder explicativo de la reconstrucción, de la misma forma podría potenciar explicaciones incorrectas que distaran mucho del verdadero proceso que integró las distribuciones de especies o variedades hermanas en distribuciones superpuestas, que ocupan una misma área geográfica. Son la explicación vicariancista y/o dispersalista las que se podrían ver beneficiadas bajo este criterio de optimización. Por estas razones y considerando que el análisis se llevó a cabo sin utilizar la filogenia completa del género, sino que se efectuó solo con los clados relevantes bajo el enfoque de la presente investigación, no se aplicó la opción de optimización por eliminación de distribuciones, ya que se trabajó con información filogenética parcial y por ende así también de la distribución. Se consideró que para generar una reconstrucción con mayor poder explicativo se debería contemplar toda la información sobre la distribución geográfica y relaciones filogenéticas del género, al no ser el caso esta opción quedó descartada.

## 7.- RESULTADOS

En esta sección además de abordar los resultados de los análisis llevados a cabo, se elabora una discusión de cada uno de ellos. Para el análisis de endemidad se discute de forma independiente cada área de endemismo y para el análisis espacial de vicarianza cada uno de los nodos con distribución disyunta. Esto debido a la cantidad de resultados y a que se requiere de una interpretación de éstos a la par en que se presentan, de tal forma que sea más sencillo vincular la discusión con los datos obtenidos en cada resultado. Posteriormente en la sección de discusión del presente trabajo, se abordará de una forma más amplia a los resultados relacionándolos entre ellos y a la luz de la hipótesis central de la investigación.

### 7.1.- Análisis de Endemidad

Del análisis de las cinco matrices se identificaron un total de 42 áreas y 40 áreas consenso con 79 especies y variedades endémicas (a partir de las 207 especies y variedades integradas en la base de datos). El cuadro 4 resume los resultados para cada análisis, se describe el número de áreas individuales y el número de áreas consenso, se menciona el índice de endemidad más alto obtenido para un área de endemismo y se indica el número de especies y variedades endémicas reconocidas para cada análisis (Cuadro 4).

Cuadro 4. Resultados de los análisis de endemidad para cada una de las matrices.

Tipo de análisis	Tamaño de celda longitud/latitud				
	1°x1°	1.5°x1.5°	2°x2°	1.5°x0.75°	2°x1°
N° de áreas individuales	6	7	13	6	10
N° de áreas consenso	6	7	11	6	10
IE máximo de las áreas individuales	4.943	4.743	8.164	4.383	6.127
N° de especies y variedades endémicas	28	32	66	20	43

El análisis de 2°x2° fue el único que generó áreas consenso por la integración de dos áreas en una: En dos áreas nombradas Jalisco-Nayarit y Sonora-Chihuahua. El diferente tamaño y configuración de cuadrículas permitió una estimación más clara de ciertas áreas de endemismo, que por su disposición espacial tanto en extensión como en dirección, podían ajustarse mejor a la forma y tamaño de una cuadrícula en particular. Además, permitió entender como ciertas áreas fueron integradas posteriormente en una misma área de endemismo por consenso. Esta fusión de áreas podría sugerirnos que, en la naturaleza, se trata de un proceso de hibridación de áreas, la cual, por procesos como la ampliación del área de distribución de ciertos taxones por dispersión o la conformación de un gradiente ambiental, ha permitido la diferenciación de dos o más comunidades y la aparición de ecotonos entre éstas.

Las 42 áreas consenso obtenidas fueron confirmadas por diferentes análisis. La mayoría de las áreas obtenían los mismos patrones de endemismo (Figs. 2-20), es decir, los análisis con distintos tamaños y configuraciones de cuadrícula produjeron regularmente las mismas áreas con una composición de especies y delimitación similares. Por otra parte, existían otros patrones que sólo fueron rescatados por un análisis en particular, lo que fundamenta el uso de diferentes formas y tamaños de cuadrícula, ya que se identificaron patrones restringidos y ocultos para ciertas escalas espaciales.

Después de la comparación entre las áreas de consenso de cada análisis, con base en su composición de especies endémicas, su extensión y localización geográfica se identificaron 19 áreas de endemismo para el género *Mimosa* en México y áreas relacionadas (Centroamérica y los Andes) que en otras palabras podría expresarse como el Centro de diversidad mexicano para el género *Mimosa*, aunque las áreas de endemismo identificadas en los Andes tendrían que ser consideradas aparte (Cuadro 5.). A continuación se enlistan cada una de dichas áreas y se analiza su identidad con base en su distribución, las especies y variedades que las integran, tipo de vegetación y si corresponde o no a alguna región biótica preestablecida.

Cuadro 5. Índices de Endemicidad (IE) de las Áreas de Endemismo de *Mimosa* identificadas para el Centro de Diversidad Mexicano y áreas relacionadas, y su aparición en los cinco análisis de endemicidad independientes. Los números en azul indican los IE que pertenecen a áreas consenso a partir de dos áreas individuales.

Área de Endemismo	1x1°	1.5x1.5°	2x2°	1.5x0.75°	2x1°
Perú	2.636	3.174		2.5	2.954
Perú Sur				2	
Perú-Ecuador	2.52		4.24	2	2.555
Centroamérica-México			2.193		2.022
Tehuantepec		3.054		2	3.34
Oaxaca-Balsas	4.942	4.742	8.164	4.383	6.126
Tehuantepec-Balsas		2.807			
Faja Volcánica-Balsas	3.451	5.422	6.105		2.3
Balsas-Pacífico			2.307		
Balsas					2.508
Pacífico 1			2.114		
Pacífico 2			2.494		
Jalisco-Nayarit	2.731	3.944	4.463	2.883	3.846
Pacífico Occidental			2.655		
Sinaloa-Michoacán					2.191
Sonora	2.088	2.462			2.5
Sonora-Chihuahua			2.632		
Sierra Madre Oriental		2.181	4.022		

**Perú.-** Las especies endémicas que conforman esta área de endemismo son *Mimosa incarum*, *M. pectinatipinna*, *M. nothacacia*, *M. ctenodes* y *M. polycarpa* var. *polycarpa*. Esta área se ubica al noroeste de Perú sobre la parte alta y media de la cuenca del Río Marañón, que corre de norte a sur (Fig. 2). En esta región, las condiciones climáticas permiten el establecimiento de un bosque tropical caducifolio (Linares-Palomino et al., 2003) debido a que se encuentra aislada tanto del aire húmedo proveniente del este como del oeste, y por el efecto de sombra orográfica que la Cordillera de los Andes tiene sobre esta región. A su vez el área forma parte de la zona Amotape-Huancabamba, que es considerada una zona fitogeográfica muy importante por su alta biodiversidad (Berry 1982; Ayers, 1999 en Stern y Bohs, 2010; Weigend, 2002, 2004) y alta concentración de endemismos (Weigend, 2002). Respecto a esta zona fitogeográfica el área se encuentra hacia el sur, donde de acuerdo con Weigend (2002) las laderas de los Andes Centrales y los valles aislados al interior de los Andes generan la mayor cantidad de endemismos de la zona. De forma general, se sugiere que el área aquí descrita forma parte de este patrón de endemismo. Las especies de *Mimosa* que integran dicho patrón, filogenéticamente hablando, corresponden a dos momentos lejanos de la evolución del género, lo que sustenta la hipótesis de que la zona Amotape-Huancabamba también ha constituido un refugio para muchas especies relictuales (Weigend, 2002). Tal es el caso de *M. nothacacia*, que es de las especies más tempranamente diversificadas del género.

De las especies que forman el área de endemismo *M. incarum* y *M. pectinatipinna* son las que mejor se ajustan al área y su distribución se encuentra de forma precisa sobre la cuenca alta del Río Marañón y por lo cual tienen un valor de IE más alto. *M. ctenodes* y *M. polycarpa* var. *polycarpa* tienen su distribución sobre la parte media de la cuenca del Río Marañón, es decir más hacia el sur del área de endemismo.

De *M. nothacacia* se tiene un registro sobre la cuenca alta del Río Marañón pero el resto se distribuyen más al norte, en Ecuador, al suroeste de la región de la Loja, incluso fuera del área de endemismo establecida.

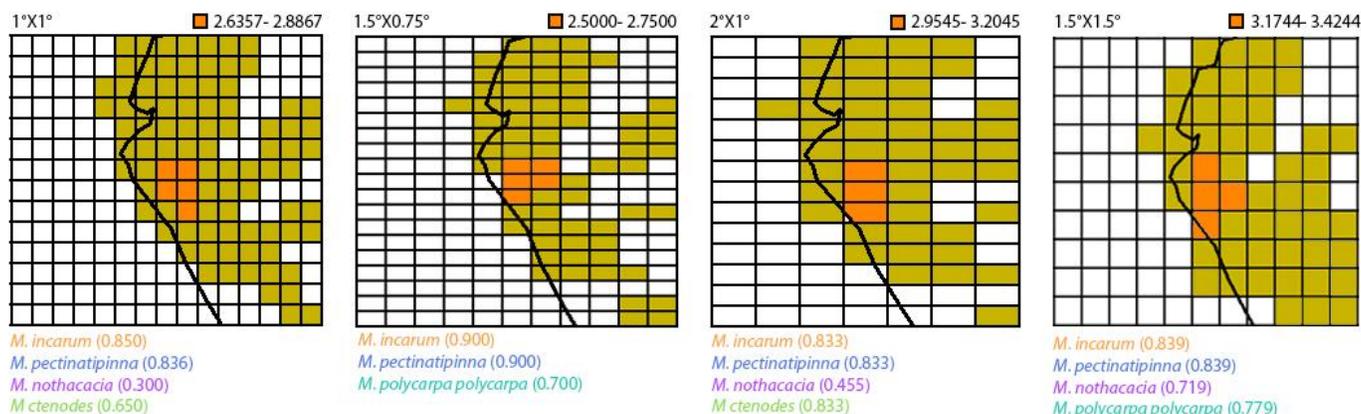


Fig. 2. Área de endemismo reconocida como Perú, en los análisis de 1°x1°, 1.5x0.75°, 2°x1° y 1.5°x1.5°.  
 Parte superior: IE de las áreas. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Perú Sur.-** Esta área podría considerarse como un área estrechamente relacionada o incluso como parte del área anterior, debido tanto a su posición geográfica como a los taxones que la integran, entre los cuales están *M. ctenodes* que fue recuperada por dos análisis (1°x1° y 2°x1°) como perteneciente al área Perú, pero que en el análisis de 1.5°x0.75° fue asociada a un patrón de endemismo independiente junto con *M. polycarpa* var. *redundans*, la cual tiene una distribución más sureña en comparación con los taxones del área anterior (Fig. 3). *M. ctenodes*, al ser la especie más distribuida al sur del área Perú, en este análisis fue incluida en un patrón aparte. Se sugiere que esto se debe a la configuración rectangular de la cuadrícula de análisis, que generó la desvinculación de la distribución de *M. ctenodes* del área Perú que se encuentra hacia el norte de ésta. Si se considera la disposición geográfica de los Andes como unidad fisiográfica, encontraremos que lo hace de norte a sur, lo que podría generar que las cuadrículas de forma rectangular con una disposición de este a oeste sean las menos adecuadas para abordar una investigación centrada en esta región. Debido a estas condiciones y a pesar de que los resultados del análisis de endemismo la sugieren como un área de endemismo, no se considera como un patrón de endemismo natural, sino como un patrón recuperado únicamente por efecto del tipo de cuadrícula en el análisis de endemismo.

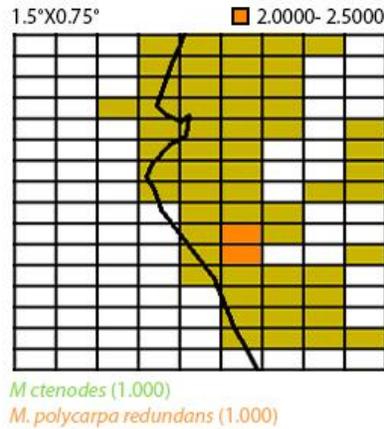


Fig.3. Área reconocida como Perú Sur en el análisis de 1.5°x0.75°.

Parte superior: IE del área. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Perú-Ecuador.-** Los taxones endémicos que la definen son *M. caduca*, *M. loxensis*, *M. townsendii*, *M. andina*, *M. debilis var. aequatoriana* y *M. guilandinae var. cuatrecasasii*, los cuales son también andinos, el área se localiza al extremo sur de Ecuador y sobre la frontera con Perú (Fig. 4). Las especies que mejor definen el área o que, al menos muestran mayor congruencia al ser definidas independientemente por dos análisis, el de 1°x1° y el de 2°x1° son *M. caduca*, *M. loxensis* y *M. townsendii*, el resto de las especies y variedades que definen esta área son producto del análisis de 2°x2°, que teniendo una escala mayor abarca una extensión de terreno más amplia y comprende otros taxones adyacentes a los primeros. Al igual que el área de Perú, esta área es parte de la zona fitogeográfica de Amotape-Huancabamba, sólo que a diferencia de Perú que se localiza hacia el sur y en los valles dentro de los Andes, esta segunda área se localiza al norte y dentro del denominado callejón interandino, en la provincia de Loja, Ecuador. En esta zona, de acuerdo con Aguirre et al. (2006) se establecen bosques secos y mencionan que *Mimosa* es de los géneros con mayor simpatria entre sus especies en los bosques secos del Ecuador, lo cual sustenta la presencia de un área de endemismo para el género en esta zona.

En particular, los valles de Loja, en las provincias de Catamayo, Malacatos y Vilcabamba concentran los taxones con los IE más altos del área (*M. caduca*, *M. loxensis* y *M. townsendii*) lo que sugiere que en esta zona se establece un centro de endemismo muy restringido. Por su parte, *M. andina* también contribuye al IE, pero se distribuye más al norte en la Provincia de Azuay, pero dentro del área de endemismo. *M. debilis var. aequatoriana* se encuentra en Guayaquil, que corresponde a un sitio relativamente aislado de los valles interandinos de Loja. Y la otra variedad *M. guilandinae var. cuatrecasasii* se ubica muy al norte, en la vertiente oriental de los Andes y

sobre la frontera con Colombia. Si bien la mitad de sus registros se ubican dentro del área de endemismo determinada, la otra mitad queda fuera, lo que sugiere que tanto *M. debilis* var. *aequatoriana* y *M. guilandinae* var. *cuatrecasasii* puedan no formar parte del patrón de endemismo, además de que sus IE son más bajos en comparación con los otros taxones del área.

En la clasificación de Aguirre et al. (2006) para los bosques secos de Ecuador, la vegetación de esta zona se reconoce como un bosque seco interandino del sur. De acuerdo con Valencia et al. (1999) en esta área las montañas son más bajas que las que se encuentran más al norte en Ecuador, lo que permite el establecimiento de los bosques secos desde los 1300 m, y sugieren que probablemente se facilita el intercambio con los bosques de la costa e incluso con el valle del Marañón. *Mimosa nothacacia* es de las especies que definen el área de endemismo Perú, sin embargo en el análisis de 2°x2° es incluida en esta segunda área, debido a que la mayor parte de sus registros se encuentran en los valles interandinos de Loja, además de la Cuenca alta del Marañón, lo que apoya la idea de que puede haber intercambio de especies y, por lo tanto, especies compartidas entre estas dos áreas. Además de que éstas puedan tener una relación histórica y que la depresión de Huancabamba efectivamente esté fungiendo como una barrera entre ellas.

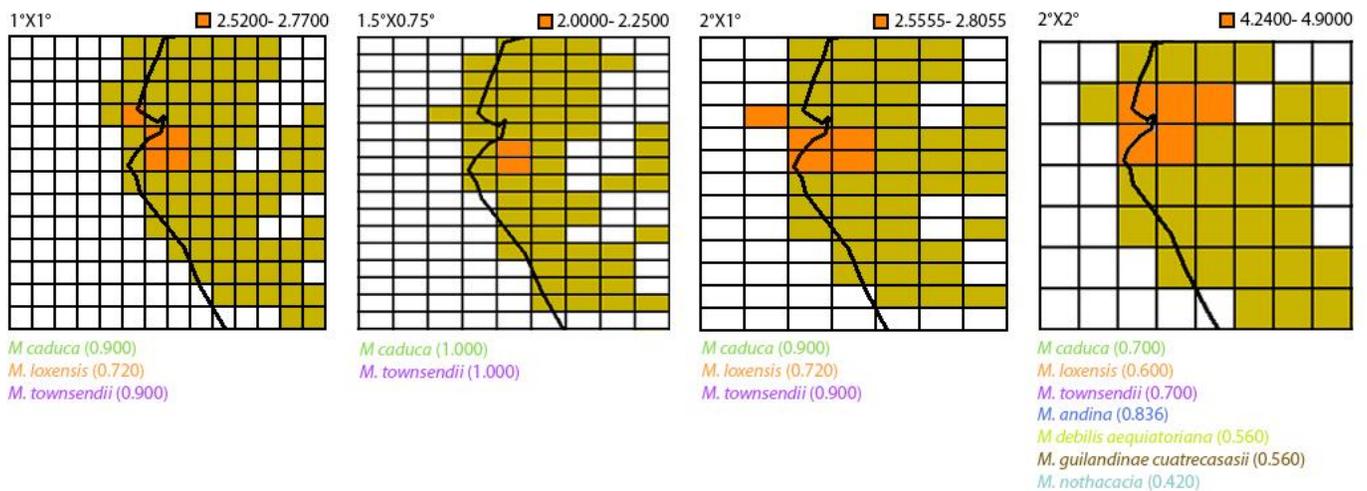


Fig. 4. Área de endemismo reconocida como Perú-Ecuador, en los análisis de 1°x1°, 1.5°x0.75°, 2°x1° y 2°x2°. Parte superior: IE de las áreas. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Centroamérica-México.-** Es un área recuperada por los análisis de 2°x1° y de 2°x2°, de forma general se extiende desde Chiapas al noroeste y porción del Istmo de Tehuantepec en el análisis de 2°x2°, hasta Honduras y Nicaragua en dirección sureste, abarcando Guatemala y El

Salvador (Fig. 5). En ambos análisis comprende a las especies *Mimosa acantholoba* var. *molinarum*, *M. hondurana* y *M. teledactyla*. Grether (1997) en su revisión del género *Mimosa* en Mesoamérica, establece 11 taxones endémicos para esta región, los taxones incluidos por el presente estudio fueron previamente identificados como endémicos por la autora. Aunque los datos de distribución de *M. acantholoba* var. *molinarum*, son contrastantes ya que Grether (1997) sólo incluye registros de Honduras, mientras que en este estudio también se cuenta con datos de distribución en Chiapas.

De acuerdo con Grether (1997) *M. teledactyla* puede encontrarse en bosques de pino, bosques de niebla y en bancos de ríos, desde los 300 a los 2000 msnm, mientras que *M. acantholoba* var. *molinarum* se restringe a zonas bajas, hasta los 500 msnm, en matorrales costeros, a la orilla de ríos y áreas perturbadas de pastizal y matorral, lo que podría indicarnos que la simpatria de estas especies y en general para el área de endemismo se deba a que tienen preferencias por hábitats diferentes, además de que el mosaico de hábitats que proporciona el relieve con valles semiáridos, ríos y zonas montañosas más frías y húmedas lo permite. De la misma forma, la parte del área que se encuentra en México que concentra su distribución en la Sierra Madre de Chiapas en su extremo oriental y la Depresión Central, podrían presentar una composición similar de hábitats a los de Honduras, donde pueden encontrarse tanto bosques de pino y de niebla en la Sierra, y bosques tropicales caducifolios en la Depresión Central. El que los taxones que integran esta área determinada por los análisis de 2°x1° y de 2°x2° tengan una distribución en hábitats distintos, nos indica que no es un área de endemismo como tal. Además, tales taxones tienen una historia evolutiva independiente, ya que no conforman un grupo monofilético: *M. acantholoba* se anida en el clado B de la filogenia propuesta por Simon et al. (2011), mientras que *M. teledactyla*, forma parte del clado R, que tiene un origen más reciente. Aunque *M. hondurana* pudiera ser más congruente con *M. acantholoba*, tanto por su preferencia por el bosque tropical caducifolio, como por estar más cercanamente emparentadas, al estar dentro del clado B de la filogenia, sus IE por sí solos no alcanzan el valor de 2, necesario para reconocer esta área como de endemismo.

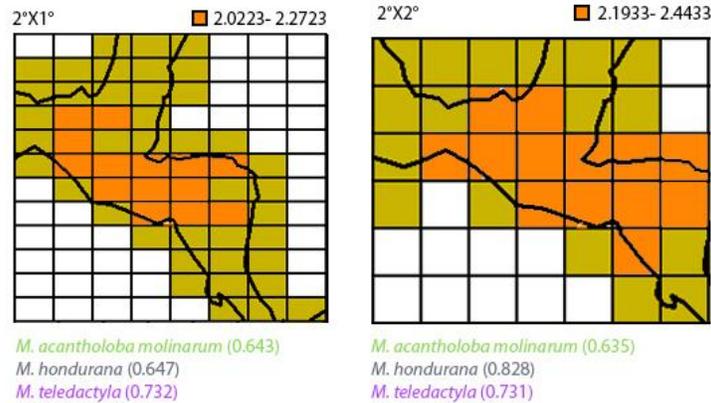


Fig. 5. Área de endemismo reconocida como Centroamérica-México, en los análisis de 2°x1° y 2°x2°. *Parte superior:* IE de las áreas. *Parte inferior:* Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Tehuantepec.-** Se obtuvo en tres de los análisis, en los de 1.5°x1.5°, 1.5°x0.75° y 2°x1°, los taxones que definen esta área son *M. deamii*, *M. sousae*, *M. mellii* y *M. torresiae*. El área se localiza en la parte sur del Istmo de Tehuantepec, desde el sur de Oaxaca, específicamente el distrito de Pochutla, hasta el extremo oeste de Chiapas (Fig. 6). Una observación más minuciosa de los patrones de distribución de cada uno de los taxones que integran el área de endemismo revela de forma general que hay una concentración de los endemismos sobre el extremo sureste de la Sierra Madre del Sur, específicamente sobre el municipio de Tehuantepec. Sin embargo en el análisis de 2°x1°, se incluyen además en el área de *M. aculeaticarpa* var. *desmanthocarpa* y *M. velloziana* var. *maxonii*. La primera concentra su distribución en los Altos de Chiapas y la segunda se distribuye en las costa del Pacífico al extremo sur de Chiapas y parte de Guatemala (Grether, 1997). Se sugiere que la cuadrícula rectangular de 2°x1°, al tener una escala mayor, logra abarcar la distribución de estas variedades que se localizan fuera de la región del Istmo e integrarlas al área de endemismo, por lo que quedan descartadas como parte de éste patrón de endemismo.

En la parte oriental del área *M. deamii* y *M. mellii* concentran su distribución tanto en la región del Istmo de Tehuantepec, como en el extremo occidental de la Cordillera Centroamericana en Oaxaca, siendo *M. mellii*, la que extiende su distribución hasta territorio chiapaneco, en los municipios de Cintalapa, Arriaga y Jiquipilas.

Lorence y García-Mendoza (1989) reconocen la región del Istmo con un alto nivel de endemismo. Su condición de Istmo une las vertientes Atlántica y Pacífica de México. Es una barrera biogeográfica para las biotas montanas incapaces de atravesar las tierras bajas (Wendt, 1998; Peterson et al., 1999 en Pérez-García et al., 2001), y su ubicación geográfica es privilegiada

por situarse en la zona de contacto entre los reinos Neoártico y Neotropical. Estos factores han promovido una gran diversidad y endemismo (Pérez-García et al., 2001). La región del Golfo se caracteriza por un clima húmedo, mientras que hacia el Pacífico es subhúmedo y es donde se encuentra el área de endemismo. En lo referente a las comunidades de plantas del bosque tropical caducifolio, la distribución de muchas especies tiene su límite sur en el Istmo de Tehuantepec, debido a que marca una transición hacia una zona con mayor precipitación anual y distribuida en un período más largo del año en comparación con la Costa Central del Pacífico Mexicano (Jalisco-Oaxaca), donde hay una estacionalidad más marcada (Lott y Atkinson, 2005).

El área de endemismo identificada sugiere que la región istmeña puede diferenciarse del resto de las comunidades de la vertiente del Pacífico y de la Sierra Madre del Sur, lo que puede asociarse a las condiciones ambientales distintivas del Istmo de Tehuantepec. Se podría establecer que de forma análoga a la Depresión de Huancabamba entre Perú y Ecuador donde los endemismos se concentran en los cañones y valles interandinos, no sobre la depresión como tal, las especies endémicas a esta área se localizan sobre las pendientes de los cerros y montañas aledañas e inmersas en la depresión del Istmo de Tehuantepec. En esta región, que opera de forma muy similar a la Depresión de Huancabamba como barrera y corredor, la accidentada topografía podría estar generando todo un mosaico de condiciones de humedad y sequía, que pudo haber ocasionado el aislamiento y posterior especiación de los taxones endémicos.

La distribución de los taxones identificados como endémicos, en forma individual, revela una interrupción en la zona más baja del Istmo, de tal forma que se puede postular que el patrón de endemismo está asociado a las condiciones climáticas proporcionadas por las cadenas montañosas, que se relaciona también con el tipo de vegetación. De acuerdo con Torres-Colín (1989) el Cerro Guiengola, ubicado al noroeste de la Ciudad de Santo Domingo Tehuantepec, presenta una vegetación tipo bosque tropical caducifolio y bosque espinoso. Rzedowski (1978) determina que estos tipos de vegetación se establecen en los cañones de clima relativamente seco del Río Tehuantepec y sus afluentes al sureste de Oaxaca. En Chiapas el bosque tropical caducifolio ocupa gran parte de la depresión central (Rzedowski, 1978), lo que no excluye que el patrón de endemismo esté asociado a más tipos de vegetación, por ejemplo, para el Distrito de Tehuantepec además se han reportado bosques de coníferas, de galería, de *Quercus*, bosques mesófilos de montaña, matorral espinoso y xerófilo, pastizales y vegetación secundaria (Rzedowski, 1978, en Torres-Colín et al., 1997; Pérez-García et al., 2001). Por estas razones, se sugiere que un mosaico

de parches aislados de diferentes tipos de vegetación y las condiciones ambientales asociadas con cada tipo de vegetación sea lo que en un principio esté generando el endemismo para la región.

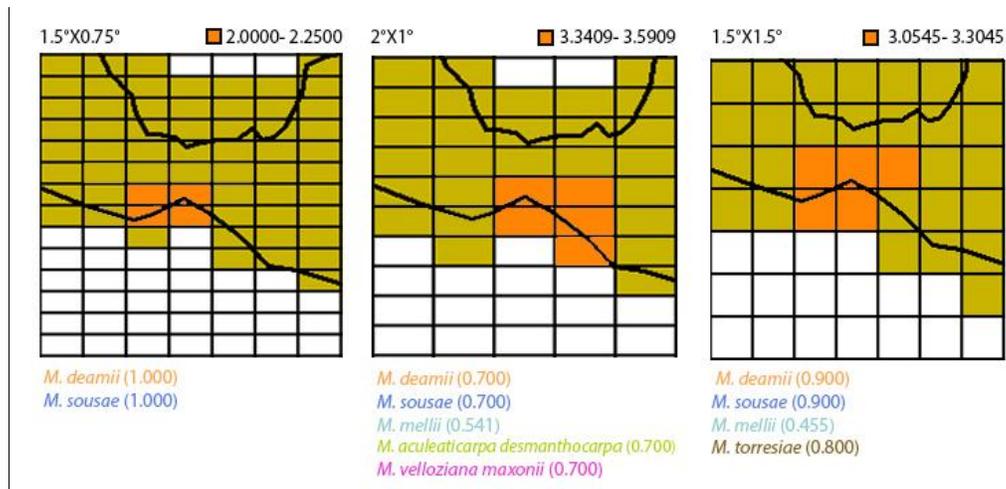


Fig. 6. Área de endemismo reconocida como Tehuantepec, en los análisis de 1.5°x0.75°, 2°x1° y 1.5°x1.5°. Parte superior: IE de las áreas. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Oaxaca-Balsas.-** Es un área recuperada por todos los análisis. Los taxones que la definen son *M. brevispicata*, *M. caerulea*, *M. calcicola*, *M. mollis*, *M. purpusii*, *M. xochipalensis*, *M. luisana*, *M. texana filipes* y *M. lactiflua*. Adicionalmente hay especies y variedades que fueron recuperadas por sólo un análisis. En el caso del análisis de 2°x1° se encuentran también *M. quadrivalvis quadrivalvis*, para el análisis de 2°x2° que es la cuadrícula más amplia, donde se tiende a incluir más taxones endémicos por área, en ésta se incluyen además a *M. benthamii var. benthamii*, *M. albida var. pochutlensis*, *M. acapulcensis* y *M. tricephala var. nelsonii*. El área de endemismo se localiza desde el centro-sur del estado de Oaxaca hasta la porción oriental de la Cuenca del Balsas, siguiendo una dirección hacia el noreste, específicamente desde el valle de Tehuacán, la Mixteca Baja y parte de la Alta hasta la Cuenca del Balsas en el norte de Guerrero y el centro del estado de Guerrero en esa dirección, (Fig. 7). La inclusión de *M. quadrivalvis var. quadrivalvis* en el análisis de 2°x1°, se considera efecto de la cuadrícula y no por efecto del posible patrón de endemismo, ya que esta variedad se distribuye en la costa de Veracruz (Martínez-Bernal et al., 2008), de forma muy diferente al resto de los taxones, de tal forma que queda descartada del área de endemismo. De la misma forma, la inclusión de *M. tricephala nelsonii* y *M. acapulcensis* en el análisis de 2°x2°, resulta controversial y quedan descartadas, ya que la primera tienen una distribución en Tehuantepec y cerca de la costa de Guerrero y Michoacán, y la segunda es exclusiva de la costa de Guerrero, específicamente el municipio de Acapulco, por lo que probablemente estén siendo incluidas en el área también por efecto del mayor tamaño de la cuadrícula.

Este patrón de endemismo es el resultado de las especies y variedades compartidas entre la Cuenca del Balsas en su porción oriental y el valle de Tehuacán al norte de Oaxaca y sur de Puebla. Esto, denota una similitud entre estas dos áreas por los taxones que las componen. Si bien los límites geopolíticos del estado de Oaxaca no son los mismos que el del área de endemismo que se propone, el índice de endemidad y cantidad de taxones endémicos del área propuesta es congruente con la alta diversidad y endemismo que es característico del estado, el cual es el que contiene la mayor diversidad vegetal del país con 9598 taxones específicos e infraespecíficos. El estado de Oaxaca resalta por el gran contenido de especies endémicas, con un estimado de 728 taxones endémicos (García-Mendoza, 2011). El análisis de 2°x2° de este trabajo presenta de hecho el área de endemismo consenso con un mayor IE, de 8.164, y la mayor concentración de endemismos con un total de 13 taxones, aunque como se mencionó previamente, se sugiere que dos taxones no pueden ser considerados parte del área de endemismo.

La distribución en conjunto de los taxones que integran el área de endemismo es congruente con las mayores concentraciones del bosque tropical caducifolio en Oaxaca, según Meave et al. (2012) éste se distribuye en 6 núcleos con diferente grado de aislamiento. De acuerdo al presente análisis para *Mimosa*, las áreas de endemismo se localizarían en 3 de esos núcleos: la Cuenca del Río Tehuantepec, colindante a ésta una franja al oeste bordeando la región de la costa, y la región de Cañada al noroeste que forma parte de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán.

No se descarta la posibilidad de que el mismo patrón de distribución del bosque tropical caducifolio también esté asociado a otro tipo de vegetación seca como el matorral espinoso o xerófilo. Rzedowski (1978) menciona que en las porciones más áridas de la Cuenca del Balsas, en la Depresión de Cuicatlán de la Cuenca del Papaloapan, así como en la Cuenca del Río Tehuantepec se establece un matorral crasicale. Tal distribución es también muy similar a la determinada por el análisis de endemidad para el área de endemismo propuesta, aunque el género *Mimosa*, junto con otras mimosoideas, son elementos dominantes en el bosque tropical caducifolio.

La gama de condiciones climáticas que se establecen en el territorio oaxaqueño, que van desde distintos regímenes térmicos y distintos patrones de la distribución de las lluvias, además de las distintas condiciones geológicas, topográficas y edáficas, permiten el establecimiento de diferentes comunidades vegetales en una misma área, por ejemplo franjas de selvas subperennifolias en una matriz de selvas bajas caducifolias; matorrales en las áreas más secas y

expuestas, o el cambio de los bosques en un gradiente altitudinal (Trejo, 2004)., generando de la misma forma como se mencionó para el área de endemismo de Tehuantepec, un mosaico de tipos de vegetación con aislamiento relativo que esté propiciando los patrones de endemismo detectados.

Por su parte, la Cuenca del Río Balsas constituye una depresión con dirección este-oeste, en la parte sur occidental de México. La diversidad de condiciones ambientales le confiere una gran riqueza florística y un alto grado de endemismo (Kohlman y Sánchez, 1984; Rzedowski 1991; Sousa y Soto, 1989; Villaseñor, 1987). De acuerdo con Espinosa et al. (2006) dentro de la Cuenca del Balsas pueden reconocerse dos patrones claros de endemismo para el género *Bursera*, uno al oeste (Balsas bajo) y otro al este (Balsas alto), siendo la Sierra de Taxco la que divide en dos los patrones de endemismo. Aparentemente *Mimosa*, se ajusta a este patrón de endemismo el de la parte este de la Cuenca del Río Balsas, que a su vez se relaciona mucho con el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Miranda (1948) sugiere que el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en algún momento formó parte de la Cuenca del Balsas, lo que se evidencia por la relación entre especies del género *Bursera* (Espinosa et al., 2006). Sin embargo, las especies y variedades de *Mimosa* que integran esta área de endemismo están representados en distintos clados de la filogenia propuesta para el género (Simon et al., 2011) desde cerca de la porción basal de la filogenia hasta los clados más recientes y además corresponden a diferentes secciones del género, por lo que no existe una relación filogenética directa entre los taxones que integran esta área de endemismo, y la hipótesis de homología biogeográfica en el sentido de Morrone (2004) quedaría descartada.

Los principales tipos de vegetación que pueden encontrarse en la Cuenca del Balsas de acuerdo con Rzedowski (1978) son el bosque tropical caducifolio, el bosque tropical subcaducifolio, bosque espinoso y matorral xerófilo. En el oriente es hacia donde se acentúan las condiciones de aridez y donde se encuentran la mayor cantidad de elementos xerófilos, lo que podría sugerir que los taxones endémicos de esta área precisamente estén relacionados con este tipo de vegetación, a excepción de los endémicos más restringidos *M. xochipalensis* que se distribuye en el bosque tropical caducifolio y *M. caerulea* que solo crece en el bosque de pino-encino de Morelos y el Estado de México.

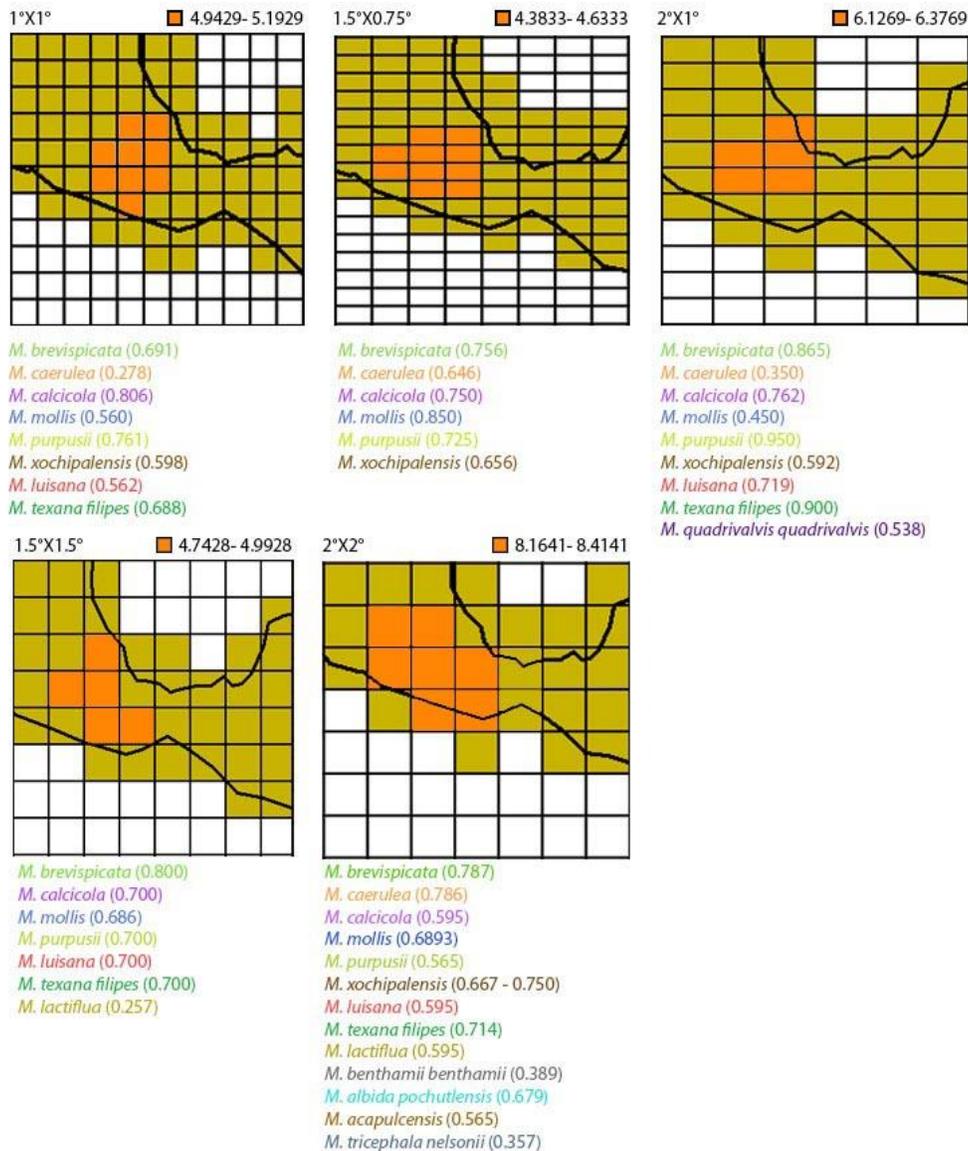


Fig. 7. Área de endemismo reconocida como Oaxaca-Balsas, en los análisis de 1°x1°, 1.5°x0.75°, 2°x1°, 1.5°x1.5° y 2°x2°  
 Parte superior: IE de las áreas. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Tehuantepec-Balsas.**- El área fue recuperada únicamente por el análisis de 1.5°x1.5° y está definida por los taxones *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. brevispicata*, *M. goldmanii*, *M. lactiflua* y *M. tricephala* var. *nelsonii*. De las cuales *M. brevispicata* define el área Oaxaca-Balsas, al aparecer en todos los análisis como perteneciente a ésta. *M. lactiflua* es otra especie considerada endémica del área Oaxaca-Balsas, en los análisis de 1.5°x1.5° y de 2°x2°. El resto de las especies del área, forman parte del área Oaxaca-Balsas, pero en el análisis de 2°x2°, el cual tiende a agrupar más especies en una misma área de endemismo, no necesariamente relacionadas, sino únicamente por

efecto de la cuadrícula. En este sentido no se considerará a esta área como de endemismo, y de serlo sería un área estrechamente relacionada al área Oaxaca-Balsas.

La distribución del área abarca desde el sur de Istmo de Tehuantepec hasta la porción de la Cuenca del Balsas entre los estados de Guerrero y Michoacán, teniendo una interrupción entre los estados de Oaxaca y Guerrero, por lo cual se trata de un área disyunta (Fig.8). Un análisis más minucioso de los taxones que la componen, muestra que es un área asociada a la Cuenca del Balsas ya que todos los taxones se distribuyen en ésta, aunque *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. lactiflua*, lo hacen de forma más continua desde el Istmo de Tehuantepec, y otras como *M. tricephala* var. *nelsonii* y *M. goldmanii* tienen una distribución disyunta entre Tehuantepec y Guerrero, lo que repercute en la distribución del área en general. Al igual que el área anterior, la determinación de esta área puede explicarse por la diversidad y endemismos reportados particularmente para el estado de Oaxaca y la Cuenca del Río Balsas, donde una gran cantidad de taxones podrían tener distribuciones similares.

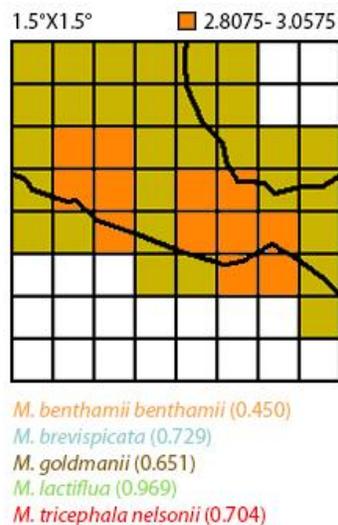


Fig. 8. Área de endemismo reconocida como Tehuantepec-Balsas, en el análisis 1.5°x1.5°. Parte superior: IE del área. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Faja Volcánica-Balsas.-** El área fue obtenida mediante los análisis de 1°x1°, 1.5°x1.5°, 2°x1° y el de 2°x2°. Es un área definida por las especies *M. caerulea*, *M. tejupilcana*, *M. egregia*, *M. depauperata*, *M. nanchititlana* y *M. calcicola*, a las que se le adicionan *M. tricephala* var. *lignosa* en el análisis de 1°x1°, *M. puberula* y *M. zimapanensis* en el de 1.5°x1.5° y *M. albida* var. *pochutlensis*, *M. brevispicata*, *M. mollis* y *M. xochipalensis* en el análisis de 2°x2°. Tiene una

distribución que va desde la Faja Volcánica Transmexicana hacia el sur rumbo a la vertiente del Océano Pacífico, de forma precisa abarcando la extensión este-oeste del estado de Guerrero (Fig. 9). Su definición y diferenciación de otras áreas de endemismo en este trabajo, se ve oscurecida precisamente por compartir especies con otras áreas. Si bien dentro de un mismo análisis no hay taxones compartidos entre áreas, el hecho de haber realizado distintos análisis con diferentes escalas y configuración de cuadrículas genera la obtención de áreas con taxones compartidos. Esto impide caracterizar ciertas áreas contiguas y que probablemente podrían ser consensuadas bajo una misma área de endemismo, sin embargo los parámetros elegidos para establecer áreas consenso en el análisis no las reconocen como tal. Este es el caso del área en cuestión, donde de las 13 especies que la definen, 6 forman parte del área Oaxaca-Balsas (*M. brevispicata*, *M. caerulea*, *M. calcicola*, *M. mollis*, *M. xochipalensis*, *M. albida* var. *pochutlensis*). Del análisis de 1.5°x1.5° se incluyen las especies *M. puberula* y *M. zimapanensis*, que tienen una inclusión dudosa en el área de endemismo por tratarse de especies restringidas a Hidalgo, específicamente la región de Zimapán, al otro lado de la Faja Volcánica Transmexicana, por lo cual quedan excluidas de esta área de endemismo. Tales especies incluso por tener una distribución tan similar, podrán constituir un área de endemismo independiente, sin embargo por efecto de la cuadrícula quedan incluidas en esta área de endemismo.

Esta área de nuevo puede asociarse con la Cuenca del Balsas en su porción oriental, las distribuciones particulares de los taxones lo marcan así. Si bien sus distribuciones no son homogéneas, lo cual se observa en los bajos IE de algunas especies en el análisis de 1.5°x1.5°, en conjunto describen una franja de dirección este-oeste sobre la porción de la Cuenca del Balsas en Guerrero y su límite con Puebla y Michoacán.

Como se mencionó previamente, los tipos de vegetación que pueden ser asociados con la Cuenca de Balsas son variados y el patrón de endemismo observado en *Mimosa* responde al patrón de endemismo reconocido en la porción oriental de la Cuenca del Balsas y puede vincularse al bosque tropical caducifolio, y los matorrales espinoso y xerófilo. Los elementos xerófilos concentrados en la zona del Valle de Tehuacán, en el extremo oriental del área y los asociados al bosque tropical caducifolio, en zonas más húmedas ubicadas al norte de Guerrero. Si bien los taxones integrados en esta área de endemismo, pueden asociarse a los tipos de vegetación mencionados, *M. tejupilcana* y *M. nanchititlana* son especies asociadas a bosque de pino-encino, específicamente en la Sierra de Nanchititla en el Estado de México, lo que denota que el área de

endemismo puede estar conformada por taxones pertenecientes a diferentes hábitats, y solo el esclarecer sus relaciones filogenéticas, podría confirmar la hipótesis de que efectivamente se trate de un patrón de endemismo con relevancia histórica.

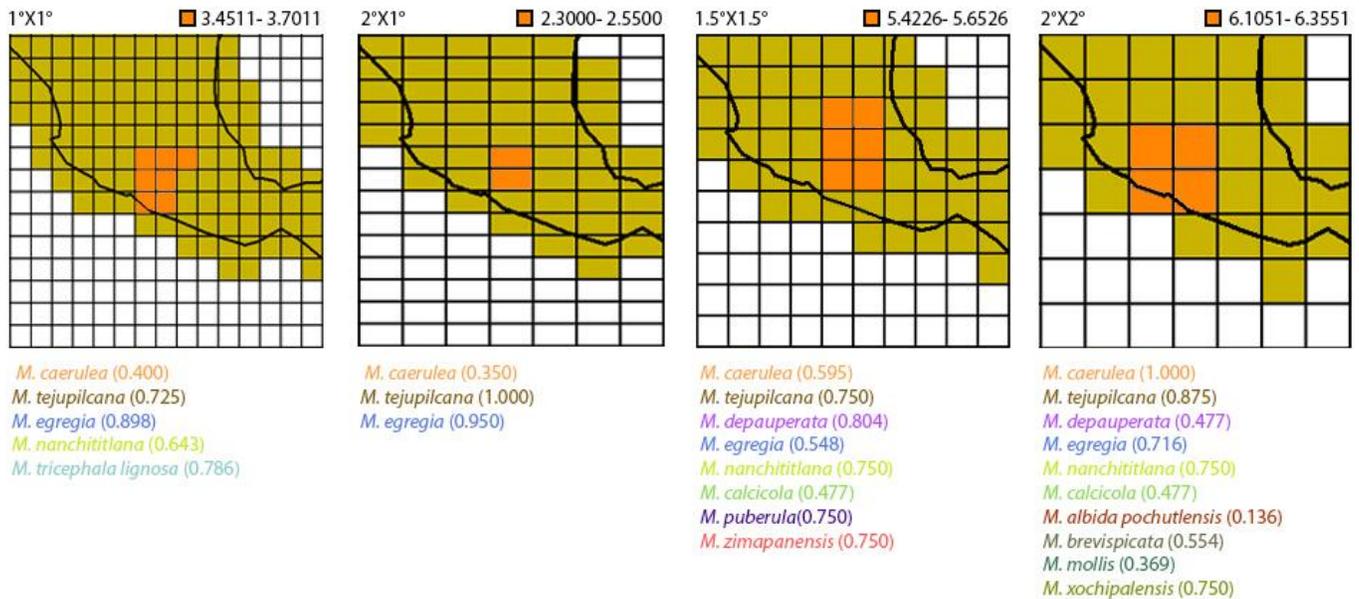


Fig. 9. Área de endemismo reconocida como Faja Volcánica-Balsas, en los análisis de 1.5°x1.5° y 2°x2°. Parte superior: IE de las áreas. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Balsas-Pacífico.-** Es un área recuperada por el análisis de 2°x2°, está definida por las especies *M. benthamii*, *M. robusta*, y *M. albida* var. *euryphylla*. Su extensión geográfica es amplia y en su distribución abarca la de otras áreas de endemismo de este trabajo. Abarca el sur de México, desde el Istmo de Tehuantepec hasta el extremo noroeste de la Faja Volcánica Transmexicana, a lo largo de la costa del Pacífico, comprendiendo provincias como la Sierra Madre del Sur, la Cuenca del Río Balsas y la Faja Volcánica Transmexicana (Fig. 10.). Un análisis más detallado de la distribución de las especies que la integran muestra que, de forma general, dos especies se distribuyen sobre la Cuenca del Balsas (*M. benthamii*, *M. albida euryphylla*) y otra lo hace más sobre la Vertiente del Pacífico (*M. robusta*), aunque pueden tener distribuciones compartidas.

Esto ilustra que las distribuciones independientes de cada especie no son del todo homogéneas entre sí. A pesar de estas diferencias la distribución y extensión de esta área es congruente con la denominada comunidad Guerrerense (Lott y Atkinson, 2005), que es considerada la extensión de bosque tropical caducifolio más grande en México. Ésta se caracteriza por tener su límite sur en el Istmo de Tehuantepec, y como extremo norte el bosque tropical

caducifolio entre Jalisco y Nayarit. Además la zona es considerada por los mismos autores como la principal zona de endemismo de este tipo de vegetación y que está restringida precisamente por condiciones climáticas muy particulares, dentro las que destaca la marcada estacionalidad. Mientras que al norte, el área está delimitada por condiciones más secas, al sur prevalece una precipitación mayor y constante a lo largo del año.

De acuerdo con el análisis de comunidades de bosques tropicales caducifolios de Lott y Atkinson (2005) se considera a la Vertiente del Pacífico Central y a la Cuenca del Balsas como áreas de endemismo independientes con conectividad a través de la desembocadura en el Pacífico del Río Balsas y que además comparten especies. Esto podría sugerir, tal como lo están mostrando los resultados del presente trabajo, que ambas zonas bajo cierta escala puedan comprender una misma área de endemismo y en ese sentido formar parte de una misma unidad biogeográfica, aunque en general las especies endémicas de *Mimosa* que integran esta área se distribuyan en una o en otra área pero no totalmente en ambas. La Cuenca del Balsas en comparación con la costa tiene una mayor complejidad topográfica y un clima más extremo, lo que podría propiciar un mayor nivel de endemismo que se ve reflejado en las tres áreas antes descritas: Oaxaca-Balsas, Tehuantepec-Balsas y Faja Volcánica-Balsas.

La Sierra Madre del Sur podría actuar como una barrera a la dispersión entre los elementos de la Cuenca del Balsas y la Costa del Pacífico. Espinosa et al. (2006) reconocen que muchas especies de *Bursera*, que son hermanas filogenéticas, son mutuamente alopátridas entre áreas, esto debido a la acción de la Sierra Madre del Sur, la Sierra de Taxco y la Sierra Mixteca. En ese sentido, además de poder estar actuando como una barrera a la dispersión también pudo propiciar distribuciones alopátridas en algún punto de la evolución del género. En algunas especies cercanamente emparentadas podrá denotarse este patrón pero no en todas, lo cual no es el caso dentro del área de endemismo en cuestión.

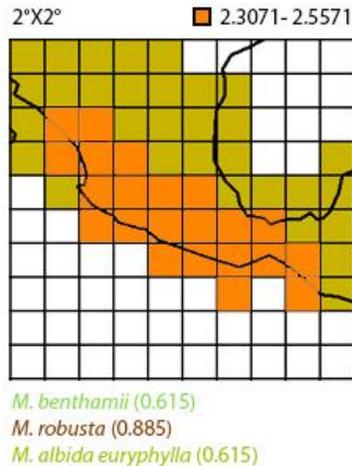


Fig. 10. Área de endemismo reconocida como Balsas-Pacífico, en el análisis de 2°x2°. *Parte superior:* IE de las áreas. *Parte inferior:* Taxones endémico[s] y sus aportes al IE del área.

**Balsas.-** Es un área recuperada por el análisis de 2°x1°, está definida por los taxones *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. benthamii* var. *malacocarpa*, *M. lacerata*, y *M. lactiflua*. Se extiende desde el sur del Istmo de Tehuantepec, hasta el estado de Michoacán y parte de Jalisco, a lo largo de la vertiente del Pacífico, la Cuenca del Balsas y una porción de la Faja Volcánica Mexicana (Fig. 11). Los taxones que la definen se distribuyen de dos distintas formas, por una parte *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. benthamii* var. *malacocarpa* lo hacen sobre la Cuenca del Río Balsas, desde Oaxaca hasta Jalisco, por otra parte *M. lacerata* y *M. lactiflua*, lo hacen sobre Oaxaca desde Tehuantepec, el valle de Tehuacán y la porción contigua de la Cuenca del Balsas, además *M. lacerata*, se distribuye más al norte hasta Hidalgo y Querétaro y a lo largo de la Cuenca del Balsas, llegando incluso a Jalisco.

A diferencia del área Oaxaca-Balsas, esta área comprende la extensión completa de la Cuenca del Río Balsas, desde su cabecera en Oaxaca y Puebla, hasta la porción occidental entre Jalisco y Michoacán, y además se extiende desde el Istmo de Tehuantepec. Su identificación en el análisis puede ser sustentada por la diversidad y endemismos característicos del estado de Oaxaca y de la Cuenca del Balsas, de forma muy similar al área Oaxaca-Balsas, aunque con un IE menor y menos taxones definiéndola.

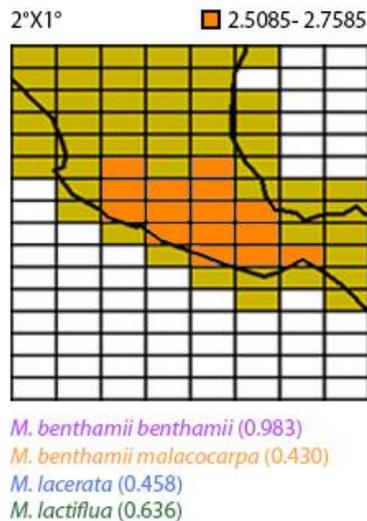


Fig. 11. Área de endemismo reconocidas como Balsas, en el análisis de 2°x1°.  
 Parte superior: IE de las áreas. Parte inferior: Taxones endémico|s y sus aportes al IE del área.

**Pacífico 1.-** Esta es un área sólo recuperada por el análisis de 2°x2° y en ella solo son reconocidos tres taxones: *M. albida* var. *glabrior*, *M. tricephala* y *M. tricephala* var. *xanti*. Ésta tiene una dirección de sureste a noroeste, a lo largo de la Vertiente del Pacífico desde Nicaragua hasta Sinaloa en México y la región de los Cabos en Baja California Sur. Este patrón de endemismo podría resultar interesante ya que comprende no sólo al territorio mexicano sino que tiene una amplia distribución abarcando casi toda la vertiente centroamericana del Pacífico (Fig. 12). Si bien el IE de endemicidad de 2.114 apenas está por encima del 2 requerido para considerar el área como de endemismo, habría que evaluar si las causas que podrían haber originado esta distribución congruente son las mismas y el área pueda considerarse de importancia histórica.

Revisando las distribuciones de cada taxón en particular, de forma similar al área Pacífico del presente trabajo, *M. tricephala* y su variedad *M. tricephala* var. *xanti* se distribuyen más hacia el continente, de forma general se podrían interpretar como zonas con mayor elevación en relación a la planicie costera, que es precisamente donde se distribuye la otra variedad *M. albida* var. *glabrior*. De hecho en México, *M. tricephala* y *M. tricephala* var. *xanti* adoptan una distribución sobre la Cuenca del Río Balsas, mientras que *M. albida glabrior* lo hace sobre la planicie costera del Pacífico central y se asocia también a la Sierra Madre del Sur. Al analizar este tipo de áreas con una distribución amplia vale la pena evaluar de qué forma se asocia el patrón de distribución con la heterogeneidad de la zona que abarca el área de endemismo y notar que puede

haber diferencias entre los distintos taxones y que tendría que precisarse, si efectivamente existe una relación entre ellos, ya sea filogenética o en cuanto a los procesos que generaron la congruencia entre sus distribuciones.

De acuerdo con Lott y Atkinson (2005) puede reconocerse una continuidad del Bosque Tropical Caducifolio a lo largo de toda la vertiente del Pacífico desde Sonora y Baja California hasta Costa Rica, es aparentemente homogéneo pero presenta particularidades en cada región. Mencionan los mismos autores, que un alto porcentaje de la flora de esta región se encuentra limitada en diferentes grados o es endémica a la Vertiente Pacífica de México y Centroamérica, situación que podría ser el caso de este patrón de endemismo reconocido por nuestro análisis. A no ser que se asocie también a otro tipo de vegetación.

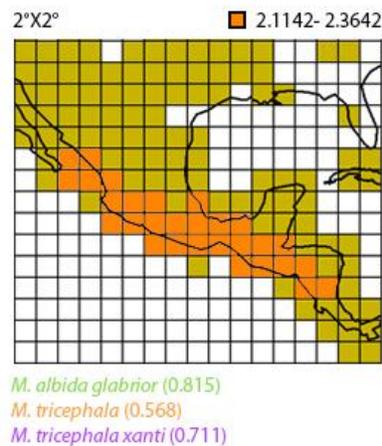


Fig. 12. Área de endemismo reconocida como Pacífico 1, en el análisis de 2°x2°. Parte superior: IE del área. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Pacífico 2.-** Esta área, al igual que la anterior, solo fue identificada por el análisis de 2°x2°, y aunque tiene una distribución geográfica similar, son otros los taxones que la integran, éstos son: *M. acantholoba* var. *acantholoba*, *M. adenantheroides* y *M. antioquiensis* var. *isthmensis*. El área abarca desde Honduras hasta Nayarit, con una interrupción sobre Chiapas y Guatemala (Fig. 13). De los taxones que definen el área *M. acantholoba* var. *acantholoba*, es la única que lo hace sobre la costa, mientras que las restantes lo hacen más sobre el continente, particularmente la Sierra Madre del Sur en Oaxaca. De la misma forma que el área anterior este patrón de endemismo puede asociarse a las comunidades de Bosque Tropical Caducifolio a lo largo de la vertiente del Pacífico, de acuerdo a la clasificación de Lott y Atkinson (2005). Se sugiere que la

recuperación de estos amplios patrones de endemismo, son producto del tamaño de cuadrícula más amplio de 2°x2° y reconocerlos como áreas de endemismo con relevancia histórica, dependerá de si los taxones están o no relacionados filogenéticamente.

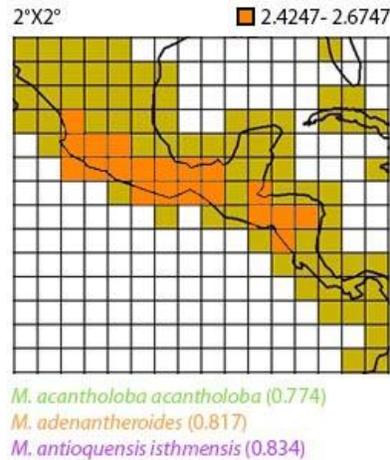


Fig. 13. Área de endemismo reconocida como Pacífico 2, en el análisis de 2°x2°.

Parte superior: IE del área. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Jalisco-Nayarit.-** Es un área recuperada por todos los análisis y se encuentra bien restringida entre estos, está definida por las especies *M. aspera*, *M. costenya*, *M. quadrivalvis* var. *diffusa*, *M. quadrivalvis* var. *jaliscensis*, *M. tequilana*, *M. minutifolia*, *M. sicyocarpa* y *M. rhododactyla*. Su localización es en las inmediaciones de los estados de Jalisco y Nayarit, y puede considerarse como parte del extremo poniente de la Faja Volcánica Transmexicana, el extremo sur de la Sierra Madre Occidental y la parte occidental de la costa del Pacífico de los estados de Jalisco, Nayarit y porción de Michoacán y Sinaloa (Fig. 14).

Lott y Atkinson (2005) consideran a esta región como el extremo norte de la principal zona de endemismo para el bosque tropical caducifolio, que es la Costa Central del Pacífico (de Jalisco a Oaxaca). Todas las especies del análisis de 1.5°x0.75° (*M. aspera*, *M. costenya*, *M. quadrivalvis* var. *jaliscensis* y *M. tequilana*) forman parte de los demás análisis. En el análisis de 1°x1° se agrega *M. quadrivalvis* var. *diffusa* y forma parte del resto de los análisis. *M. minutifolia* siguiendo un orden ascendente en el tamaño de cuadrícula forma parte de los análisis de 1.5°x1.5°, 2°x1° y 2°x2°, *M. rhododactyla* sólo del análisis de 2°x2°.

La Cuenca del Río Santiago es la región que mejor se adapta a la configuración de esta área de endemismo. La corriente principal del Río Santiago corre a lo largo de los límites fisiográficos de

la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Occidental. Becerra (2005) menciona que en esta zona, el Bosque Tropical Caducifolio se desarrolla principalmente en las costas de Colima a Nayarit y penetra profundamente a lo largo de los Ríos Santiago y Balsas y sus tributarios (Ríos Verde, Juchipila, Bolaños y Huaynamota). Respecto al endemismo, el occidente de Jalisco se considera como uno de los centros de endemismo más importantes del estado (Hernández-López, 1995; 2000). Esta distribución es congruente con la descrita por la presente área de endemismo, así como el tipo de vegetación donde *Mimosa* concentra su diversidad y endemismo (Simon et al., 2011), aunque, también podría asociarse a otro tipo de vegetación como el matorral xerófilo, frecuente en el occidente del país.

De forma general las distribuciones individuales de los taxones que integran el área se extienden, ya sea por la vertiente del Pacífico o lo que es la Cuenca del Río Santiago y tributarios y la Sierra Madre del Sur. Las especies restringidas a la costa son *M. quadrivalvis* var. *diffusa* y *M. costenya*, si bien no de forma homogénea, todas se pueden encontrar en la costa de Nayarit. En la Cuenca del Río Santiago se encuentran *M. quadrivalvis* var. *jaliscencis*, *M. aspera* y *M. tequilana*, esta última se distribuye ampliamente sobre la cuenca y también sobre la Sierra Madre del Sur en su porción en Jalisco. *M. minutifolia*, aunque también puede encontrarse en la Cuenca del Río Santiago, esta especie se distribuye bordeando el límite al norte de la Faja Volcánica Transmexicana entre ésta y el Altiplano Mexicano desde San Luis Potosí en dirección oeste hasta Jalisco, abarcando el norte de Guanajuato. Por último, *M. rhododactyla* se encuentra en el extremo sur del área sobre la Sierra Madre del Sur en Michoacán.

Geológicamente, esta área representa la confluencia de distintas provincias. Al sur la Sierra Madre del Sur, al este el Eje Neovolcánico Transversal, al norte la Sierra Madre Occidental y al noroeste la Planicie costera del Pacífico. De la misma forma esta región es la confluencia de dos grandes regiones biogeográficas, la Región Neártica (conformada por la Sierra Madre Occidental, la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur) y la Región Neotropical en la Planicie Costera del Pacífico (Camps y Guzmán-Arroyo, 2009). Las condiciones particulares que podrían estar generando esta heterogeneidad geológica podrían ser la causa de la concentración de endemismos en esta zona. Además del aislamiento geográfico que podría estar propiciando el relieve que rodea la zona. Este aislamiento delimita el área y podría limitar en cierta medida la dispersión de sus taxones. Esta área de endemismo junto con la de Oaxaca-Balsas es de las mejor sustentadas por todos los análisis del presente trabajo.

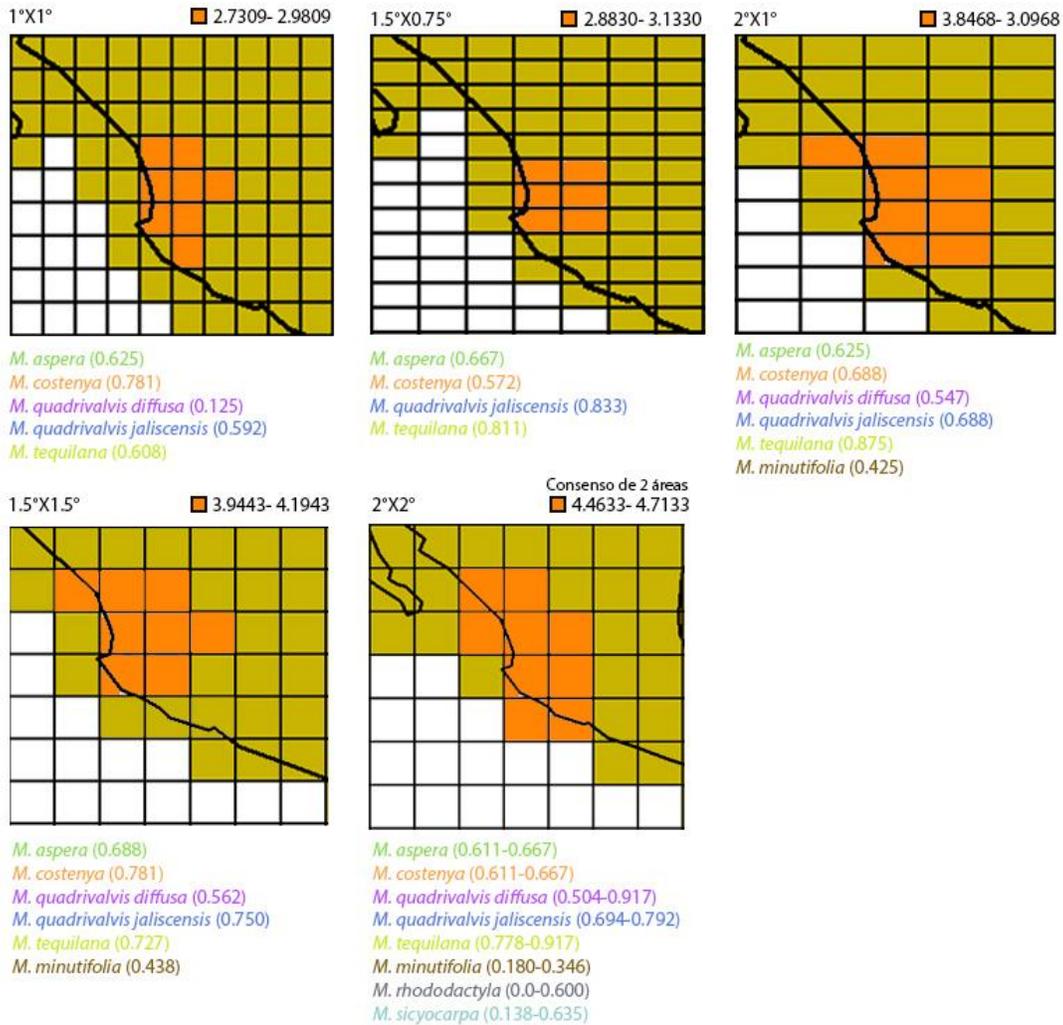


Fig. 14. Área de endemismo reconocida como Jalisco-Nayarit, en los análisis de 1°x1°, 1.5°x0.75°, 2°x1°, 1.5°x1.5° y 2°x2°. Parte superior: IE de las áreas. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Pacífico Occidental.-** Esta área fue identificada únicamente en el análisis de 2°x2° y las especies que definen esta área son *M. distachya* var. *laxiflora*, *M. palmeri*, *M. rosei* y *M. spirocarpa*. Tiene una distribución amplia a lo largo de la costa del Océano Pacífico, desde el sur de Sonora hasta el norte de Guerrero y sobre una parte de la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Occidental y sobre el extremo sur de la Península de Baja California (Fig. 15). Una observación más minuciosa de las distribuciones de cada una de las especies que integran el área revela que la distribución general es sobre la vertiente del Pacífico, distribuyéndose de forma importante sobre la desembocadura del Río Balsas en Michoacán y, en Colima y Jalisco, sobre la cuenca del Río Ayuquilla-Armería.

*M. spirocarpa* es la especie con el IE más alto del área, 0.857, se distribuye principalmente en la costa de Sinaloa y en la vertiente sur de la Sierra Madre del Sur, entre Michoacán y Colima, en éste último sobre la cuenca del Río Armería. *M. palmeri* (IE: 0.782) y *M. rosei* (IE: 0.796) de la misma forma tienen una distribución en Sinaloa, *M. palmeri*, penetrando más en Sonora sobre la franja de bosque tropical caducifolio que se extiende en lo que se considera el extremo norte de la provincia de la vertiente del Pacífico (Lott y Atkinson, 2005), fuera de la planicie costera. Así mismo estas especies se distribuyen ampliamente en la desembocadura del Río Balsas y Armería. *M. distachya* var. *laxiflora* se distribuye principalmente en la Planicie costera de Sonora y norte de Sinaloa, por lo que podría asociarse a otro tipo de vegetación como el matorral xerófilo o el bosque espinoso, además de que tiene algunos registros aislados a lo largo del Altiplano Mexicano, sin embargo también cuenta con un par de registros sobre la Vertiente del Pacífico, lo que podría considerarse como una especie compartida entre estas comunidades. Un aspecto interesante de la distribución de las especies endémicas es que podría existir una disyunción entre el área que se conforma entre las desembocaduras del Río Armería y Balsas, y el área que se establece principalmente en la planicie costera de Sinaloa, lo que podría marcar una relación entre estas dos áreas geográficamente distintas.

En la vertiente del Pacífico un alto porcentaje de la flora es endémica y dentro de ésta, pocas especies están confinadas a una sola área, pero aproximadamente la mitad de todas las especies tienen su distribución principal en la vertiente del Pacífico mexicano (Lott y Atkinson, 2005). Este podría ser el caso de *Mimosa* en esta área de endemismo, donde si bien la distribución de sus elementos es relativamente amplia, no dejan de estar confinados al occidente del Pacífico mexicano. Lott y Atkinson (2005) reconocen para el bosque tropical caducifolio una comunidad precisamente al noroeste, desde el sur de Sonora a Jalisco, y la nombran como la comunidad Sinaloense; y proponen que hay un bajo porcentaje de taxones restringidos a este patrón, sugiriendo que la principal zona de endemismo se encuentra en la costa central del Pacífico (Jalisco-Oaxaca). Sin embargo, en el presente estudio fue reconocida como un área de endemismo. En comparación con el resto de las áreas de endemismo, ésta es la única en la que la distribución de todos sus taxones lo hacen sobre la vertiente Pacífica. Áreas como Jalisco-Nayarit, Pacífico 1, Pacífico 2 y Balsas-Pacífico cuentan con taxones con distribución principal sobre la costa, pero también cuentan con taxones que se distribuyen fuera de ésta, principalmente en la Cuenca del Balsas.

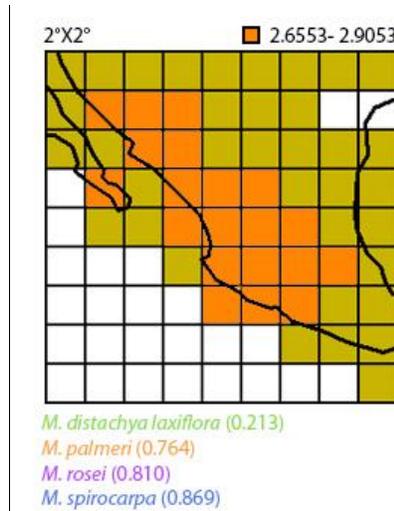


Fig. 15. Área de endemismo reconocida como Pacífico Occidental, en el análisis de 2°x2°. *Parte superior*: IE del área. *Parte inferior*: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Sinaloa-Michoacán.-** Se obtuvo esta área solo con el análisis de 2°x1°, las especies que la definen son *M. guatemalensis*, *M. rosei* y *M. sicyocarpa*. Tiene una distribución a lo largo de la costa del Pacífico mexicano, entre los estados de Guerrero y Sinaloa, abarcando porciones más continentales hacia el centro de México, hacia Michoacán y el Estado de México (Fig. 16). La distribución de *M. guatemalensis* es la que más se ajusta a la del área de endemismo, lo que se ve reflejado en su mayor IE, de (0.542-0.889). *M. rosei* al igual que *M. sicyocarpa* tienen una distribución que se concentra principalmente en el estado de Michoacán y Jalisco.

Tiene una distribución similar al área anterior Pacífico Occidental y comparten la especie *M. rosei*, por lo que ambas áreas podrían estar relacionadas. Al igual que en el área anterior, el patrón de endemismo puede relacionarse con la diversidad del bosque tropical caducifolio en la vertiente del Pacífico mexicano, y tienen la característica de relacionar dos áreas separadas geográficamente, que son la cuenca del Río Balsas y su desembocadura en Michoacán y la planicie costera de Sinaloa y Nayarit, que de acuerdo con Lott y Atkinson (2005) se trata de dos comunidades de bosque tropical caducifolio independientes, aunque con especies compartidas.

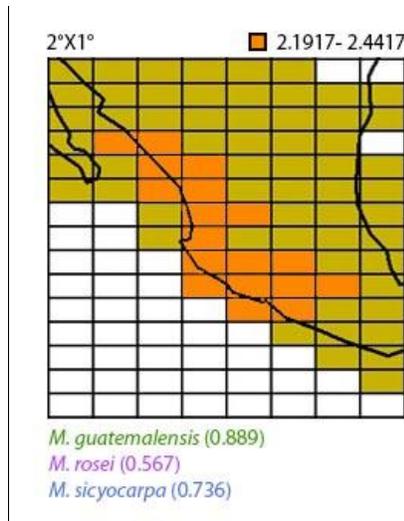


Fig. 16. Área de endemismo reconocida como Sinaloa-Michoacán, en el análisis de 2°x1°. *Parte superior*: IE del área. *Parte inferior*: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Sonora.-** Esta área fue obtenida por tres análisis el de 1°x1°, 1.5°x1.5° y 2°x1°. Los taxones que la definen son *M. barrancana*, *M. guirocobensis*, *M. pauli* y *M. grahamii* var. *prolifera*. Se localiza en el Noroeste del país, en el sur de los estados de Sonora y Chihuahua (Fig. 17.). Los taxones que conforman esta área tienen distribuciones muy restringidas y pocas colectas botánicas. *M. barrancana* sólo cuenta con un registro justo en el centro del área de endemismo, en la cabecera del Río Mayo, *M. guirocobensis* cuenta con tres registros en el sur de Sonora y uno más en el sur de Chihuahua en el extremo oriental del área de endemismo. *M. pauli* se distribuye también sobre la cabecera del Río Mayo en Chihuahua, y en la zona adyacentemente en el norte en Sonora sobre las estribaciones de la Sierra Madre Occidental. Los análisis de 1°x1° y de 1.5°x1.5° tienen la misma composición de especies para esta área de endemismo (*M. barrancana*, *M. guirocobensis*, *M. pauli*), en el análisis de 2°x1° *M. pauli* es sustituida por *M. grahamii* var. *prolifera*, que cuenta con un único registro en el suroeste de Chihuahua, cerca del límite entre Sinaloa y Sonora.

El relieve del estado de Sonora presenta la confluencia de tres provincias geológicas (Cervantes-Zamora et al., 1990): la Sierra Madre Occidental en el este, la Llanura costera del Pacífico en el suroeste, y la Llanura Sonorense en el noroeste, la cual forma parte de la región Neártica, lo que marca una heterogeneidad en las zonas de contacto entre estas provincias, tanto ambiental como en términos de vegetación. La ubicación del área de endemismo congruente de forma precisa con la distribución más norteña del bosque tropical caducifolio, en la vertiente del Pacífico, en el sur de Sonora, al oeste en Chihuahua y al norte de Sinaloa. Se encuentra bordeada

al norte por el desierto de Sonora en la Planicie Sonorense, al este por la Sierra Madre Oriental y al oeste por la Planicie costera del Mar de Cortez (Lott y Atkinson, 2005). Se encuentra confinada a las porciones inferiores de los macizos montañosos y se encuentra muchas veces confinada a las laderas de los valles y de los cañones que han excavado los numerosos ríos de la región (Rzedowski, 1978). De igual forma, el patrón de endemismo puede asociarse al ecotono formado por el bosque tropical caducifolio y el matorral xerófilo o el bosque espinoso.

Esta región ha sido reconocida previamente como la ecorregión de la transición del bosque tropical caducifolio entre Sonora y Sinaloa, que representa una interesante mezcla de biota de climas templados y tropicales, muchas especies tienen sus límites tanto norte como sur en esta región y la región también es fuente de muchos endemismos (Hogan, 2014). Bajo una perspectiva de aislamiento geográfico resulta natural la aparición de un área de endemismo en esta zona, debido en principio por las barreras físicas que las estribaciones de la Sierra Madre Occidental puedan generar, como los cañones y las cuencas de ríos como el Mayo y el Cuchujaqui. Y por otra parte, un aislamiento que puede producir el clima más seco y frío proveniente del Norte de la región. Ambos factores actuando en conjunto a lo largo del tiempo podrían haber propiciado la aparición de este patrón de endemismo de *Mimosa*, aunado a la menor disponibilidad de agua a lo largo del año, que puede generar diferencias determinantes entre el bosque tropical caducifolio de esta área y el que se distribuye más al sur sobre la vertiente Pacífica (Lott y Atkinson, 2005; Hogan, 2014).

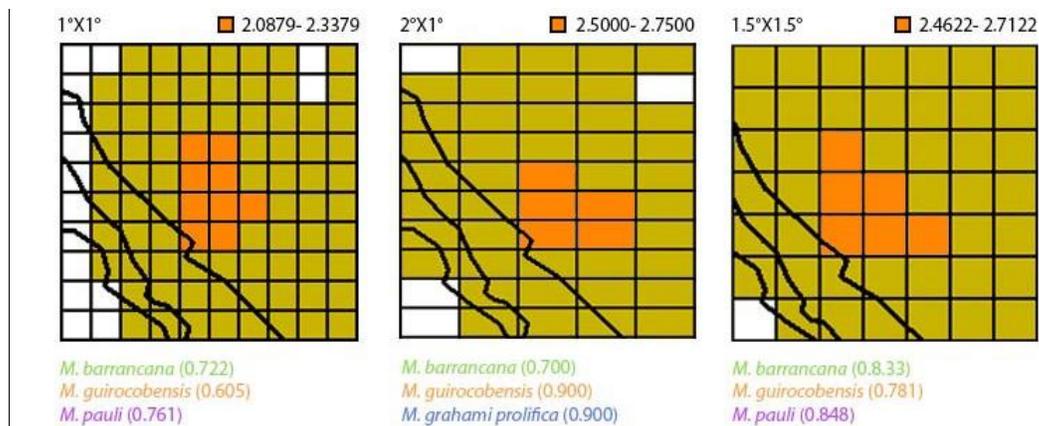


Fig. 17. Área de endemismo reconocida como Sonora, en los análisis de 1°x1°, 2°x1° y 1.5°x1.5°. Parte superior: IE de las áreas. Parte inferior: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Sonora-Chihuahua.-** Es un área recuperada por el análisis de 2°x2° y es el producto del consenso entre dos áreas de endemismo, dada su similitud en ubicación y composición de

especies. Está definida por las especies *M. emoryana* var. *canescens*, *M. emoryana* var. *chihuahuana*, *M. moniliformis*, *M. grahamii* var. *prolifera* y *M. guirocobensis*. Estos últimos dos taxones, también fueron comprendidos en el área de endemismo Sonora, lo cual pone en duda su total independencia como áreas de endemismo y que de hecho ambas representen una misma. A diferencia del área Sonora, ésta tiene una distribución más hacia el este abarcando la porción occidental y centro del estado de Chihuahua, sobre el extremo norte de la Sierra Madre Occidental y porción de la Altiplanicie Mexicana y se distribuye además más hacia el sur sobre el estado de Sinaloa (Fig. 18).

Las variedades que extienden el área de endemismo al este sobre Chihuahua y el Altiplano Mexicano son *M. emoryana* var. *canescens* y *M. emoryana* var. *chihuahuana*, ambas variedades se distribuyen exclusivamente sobre el Altiplano Norte o la también llamada provincia fisiográfica Sierras y Llanuras del Norte, esta región se caracteriza por un clima de seco a semiseco y la vegetación principal es la del Desierto Chihuahuense que está constituida principalmente por el matorral xerófilo (Balleza y Villaseñor, 2011). El resto de los taxones se distribuyen principalmente del otro lado de la Sierra Madre Occidental, sobre las estribaciones de ésta en el estado de Chihuahua y Sonora, de forma similar al área de endemismo anterior.

Las distribuciones de los taxones que integran el área no son del todo homogéneas entre sí, tanto geográficamente como en términos del tipo de vegetación en la que estas plantas se desarrollan. Las condiciones climáticas entre la ladera oeste y este de la Sierra Madre Occidental son muy distintas entre sí, al igual que la biota que las caracteriza, en la ladera occidental dominan los elementos neotropicales y al otro lado dominan elementos de origen neártico en el matorral xerófilo del Altiplano Mexicano (Balleza y Villaseñor, 2011). Esta abrupta diferencia podría poner en duda su continuidad como área de endemismo, y el hecho de que estén integrados en un mismo patrón sea simplemente el resultado del tamaño de cuadrícula de 2°x2°, que en este caso es el más grande de los análisis realizados. Reconociendo de esta forma que el verdadero patrón de endemismo es el área Sonora, que es congruente con regionalizaciones previas y que la inclusión de dos de sus taxones dentro de ésta nueva área, sólo tenga que ver con la amplitud de la escala del análisis que entre más grande tenderá a incorporar más taxones, independientemente de si están integrados espacio-temporalmente o no. Por estas razones, esta área queda descartada como un área de endemismo.

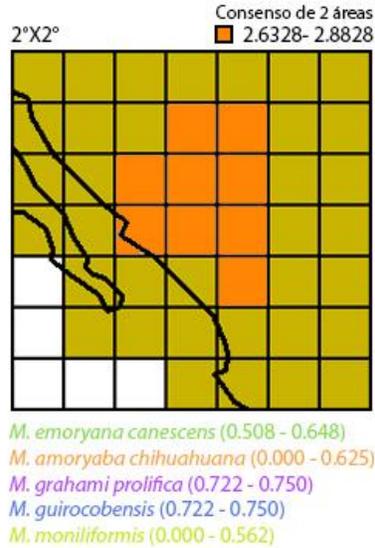


Fig. 18. Área de endemismo reconocida como Sonora-Chihuahua, en el análisis de 1°x2°. *Parte superior:* IE del área. *Parte inferior:* Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

**Sierra Madre Oriental.-** Fue recuperada los análisis de 2°x2° y el de 2°x1°. Está definida por las especies *M. latidens*, *M. zygophylla*, *M. martindelcampoi*, *M. paucijuga*, *M. turneri*, *M. unipinnata* y *M. emoryana* var. *emoryana*. Se localiza a lo largo de la Sierra Madre Oriental sobre sus vertientes hacia el Golfo de México y hacia el Altiplano Mexicano (Fig. 19.). Todas las especies del análisis de 2°x1° (*M. latidens*, *M. zygophylla* y *M. martindelcampoi*) forman parte del análisis de 2°x2°. La distribución en conjunto de las especies que definen el área las ubica de forma precisa sobre la zona montañosa de la Sierra Madre Oriental, desde el centro de San Luis Potosí, hasta Coahuila, siguiendo el rumbo de la Sierra pasando sobre Nuevo León y porción de Tamaulipas. Un análisis más minucioso de la distribución de cada especie, revela algunas diferencias pero dentro del patrón general del área de endemismo, con especies que describen con su distribución de forma general el área como *M. zygophylla* y *M. latidens* que abarcan desde San Luis Potosí hasta Coahuila y parte de Estados Unidos de América por toda la Sierra Madre Oriental. Otras especies tienen una distribución más restringida: *M. martindelcampoi* que se concentra en la Sierra en Tamaulipas, *M. turneri* y *M. unipinnata* que concentran su distribución al norte del área de endemismo sobre Coahuila, y *M. paucijuga* que de forma general bordea la Sierra Madre Oriental en su vertiente hacia el Golfo de México, desde Tamaulipas hasta Coahuila. Por su parte, *M. emoryana* var. *emoryana* se distribuye más sobre el Altiplano Mexicano.

La Sierra Madre Oriental ha sido previamente considerada como una provincia biótica bien definida (Rzedowski, 1978; Ferrusquía-Villafranca, 1990; Espinosa-Organista et al., 2004; Morrone, 2004, 2005). La ladera occidental de la Sierra Madre Oriental es más seca, mientras que la oriental es más húmeda pues recibe los vientos alisios provenientes del Golfo de México, lo que genera una diferencia en términos de vegetación. Los valles alargados característicos de la Sierra, facilitan la existencia de elementos tropicales a elevaciones relativamente altas y elementos montañosos a altitudes menores. Entre los elementos montañosos predominan los bosques templados, principalmente de encino, aunque también hay bosques de pino (Morrone, 2005). Respecto a los elementos tropicales a lo largo de la Sierra se localiza un tipo especial de matorral, el “piedmont scrub” (Muller, 1939) o matorral submontano (Rzedowski, 1965), considerado por Rzedowski (1978) una variante del matorral xerófilo. Por definición este matorral termina cuando la mayor parte del área es cubierta por árboles, se distribuye en una franja continua a lo largo de la Sierra Madre Oriental en la parte media desde Nuevo León hasta Hidalgo y en las faldas de las principales cadenas montañosas, y en varias montañas aisladas al norte (Estrada-Castillón et al., 2012). El matorral submontano entra en contacto con la flora del Desierto Chihuahuense en la parte norte, en el centro de Coahuila, este tipo de vegetación es principalmente de tierras bajas, por lo que al extenderse hacia el Desierto Chihuahuense, lo hace por las partes bajas del Altiplano Mexicano (Morafka, 2012), efectúa una función de transición entre el matorral desértico en las partes bajas y los bosques de encino y pino existentes en los taludes superiores de la Sierra Madre Oriental (Alanís et al., 1995; Alanís et al., 1996).

Si bien en la zona de la Huasteca en el sur de la Sierra Madre Oriental, se desarrolla también una porción de bosque tropical caducifolio, ésta no es coincidente con la distribución y las localidades que abarcan las especies que integran el área de endemismo. Es el matorral submontano, el tipo de vegetación que describe más adecuadamente la distribución de las especies endémicas del área, al menos de las especies que concentran su distribución más hacia el sur del área, ya que los elementos más norteños, sobre todo aquellos que concentran sus distribución en Coahuila (*M. turneri*, y *M. paucijuga*), podrían ser parte de un tipo de vegetación más árida como la flora del Desierto Chihuahuense. Un aspecto importante de la Sierra Madre Oriental como provincia biogeográfica es que forma parte de la Zona de Transición Mexicana, de tal forma que el patrón de endemismo recuperado por el presente estudio es interesante, ya que no representa la confluencia en distribución de diferentes especies, ya sea de la región Neártica o

la Neotropical, sino que es la congruencia en la distribución de especies que sólo pueden encontrarse en esta zona de características transicionales, conformando así un componente biótico.

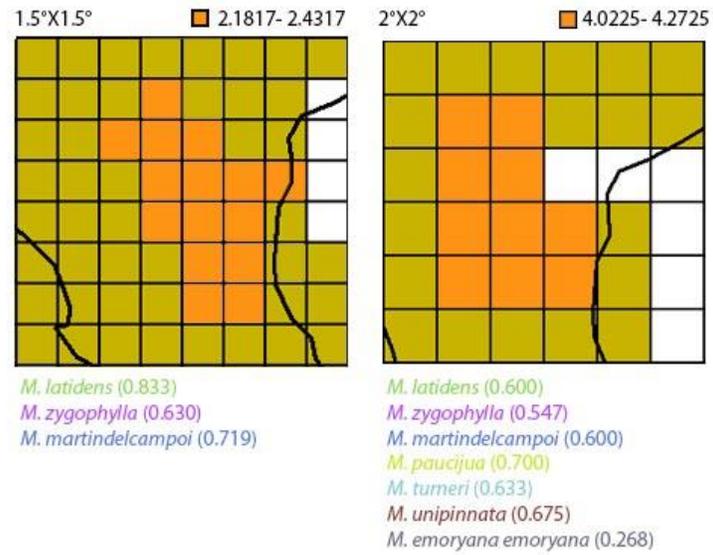


Fig. 19. Área de endemismo reconocida como Sierra Madre Oriental, en los análisis de 2°x1°, 1.5°x1.5° y 2°x2°. *Parte superior*: IE de las áreas. *Parte inferior*: Taxones endémicos y sus aportes al IE del área.

## 7.2.- Análisis Espacial de Vicarianza

De los dos análisis realizados se obtuvieron varios nodos con distribución disyunta, sin embargo, la mayoría de los nodos presentaron una distribución superpuesta (Cuadro 6.). La reconstrucción del Análisis 1, es decir, la reconstrucción del análisis con un 20% de superposición máxima entre nodos hermanos obtuvo 11 nodos hermanos con distribución disyunta (Fig. 21) y 43 nodos con distribución superpuesta, el costo de 1 asignado a este tipo de nodos generó un costo por distribución superpuesta de 43.

El análisis con un 40% de superposición máxima para nodos hermanos disyuntos generó una reconstrucción de 14 nodos hermanos disyuntos (Fig. 23) con un costo por superposición de 40, es decir 40 nodos superpuestos. En comparación con el Análisis 1 reconoció tres nodos hermanos disyuntos además de los nodos encontrados bajo una superposición del 20% de las distribuciones.

Cuadro 6. Resultados de los dos Análisis Espaciales de Vicarianza llevados a cabo por VIP.

	Nodos hermanos disyuntos	Costo por distribución superpuesta
Análisis 1	<b>11</b>	<b>43</b>
Análisis 2	<b>14</b>	<b>40</b>

Cada uno de los nodos hermanos con distribución disyunta obtenidos en cada uno de los análisis permitió proponer la presencia de una barrera, que es el objetivo principal del análisis espacial de vicarianza. A continuación se muestran las barreras identificadas por los dos análisis realizados, que integran toda la reconstrucción del Análisis 1, más los tres nodos con distribución disyunta identificados sólo por el Análisis 2 (Figs. 23-36).

La hipótesis de filogenia para *Mimosa* propuesta por Simon et al. (2011) presenta una optimización en el tiempo estimada por análisis de relojes moleculares relajados, basada en 1000 árboles Bayesianos muestreados estacionalmente, lo que facilita el análisis de las barreras propuestas por el análisis espacial de vicarianza. Esto permite proponer los 14 nodos hermanos con distribución disyunta, bajo el criterio de la filogenia y los tiempos de aparición de los distintos nodos que la integran. De esta forma, los resultados pueden relacionarse a la aparición o presencia de una barrera geográfica. Simon et al. (2009) para presentar sus resultados manejan

una nomenclatura de los clados con orden alfabético, en el presente trabajo se manejó la misma nomenclatura para hacer más fácil la relación entre los resultados y el cladograma de la filogenia y se utilizó una numeración para identificar cada nodo con distribución disyunta. Los clados con distribuciones disyuntas fueron el A con 3 nodos disyuntos, el C con 2 nodos disyuntos, el J con 1 nodo, el T con 2 nodos, entre el clado V y W, y un nodo dentro del clado W. Los nodos disyuntos sólo identificados por el Análisis 2 fueron el clado J, el N, cada uno con un nodo disyunto, y entre los clados S y T.

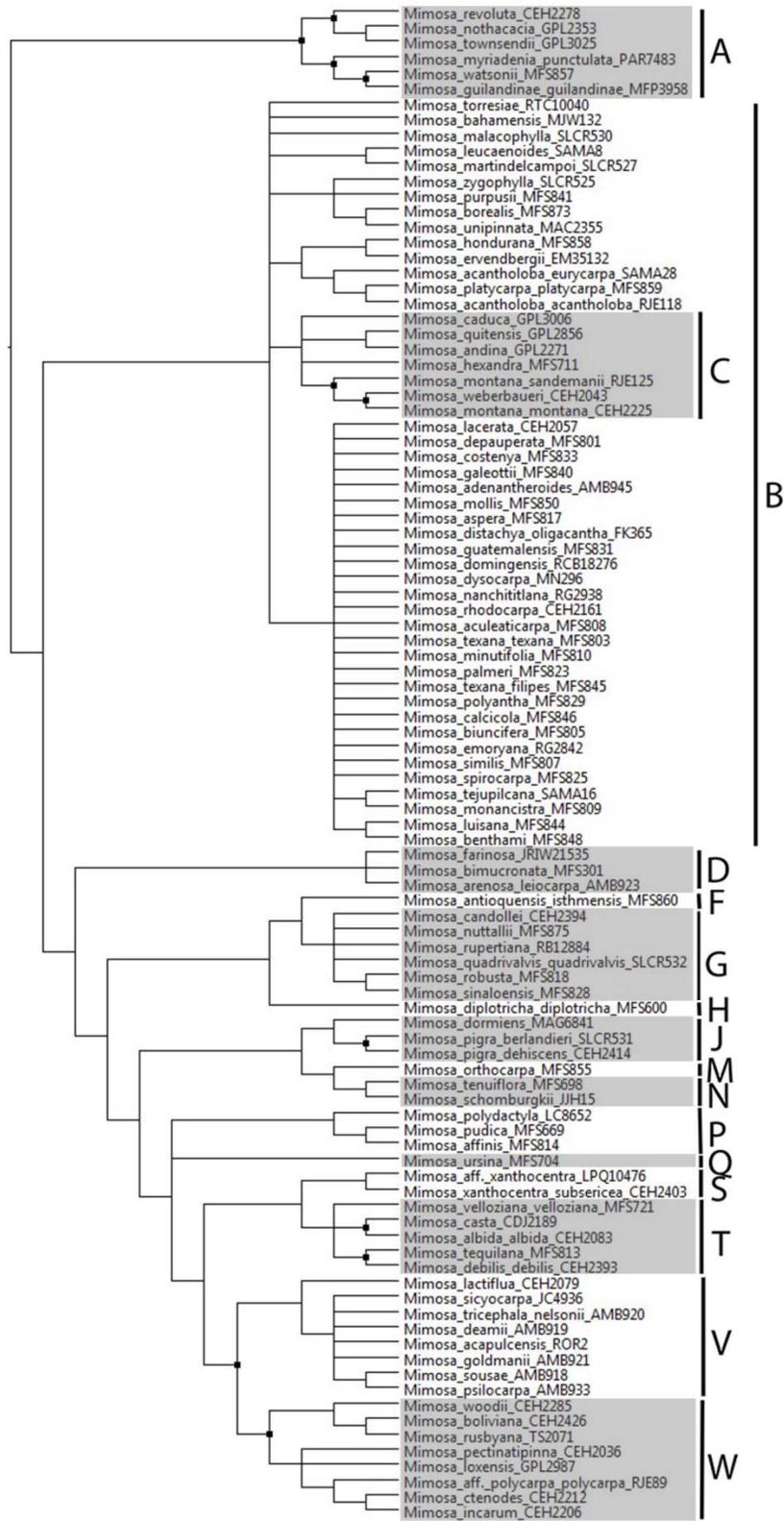


Fig. 21. Cladograma que muestra los nodos hermanos con distribución disyunta para la reconstrucción del Análisis 1 (con 20% de superposición máxima). Cuadrados negros: nodos hermanos con distribución disyunta.

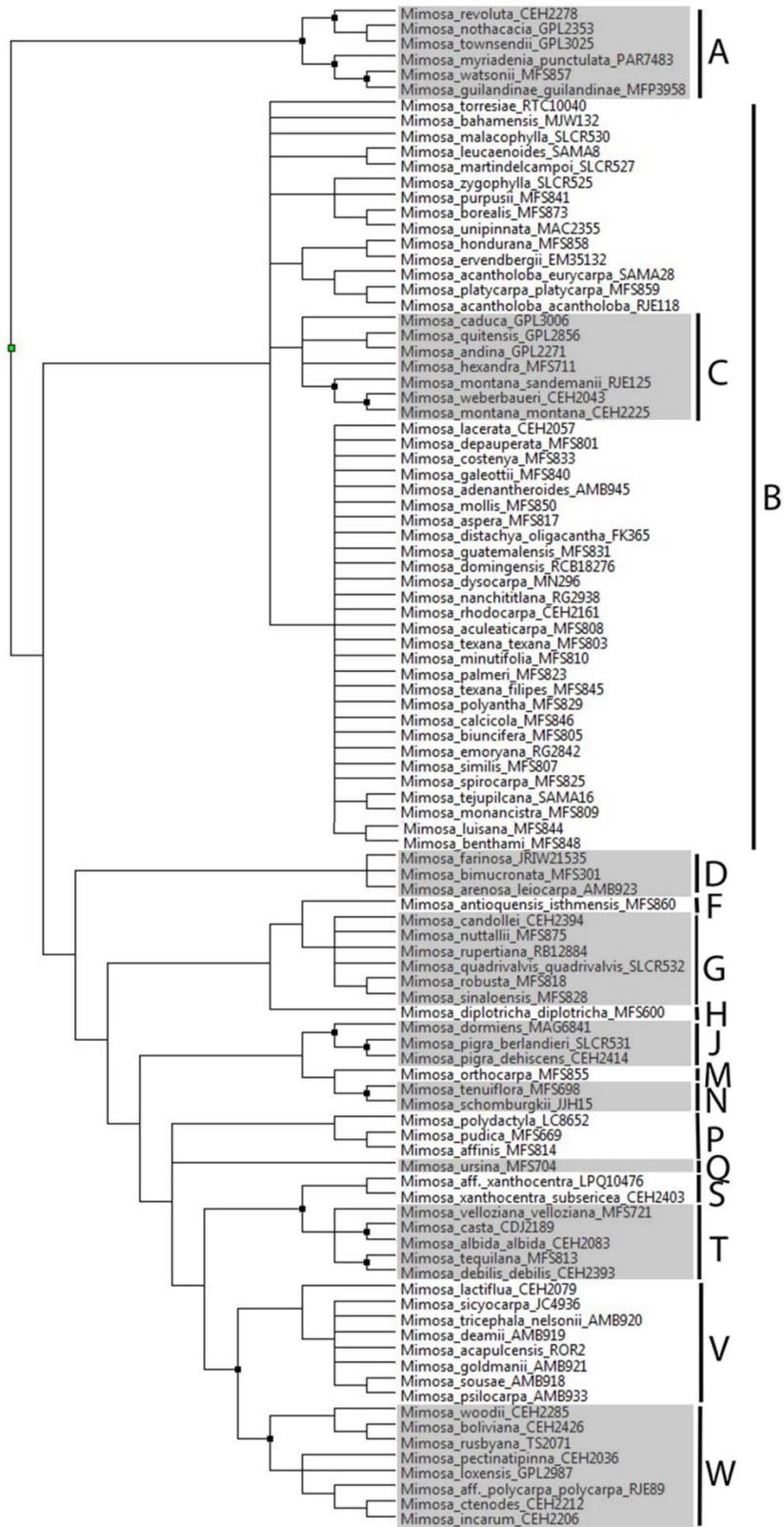


Fig. 22. Cladograma que muestra los nodos hermanos con distribución disyunta para la reconstrucción del Análisis 2 (con 40% de superposición máxima). Cuadrados negros: nodos hermanos con distribución disyunta.

### 7.2.1.- Análisis 1

#### CLADO A

**Nodo 1 (14.3 Ma.).**-El clado A es el que se diversifica más tempranamente dentro de la filogenia, y es equivalente a la sección *Mimadenia* de Barneby (1991). Está subdividido en dos cladogramas geográficos y ecológicamente distintos, uno con elementos andinos asociados al trópico seco y el segundo con una distribución más amplia en el Neotrópico, en el Amazonas y Mesoamérica principalmente (Fig. 23). El primer nodo con distribución disyunta es precisamente entre éstos dos cladogramas, donde existe cierta superposición en la zona de Amotape-Huancabamba. La barrera puede estar potencialmente asociada con la cordillera de los Andes, dividiendo la distribución de los elementos andinos (*M. revoluta*, *M. nothacacia* y *M. townsendii*) y los ampliamente distribuidos en el Neotrópico (*M. myriadenia punctulata* y *M. watsonii*). La zona de Amotape-Huancabamba funge como una zona de transición entre el Amazonas y la vegetación más seca y estacional de las planicies costeras del Pacífico (Berry, 1982; Ayers, 1999 en Stern y Bohs, 2010; Weigend 2002, 2004), por lo que resulta lógico que la zona de superposición de los nodos hermanos ocurra en esta zona.

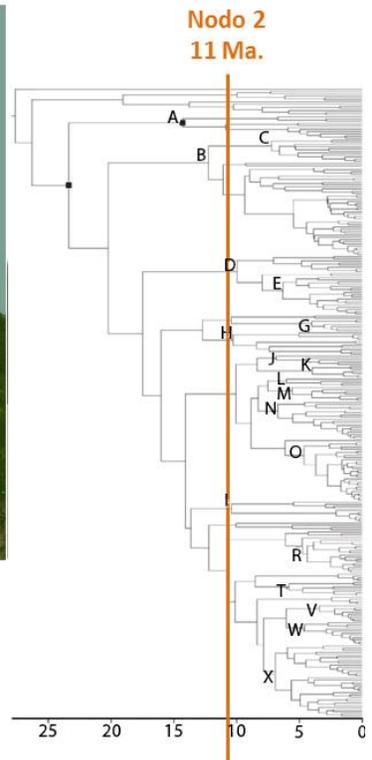
**Nodo 2 (11 Ma.).**- Dentro del clado (incluido en el clado A) con especies con una distribución más amplia en el Neotrópico se reconoce otro nodo con distribuciones disyuntas: *M. watsonii*, distribuida en el Sureste de México y Centroamérica, y *M. guilandinae guilandinae* con un punto de distribución en Guyana Francesa, y el clado representado por la variedad *M. myriadenia punctulata* en la Cuenca alta del Amazonas (Fig. 24.). Las distribuciones de estos cladogramas se encuentran lo suficientemente alejadas geográficamente como para no tener una idea clara sobre la barrera que pudo haber configurado tal distribución, en este caso la primera opción podría ser el Istmo de Panamá que hace 11 Ma. todavía se encontraba en un proceso de cierre entre América del Sur y América del Norte (Coates et al., 2004), por lo que los mares que conectaban al Pacífico y al Atlántico podrían constituir tal barrera, por otra parte, podría ser el extremo norte de la Cordillera de los Andes ubicada a lo largo de Ecuador, Colombia y Venezuela. Aunque también podría considerarse una acción conjunta de ambas barreras. Antes de mencionar el cambio de curso que debe constituir la barrera para comprender no sólo la disyunción de *M. watsonii*, sino también la de *M. guilandinae guilandinae*, debe considerarse que el cladograma conformado por los datos de distribución geográfica no está considerando todas las especies



Fig. 23. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 1 con edad de 14.3 Ma. ubicado en el Clado A de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. revoluta*, *M. nothacacia*, *M. townsendii*. Puntos de distribución azules: *M. myriadenia punctulata*, *M. watsonii*, *M. guilandinae guilandinae*. Puntos verdes: Distribución superpuesta. Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a los Andes y/o Zona de Amotepe-Huancabamba.



Fig. 24. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 2 (no reconocido como disyunto) con edad de 11 Ma. ubicado en el Clado A de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. myriadenia punctulata*. Puntos de distribución azules: *M. watsonii*, *M. guilandinae guilandinae*. Línea verde: Barrera sugerida. Línea verde punteada: Barrera sugerida del nodo anterior.



originales de la filogenia de *Mimosa*, el clado además está integrado por otras especies distribuidas en la Cuenca del Amazonas (*M. colombiana* y *M. rufescens rufescens*). De tal forma que la distribución de *M. myriadenia punctulata* y *M. guilandinae guilandinae* potencialmente debe estar superpuesta con la de otras especies del clado. Reconocer la distribución disyunta de este nodo se vuelve imposible dada la falta de información geográfica de otros taxones de la base de datos.

**Nodo 3 (1.5 Ma.).-** Posteriormente como parte de este mismo clado con especies ampliamente distribuidas en el Neotrópico, se reconoce de nuevo otro nodo con distribuciones disyuntas, el conformado por *M. watsonii* y *M. guilandinae guilandinae*, en este caso *M. watsonii* es la única especie, de acuerdo con Simon et al. (2011), con distribución en Mesoamérica y *M. guilandina guilandinae* en la filogenia original es hermana de *M. rufescens rufescens* también con distribución en el Amazonas, de tal forma que la posibilidad de superposición de las distribuciones es baja (Fig. 25.). La acción del Istmo de Panamá, o los Andes al norte de Colombia y Venezuela, pueden estar constituyendo la barrera o las barreras que modulan la distribución de estos taxones. Hace 1.5 Ma. el Istmo se encontraba ya conformado con una configuración igual a la que conocemos hoy en día, de tal forma que el efecto de barrera que pudo haber operado en ese momento tendría que ver con la posibilidad de utilizarlo o no como corredor biológico, entre América del Sur y América del Norte.

**Nodo 4 (7 Ma.).-** Dentro del clado andino se identifica otro nodo con distribución disyunta, entre el clado integrado por *M. nothacacia* y *M. townsendiii* que se distribuyen precisamente en los valles interandinos de la zona de Amotape-Huncanbamba, y *M. revoluta* que igual se distribuye al interior de los Andes pero más hacia el sur incluso hasta Bolivia (Fig. 26). La Depresión del Río Huancabamba podría constituir la barrera que separa tales distribuciones, como se ha propuesto para otros grupos de organismos. Dividiendo las especies norteñas de las del sur de los Andes.

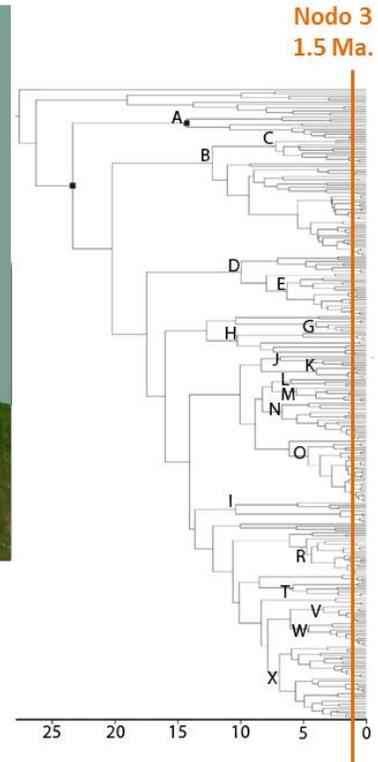


Fig. 25. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 3 con edad de 1.5 Ma. ubicado en el Clado A de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. guilandinae guilandinae*. Puntos de distribución azules: *M. watsonii*. Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a los Andes norteños, Istmo de Panamá y/o Cuenca del Amazonas. Líneas verdes punteadas: Barreras sugeridas de los nodos anteriores.

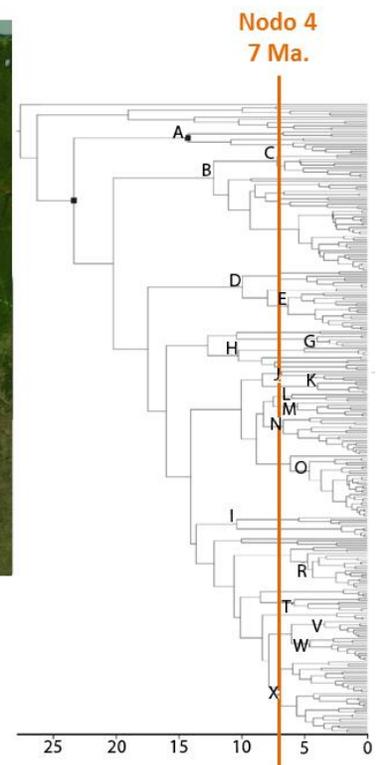


Fig. 26. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 4 con edad de 7 Ma. ubicado en el Clado A de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. nothacacia*, *M. townsendii*. Puntos de distribución azules: *M. revoluta*. Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a la Zona de Amotep-Huancabamba. Línea verde punteada: Barrera sugerida del nodo anterior.

## CLADO C

**Nodo 5 (5 Ma.).-** El clado C está anidado dentro del clado B, que comprende especies endémicas, distribuidas en elevaciones media, en el Trópico Seco de los Andes peruanos entre un clado conformado por *M. montana montana* y *M. weberbauerii*, y la terminal *M. montana sandemanii*, la aparición de este nodo disyunto hace aproximadamente 5 Ma. puede relacionarse, igual que en el nodo 4, a la zona de Amotape-Huancabamba como esa interrupción entre los Andes norteños y sureños, con *M. montana sandemanii* en la parte norte de dicha zona y *M. montana montana* y *M. weberbauerii* hacia el sur (Fig. 27). Resulta interesante tanto en la filogenia como en los patrones de distribución disyunta que se trate de un grupo parafilético al considerar a *M. weberbauerii* como especie hermana de dos variedades de *M. montana*. Además de que presente una distribución disyunta respecto a sus taxones hermanos, lo que sugiere revisar de nuevo la taxonomía de la especie.

**Nodo 6 (<1 Ma.).-** Se identifica un último nodo con distribución disyunta en el clado C, entre *M. montana montana* al este de la Cordillera de los Andes, en la región del Amazonas y *M. weberbauerii* en los valles interandinos (Fig. 28). Se trata de un evento de especiación reciente hace menos de 1 millón de años, que se asocia a la presencia de una barrera, en este caso muy posiblemente a la vertiente y elevaciones orientales de la cordillera en esta región peruana.

## CLADO J

**Nodo 7 (3 Ma.).-** El clado J es equivalente a la serie *Habbasia* de Barneby (1991), integrado potencialmente por 10 especies asociadas a tierras bajas húmedas y cálidas, de este clado forma parte *M. pigra* una de las plantas más invasivas del mundo (Lowe et al., 2000). El análisis espacial de vicarianza identifica un nodo con distribución disyunta entre dos de sus variedades *M. pigra berlandieri* distribuida en México y Centroamérica, *M. pigra dehiscens* distribuida en zonas húmedas de Perú, Bolivia y Guyana Francesa (Fig. 29). Esta distribución se asocia a una barrera geográfica que potencialmente podría ser o los Andes colombianos y venezolanos o el Istmo de Panamá, dada la distancia entre las distribuciones, se sugiere que el evento cladogenético puede estar potencialmente asociado a la dispersión a larga distancia.

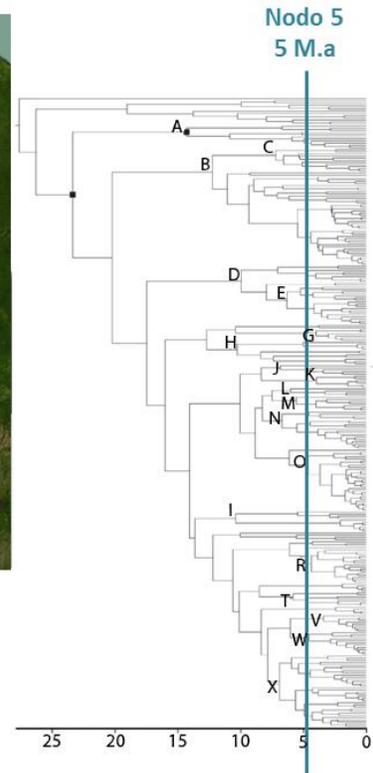
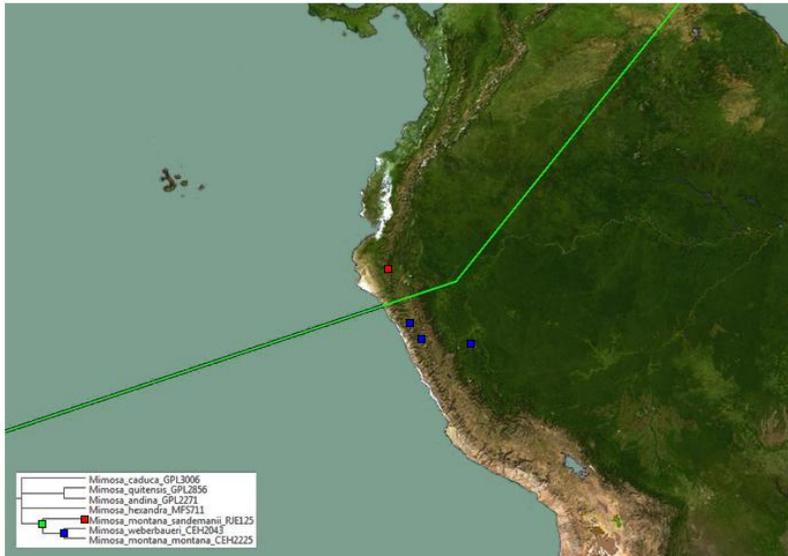


Fig. 27. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 5 con edad de 5 Ma. ubicado en el Clado C de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. montana sandemanii*. Puntos de distribución azules: *M. weberbaueri*, *M. montana montana*. Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a la Zona de Amotepe-Huancabamba.

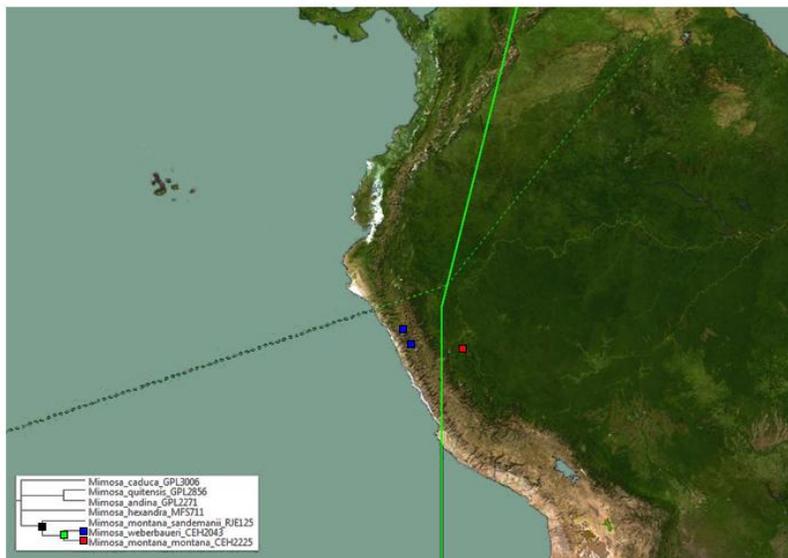


Fig. 28. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 6 con edad de >1 Ma. ubicado en el Clado C de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. montana montana*. Puntos de distribución azules: *M. weberbaueri*. Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a los Andes. Línea verde punteada: Barrera sugerida del nodo anterior.

## CLADO T

**Nodo 8 (2.5 Ma.).-** El clado T es un clado taxonómicamente heterogéneo integrado en su mayoría por especies de la subserie *Mimosa*, la mayoría de las especies están ampliamente distribuidas en el Neotrópico y comúnmente se encuentran en áreas de disturbio. Sin embargo, se identificó un patrón de distribución disyunto para un nodo en este clado entre dos taxones hermanos, *M. albida albida* que concentra su distribución en México y Centroamérica, con puntos de distribución aislados en Perú y Bolivia, y *M. casta* que se distribuye principalmente en América del Sur principalmente en Brasil, Venezuela y Colombia, y las Antillas, además de algunos registros en Panamá en la zona del canal y en Veracruz (Fig. 30). No resulta tan obvio identificar alguna barrera que sea congruente a la propuesta por el análisis, podría tratarse de la Cuenca del Amazonas o incluso los Andes al norte de América del Sur, aunque también podría tratarse de un evento de dispersión entre Mesoamérica y posiblemente con alguna región de las Antillas.

**Nodo 9 (2.5 Ma.).-** De forma aproximadamente simultánea en el mismo clado T, estaba ocurriendo otro evento cladogenético, entre la especie *M. tequilana* que es endémica a la zona de Jalisco y Nayarit en México, y la variedad *M. debilis debilis* de amplia distribución principalmente en América del Sur (Fig. 31), dada la amplia distancia que separa ambas distribuciones y lo restringido de la distribución de *M. tequilana*, relacionar una barrera resulta complicado, esta búsqueda puede verse oscurecida por un evento de dispersión a larga distancia, y la otra opción podría tener que ver con la barrera que produjo el aislamiento de la especie restringida *M. tequilana*, que potencialmente podría asociarse a la Faja Volcánica Transmexicana como el elemento del relieve más reciente en México y al cual se encuentra asociada la distribución de *M. tequilana* en su sector más occidental.

## CLADO V y W

**Nodo 10 (6 Ma.).-** El nodo identificado en este punto establece una distribución disyunta para dos clados de la filogenia. Uno es el clado V, que comprende a la serie *Lactifluae* y *M. acapulcensis* y *M. sousae* de la subserie *Mimosa*, con una distribución restringida al sur de México. El otro es el clado W restringido a los Andes, con muchos elementos endémicos restringidos a un valle interandino (Fig. 32). La barrera de nuevo puede asociarse al Istmo de Panamá y los mismos Andes, pero la característica más sobresaliente es el Océano Pacífico que

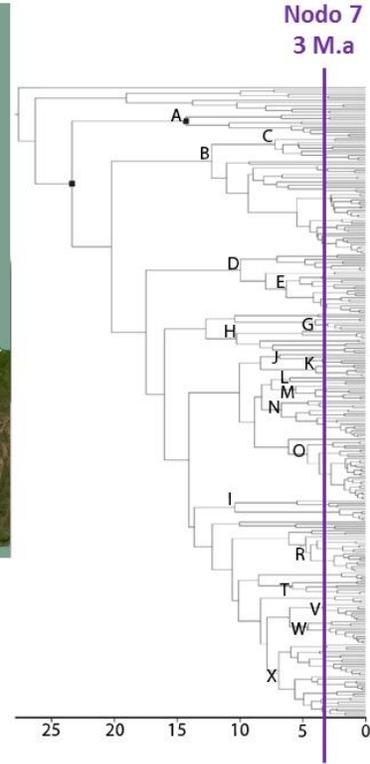


Fig. 29. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 7 con edad de 3 Ma. ubicado en el Clado T de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. pigra berlandieri dehiszens*. Puntos de distribución azules: *M. pigra*. Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a los Andes norteños, Istmo de Panamá y/o Cuenca del Amazonas.

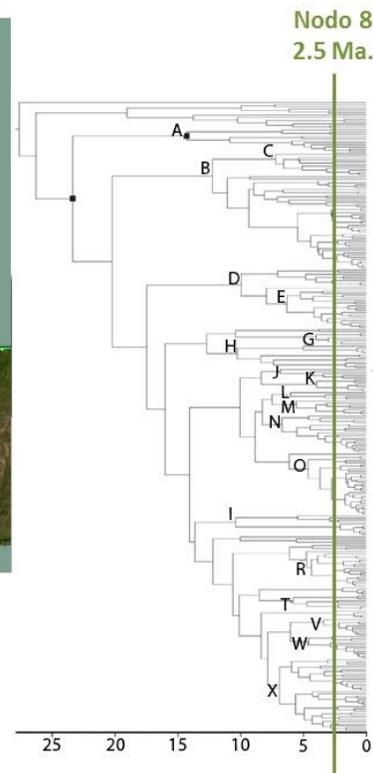


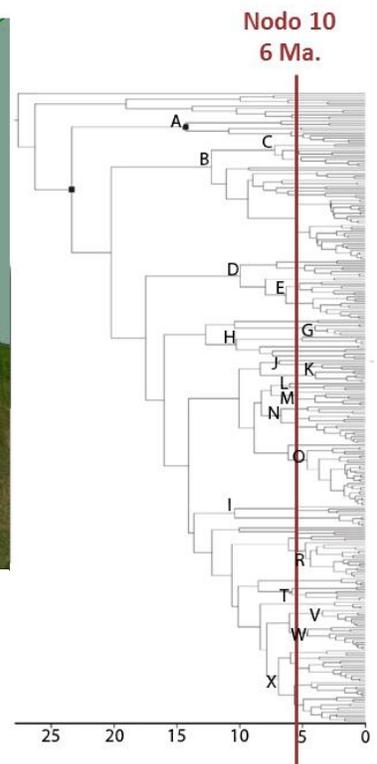
Fig. 30. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 8 con edad de 2.5 Ma. ubicado en el Clado J de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. albida albida*. Puntos de distribución azules: *M. casta*. Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a los Andes norteños, Istmo de Panamá y/o Cuenca del Amazonas.



Fig. 31. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 9 con edad de 2.5 Ma. ubicado en el Clado J de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. tequilana*. Puntos de distribución azules: *M. debilis debilis*. Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a los Andes norteños, Istmo de Panamá, Cuenca del Amazonas y/o Faja Volcánica Transmexicana.



Fig. 32. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 10 con edad de 6 Ma. ubicado entre el Clado V y W de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: Clado W (andino). Puntos de distribución azules: Clado V (mexicano). Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a los Andes norteños, Istmo de Panamá, Cuenca del Amazonas y/o Océano Pacífico.



separa ambas zonas, que además de fungir como barrera presenta la oportunidad de dispersión de propágulos por medio de las corrientes oceánicas que conectan ambas zonas. Un aspecto de relevancia para el presente trabajo es que este nodo con distribución disyunta relaciona áreas de endemismo reconocidas por el análisis de endemidad, del clado V todas las especies pertenecen a alguna área de endemismo ya sea el área Tehuantepec o Oaxaca-Balsas. Tales áreas se ha propuesto que están relacionadas por compartir algunos taxones y tener una distribución contigua. Por su parte el clado W, de las 8 especies incluidas en la filogenia, 4 forman parte de dos áreas de endemismo reconocidas por el presente estudio: Perú y Perú-Ecuador, ambas áreas localizadas en la Zona de Amotape-Huancabamba, muy posiblemente relacionadas y separadas precisamente por la Depresión del Río Huancabamba.

#### **CLADO W**

**Nodo 11 (4 Ma.).-** Posteriormente dentro del clado W, se reconoce un nodo más con distribución disyunta entre un clado con las especies *M. woodii*, *M. boliviana* y *M. rusbyana* que no forman parte de ninguna área de endemismo reconocida por el análisis de endemidad, y con el clado de las especies que forman parte de las áreas de endemismo en la zona Amotape-Huancabamba *M. pectinatipina*, *M. loxensis*, *M. ctenodes*, *M. incarum*, a excepción de *M. polycarpa polycarpa* que no forma parte de ninguna área de endemismo. Aquí la barrera que separa las distribuciones del primer clado ubicado en los Andes bolivianos, en la vertiente occidental cuyas pendientes se dirigen hacia el desierto de Atacama en Chile y las especies distribuidas en Amotape-Huancabamba entre Perú y Ecuador (Fig. 33). En este caso sugerentemente la barrera se desplaza hacia el sur de la posible distribución original del clado W, ésta podría asociarse a la Cordillera de los Andes y su cambio de dirección al sur de Perú y su frontera con Bolivia. Además de la posibilidad de una barrera climática entre un clima semiseco en Amotape-Huancabamba a uno más árido entre Perú y Bolivia asociado al desierto de Atacama.

#### **7.2.2.- Análisis 2**

A continuación se enlistan los tres nodos con distribución disyunta identificados sólo con el Análisis 2, con 40% de superposición entre distribuciones. Cabe mencionar que el Análisis 2 identificó a su vez todos los nodos con distribución disyunta del Análisis 1.

## CLADO J

**Nodo 12 (6.8 Ma.).**- Este episodio cladogenético identificado por el Análisis 2 es previo al nodo con distribución disyunta del clado de las variedades *M. pigra berlandieri* y *M. pigra dehiscens* (Nodo 7). El presente nodo identifica la distribución disyunta de todo el clado J, de amplia distribución, entre *M. dormiens* y el clado de mencionado de *M. pigra* (Fig. 34). Sin embargo, al analizar la distribución de *M. dormiens* y las barreras propuestas por el Análisis Espacial de Vicarianza se aprecia que tiene una distribución discontinua desde el delta del Amazonas hasta Nayarit, lo que genera una barrera intermitente, que requeriría de una explicación poco parsimoniosa. Además las zonas de superposición no se restringen a una sola zona sino que tienen una distribución discontinua, en las costas de Jalisco y Colima, en el Istmo de Tehuantepec, Veracruz y en Nicaragua. Por estas razones no se acepta este nodo como de distribución disyunta entre grupos hermanos.

## CLADO N

**Nodo 13 (6.7 Ma.).**- De acuerdo con Simon et al. (2011) el clado N está integrado por especies con una distribución principal en el noroeste y centro de Brasil con algunos elementos ampliamente distribuidos: *M. tenuiflora*, *M. schomburgkii* y *M. gemmulata gemmulata*, éstos en la muestra hecha por los autores mencionados (Fig. 35). Este nodo marca una distribución disyunta entre *M. tenuiflora* y *M. schomburgkii*, sin embargo, sólo se cuenta con datos georreferenciados de estas dos y no del resto del clado. Si bien *M. tenuiflora* tiene algunos registros en América del Sur su distribución principal es en México y Centroamérica, de *M. schomburgkii* sólo contamos con un par de registros en Honduras y Nicaragua, pero por otras fuentes de información se sabe que está ampliamente distribuida en América del Sur (<http://www.discoverlife.org/>). En la filogenia original, *M. tenuiflora* es hermana de otras especies con distribución principalmente sudamericana, de tal forma que de contar con más información geográfica del clado probablemente no se reconocerían distribuciones mutuamente disyuntas en él y no se podría reconocer este nodo.

## CLADO S y T

**Nodo 14 (8.5 Ma.).**- Todas las especies del clado S se restringen al cerrado de Brasil y Bolivia, (que también podría reconocerse como la región del Chiquitano al este de Bolivia) a

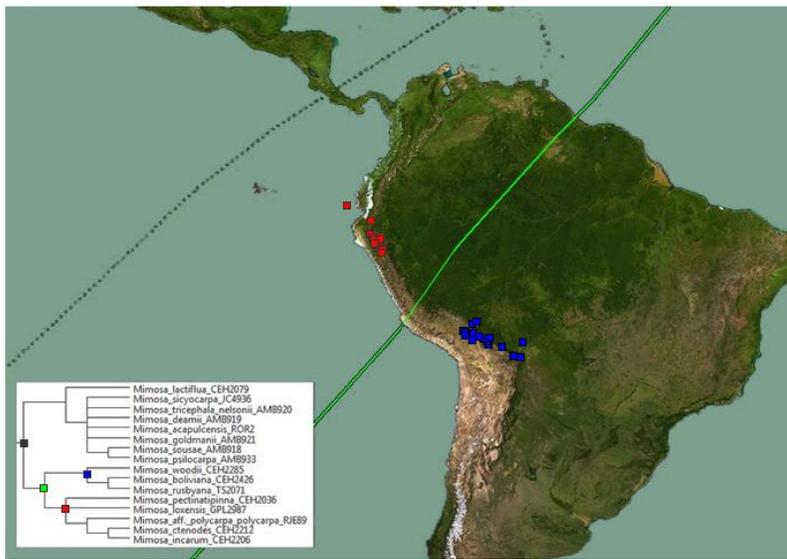


Fig. 33. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 11 con edad de <4 Ma. ubicado en el Clado W de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. pectinatipinna*, *M. loxensis*, *M. polycarpa polycarpa*, *M. ctenodes*, *M. incarum*. Puntos de distribución azules: *M. woody*, *M. boliviana*, *M. rusbyana*. Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a la Zona de Amotepe-Huancabamba y/o el Desierto de Atacama. Línea verde punteada: Barrera sugerida del nodo anterior.

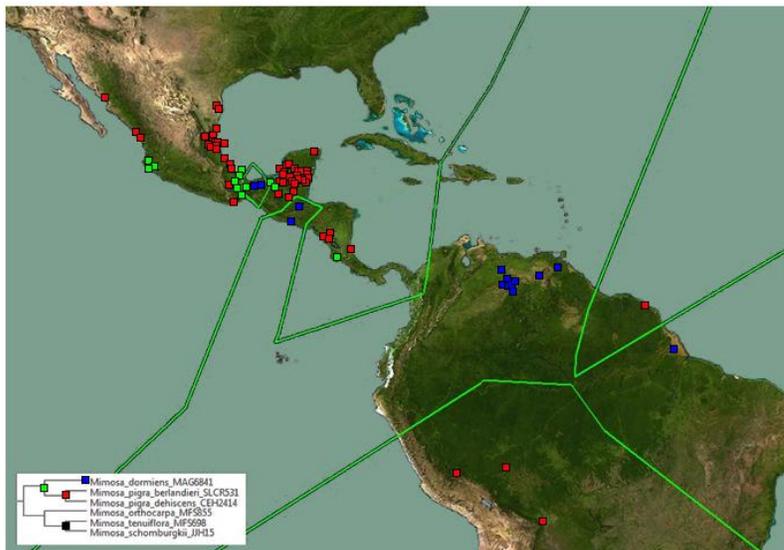
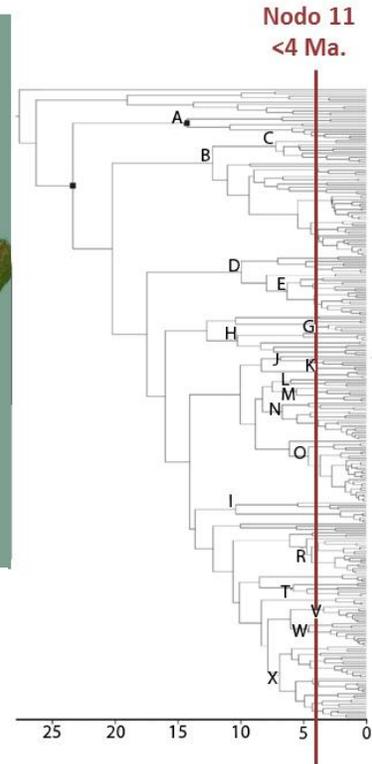
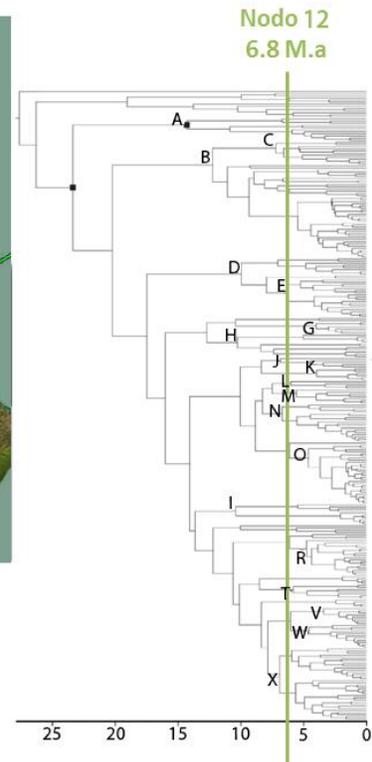


Fig. 34. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 12 (no reconocido como disyunto) con edad de 6.8 Ma. ubicado en el Clado J de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. pigra berlandieri*, *M. pigra dehiscens*. Puntos de distribución azules: *M. dormiens*. Línea verde: Barrera sugerida.



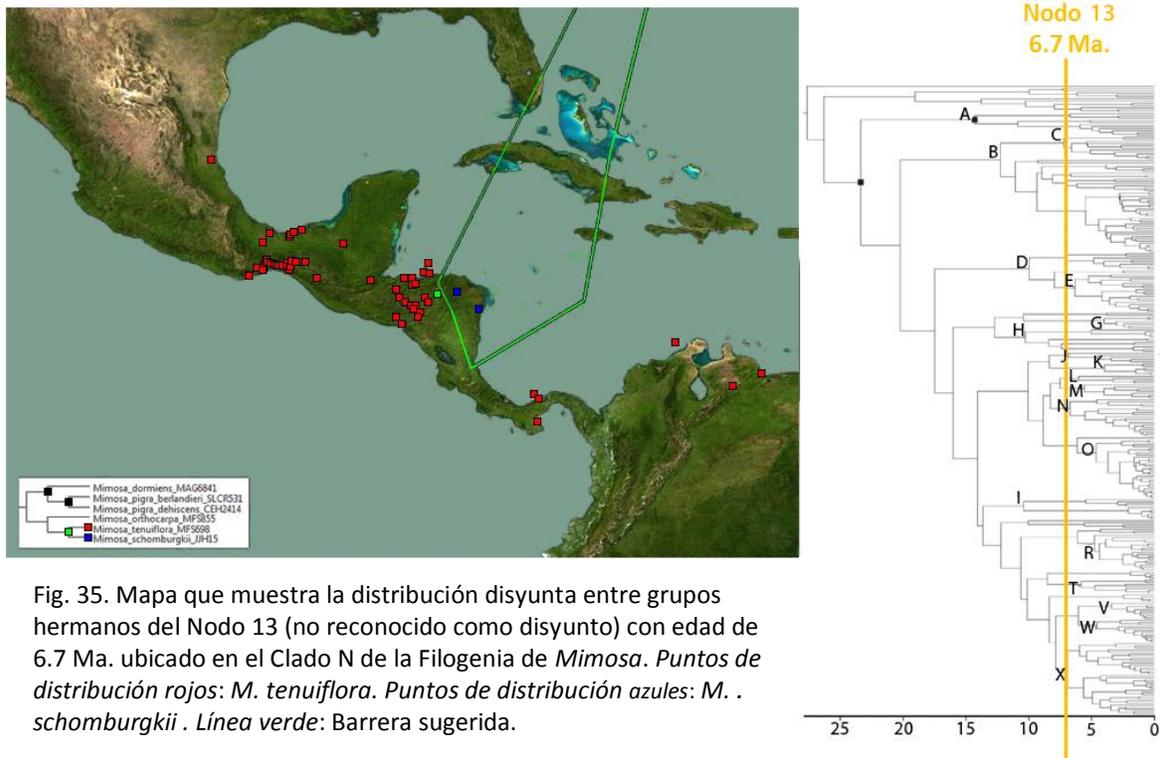


Fig. 35. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 13 (no reconocido como disyunto) con edad de 6.7 Ma. ubicado en el Clado N de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. tenuiflora*. Puntos de distribución azules: *M. schomburgkii*. Línea verde: Barrera sugerida.

excepción de *M. xanthocentra* que tiene una distribución más amplia a lo largo de Centroamérica y América del Sur. Del clado T se sabe que la mayoría de la especies están ampliamente distribuidas en el Neotrópico y comúnmente se encuentran en áreas de disturbio. El nodo identificado aquí reconoce como distribuciones disyuntas a las de ambos clados y potencialmente podrían serlo, a pesar de que *M. xanthocentra* está ampliamente distribuida y se concentra en el Cerrado de Bolivia, teniendo como otros lugares de distribución Venezuela, Amotape-Huancabamba en Perú y Centroamérica (Fig. 36). Esta amplia distribución está fuera de la principal concentración del clado T que es México y la parte norte de Centroamérica. A pesar de la superposición parcial se puede determinar la presencia de una barrera, justo en medio de las principales concentraciones de taxones de ambos clados ya sea la Cuenca del Amazonas que corre paralela a la barrera propuesta por el Análisis o de nuevo el Istmo de Panamá y las restricciones que tiene como corredor biológico. Temporalmente este nodo es previo a los dos nodos dentro del clado T, identificados tanto por el Análisis 1 como el 2. La hipótesis de un evento de dispersión a larga distancia, entre Mesoamérica, que corresponde al clado S, y el Cerrado de Bolivia, también conocido como la región del Chiquitano, que corresponde al clado T, puede ser factible si se toma

en cuenta que dicha región ha sido considerada como un área históricamente estable y que potencialmente ha fungido como un refugio climático, al menos a lo largo del Holoceno (Werneck et al., 2011).

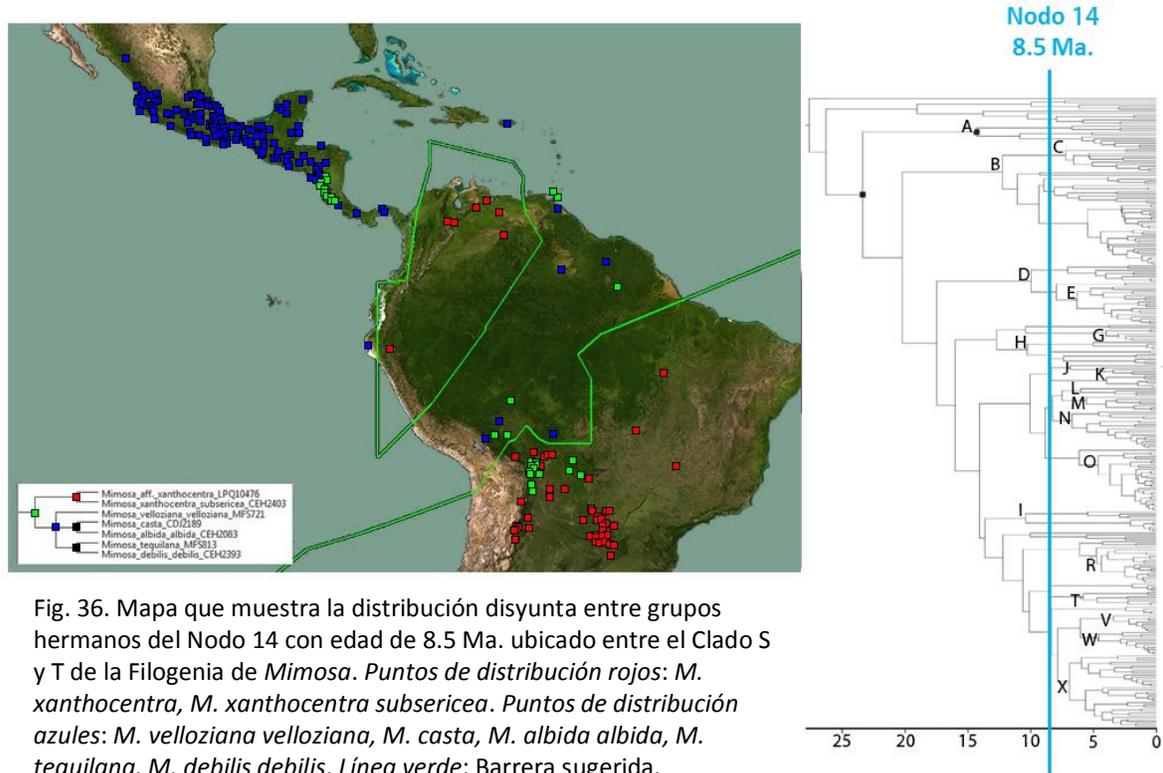


Fig. 36. Mapa que muestra la distribución disyunta entre grupos hermanos del Nodo 14 con edad de 8.5 Ma. ubicado entre el Clado S y T de la Filogenia de *Mimosa*. Puntos de distribución rojos: *M. xanthocentra*, *M. xanthocentra subsericea*. Puntos de distribución azules: *M. velloziana velloziana*, *M. casta*, *M. albida albida*, *M. tequilana*, *M. debilis debilis*. Línea verde: Barrera sugerida, posiblemente asociada a los Andes norteños, Istmo de Panamá y/o Cuenca del Amazonas.

## 8.- DISCUSIÓN

La evolución biogeográfica del género *Mimosa*, es un proceso complicado de develar dada las características de la distribución geográfica del género, debido a que existen especies con una distribución muy restringida y otras con una amplia distribución. Antes de enfocarnos en los resultados hay que reconocer que las colecciones biológicas son la fuente de información más importante y disponible para realizar estudios como el presente. La base de datos georreferenciados elaborada fue construida con base en este tipo de información, donde el Herbario Nacional de México (MEXU) fue la principal fuente. Este tipo de información suele presentar sesgos de muestreo, los cuales pueden ser una fuente de error de tal forma que es posible que más que los patrones de endemismo se estén describiendo los patrones de colecta a lo largo de la historia de las expediciones botánicas. Para saber si existe o no un sesgo en el muestreo sería necesario relacionar de qué forma se distribuyen las localidades de colecta en función de los proyectos de inventariado florístico que se han llevado a cabo, para poder reconocer si existe un aglutinamiento de las localidades y si se distribuyen homogéneamente en el territorio.

Respecto a las metodologías llevadas a cabo en esta investigación, se eligió el análisis de endemidad por medio del criterio de optimización implementado por el software NDM/VNDM, debido a que identifica áreas de endemismo superpuestas y parcialmente superpuestas, aspecto que no comparte con otras metodologías; esto permite la identificación de patrones formados por procesos de diversas índoles y que pueden formar estos patrones no totalmente disyuntos y en ocasiones complicados de identificar. Estos procesos formadores son tanto históricos como ecológicos y pueden actuar a distintas escalas espaciales, lo que hace necesario explorar distintas formas y tamaños de cuadrícula en los análisis. Conforme aumenta el tamaño de cuadrícula se pasa de una escala local a una escala más regional. De la misma forma se eligió implementar una cuadrícula rectangular para poder hacer más claros ciertos patrones que podrían verse oscurecidos por la cuadrícula cuadrangular. Al observar regionalizaciones previas, varias de las regiones al sur de México (Morrone, 2005; 2014) presentan una forma alargada de Este a Oeste, como la Costa Pacífica Mexicana, Sierra Madre del Sur y la Cuenca del Balsas, por lo cual se optó por celdas rectangulares más largas en el eje de las "x" (longitud) para poder obtener patrones que pudieran ser congruentes con estas regiones que han sido comprobadas múltiples veces para otros grupos de organismos, y por lo cual se podría esperar que *Mimosa* tuviera un patrón similar.

### **8.1.- Patrones de endemismo**

La identificación de las áreas de endemismo es importante porque permite postular hipótesis sobre la historia de las unidades geográficas y su biota (Cracraft, 1985, 1994; Morrone, 1994; Morrone y Crisci, 1995). La búsqueda de componentes bióticos (entendidos como conjuntos de taxones integrados espacio-temporalmente, debido a una historia común que caracterizan un área en particular) y la comprensión de la forma en que se relacionan y estructuran, llevarán a una teoría unificadora sobre el origen de la vasta y hasta ahora compleja biodiversidad del territorio mexicano (Morrone, 2005). Identificar y analizar los patrones de endemismo del género *Mimosa* representa un buen objeto de estudio, ya que al tratarse de un género grande y ampliamente distribuido, puede darnos indicios sobre el origen y conformación de los principales biomas donde *Mimosa* se distribuye en México.

De acuerdo con Martínez-Bernal et al. (2008) de las especies del género que se encuentran en México, 59% son endémicas. Bajo el enfoque del presente estudio, el porcentaje es un poco menor (50%). Sin embargo, ambos porcentajes no son comparables, ya que el primer estudio se enfoca en las especies de *Mimosa* con distribución de los límites geopolíticos de México y no lo hace con base en el concepto de endemismo de Plantnik (1991), sino bajo la consideración de si la distribución de las especies de *Mimosa* están o no restringidas a los límites del territorio nacional. Debido a la metodología utilizada para reconocer taxones endémicos en el presente trabajo, en la que no se consideran como especies endémicas a aquellas que no formen parte de un área de endemismo como tal, el número de endemismos es ligeramente menor al reportado para *Mimosa* en México, con 52 especies endémicas, a diferencia del estudio de Martínez et al. (2008) que reporta 59 especies endémicas para el país. Sin embargo, cabe destacar que el endemismo previamente reconocido para México se vuelve a hacer evidente y se reconocen como endémicos a la mayoría de los taxones que ya habían sido reportados como tales.

De los cinco análisis implementados, aquel en el cual se aplicó una cuadrícula de 1.5°x1.5° fue el que logró identificar una cantidad mayor de áreas de endemismo sin ser descartadas como tales posteriormente, por lo que se sugiere utilizar esta escala de análisis para nuevos estudios, donde se abarque un área geográfica similar y en la que se trabaje con plantas con características como las del género *Mimosa*. Por su parte, el análisis donde se aplicó una cuadrícula de 2°x2°, resultó tener una escala problemática y demasiado grande para las características de este estudio, debido a que tendía a agrupar variedades y especies consideradas ajenas a las áreas de

endemismo establecidas, ya sea por tener distribuciones o hábitats diferentes a los de los taxa considerados endémicos por el resto de los análisis. Así mismo, al menos dos áreas identificadas por este análisis fueron descartadas como tales (Centroamérica-México y Sonora Chihuahua). En este sentido, se recomienda no utilizar una escala como esta en estudios posteriores y similares al presente.

La gran mayoría de las 18 áreas de endemismo reconocidas para el género *Mimosa*, fueron congruentes con delimitaciones previas de regiones biológicamente importantes de México, Centroamérica, Perú y Ecuador, ya sea por su diversidad, endemismo, ambos, o por delimitar regiones con condiciones ambientales particulares. Sin embargo, algunas áreas no forman parte de estas regionalizaciones o lo hacen de forma parcial. Tal es el caso del área Centroamérica-México, que si bien podría asociarse a un tipo de vegetación, el bosque tropical caducifolio, no se caracteriza por una diversidad particular y/o endemismos, reafirmando la consideración de descartarla como un área de endemismo.

Acorde a la concentración geográfica de la diversidad de *Mimosa* en México, las áreas de endemismo se distribuyeron al sur del territorio nacional en lo que se ha considerado de acuerdo a Morrone (2014) como el Neotrópico y la Zona de Transición Mexicana. De la misma forma, las áreas de endemismo se distribuyeron acorde a los principales tipos de vegetación donde *Mimosa* se desarrolla, de entre los que destaca el bosque tropical caducifolio al que pueden asociarse la mayoría de los patrones de endemismo del género en México, y en menor medida en las zonas áridas y semiáridas al matorral xerófilo, bosque espinoso y de forma muy particular al matorral submontano de la Sierra Madre Oriental. Cabe mencionar que es también el bosque tropical caducifolio el tipo de vegetación donde se identifican las áreas de endemismo para Perú, Ecuador y Centroamérica.

De las regiones que pueden considerarse de mayor importancia como centros de endemismo para el género destacan en primer lugar la Cuenca del Río Balsas, al que se asocian ocho áreas de endemismo y la Vertiente del Pacífico al que se asocian once áreas de endemismo, ambas regiones incluyendo áreas con distribución compartida entre éstas. La Cuenca del Río Balsas y la Vertiente del Pacífico, particularmente la Costa Central desde Jalisco a Oaxaca, bajo ciertos enfoques pueden considerarse como parte de una misma unidad. De acuerdo con Lott y Atkinson (2005) en el tratamiento que hacen de las comunidades del Trópico Seco en México y Centroamérica reconocen ambas regiones como parte de una misma comunidad llamada

Guerrerense y que se encuentra al centro de la distribución del trópico seco desde Sonora a Costa Rica, lo que bajo el principio de la distribución media (Colwell y Lees, 2000) sería donde tenderán a concentrarse la diversidad y endemismo de este tipo de vegetación. La Cuenca del Balsas se encuentra separada de la Costa Central del Pacífico por la Sierra Madre del Sur, uniéndose a ésta sólo por la vertiente del Balsas en Michoacán y Colima. Ambas áreas comparten muchas especies, sin embargo, ésta última es considerada por Lott y Atkinson (2005) y otros autores (Kohlman y Sánchez C., 1984; Rzedowski, 1991) como un área importante de endemismo distinta a la Costa Central del Pacífico.

Espinosa et al. (2006), por medio de un Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE), describen para el género *Bursera* 11 áreas de endemismo para el Pacífico mexicano, y en su cladograma de áreas recuperan dos clados principales, uno antillano que se relaciona con la evolución tectónica de las Grandes Antillas y un segundo clado ligado a la historia biogeográfica del trópico subhúmedo, que en su mayor parte se encuentra sobre la vertiente del Pacífico. Estas relaciones biogeográficas en *Bursera* permiten hacer la conjetura de que las áreas de endemismo para *Mimosa* obtenidas del lado del Pacífico estén más relacionadas entre ellas, que con las que se distribuyen del lado del Golfo de México o las Antillas.

De acuerdo con Hogan (2014), en general los bosques tropicales caducifolios mexicanos tienen una mayor cantidad de endemismos de plantas en comparación con el resto de los bosques tropicales caducifolios en el Neotrópico, lo cual se vincula a los resultados obtenidos para *Mimosa*, en relación a que la diversidad y endemismos del género podrían estar relacionados principalmente a este tipo de vegetación y por lo tanto a la historia de su establecimiento en el Neotrópico. La amplitud de la diversidad de *Mimosa* y sus patrones de endemismo en ese sentido podrían constituir una guía para comprender el endemismo en el trópico seco mexicano y se podría sumar a otros estudios que han hecho uso de grupos diversos y con una gran concentración de endemismos, como *Bursera* (Espinosa et al., 2006; Becerra, 2005), para intentar comprender el establecimiento de este bioma en México.

## **8.2.- Patrones de distribución disyuntos entre grupos hermanos**

Los resultados del análisis espacial de vicarianza muestran en primer lugar que de los 54 nodos de la filogenia generada a partir de los datos de distribución con los que se contaba, no todos pudieron ser identificados como distribuciones disyuntas o vicariantes. Esto sienta las bases

para considerar que los principales procesos que dieron origen a la diversificación del género no son del tipo históricos, es decir por procesos de vicarianza y dispersión a larga distancia sorteando barreras importantes, sino que nos permite inferir otros procesos más del tipo ecológico, más recientes en el tiempo geológico. Del primer análisis que permite una superposición del 20% de las distribuciones se identificaron 11 nodos disyuntos, es decir, el 20% de los nodos de la filogenia en relación a los datos de distribución del centro de diversificación mexicano. Del segundo análisis con 40% de superposición se identificaron 14 nodos disyuntos, el 26% de los nodos de la filogenia. Sin embargo, de los tres nodos extra identificados en este segundo análisis sólo uno tiene posibilidades para considerarse con distribución disyunta.

No se identificaron nodos disyuntos entre taxones con distribución endémica de México o Mesoamérica; las distribuciones disyuntas entre grupos hermanos se dio entre elementos con distribución en México y en América del Sur. Respecto a especies consideradas relevantes, por formar parte de áreas de endemismo en el presente estudio, sólo se identificaron con distribución disyunta a *M. tequilana* (parte del área Jalisco-Nayarit) y el clado V, con especies pertenecientes a las áreas Tehuantepec, Oaxaca-Balsas y Faja Volcánica-Balsas.

No obstante, las disyunciones entre nodos identificadas por el análisis son de gran importancia informativa y permiten establecer ciertas pautas para el desarrollo de la diversidad de *Mimosa* en el Neotrópico, lo cual tienen implicaciones directas en la diversidad mexicana del género. Esto permite plantear ciertos escenarios de los procesos que han dado lugar a la actual distribución de *Mimosa*, tomando en cuenta que sólo se está identificando una mínima porción de los patrones que son informativos respecto al proceso que les pudo dar origen. El resto de los patrones de distribución requieren de otro tipo de explicaciones, sin embargo, el interpretar parte de los procesos que han configurado la distribución de *Mimosa*, dan claridad y pueden sumarse a las explicaciones propuestas para el resto de los patrones de distribución en la presente investigación. La identificación de nodos disyuntos asociados potencialmente a barreras, permiten identificar que efectivamente *Mimosa* tiene un componente histórico en su historia biogeográfica, que puede asociarse con eventos de vicarianza y dispersión. En segundo lugar, estos procesos se asocian con la historia más antigua de *Mimosa*, al ubicarse en un momento temprano de la evolución del mismo, en el origen del clado más tempranamente diversificado de la filogenia y que algunos de los elementos de amplia distribución con presencia en México también pueden ser

identificados por este proceso. Con base en este postulado se puede dar como comprobada la hipótesis propuesta para la investigación.

De los 11 nodos disyuntos reconocidos, seis nodos tienen que ver con distribuciones disyuntas entre América del Sur y México-Centroamérica, un nodo donde la Cordillera de los Andes pueden estar funcionando como barrera, dos nodos donde la barrera podría estar asociada a la Depresión del Huancabamba en Perú y dos nodos que podrían tener como barrera cuerpos de agua asociados también a los Andes, lo que pone de manifiesto su importancia en el proceso de diversificación no sólo de *Mimosa*, sino de la flora Neotropical. Estudios filogenéticos recientes han mostrado que el levantamiento andino ha actuado tanto como ruta de dispersión como promotor de la rápida diversificación en los hábitats montañosos a través de especiación alopátrica y el desplazamiento ecológico, así como del establecimiento de la flora de las tierras bajas de la Amazonía (Antonelli et al., 2009). El nodo con distribución disyunta más antiguo de la filogenia, con una edad de 14.3 Ma. se ubica en el clado A, el más tempranamente diversificado, que marca una disrupción entre un grupo andino y otro con una distribución más amplia en el Neotrópico, justo en la Depresión del Huancabamba y a ambos lados de los Andes. En el Mioceno medio, hace 17-11 Ma., los Andes Centrales experimentaban el levantamiento de la Cordillera Este, lo que ocasionó que el occidente de la Amazonía se viera gradualmente sumergido creando un sistema de lagos y tierras sumergidas conocido como el Lago Pebas, el cual tenía conexión con la progresión del Mar Caribe al norte (Wesselingh et al., 2002, 2010). Si este sistema fue tan largo e interconectado como sugieren, debió actuar como una barrera biótica entre los Andes y el este del Amazonas y la región de la Guyana, lo que ha sido corroborado por las reconstrucciones biogeográficas para las tribus *Isertiae* y *Cinchoneae* de la familia *Rubiaceae* (Antonelli et al., 2009). Es posible que la primera disrupción del género *Mimosa* en América del Sur, haya sido ocasionada por este sistema lacustre, de tal forma que el grupo andino quedara restringido a los Andes, mientras que el grupo hermano posterior a la desecación del Lago Pebas y con el establecimiento del sistema pluvial actual del Amazonas, ampliara su distribución tanto en la Cuenca del Amazonas como en el resto del Neotrópico. El lago Pebas, no sólo podría constituir una barrera geográfica sino un medio de dispersión a larga distancia, si se considera que algunas especies de *Mimosa* cuentan con propágulos que se dispersan por medio de cuerpos de agua.

De acuerdo con Sarkinen et al. (2012) el trópico seco se desarrolló y diversificó a la par del levantamiento de los Andes, en respuesta al aislamiento geográfico y la limitación a la dispersión,

que la heterogeneidad fisiográfica promovía, lo que sugiere que el clado más tempranamente diversificado de *Mimosa*, pudo establecerse en este bioma, hace aproximadamente 14 Ma y quedando restringido a esta área hasta la actualidad.

Las subsecuentes distribuciones disyuntas asociadas con los elementos con distribución en los Andes son más recientes. Dos de ellas tienen que ver con la Depresión del Huancabamba, también conocido como el Portal Andino Occidental o la Brecha de Guayaquil, históricamente se ha reconocido como una barrera de larga duración entre los Andes Centrales y los del Norte (Antonelli et al., 2009). De hecho, desde el Eoceno hasta el Mioceno medio se sugiere que esta área experimentó constantes invasiones y regresiones marinas (Santos et al., 2008). Los nodos con distribución disyunta se identificaron en el Mioceno tardío hace 7 Ma. para el nodo 4 en el clado A, y 5 Ma. para el nodo 5 en el clado C., de tal forma que una invasión marítima no pudo haber intervenido como barrera que produjera el aislamiento biótico. Dado que la barrera estaba ya establecida, los dos mecanismos que podrían explicar la distribución disyunta podrían ser ya sea eventos de dispersión entre estas dos porciones de los Andes o estar en relación a las fluctuaciones climáticas en la Cuenca del Huancabamba, posiblemente por un aumento en la humedad que fragmentara una distribución más amplia del trópico seco durante las dos edades identificadas para tales nodos. Aunque estudios recientes han demostrado que la zona de Amotape-Huancabamba no constituye una barrera para la dispersión (Mutke et al., 2014), las condiciones en la zona hace 7 y 5 Ma. pudieron fomentar que actuara efectivamente como una barrera que fragmentara la distribución de los clados mencionados. Cabe decir que resulta más probable que se trate de un evento de dispersión entre estas dos porciones de los Andes, debido a que se ha sugerido que los fragmentos de trópico seco en esta región de los Andes, se han mantenido muy aislados y estables a lo largo del tiempo, a pesar de su proximidad (Särkinen et al., 2012).

Posteriormente, hace 4 Ma. dentro del clado W, se ubica el nodo 11 con distribución disyunta entre la zona de Amotape-Huancabamba y los Andes a la altura del Altiplano peruano-boliviano, sobre la Cordillera Oriental. La región del Altiplano históricamente se ha caracterizado por sus condiciones de aridez, durante el Mioceno se infiere una alternancia de fases pluviales, secas y de semi-aridez (Mortimer et al., 1974). Durante el Plioceno, hasta inicios del Pleistoceno (5.3-2.5 Ma.) se desarrollan formaciones potencialmente lacustres (El Batea, Quillagua y Chiuchiu) y el registro fósil de *Megatherium medinae* (Casamiquela, 1969), sugiere un ambiente arbóreo y

relativamente húmedo (Ortlieb, 1995). Bajo este escenario, se podría reconocer una amplia distribución del grupo que correspondería al clado W de la filogenia, particularmente durante el Mioceno, donde las fases pluviales y semiáridas podrían permitir el establecimiento de una vegetación como del trópico seco, similares a las de la zona de Amotape-Huancabamba, una fase de mayor humedad en el Plioceno y la aparición de un sistema lacustre, potencialmente pudo constituir la barrera que originara a estas especies del clado W, que actualmente se encuentran restringidas a la Cordillera Oriental, dadas las condiciones de extrema aridez del Altiplano peruano-boliviano.

El último nodo (6, clado C) con distribución disyunta, se puede relacionar con un momento muy reciente en la evolución del género, hace menos de un millón de años y relaciona a *M. weberbaueri* y *M. montana montana*; las distribuciones restringidas de estos taxones se encuentran exactamente a ambos lados de los Andes a la altura de Perú; dada la edad del nodo y su distribución se sugiere un evento de dispersión cruzando los Andes, de la zona más árida sobre la vertiente del Pacífico a una zona de mayor humedad en la Cuenca del Amazonas, por lo que este evento, además, podría significar un cambio de hábitat.

Respecto a los nodos hermanos con distribución disyunta que se distribuyen en América del Sur por una parte y en la otra en México y/o Centroamérica, se identifican cuatro nodos con patrones de distribución disyunta similares: *M. watsonii*/*M. guilandinae guilandinae* (nodo 3, clado A), *M. pigra berlandierii*/*M. pigra dehiscentes* (nodo 7, clado J), *M. casta*/*M. albida albida* (nodo 8, clado T) y *M. tequilana*/*M. debilis debilis* (nodo 9, clado T). En la filogenia calibrada en el tiempo, el evento de disyunción de la distribución entre estos taxones se sitúa en un intervalo relativamente corto de tiempo, entre los 3 y 1.5 millones de años, lo que sugiere su asociación a un mismo proceso vicariante. Además, por la amplia distribución actual de las mencionadas *M. pigra*, *M. albida*, *M. casta* y *M. debilis*, es factible que en el pasado reciente tuvieran una distribución incluso más amplia, ofreciendo más posibilidades para la interrupción del flujo génico entre sus poblaciones. Por medio de la aparición de una barrera no del tipo física (las cuales como se mencionó dado el tiempo de disyunción estimado, ya estaban establecidas) sino una barrera climática, generada a partir de lo que se conoce como una zona de anisotropía negativa preexistente, esta puede ser una cadena montañosa, una franja árida, etc., que dadas las condiciones climáticas se hace cada vez más efectiva hasta convertirse en una verdadera barrera (Zunino y Zullini, 2003). Las potenciales zonas de anisotropía negativa podrían ser las barreras que

ya estaban presentes, la Cordillera de los Andes sobre Colombia y Venezuela, el Istmo de Panamá y por supuesto la Cuenca del Amazonas, que de acuerdo con Pennington et al. (2000), en ella pudo desarrollarse el Trópico Seco con una distribución más amplia. En consecuencia, las interpretaciones dado el tiempo de aparición de las barreras geográficas se vuelven más laxas, y la funcionalidad de la barrera como tal no depende del momento de su aparición, sino de las condiciones que la vuelven efectiva.

El clima global, hace 3 Ma. en el Plioceno, era particularmente cálido, ya que se experimentaba un periodo conocido como el Óptimo Climático del Plioceno Medio (3.3 – 2.9 Ma.), en el que las temperaturas medias globales fueron sustancialmente más cálidas en un periodo continuo y se asocia a un nivel del mar entre 15 y 25 m superior a los niveles actuales y en la que había una menor aridez continental (Chandler et al, 1994), lo que lleva a postular que fue este periodo y las posteriores fluctuaciones entre los últimos 3 a 1.5 Ma. (Potts, 2013), los que interrumpieron la continuidad del hábitat de estos grupos de *Mimosa*, posiblemente por un aumento en la humedad y una proliferación del trópico húmedo sobre la Cuenca del Amazonas. En ese sentido, vale la pena considerar las hipótesis de Pennington et al. (2000), que sugiere una distribución más amplia del trópico seco en la Amazonía en periodos más fríos y secos del Pleistoceno, y que permite inclinarnos por una hipótesis vicariancista para las distribuciones disyuntas entre América del Sur y Mesoamérica, así como de las disyunciones entre elementos del sur de Brasil y Bolivia, en el Plioceno medio. El Óptimo Climático del Plioceno Medio, aunado al cierre pleno del Istmo de Panamá hace 3.5 Ma. plantea la posibilidad de que dadas las condiciones de mayor humedad sobre el Ecuador, existiera una vía terrestre para el desplazamiento de estos taxones hacia México y Centroamérica estableciéndose así un proceso de vicarianza dependiente del desplazamiento de *Mimosa*.

Otro nodo con distribución disyunta entre América del Sur y Mesoamérica es el que se ubica entre los clados S y T (nodo 15), con una edad de 8.5 Ma., aunque existe cierta superposición entre las distribuciones es posible establecer una barrera, esta barrera al igual que en las distribuciones disyuntas anteriores puede asociarse a la Cuenca del Amazonas y de forma sugerente a las condiciones acuáticas que todavía ofrecía el Lago Pebas, las cuales al parecer persistieron hasta hace 7 Ma., dado que la barrera es preexistente a el evento cladogenético, la evidencia apunta más a un evento de dispersión a larga distancia entre los cerrados de Brasil y

Bolivia al sur, y el ya emergido Escudo de Guyana al norte de América del Sur. La distribución superpuesta actual, debe estar relacionada con posteriores episodios de expansión del área de distribución de ambos clados.

Por último, se encuentra el nodo con distribución disyunta entre los clados V (mexicano) y W (andino), asociado con una barrera hace 6 Ma. Si bien dada la distancia que separa actualmente la distribución de ambos clados, es posible asignar una gran cantidad de barreras geográficas. Por su restricción a zonas de endemismo bien delimitadas y restringidas, consideraremos como barrera al Océano Pacífico, entre Perú y Tehuantepec en México. Y se sugiere que el proceso que dio origen a esta distribución disyunta fue la dispersión a larga distancia. Las costas de Ecuador y Perú se caracterizan por la confluencia de varias corrientes marinas, como la Corriente de Humboldt, la Corriente Ecuatorial del Sur, etc. Actualmente existe una corriente llamada Corriente de Costa Rica, que tiene su origen en la Contracorriente Ecuatorial del Norte, y que lleva aguas desde Costa Rica o incluso de más hacia el sur por efectos de las Corrientes de Colombia y Panamá, hasta el Golfo de Tehuantepec, en las costas de Oaxaca, a lo largo de toda la costa centroamericana (Lemaitre y Alvarez-León, 1992). Si bien hace 6 Ma. el Istmo de Panamá aún no se encontraba totalmente constituido, es posible que una corriente similar a la que se observa hoy en día, en las costas centroamericanas se haya dado a finales del Mioceno permitiendo la dispersión entre Perú y el sur de México.

### **8.3.- Origen, expansión y diversificación de *Mimosa* en el Neotrópico con base en procesos históricos y ecológicos**

Las evidencias filogenéticas sugieren que *Mimosa* proviene de América del Sur, el clado A de la filogenia, el más tempranamente diversificado se distribuye principalmente en los Andes y el Amazonas. Dado el tiempo de diversificación estimado por la filogenia calibrada en el tiempo, por medio de los relojes moleculares aplicados a la filogenia (Simon et al., 2011), se ha estimado que el trópico seco ya estaba establecido en México (Becerra, 2005) y que el tiempo en el que se diversificó el primer clado estrictamente mexicano (clado B en la filogenia de Simon et al., 2011) hace aproximadamente 12 Ma. este tipo de vegetación se encontraba en su máxima tasa de diversificación y expansión, particularmente hacia el sur, en lo que actualmente corresponde a la depresión del Balsas y la vertiente central del Pacífico mexicano. De acuerdo a Becerra (2005), la Sierra Madre Occidental y la porción Oeste de la Faja Volcánica Transmexicana ya se encontraban

formados, lo que propició las condiciones óptimas para el desarrollo del trópico seco, al bloquear las tormentas árticas y los vientos provenientes del norte.

El registro fósil del Oligoceno de Puebla (28 Ma.), que es el registro más antiguo identificado para el género, aunque no es considerado como punto de restricción en la datación de la filogenia, es compatible con el marco de tiempo estimado para la evolución del género (28 Ma. para el nodo base de *Mimosa*; Simon et al., 2011) y por sí mismo plantea un origen norteamericano para *Mimosa*. Tal nodo base, considera no sólo a *Mimosa* sino también a los géneros hermanos, *Piptadenia* y *Stryphnodendron*. Éstos géneros a su vez tienen identificado su registro fósil más antiguo en la misma localidad y tiempo geológico del registro fósil de *Mimosa*: Los Ahuehuetes, Puebla, en la formación Coatzingo (*Piptadenia chiangii*, *Stryphnodendron emarginatum* y *Stryphnodendron morroni*, Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005). Esto sugiere un origen norteamericano no sólo de *Mimosa*, sino del linaje al que pertenece el género, lo cual apoya la hipótesis de un origen en Norte América para el género.

Bajo el supuesto de que los folíolos fósiles hayan sido correctamente identificados, es posible que estos registros correspondan a parte de un linaje que dio origen a los representantes actuales de *Mimosa*, *Piptadenia* y *Stryphnodendron*. Esto a su vez plantea una migración de este linaje hacia América del Sur siguiendo la hipótesis de la Flora Boreotropical (Wolfe, 1975), se haya diversificado en el cono sur, para que posteriormente *Mimosa* se incorporara a México como parte del Gran Intercambio Biótico Americano, dando lugar a la gran diversificación del género en el país, donde además se ha sugerido existía ya un trópico seco y en expansión. Esta hipótesis, significa desde luego la extinción del linaje ancestral en México, sugiriendo así un proceso de desplazamiento del género hacia América del Sur y no así un proceso de dispersión o ampliación del área de distribución de *Mimosa*.

Otros fósiles pertenecientes a la subfamilia Mimosoideae (*Prosopis* y *Acacia*; Miranda 1963; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005) complementan reportes previos del grupo en América del Norte desde el Paleógeno (Daghlian et al. 1980; Crepet y Taylor 1985; Herendeen y Dilcher 1990; Wheeler y Baas 1992; Luckow, 1995). Esta evidencia, sugiere un origen Norteamericano para la subfamilia, de la que forma parte *Mimosa*, lo que podría sentar las bases para poder postular la hipótesis de que un linaje ancestral del género se haya desplazado de América del Norte hacia América del Sur.

Esto no quiere decir que no existan fósiles con una edad similar o más antiguos en América del Sur, que se ajusten al origen sudamericano planteado por la filogenia, dada la concentración de la diversidad del género en América del Sur y en el sentido de que el clado más tempranamente diversificado se distribuye en esta zona. Además de que la distribución actual tanto de *Piptadenia* como *Stryphnodendron* se concentra en la Amazonía y otras partes de América del Sur (*Piptadenia* sólo con cuatro especies con distribución en México; Lewis et al., 2005), lo que sugiere un origen sudamericano para *Mimosa*. En este sentido, el registro fósil del Oligoceno de Puebla, podría ser explicado por una antigua migración desde América del Sur hacia América del Norte, con base en que existen evidencias de migraciones cada vez más antiguas desde América del Sur hacia América del Norte, previas al pleno cierre del Istmo de Panamá (Montes et al. 2012; Bacon et al., 2015). Ambas hipótesis sobre el origen del género *Mimosa*, no dejan de ser especulativas hasta que se acumulen más evidencias fósiles y se desarrollen estudios filogenéticos y biogeográficos, que lleven a cabo muestreos cada vez más exhaustivos del género y grupos relacionados.

El fenómeno de diversidad y endemismos de *Mimosa* en México, puede englobarse dentro del fenómeno de la megadiversidad del territorio nacional. Una de las explicaciones más difundidas es que la posición del país representa la zona de contacto natural entre las biotas Neártica y Neotropical, las cuales evolucionaron independientemente durante un largo periodo de tiempo. Desde una perspectiva florística, las floras de las regiones frías y templadas se le atribuye un origen Neártico, mientras que a la flora del trópico húmedo se le ha atribuido un origen Neotropical. Para el trópico seco se asume de igual forma un origen Neotropical, mientras que para el matorral xerófilo se ha atribuido un origen Neártico. Sin embargo, las floras de estas dos formaciones vegetales parecen estar cercanamente relacionadas, por lo que asociarlas ya sea a la región Neártica o Neotropical no se puede asegurar (Pérez-García et al. 2010; Van Devender, 2000). Tal dilema, se relaciona directamente con el presente estudio, ya que *Mimosa* se distribuye principalmente en estos dos tipos de vegetación. A lo cual, el establecimiento del género podría ofrecer una explicación sobre el propio establecimiento de estos tipos de vegetación.

En principio, significa reconocer un origen norteamericano de ambos tipos de vegetación, con elementos con un origen antiguo y que formaron parte de la Flora Boreotropical, la cual es una hipótesis que postula la presencia de biota tropical en el Hemisferio Norte durante el Eoceno, periodo durante el cual el clima global era muy cálido y permitía el establecimiento de elementos tropicales en altas latitudes, con el aumento en distancia entre Europa y América del Norte y el

descenso en las temperaturas globales durante el Oligoceno, esta conexión tropical se perdió y los grupos de plantas involucrados fueron desplazados hacia el sur, incluyendo América del Sur (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985 a, b; Tiffney y Manchester, 2001). El registro fósil, sugiere que *Mimosa* formó parte de este desplazamiento hacia América del Sur, mientras que otros elementos, como *Bursera* (Becerra, 2005), la familia Orchidiaceae (Van den Berg et al., 2000) y otros grupos, además de desplazarse a otras regiones, permanecieron en México y comenzaron a constituir el trópico seco mexicano, como una adaptación a las nuevas condiciones estacionales del clima global (Graham, 2011), y como consecuencia de la actividad tectónica y volcánica durante el Oligoceno-Mioceno, que generaron nuevas áreas de sombras de lluvia, generando que las comunidades sub-húmedas remplazaran a las de vegetación húmeda (Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007), las cuales se desplazaron hacia el Sur, donde las condiciones eran más húmedas. El linaje ancestral de *Mimosa*, pudo constituir parte de esta biota desplazada, en un intervalo de tiempo dado por el registro fósil que pudo haber iniciado hace aproximadamente 28 Ma. en el Oligoceno temprano y que como máximo pudo haber concluido hace 15 Ma. que marca el inicio de la diversificación en los Andes y la Amazonía del clado de *Mimosa* más tempranamente diversificado, esto de acuerdo con los relojes moleculares aplicados a la filogenia.

Posteriormente *Mimosa* se incorpora al trópico seco mexicano, ya sea como parte del Gran Intercambio Biótico Americano por medio del proceso de Cierre del Istmo de Panamá o por medio de la dispersión a larga distancia. Previamente se ha sugerido con base en el establecimiento de las áreas de endemismo en los Andes peruano-ecuatorianos y las del sur de México, localizadas principalmente en Oaxaca, y con base en la distribución mutuamente disyunta del clado V y W de la filogenia de *Mimosa*, que pudo haber un evento de dispersión a larga distancia entre ambas áreas. Esta idea es consistente con la de Pennington et al. (2006) que considera que México ha fungido como una zona de contacto biogeográfico por un largo periodo de tiempo, y no sólo después del reciente establecimiento del Istmo de Panamá. Esto además se sustenta en múltiples evidencias de posibles eventos de dispersión entre los Andes en general y el resto del Neotrópico (recopiladas en Luebert y Weigend, 2014), particularmente con Centroamérica y América del Norte, que de acuerdo a Luebert y Weigend (2014) con base en estudios filogenéticos parecen haberse originado durante el Mioceno. Así mismo el registro paleopalinológico de Centroamérica y América del Sur sugiere que los elementos tropicales, de la Región Neotropical, llegaron a México desde el Mioceno (Burnham y Graham, 1999), lo que también es congruente con lo que indica la información filogenética de *Mimosa*, que marca un

inicio de la diversificación del clado mexicano más tempranamente diversificado en el Mioceno medio y permite plantear la idea de que el intercambio biótico entre América del Norte y América del Sur ha sido continuo a lo largo del tiempo geológico y que no se puede hablar de un aislamiento total de sus biotas particulares, por lo que el concepto de Flora Neotropical tendría que ser redefinido. El entendimiento del fenómeno de la endemidad, en ese sentido, podría ofrecer una alternativa, que consiste en reconocer las características que comparten los principales Centros de endemismo en el Neotrópico, como centros exportadores de diversidad y que históricamente han fungido como centros de intercambio biótico.

Independientemente de la posibilidad de plantear un origen geográfico para el género, se ha sugerido que la acumulación de los principales linajes de *Mimosa* se ha dado en un periodo entre los últimos 15 y 3 Ma (Simon et al., 2011). Lo que nos lleva a reconocer que la actual diversidad del género tiene un origen relativamente reciente en México y que por lo tanto las explicaciones biogeográficas acerca de su distribución deben ir en relación a procesos de igual forma más recientes en el tiempo geológico. En biogeografía las explicaciones sobre la distribución de los organismos pueden abordarse desde una postura histórica, ecológica o integral. En ese sentido, es posible que el fenómeno de la distribución de *Mimosa* en México y áreas relacionadas por un lado tenga explicaciones de índole histórica, pero en su mayor parte tengan una explicación ecológica. Adoptar una postura integral respecto al fenómeno de la distribución del género en éstas áreas, permite proponer que si bien principalmente los procesos ecológicos han modulado la distribución de *Mimosa*, los procesos históricos no pueden ser descartados y tienen una influencia sobre los ecológicos y viceversa.

El centro de endemismo para *Mimosa* en México, el bosque tropical caducifolio, bosque espinoso y matorral xerófilo, asociado a la Sierra Madre del Sur, la Cuenca del Rio Balsas y la vertiente del Pacífico entre Jalisco y Oaxaca, se caracteriza por su alta heterogeneidad, que va desde el clima, distintas condiciones geológicas, topográficas, edáficas, etc. Este escenario llevado al pasado geológico, y a sabiendas que en la actualidad tales condiciones han promovido la especiación, es posible que las fluctuaciones climáticas del Cuaternario pudieran haber ofrecido oportunidades de aislamiento geográfico, resultando en especiación por vicarianza de una forma restringida y ofreciendo múltiples hábitats con condiciones ecológicas nuevas en una misma área geográfica. Además, la accidentada topografía, pudo haber fungido como refugio climático para

muchas especies tempranamente diversificadas, que actualmente comparten su distribución con especies filogenéticamente más recientes.

De forma análoga, el centro de diversidad en Brasil central se caracteriza por el aislamiento de los fragmentos de bosque tropical caducifolio, que eventualmente han constituido la generación de endemismos, ya sea por el mecanismo de especiación *in situ* postulado por Simon et al. (2011) para *Mimosa*, que involucra una limitación a la dispersión entre fragmentos de bosque tropical caducifolio o por un proceso de fragmentación del trópico seco, promovido por los cambios climáticos durante el Cuaternario, que llevaron a un proceso de vicarianza. De acuerdo con Pennington et al. (2000) el trópico seco en la Amazonía tuvo una extensión máxima hace 18,000-12,000 años, que condujo a que exista una estrecha relación histórica entre los elementos de los fragmentos actuales de este tipo de vegetación. La especiación *in situ*, como se ha mencionado, es un proceso que explica la estructura geográfica de las filogenias de muchos grupos, particularmente en el trópico seco (Pennington et al., 2006); sin embargo, el endemismo y la diversidad de *Mimosa* dada su magnitud, podría ser explicada no únicamente por este proceso, lo que nos lleva a retomar la hipótesis de refugios pleistocénicos (Haffer, 1969), en la cual por efecto del cambio climático grupos antes ampliamente distribuidos fragmentaron su distribución llevando a la generación de especies nuevas, por el aislamiento entre poblaciones. Bajo esta perspectiva la característica que podrían compartir el centro de diversificación mexicano y el brasileño es la disponibilidad de refugios climáticos, tanto para promover los eventos de especiación y como depositarios de elementos relictuales, previniendo su extinción. Ejemplos de esto son las áreas de endemismo identificadas Perú y Perú-Ecuador, que en la Zona de Amotape-Huancabamba contienen especies del clado más tempranamente diversificado de *Mimosa*, así como elementos filogenéticamente más recientes.

La reciente diversificación de *Mimosa*, en los últimos 15 Ma. significa que los eventos geológicos importantes que han modulado las características fisiográficas de México se vean limitados a este intervalo de tiempo al intentar relacionarlos al proceso de diversificación del género en el territorio nacional. Los eventos geológicos importantes se restringen sólo a algunos cambios geológicos importantes. Tanto la Sierra Madre Occidental (Ferrari et al., 2005) y Oriental (Eguiluz de Antuñano et al., 2000) ya habían concluido sus procesos de orogénesis, así como el sector central de la Faja Volcánica Transmexicana (Gómez-Tuena et al., 2007). Los principales cambios geológicos con consecuencias directas en el relieve y el paisaje en los últimos 15 Ma. son

la conformación total de la Faja Volcánica Transmexicana (que tiene sus orígenes en el Mioceno medio; Gómez-Tuena, 2007), la emersión de la Península de Yucatán (hace aproximadamente 5 Ma.; Cevallos-Ferriz et al, 2012) y el Cierre del Istmo de Panamá (que hace 11 Ma. se encontraba en un proceso de cierre, concluyendo su emersión hace 3.5 Ma.; Coates et al., 2004). El resto de los elementos del relieve mexicano se han mantenido relativamente estáticos, sin grandes cambios en su configuración (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005). La conformación del Istmo de Panamá significa una mayor posibilidad de dispersión entre los Centros de diversidad sudamericanos y el mexicano. Por otra parte, el cierre del Istmo de Panamá aunado al surgimiento de la Faja Volcánica Transmexicana pudo haber tenido un fuerte impacto sobre las condiciones de humedad. El Istmo de Panamá al interrumpir las corrientes cálidas de agua superficial entre el Océano Atlántico y Pacífico, disminuyendo la humedad en el centro de México, que dejaba de ser una Península, para dar paso a la configuración del continente americano que existe hoy en día (Castañeda-Posadas et al., 2009). Además, la conformación de la Faja Volcánica Transmexicana al generar una sombra orográfica restringiendo la humedad que podía llegar al actual Altiplano mexicano desde el Golfo de México y el sur. Consecuentemente el origen de los desiertos y semidesiertos en el centro de México, puede estar muy relacionado a estos dos eventos geológicos. Se ha sugerido que los desiertos en América del Norte son muy recientes en el tiempo geológico, con una edad estimada de 8 Ma. (Van Devender, 2000). Tal edad es compatible, con la creciente conformación tanto de la Faja Volcánica Transmexicana como del Istmo de Panamá. Se estima que la Vía Marina Centroamericana se cerró completamente hace 10 Ma. terminando el intercambio de las corrientes marinas profundas e intermedias entre el Pacífico y el Caribe (Bacon et al., 2015). Mientras que la Faja Volcánica Transmexicana a finales del Mioceno (11-7 Ma) experimentó un cambio súbito de actividad donde lavas máficas se extendieron desde Nayarit hasta Veracruz, con un patrón de migración claramente hacia el este (Gómez-Tuena et al., 2007). Ambos procesos, pudieron potencialmente restringir de forma significativa la humedad que era captada en el Altiplano mexicano, conduciendo directamente al establecimiento de las zonas áridas en esta zona.

Aunque la proporción de especies y variedades mexicanas de *Mimosa* que se distribuyen exclusivamente en zonas áridas y semiáridas, es mucho menor a las que lo hacen en el bosque tropical caducifolio, es posible reconocer algunos patrones generales del establecimiento de la vegetación asociada a este bioma. En primera instancia, considerando la estructura geográfica de la filogenia y a sabiendas de las edades estimadas del origen del trópico seco, como de las zonas

desérticas y semidesérticas, no todas las especies que geográficamente pueden considerarse asociadas a la zona desértica y semidesértica de México fueron muestreadas para la elaboración de la filogenia de *Mimosa*. Sin embargo, se reconoce que estos elementos desérticos y más asociados a una vegetación del tipo matorral xerófilo y submontano en el caso de los taxones con distribución en la Sierra Madre Oriental, forman parte principalmente del clado B, de la filogenia. Estos taxones de forma general se encuentran indistintamente a lo largo de este clado B, salvo algunas especies particularmente sobre la Sierra Madre Oriental que forman pequeños clados exclusivos a dicha zona y zonas adyacentes. *M. martindelcampoi* y *M. leucaneoides* se consideran especies hermanas, la primera con distribución en la Sierra Madre Oriental y asociada al matorral submontano y la segunda en el Altiplano Sur, considerada parte del desierto chihuahuense. Adicionalmente otro clado integrado por *M. zygophylla*, *M. purpusii*, *M. borealis* y *M. unipinnata* que tiene una distribución exclusiva de zonas desérticas, siendo *M. purpusii* la especie con distribución más al sur, endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. El resto de las especies se encuentran en un gran clado que conforma una gran politomía y que integra elementos del trópico seco, como de zonas áridas. Si bien debe considerarse que falta resolución de las relaciones entre especies de todo el clado B, su distribución en dos biomas distintos en primer lugar podría sugerirnos que inicialmente se estableció en el trópico seco, hace 12 Ma. y que posteriormente se diversificó en las zonas áridas, al menos desde hace 8 Ma. al mismo tiempo que lo hacía en el trópico seco. La vegetación xerofítica de los desiertos mexicanos destaca por su gran diversidad y nivel de endemismos tanto a nivel de géneros como de familias (Rzedowski, 1962; Lavin et al., 2003), lo que significa que la acumulación de la diversidad en tal bioma debió suceder en un intervalo corto y reciente en el tiempo geológico, lo cual podría ser la causa de la falta de resolución del clado B mexicano donde las distancias genéticas en las especies sean tan mínimas que no hayan podido ser detectadas por los marcadores elegidos para construir la filogenia de *Mimosa*, aunque también puede deberse a la falta de un muestreo más representativo para resolver las relaciones entre las especies del clado B (Simon et al., 2011). La idea de que la diversificación del clado B, inició en el trópico seco y posteriormente en las zonas áridas es coherente, con la idea de Lott y Atkinson (2002) de que las áreas de distribución de las especies compartidas entre estos dos biomas también sugieren que la vegetación de los desiertos mexicanos se deriva del trópico seco.

La otra posibilidad que ofrece esta distinción de la distribución entre dos biomas distintos es la de ofrecer una explicación acerca del verdadero papel de la especiación *in situ*, en la

diversificación de *Mimosa* y de la estructura geográfica de su filogenia, al menos en el área de estudio. De acuerdo con Pennington et al. (2006) la estructura filogenética geográfica puede ser alta o baja, dependiendo si las especies que crecen en un determinado bioma están más relacionadas entre ellas o si están más relacionadas a las del bioma adyacente, lo que significaría que el cambio de hábitat ha jugado un papel predominante en la generación de la biodiversidad. Por el momento la falta de resolución del clado B, permite una interpretación que apunta a que el cambio de hábitat ha generado la diversidad de *Mimosa* en este clado, pero de igual forma la especiación *in situ* y el Conservadurismo del Nicho Filogenético no pueden ser descartados, especialmente si se considera que la diversificación del clado B sucedió en un intervalo reciente y corto de tiempo.

De acuerdo con los resultados, se sugiere que las áreas de endemismo Oaxaca-Balsas, Tehuantepec-Balsas y Faja Volcánica-Balsas se encuentran cercanamente emparentadas debido a que en los distintos análisis realizados, en uno se incluían ciertas especies en un área y en otro eran incluidas en otra área de endemismo. Un aspecto interesante de tales áreas era que fueron de las más diversas, al estar integradas por un mayor número de especies endémicas, particularmente el área Oaxaca-Balsas. La gama de condiciones climáticas que se establecen en el territorio oaxaqueño, permiten el establecimiento de distintas comunidades vegetales en una misma área: franjas de selvas subperennifolias en una matriz de selvas bajas caducifolias; matorrales en las áreas más secas y expuestas, o el cambio de los bosques en un gradiente altitudinal (Trejo, 2004). Por otra parte, la inclusión del Valle de Tehuacan-Cuicatlán como una zona caracterizada desértica y geográficamente bien definida, en dos áreas de endemismo: Oaxaca-Balsas y Tehuantepec-Balsas. Nos permite, sugerir de nueva cuenta que la diversificación de *Mimosa* en México, no puede estar únicamente sujeta a la especiación *in situ*, sino a la heterogeneidad ambiental y a la colonización de otros hábitats.

Los clados hermanos V y W en la filogenia de *Mimosa*, tienen una distribución disyunta, lo que permite identificar un patrón vicariante o al menos en este caso dadas las condiciones de la geografía a un evento dispersión a larga distancia. Los taxones de tales clados además forman parte de dos áreas de endemismo identificadas en este trabajo (Tehuantepec y Oaxaca-Balsas), lo que podría llevarnos a pensar que estas áreas tienen una historia común en su conformación. Es difícil asegurar si el evento de dispersión que se estima ocurrió hace 6 Ma. fue de México a los Andes o la inversa. Sin embargo, si analizamos el contexto filogenético de ambos clados se detecta

que son hermanos del clado U, más tempranamente diversificado y con distribución principal en lo que se considera América del Sur Subtropical (Paraguay, Argentina, Uruguay, y sur de Brasil), por lo que resulta lógico pensar que el grupo se originó en América del Sur y posteriormente se dispersó hacia a México. Las especies que conforman el clado V, se asocian al bosque tropical caducifolio, lo que apoya la hipótesis de la especiación *in situ* y por conservadurismo del nicho filogenético, y aunque dichas especies confluyan en un área de endemismo integrada por elementos asociados a vegetación xerofítica, mantienen su preferencia por el trópico seco. Por lo que se sugiera que las áreas Tehuantepec y Oaxaca-Balsas representan una hibridación biogeográfica.

La presencia de *M. torresiae* y *M. aculeaticarpa* var. *desmanthocarpa* en el área de Tehuantepec, así como de *M. calcicola*, *M. mollis* y *M. texana* var. *filipes* en la de Oaxaca-Balsas, apuntan a la integración de estos patrones de endemismo por diversos orígenes ya que estas especies, forman parte del clado B, lo que significa que provienen de un linaje más tempranamente diversificado y de origen mexicano. Esto puede indicar cómo la alta diversidad de estas áreas se pudo ir integrando a lo largo del tiempo geológico. En principio por su heterogeneidad, lo que permite tener un mosaico de distintos biomas en una misma área, brindando la oportunidad de ocupar y diversificarse en hábitats distintos, y al mismo tiempo genera especiación mediante el aislamiento en refugios climáticos. El otro componente es la capacidad para recibir elementos alóctonos de distancias tan lejanas como la depresión del Huancabamba en Perú.

Se ha sugerido que el centro de diversidad y endemismo constituido en el occidente de México en la vertiente central del Pacífico y la Cuenca del Balsas para el Trópico Seco, se expandió hacia el sur, en la dirección opuesta a la que siguió la flora del Amazonas a lo largo de la cuenca del Atlántico, evidencias de ello la flora compartida con Centroamérica (17%) y América del Sur (36%; (Lott y Atkinson, 2002; 2006). Como se mencionó anteriormente las áreas de endemismo para el género *Mimosa* en México de igual forma que para el bosque tropical caducifolio se concentran en la Vertiente del Pacífico y la Cuenca del Balsas. Bajo esta coincidente perspectiva se sugiere que la diversificación reciente de *Mimosa* en México y áreas relacionadas consiste básicamente de tres procesos:

1).- La especiación *in situ*, que genera la estructura geográfica de la filogenia y lleva al establecimiento de elementos muy restringidos que fueron reconocidos por el análisis de endemidad, los cuales permitieron reconocer las principales áreas de diversidad y endemismo de *Mimosa* para México. Esta capacidad del género que comparte con otros grupos del trópico seco, pudo haber evolucionado, en principio como proponen Simon et al. (2011) por el aislamiento entre fragmentos del trópico seco y por una limitada capacidad de dispersión entre fragmentos. Pennington et al. (2000) postulan que la distribución actual fragmentada del trópico seco en la Amazonía, debe ser considerada en relación con las fluctuaciones climáticas del Cuaternario y que este tipo de vegetación tenía una distribución más amplia en periodos más fríos y secos del Pleistoceno. La hipótesis de la especiación *in situ* puede estar muy relacionada a esta concepción de un trópico seco fragmentado. En México al contrario se reconoce una franja de relativamente continua de este tipo de vegetación, desde Sonora hasta Costa Rica, sin embargo existe otro factor que caracteriza al trópico seco mexicano y que conduce al mismo tipo de aislamiento que podría proporcionar una distribución fragmentada, este es la heterogeneidad ambiental, resultado de las diferencias en la litología, el relieve, los diferentes tipos de suelo, la disponibilidad de agua y los regímenes de disturbio a los que está expuesto este tipo de vegetación (Gentry, 1995; Menaut et al., 1995; Trejo, 1996; Pérez-García et al., 2001; 2010). Esta heterogeneidad propicia además de la generación de endemismos una gran acumulación de diversidad, al proporcionar toda una variedad de hábitats que las especies del trópico seco han ido ocupando a lo largo del tiempo. Trejo (2005) llevó a cabo un análisis de la diversidad local y regional que caracteriza al trópico seco mexicano y reconoce además de una alta diversidad local, una elevada diversidad regional, de tal forma que el recambio de especies es muy alto y existe muy poca similitud en la composición de especies, incluso en sitios contiguos. La autora no reconoce un solo factor predictivo de la diversidad, reconociendo que la heterogeneidad ambiental es la que ha marcado las pautas de la diversificación de este tipo de vegetación a nivel local, y considera que las áreas donde se distribuye pueden considerarse como islas ecológicas, donde la diversificación se ha llevado de forma local y en aislamiento relativo. Bajo este escenario, puede sugerirse que el desarrollo del endemismo en *Mimosa* en México, se esté dando por una especialización a la gama de condiciones ambientales que ofrece cada sitio, por medio de especiación *in situ*. En ese sentido, se habla de especiación no por barreras del tipo físicas, sino del tipo ecológicas, bajo un escenario de alta heterogeneidad ambiental.

2).- Un segundo proceso podría relacionarse con las fluctuaciones climáticas durante el Cuaternario, que al igual que en la Amazonía, pudieron fragmentar la distribución de grupos ampliamente distribuidos, generando así procesos de vicarianza inducidos por los cambios en el clima. A este postulado, puede sumársele el efecto que el relieve pudo tener en relación a las fluctuaciones climáticas, de forma particular en las serranías del sur de México (la Sierra Madre del Sur o la Mixteca oaxaqueña), conduciendo a la generación de especies y variedades que quedaron aisladas a los distintos valles y cañadas, que pudieron haber fungido como refugios climáticos. En el caso de *Mimosa* también podría explicar la estructura geográfica de la filogenia en México, actuando en conjunto con la especiación *in situ*.

3).- Además de la especiación *in situ* y la especiación por refugios climáticos que podrían explicar la estructura geográfica de la filogenia y los endemismos restringidos, se sugiere un tercer mecanismo que explicaría la amplia distribución del género, este es la dispersión a larga distancia como el modulador de la diversidad y distribución de los principales clados de la filogenia. Las filogenias calibradas en el tiempo, han mostrado que la dispersión a larga distancia ha sido más determinante para explicar la amplia distribución de muchos grupos de plantas más que las explicaciones que se han hecho basándose en la teoría de la Tectónica de Placas (Crisp et al., 2004, Linder y Hardy, 2004; Pennington y Dick, 2004; Renner, 2004, 2005; Pennington et al., 2006). El enfoque de la escuela de la Biogeografía cladística o de la vicarianza (Nelson y Platnik, 1981, Humphries y Parenti, 1999) se fundamenta precisamente en esta segunda teoría. De acuerdo con la información filogenética calibrada en el tiempo para *Mimosa* y el análisis espacial de vicarianza de este trabajo, sólo algunos de los nodos tienen una distribución disyunta y algunos de estos podrían indicar eventos de dispersión. Por lo que se sugiere que algunos eventos cladogenéticos fueron producidos por medio de dispersión a larga distancia, propiciando el establecimiento y diversificación de especies y clados nuevos en áreas nuevas. Bajo esta perspectiva los centros de endemismo y diversidad del género podrían jugar un papel muy importante como generadores y además receptores de tales elementos alóctonos. En este sentido, muchos de los patrones endémicos de distribución de *Mimosa* podrían estar reflejando este proceso de intercambio biótico a lo largo del tiempo entre los distintos centros de diversidad del género: Brasil, México, los Andes, etc. La estructura geográfica de la filogenia presentada por Simón et al. (2011) hace evidente la relación de cada nodo con una misma zona geográfica, pero por otra parte muestra también que una zona geográfica en particular puede relacionarse con varios momentos de la filogenia, de tal forma que una misma zona geográfica puede contener clados tempranamente

diversificados y más recientes en la filogenia, lo que sugiere que debió haber existido un intercambio biótico entre zonas geográficas.

Dentro del intercambio biótico entre América del Sur y América del Norte para *Mimosa*, se debe considerar no solo la capacidad de dispersión, sino la capacidad de establecimiento en hábitats nuevos. Bontemps et al. (2016) postulan que hay una diferencia de preferencia por los simbiontes rizobiales de las especies de *Mimosa* endémicas del centro de diversidad brasileño y las endémicas del centro de diversidad mexicano, donde las primeras prefieren betaprotobacterias pertenecientes al género *Burkholderia* y las segundas tienen una preferencia por las alfaprotobacterias de los géneros *Rhizobium* y *Ensifer*. Los autores sugieren que la separación geográfica de estos dos centros de endemismo afectó el tipo de simbionte elegido por *Mimosa* para cada caso, de tal forma que los taxones descendientes tuvieron que coevolucionar con la microflora rizobial local, que eventualmente resultó en un incremento de la especialización hacia un grupo particular de simbiontes. Además, reconocen que tal especialización es característica de las especies endémicas, particularmente las del clado B de la filogenia de *Mimosa* (Simon et al., 2011) que es el clado mexicano más tempranamente diversificado, clados que divergieron más recientemente de linajes brasileños, han adoptado a las alfaprotobacterias de México, pero a diferencia de las del clado B han mantenido su habilidad para nodular con *Burkholderia*, al igual que las especies ampliamente distribuidas. Estos hallazgos sugieren por una parte que muchos de los elementos endémicos han surgido por una especialización hacia las condiciones ambientales, en este caso por el tipo de simbionte disponible. Este incremento en la especialización podría propiciar la especiación *in situ*, mediante la colonización de hábitats disponibles. Por otra parte, también es posible sugerir que dada la capacidad de ciertas especies de amplia distribución y filogenéticamente recientes de poder asociarse con más de un tipo de simbionte, el que puedan colonizar ambientes distintos, lo que es congruente con la idea de que el cambio de hábitat, también ha regido parte de la diversificación del género.

Los resultados del Análisis Espacial de Vicarianza ponen en evidencia algunos de estos momentos en la filogenia del género como por ejemplo la distribución disyunta entre *M. pigra berlandieri* (con distribución en México y Centroamérica) y *M. pigra dehiscentes* (distribuida en América del Sur) del clado J, que dado el tiempo estimado de 3 Ma, apunta a un evento de dispersión a larga distancia. De igual forma en el clado T, existe una disyunción entre la variedad *M. albida albida* (México y Centroamérica) y *M. casta* (norte de América del Sur y las Antillas) que

podría indicar un evento de dispersión hace 2.5 Ma. considerando además la condiciones insular de las Antillas, donde sin duda debió ocurrir un evento de dispersión entre el continente y el sistema de islas. No obstante, el patrón que más claramente podría indicar un evento de dispersión a larga distancia es el ya mencionado caso de la distribución disyunta entre el clado V y W hace 6 Ma. Se espera que la morfología de los propágulos sea la responsable de la dispersión a larga distancia de los grupos de plantas asociados a este mecanismo. Sin embargo se ha encontrado que no hay ninguna relación entre el tipo de propágulo y la dispersión a larga distancia, y que esta última puede darse por medios poco convencionales (Higgins et al., 2003). Pennington y Dick (2004) sugieren que la capacidad de algunos propágulos de sobrevivir largos periodos en condiciones adversas, aunada a la capacidad de propagación vegetativa y la autopolinización, pueden explicar la gran capacidad de dispersión de las plantas. Para *Mimosa*, se tiene registrado el caso de *M. pigra*, que es una de las especies más ampliamente distribuidas del género, y que utiliza el agua como medio de dispersión, tanto para sus semillas como para los segmentos del fruto, así como por animales e incluso el ser humano, mediante la adhesión de sus propágulos (Smith, 2002). Si se considera que *M. pigra* tiene preferencia por los hábitats asociados a cuerpos de agua, se puede sugerir que la amplia distribución de la especie se deba en gran medida a sus mecanismos de propagación.

A pesar de esto, no se puede dejar de considerar la posibilidad de vicarianza entre estas distribuciones disyuntas, teniendo en consideración que se necesita de varios eventos de dispersión para explicar un patrón que podría estar repitiéndose en diferentes grupos dentro de *Mimosa*.

## 9.- CONCLUSIONES

Los patrones de endemismo del género *Mimosa* en el Centro de Diversidad mexicano exhiben una correspondencia con delimitaciones previas de regiones biológicamente importantes de México, Centroamérica, Perú y Ecuador, por su diversidad y/o endemismos o por delimitar regiones con condiciones ambientales particulares. Sin embargo, algunas áreas no forman parte de estas regionalizaciones o lo hacen de forma parcial, constituyendo patrones de endemismo muy particulares. Las áreas de endemismo se distribuyen principalmente en el bosque tropical caducifolio, en menor medida en el matorral xerófilo, el bosque espinoso y de forma muy particular al matorral submontano de la Sierra Madre Oriental. La Cuenca del Río Balsas y la Vertiente del Pacífico, particularmente la Costa Central desde Jalisco a Oaxaca pueden considerarse las regiones de mayor importancia como centros de diversidad y endemismo para el género en México. La amplitud de la diversidad de *Mimosa* y sus patrones de endemismo podrían constituir una guía para comprender el endemismo del trópico seco mexicano.

Los patrones de distribución en relación a las relaciones filogenéticas sugieren que los principales procesos que dieron origen a la diversificación del género en México, Centroamérica y parte de los Andes no son del tipo históricos, sino procesos más del tipo ecológico, más recientes en el tiempo geológico y que no se generan por la aparición de una barrera como tal. Aunque, se identificaron distribuciones disyuntas entre grupos hermanos, particularmente entre taxones distribuidos en América del Sur y de amplia distribución en el Neotrópico, que permiten identificar en principio que *Mimosa* en el área de estudio tiene un componente histórico en el proceso del establecimiento de sus patrones biogeográficos, que puede asociarse a eventos de vicarianza y dispersión. Por otra parte nos permite sugerir ciertas pautas para el desarrollo de la diversidad de *Mimosa* en el Neotrópico.

El registro fósil de México identificado como el más antiguo para el género, plantea un origen norteamericano para el género y se contrapone a la hipótesis de un origen sudamericano marcado por la filogenia. El registro fósil identificado como de los géneros hermanos, aunado al registro fósil de la subfamilia Mimosoideae en América del Norte, plantea la posibilidad de un origen norteamericano para *Mimosa* y un posterior desplazamiento hacia América del Sur y diversificación en esta área. Para después incorporarse al trópico seco mexicano, ya sea como parte del Gran Intercambio Biótico Americano por medio del proceso de Cierre del Istmo de

Panamá o por medio de la dispersión a larga distancia, planteando la idea de que el intercambio biótico entre América del Norte y América del Sur ha sido continuo a lo largo del tiempo geológico y que no se puede hablar de un aislamiento total de sus biotas particulares.

La reciente diversificación de *Mimosa*, en los últimos 15 Ma. significa que los eventos geológicos importantes que han modulado las características fisiográficas de México se vean limitados a este intervalo de tiempo al intentar relacionarlos el proceso de diversificación del género en el territorio nacional. El cierre del Istmo de Panamá aunado al surgimiento de la Faja Volcánica Transmexicana pudo haber tenido un fuerte impacto sobre las condiciones climáticas. Consecuentemente el origen de los desiertos y semidesiertos en el centro de México, puede estar muy relacionado a estos dos eventos geológicos. Las especies y variedades de *Mimosa* que se distribuyen exclusivamente en zonas áridas y semiáridas de México, junto con la evidencia filogenética y geológica, sugieren que la vegetación de los desiertos mexicanos se deriva del bosque tropical caducifolio.

Los procesos de diversificación recientes del género en los centros de diversidad y endemismo en el Neotrópico, particularmente en México y áreas relacionadas, pueden ser explicados por varios procesos. En principio la especiación *in situ* que caracteriza a muchos grupos del trópico seco con estructura geográfica en sus filogenias, la heterogeneidad ambiental que permite ocupar y diversificarse en hábitats distintos en una misma área, y al mismo tiempo genera especiación mediante el aislamiento en refugios climáticos. La colonización de otros hábitats mediante la dispersión a larga distancia y en menor medida la vicarianza.

El estudio que se llevó a cabo fue provechoso debido a que se lograron hacer nuevas aportaciones al conocimiento sobre el género *Mimosa* en México, Centroamérica y los Andes, las cuales lograron integrar información previa sobre la taxonomía y sistemática del género, con información sobre su distribución geográfica en dichas áreas, tomando en cuenta los tipos de vegetación en los que se distribuye y los cambios geológicos suscitados a lo largo del proceso de evolución del género. Si bien el enfoque del trabajo, logró identificar un componente histórico en la evolución biogeográfica de *Mimosa* en el área de estudio, aún queda pendiente analizar el componente ecológico de los patrones de distribución y hacer un muestreo más completo del género integrando información geográfica y filogenética para poder brindar una explicación cada

vez más completa de los procesos que dieron lugar a la diversidad y los patrones de distribución que se pueden apreciar hoy en día.

## 10.- REFERENCIAS

- Aagesen, L., Szumik C. y Goloboff P. (2013). Consensus in the search for areas of endemism. *Journal of Biogeography* 40: 2011–2016.
- Aguirre, M.Z., Kvist, L.P. y Sánchez O.T. (2006). Bosques secos en Ecuador y su diversidad. En *Botánica Económica de los Andes Centrales*. M. Moraes R., B. Øllgaard, L.P. Kvist, F. Borchsenius y H. Balslev (eds.). Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, 162-187 p.
- Alanís, G.J., Guzmán, M.A., González, M. y Cano, G. (1995). Flora Representativa de Chipinque. Árboles y Arbustos. 1era. Parte. Monterrey N. L., México. 40 pp.
- Alanís, G.J., Cano, G. y Rovalo, M. (1996). Vegetación y Flora de Nuevo León. Una Guía Botánico-Ecológica. Impresora Monterrey, S. A. de C. V. México. 251 pp.
- Anderson, S. (1994). Area and Endemism. *The Quarterly Review of Biology* 69: 451-471.
- Andrade, G., Calderon de Rzendowski, G., Camargo-Ricaldo, S.L., Grether, R., Hernández, H.M., Martínez-Bernal, A., Rico, L., Rzendowski, J. y Sousa, M. (2007). Leguminosae, Mimosoideae. Flora del Bajío y zonas adyacentes. Fascículo 150. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.
- Antonelli, A., Nylander, J., Persson, C. y Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, doi:10.1073/pnas.0811421106
- Antonelli A, Sanmartín I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403–414.
- Argollo, J. y Moourguiart P.H. (1995). Climas cuaternarios en América del Sur. La Paz: OSTOM-UMSA.
- Arias, J.S. (2010). VIP. Program published by the author. Disponible en: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/vip/>
- Ayers, T. (1999). Biogeography of *Lysipomia* (Campanulaceae), a high elevation endemic: an illustration of species richness at the Huancabamba Depression, Peru. *Arnaldoa* 6: 13–28.
- Bacon C.D., Silvestro D., Jaramillo C., Tilston Smith B., Chakrabarty P. y Antonelli A. (2005). Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112 (19): 6110–6115.
- Balleza, J.J., Villaseñor J.L. y Ibarra-Manríquez G. (2005). Regionalización biogeográfica de Zacatecas, México, con base en los patrones de distribución de la familia Asteraceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:71-78.
- Balleza, J.J., y Villaseñor J.L. (2011). Contribución del estado de Zacatecas (México) a la conservación de La Riqueza Florística del Desierto Chihuahuense. *Acta Botanica Mexicana* 94: 61-89.
- Barneby, R.C. (1991). Sensitivae censitae: A description of the genus *Mimosa* Linnaeus (Mimosaceae) in the New World. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 65 : 1-835.
- Becerra, J.X. (2005). Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 100:10919–10923.
- Berry, P. (1982). The systematics and evolution of *Fuchsia* sect. *Fuchsia* (Onagraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 1–198.
- Bontemps, C., Rogel, M.A., Wiechman, A., Mussabekova, A., Moody, S., Simon, M.F., Moulin, L., Elliott, G.M., Lacercat-Didier, L., Dasilva, C., Grether, R., Camargo-Ricalde, S.L., Chen, W., Sprent, J.I. Martínez-Romero, E., Young, J.P.W. y James, E.K. (2016).

- Endemic *Mimosa* species from Mexico prefer alphaproteobacterial rhizobial symbionts. *New Phytologist* 209: 319-333.
- Breedlove, D.E. (1986). Flora de Chiapas. Listados Florísticos de México 4. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- Brown, J.H. y Lomolino, M.V. (1998). Biogeography, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Brundin, L. (1966). Transantartic relationships. *Kungliga Svenska Vetenskaps Akademien Handling, Series 4* 11: 1-472.
- Brundin, L. (1972). Phylogenetics and biogeography. *Systematic Zoology* 21: 69-79.
- Burnham, R.J. y Graham A. (1999). The history of Neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 546-589.
- Calderon de Rzendowski, G.C. y Rzendowski, J. (2001). Flora fanerogámica del Valle de México. 2da. ed. Instituto de Ecología A.C., México.
- Calvillo-Canadell, L. y Cevallos-Ferriz, S. R. S. (2005). Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 166 (4): 671- 692.
- Camargo-Ricalde, S. L., Grether R., Martínez-Bernal A., García-García V. y Barrios del Rosal S. (2001). Especies útiles del género *Mimosa* (Fabaceae-Mimosoideae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 68: 33-44.
- Camps, S. P., y Guzmán-Arroyo, M. (2009). Estudios de la cuenca del río Santiago: un enfoque multidisciplinario. Editorial Paramo. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. «Muerte lenta del río Santiago por contaminación». Disponible en:<http://www.jornada.unam.mx/2013/03/25/politica/002n1pol>.
- Casagrande, D. y Lizarralde de Grosso, M. (2013). Areas of Endemism: Methodological and Applied Biogeographic Contributions from South America. En Current Progress in Biological Research, Silva-Opps, M. (ed.). InTech, Croacia.
- Casamiquela R. (1969). Primeros documentos de la paleontología de vertebrados para un esquema estratigráfico y zoogeográfico del Pleistoceno de Chile. *Boletín de Prehistoria de Chile* 213: 65-73.
- Castañeda-Posadas, C. y Cevallos-Ferriz S.R.S. (2007). *Swietenia* (Meliaceae) flower included in Miocene amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *American Journal of Botany* 94: 1821-1827.
- Castañeda-Posadas, C., Calvillo-Canadell L. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. (2009). Woods from Miocene sediments in Panotla, Tlaxcala, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156: 494-506.
- Cervantes-Zamora, Y., Cornejo-Olguín, S.L., Lucero-Márquez, R., Espinoza-Rodríguez, J.M., Miranda-Viquez, E. y Pineda-Velázquez, A. (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, Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Cevallos-Ferriz S. R. S., y Barajas-Morales J. (1994). Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. *International Association of Wood Anatomist Journal* 15:229–245.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. y González-Torres, E. (2005). Geological setting and phytodiversity in Mexico. En Studies on Mexican paleontology, Vega J. F., T.G. Nyborg, M. del C. Perrilliat, M. Montellano-Ballestros, S.R.S. Cevallos-Ferriz y S. Quiroz (eds.). Springer. Dordrecht, Holanda. pp. 1-15.

- Cevallos-Ferriz, S.R.S., González-Torres, E. y Calvillo- Canadell, L. (2012). Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad de México. *Acta Botanica Mexicana* 100: 317-350.
- Chandler, M., Rind, D. y Thompson, R., (1994). Joint investigations of the Middle Pliocene climate II: GISS GCM Northern Hemisphere results. *Global Planetary Change* 9: 197–219.
- Coates, A.G., Collins, L.S., Aubry, M.-P., y Berggren, W.A. (2004). The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene–Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America: *Geological Society of America Bulletin* 116 (11–12): 1327–1344.
- Colwell, R. K. y Lees, D.C. (2000). The mid-domain effect; geometric constraints on the geography of species richness, *Trends in Ecology and Evolution* 15: 288-289
- Cracraft, J. (1985). Historical biogeography and patterns of differentiation within the South America avifauna: Areas of endemism. *Ornithological Monographs*, 36: 49-84.
- Cracraft, J. (1994). Species diversity, biogeography, and the evolution of biotas. *American Zoologist* 34: 33-47.
- Cracraft, J. y Prum, R.O. (1988). Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* 42: 603-620.
- Craw, R. (1988). Panbiogeography: Method and synthesis in biogeography. En Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions. A. A. Myers y P.S. Giller (eds.). Chapman y Hall, Londres. pp.405-435.
- Crepet, W.L. y Taylor D.W. (1985). The diversification of Leguminosae: first fossil evidence of the Mimosoideae and Papilionoideae. *Science* 228: 1087-1089.
- Crisp, M.C., Cook, L. y Steane, D. (2004). Radiation of the Australian flora: what can comparisons of molecular phylogenies across multiple taxa tell us about the evolution of diversity in present-day communities? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 359: 1551–1571.
- Croizat, L. (1964). Space, time, form: the biological synthesis. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela.
- Daghlian, C.P., Crepet, W.L. y Delevoryas, T. (1980). Investigations of Tertiary angiosperms: a new flora including *Eomimosaidea plumose* from the Oligocene of eastern Texas. *American Journal of Botany* 94: 1821-1827. 67:309–320.
- Davidse, G., Sousa S. y Chater O. (1994). Flora Mesoamericana. Alismataceae a Cyperaceae. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum (London), México. 6: XIII-XIV.
- De Candolle, A. (1820). Geographie botanique. En Dictionnaire des sciences naturelles, vol. 18. p. 359-422
- Ebach, M.C. y Humphries, C.J. (2002). Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography* 29: 427–444.
- Eguiluz de Antuña S., Aranda-García M. y Marrett R. (2000). Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica de México* 53: 1-26.
- Espinosa, D., Aguilar C., Escalante T. (2003). Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. En Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Llorente-Bousquets, J. y Morrone, J. J. (eds.). Las prensas de ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp 277.
- Espinosa, D., Aguilar, C. y Ocegueda, S. (2004). Identidad biogeográfica de la Sierra Madre Oriental y posibles subdivisiones bióticas. En Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, I. Luna, J. J.

- Morrone y D.Espinosa-Organista (eds.). *Las prensas de Ciencias*, UNAM, México, D.F., p. 487-500.
- Espinosa, D., Llorente, J. y Morrone, J. J. (2006). Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography* 33: 1945–1958.
- Estrada-Castillón, E., Villarreal-Quintanilla, J.A. y Jurado-Ybarra, E. (2012). Clasificación, estructura y diversidad del matorral submontano adyacente a la planicie costera del Golfo Norte en el Noreste de México. *Botanical Sciences* 90: 1, p.37-52.
- Ferrari L., Valencia-Moreno, M. y Bryan, S. (2005). Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. *Boletín de la Sociedad Geológica de México* 57: 343-378.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1990). Regionalización biogeográfica. Mapa IV.8.10. En Atlas Nacional de México, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F.
- Fjeldsá, J. (1993). The avifauna of the *Polylepis* woodlands of the Andean highlands: the efficiency of basing conservation priorities on patterns of endemism. *Bird Conservation International* 3: 37–55
- Frodin, D.G. (2004). History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53 : 753 – 776 .
- García-Mendoza, A.J. y Meave, J.A. (eds.). (2011). Diversidad Florística de Oaxaca: de musgos a angiospermas (colecciones y listas de especies). IBUNAM, CONABIO, México. 351 pp.
- Gentry, A. (1995). Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. En Seasonally dry tropical forests. Bullock, S.H., H.A. Mooney y E. Medina (eds.). Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 146-194.
- Gómez-Tuena, A., Orozco-Esquivel, Ma. T. y Ferrari, L. (2007). Igneous petrogenesis of the Trans-Mexican Volcanic Belt, *En Geology of México: Celebrating the Centenary of the Geological Society of México*. Alaniz-Álvarez, S.A., and Nieto-Samaniego, Á.F., (eds.) *Geological Society of America Special Paper* 422: 129–181.
- Goloboff, P. (2005). NDM/VNDM v. 2.5. Programs for identification of areas of endemism. Programa y documentación disponible en: [www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism)
- Graham A. (2010). Late cretaceous and cenozoic history of Latin American vegetation and terrestrial environments. Cap 8. The Broader picture. Missouri Botanical Garden Press, E.U.A.
- Graham, A. (2011). The age and diversification of terrestrial new world ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. *Am. J. Botany* 98: 336-351.
- Grehan, J. (1989). Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 16:173-748.
- Grether, R. (1997). Revisión taxonómica del género *Mimosa* (Leguminosae) en Mesoamérica. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp 370.
- Grether, R. (2001). *Mimosa*. En Flora de Nicaragua. Systematic Botany Monographs 85 (2): 1487-1497.
- Grether, R., Camargo-Ricalde, S. y Martínez-Bernal, A. (1996). Especies del género *Mimosa* (Leguminosae) presentes en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 149-152.

- Grether, R., Martínez-Bernal, A., Luckow, M. y Zárate, S. (2006). Mimosaceae, Tribu Mimosae. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Fascículo 44. Instituto de Biología. UNAM. México, D.F.
- Grether, R., Martínez-Bernal, A. y Camargo-Ricalde, S. (2007). *Mimosa*. En Flora del Bajío y zonas adyacentes. Fascículo 150. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- Hausdorf, B. y Hennig, C (2003). Biotic element analysis in biogeography. *Systematic Biology* 52: 717-723.
- Hennig, W. (1966). *Principles for a phylogenetic systematics*. Univ. Illinois Press.
- Herendeen, P.S. y Dilcher, D.L. (1990). Reproductive and vegetative evidence for the occurrence of *Crudia* (Leguminosae Caesalpinioideae) in the Eocene of southeastern North America. *Botanical Gazette* 151: 402–413.
- Hernández-López, L. (2000). Endemismo en Jalisco-Costa Norte. En Jalisco-Costa Norte: Patrimonio Ecológico, cultural y productivo de México. Vázquez G.J.A., Reynoso D.J.J., Vargas R.Y. y Frías U.H.G. (eds.). Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco.
- Hernández-López, L. (1995). The endemic flora of Jalisco, Mexico. Centers of endemism and implications for conservation. Tesis de Maestría. Universidad de Wisconsin-Madison, E.U.A. 76 pp.
- Higgins, S.I., Nathan, R. y Cain, M.L. (2003). Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology* 84: 1945–1956.
- Hill, J.L. y Hill, R.A. (2001). Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. *Progress in Physical Geography* 25: 326–354.
- Hogan, C. (2014). Sonoran-Sinaloan transition subtropical dry forest. En The Encyclopedia of Earth. World Wildlife Fund (ed.). Disponible en: <http://www.eoearth.org/view/article/156114>
- Hovenkamp, P. (1997). Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics* 13: 67-79.
- Hovenkamp, P. (2001). A direct method for the analysis of vicariance patterns. *Cladistics* 17: 260-265.
- Humphries, C.J. y Parenti, L.R. (1999). Cladistic biogeography. Interpreting patterns of plant and animal distributions. Oxford Biogeography Series no. 12. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Jobson, R.W. y Luckow, M. (2007). Phylogenetic study of the genus *Piptadenia* (Mimosoideae: Leguminosae) using plastid *trnL-F* and *trnK/matK* sequence data. *Systematic Botany* 32 : 569 – 575.
- Kohlmann, B. y Sánchez-Colon, S. (1984). Estudio aerográfico del género *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) en México; una síntesis de métodos. En Métodos cuantitativos en la biogeografía, Ezcurra, E. et al. (eds.), Instituto de Ecología, México, 41.
- Lemaitre, R. y Álvarez-León, R. (1992). Crustáceos decápodos del Pacífico colombiano: lista de especies y consideraciones zoogeográficas. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín* 21: 33-76.
- Lavin, M. (2006). Floristic and geographical stability of discontinuous seasonally dry tropical forests explains patterns of plant phylogeny and endemism. En Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation. Pennington R.T., Lewis G.P. y Ratter J.A. (eds.). Boca Raton, Florida, USA: CRC Press, 433–447 .
- Lavin, M., Wojciechowski, M.F., Gasson, P., Hughes, C. y Wheeler, E. (2003). Phylogeny of Robinoid Legumes (Fabaceae) revisited: *Coursetia* and *Gliricidia* recircumscribed, and a biogeographical appraisal of the Caribbean endemics. *Systematic Botany* 28: 387-409.

- Lavin, M., Schrire, B.D., Lewis, G., Pennington, R.T., Delgado-Salinas, A., Thulin, M., Hughes, C. E., Beyra-Matos, A., y Wojciechowski, M.F. (2004). Metacommunity processes rather than continental tectonic history better explain geographically structured phylogenies in legumes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 359: 1509–1522.
- Lewis, G.P., y Elias, T.S. (1981). Tribe Mimoseae. En *Advances in legume systematics*. R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Royal Botanic Gardens, Kew, UK*. 1, 155 – 168.
- Lewis, G.P, Schrire, B., Mackinder, B. y Lock, M. (2005). *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Lewis, G.P., y Ratter, J.A. (1997). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation*. CRC Press, pp. 433–448.
- Linder, H.P., Hardy, C.R. y Rutschman, F. (2005). Taxon sampling effects in molecular clock dating: an example from the African Restionaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 569–582.
- Linares-Palomino R, Pennington R.T. y Bridgewater, S. (2003). The phytogeography of the seasonally dry tropical forests in Equatorial Pacific South America. *Candollea* 58:473–499
- Lorence, D.H. y García-Mendoza, A. (1989). Oaxaca, Mexico. En Campbell, D. G. y H. D. Hammond (eds.). *Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future*. New York Botanical Garden. Nueva York. pp. 253-269.
- Lott, E.J. y Atkinson T.H., (2002). Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En *Historia natural de Chamela*. Nogera, F. A., J. Vega y M. Quesada (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., Mexico. pp. 83-97.
- Lott, E.J. y T.H. Atkinson. (2005). Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. En *Neotropical savannas and seasonally dry forests. Plant diversity, biogeography, and conservation*. Pennington, R. T., G. P. Lewis y J. A. Ratter (eds.). Taylor and Francis. Boca Raton, Florida, E.U. pp. 315-342.
- Lowe, S., Browne M., Boudjelas S., y De Poorter M. (2000). 100 of the world's worst invasive alien species: A selection from the global invasive species database. World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand.
- Luebert, F. y Weigend, M. (2014), Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Frontiers in ecology and evolution*. 2:27 10.3389/fevo.2014.00027.
- Luckow, M. (1995). A phylogenetic analysis of the *Dichrostachys* group (Mimosoideae: Mimoseae). En *Advances in legume systematics*. Crisp M. y Doyle J.J. (eds.). *Phylogeny*. Royal Botanic Gardens, Kew. pp 63–76.
- Maarten, J., Christenhusz, M. y Chase M.W. (2013). Biogeographical patterns of plants in the Neotropics dispersal rather than plate tectonics is most explanatory. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171: 277–286.
- Magallón-Puebla S. y Cevallos-Ferriz S.R.S. (1994). Fossil legume fruits from the Tertiary strata of Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 72:1027–1038.
- Martínez-Bernal, A. y Grether, R. (2006). *Mimosa*. En *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, Fascículo 44: 42-99. Instituto de Biología. UNAM. México, D.F.
- Martínez-Bernal, A., Grether, R. y González-Amaro, R.M. (2008). Leguminosae I, Mimosoideae: *Mimosa*. En *Flora de Veracruz*. Xalapa: Instituto de Ecología, A. C.
- Meave, J.A., Romero-Romero, M.A., Salas-Morales, S.H., Pérez-García, E.A. y Gallardo-Cruz, J.A. (2012). Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical

- caducifolio en el estado de Oaxaca, México, *Ecosistemas* 21 (1-2): 85-100. Disponible en: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?id=710>
- Menaut, J. C., M. Lepage y L. Abbadie. (1995). Savannas, woodlands and dry forests in Africa. En *Seasonally dry tropical forests*. Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 64-92.
- Miranda, F. (1948). Datos sobre la vegetación de la Cuenca Alta del Papaloapan. *Anales del Instituto de Biología, México*, 19: 333–364.
- Miranda, F. (1963). Two fossil plants from the amber of Simojovel, Chiapas, México. *J Paleontol* 37:611–614.
- Montes, C., Montes, C., Cardona, A., McFadden, R., Morón, S. E., Silva, C.A., Restrepo-Moreno, S., Ramírez, D.A., Hoyos, N., Wilson, J., Farris, D., Bayona, G.A., Jaramillo, C.A., Valencia, V., Bryan, J. y Flores, J.A. (2012). Evidence for middle Eocene and younger land emergence in central Panama: Implications for Isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin* 124(5-6):780–799.
- Morafka, D.J. (1977). A biogeographical analysis of the Chihuahuan Desert through its herpetofauna. Dr. W. Junk B.V. Publishers, *The Hague*. 313 pp.
- Morales M., Wulff, A.F., Fortunato, R.H. y Poggio, L. (2011). Karyotype studies in *Mimosa* (Mimosoideae, Leguminosae) from Southern South America and ecological and taxonomic relationships. *Caryologia* 64 (2): 203-214.
- Morrone, J.J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438–441.
- Morrone J.J. (2004). Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida. México, D.F.: Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM.
- Morrone, J.J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76 (2): 207-252.
- Morrone, J. J., (2007). Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*. 80: 509-520.
- Morrone, J.J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782 (1): 1–110.
- Morrone, J.J. y Crisci, J.V. (1995). Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373–401.
- Morrone, J.J., Escalante T. (2012). Diccionario de Biogeografía. Las prensas de ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp 230.
- Mortimer C.E., Farrar E. y Saric N. (1974). K-Ar ages from tertiary lavas of the northernmost Chilean Andes. *Geol. Rundsch*. 6: 484-490.
- Muller, C.H. (1939). Relation of the vegetation and climatic types in Nuevo León, México. *American Midland Naturalist* 21: 687-729.
- Mutke, J., Jacobs, R., Meyers, K., Henning, T. y Weigend M. (2014). Diversity patterns of selected Andean plant groups correspond to topography and habitat dynamics, not orogeny. *Frontiers in Genetics* 5: 1-14.
- Nelson, G. (1989). Cladistics and evolutionary models. *Cladistics* 5:275-289.
- Nelson, G., y Platnick, N. (1981). *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press. New York, NY, E.U.A
- Nuñez, I., González-Guadiano, E. y Barahona, A. (2003). La biodiversidad: historia y contexto de un concepto. *Interciencia* 28 (7): 387-393.
- Ortlieb, L. (1995). Paleoclimas cuaternarios en el norte grande de Chile. En *Cambios cuaternarios en América del Sur*. J. Argollo y P.H. Mourguiart (eds.). pp 225-246.

- Page, R.D.M. (1987). Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's biogeography. *Systematic Zoology* 36: 1-17.
- Pennington, R.T., Prado, D.E. y Pendry, C.A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261–273.
- Pennington, R.T. y Dick, C.W. (2004). The role of immigrants in the assembly of the Amazonian tree flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 359: 1611–1622.
- Pennington, R.T., Lewis G.P. y Ratter, J. A. (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical of dry forest. En Neotropical savannas and seasonally dry forests. Plant diversity, biogeography, and conservation. Pennington, R.T., G.P. Lewis y J.A. Ratter (eds.). Taylor and Francis. Boca Raton, Florida, USA. pp. 1-29.
- Pennington, R.T., Lavin, M. y Oliveira, A.T. (2009). Woody plant diversity, evolution and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 437–457.
- Pennington, R.T., Richardson, J.E. y Lavin, M. (2006). Insights into the historical construction of species rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist* 172: 605–616.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Gallardo, C. (2001). Vegetación y flora de la región de Nizanda, istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana, Instituto de Ecología, A.C. Pátzcuaro, México*. 56: 19 – 88.
- Pérez-García, E.A., Meave J.A., Villaseñor J.L., Gallardo-Cruz J.A. y Lebrija-Trejos E.E. (2010). Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica* 45: 143-161.
- Platnick, N.I. (1991). On areas of endemism. *Australian Systematic Botany* 4: xi–xii.
- Potts, R. (2013). Hominin evolution in settings of strong environmental variability *Quaternary Sciences Review* 73: 1–13.
- Queiroz, L.P. de y Lavin, M. (2011). *Coursetia* (Leguminosae) from Eastern Brazil: Nuclear ribosomal and chloroplast DNA sequence analysis reveal the monophyly of three Caatinga-inhabiting species. *Systematic Botany* 36: 69–79.
- Renner, S.S. (2004). Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *International Journal of Plant Science* 165: S23–S33.
- Renner, S. S. (2005). Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends in Plant Science* 10: 550–558.
- Riddle, B.R. y Hafner, D.J. (2006). A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. *Journal of Arid Environments* 66: 435–461
- Rojas, S., Castillejos-Cruz, C., Y Solano, E. (2013). Florística y relaciones fitogeográficas del matorral Xerófilo en el valle de Tecozautla, Hidalgo, México. *Botanical Sciences* 91 (3): 273-294.
- Rønsted, N., Yektaei-Karin E., Turk K., Clarkson J.M. y Chase M.W. (2007). Species-level phylogenetics of large genera: Prospects of studying coevolution and polyploidy. En *Reconstructing the tree of life: Taxonomy and systematics of species rich taxa*. T.R. Hodkinson y J.A.N. Parnell (eds.), CRC Press, Boca Raton, Louisiana, E.U.A. pp 129–147.
- Rzedowski, J. (1962). Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 27: 52-65.

- Rzedowski, J. (1965). Vegetación del estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* V. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí.
- Rzedowski, J., (1978). *Vegetación de México*. 1a. ed. Limusa, México. 432pp. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, 14:3-21.
- Rzedowski, J. (1991). El endemismo en la flora fanerogámica de México, *Acta Botánica Mexicana* 15: 47-64.
- Santos C., Jaramillo C., Bayona G., Rueda M. y Torres V. (2008). Late Eocene marine incursion in north-western South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 264:140–146.
- Särkinen , T.E., Peña, M.J.L., Daza Yomona A., Simon M.F., Pennington R.T. y Hughes C. E. (2011). Underestimated endemic species diversity in the Mara on seasonally dry tropical forests of Peru: An example from *Mimosa* (Leguminosae, Mimosoideae). *Taxon* 60: 139–150.
- Schmidt, R.H. (1979). A climatic delineation of the “real” Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 2: 243-250.
- Schrire, B.D., Lavin, M. y Lewis, G.P. (2005). Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. *Biologiske Skrifter* 55: 375–422.
- Schrire, B. D., Lavin, M., Barker, N.P. y Forest, F. (2009). Phylogeny of the tribe Indigofereae (Leguminosae-Papilionoideae): Geographically structured more in succulent rich and temperate settings than in grassrich environments. *American Journal of Botany* 96: 816–852.
- Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz L.P., Skema, C., Pennington, R.T. y Hughes, C. E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106: 20359–20364.
- Simon, M.F. y Hay, J.D. (2003). Comparison of a common and rare species of *Mimosa* (Mimosaceae) in Central Brazil. *Austral Ecology* 28: 315–326 .
- Simon, M.F. y Proença, C. (2000). Phytogeographic patterns of *Mimosa* (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: An indicator genus of high-altitude centers of endemism? *Biological Conservation* 96: 279–296
- Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P., Särkinen, T.E., Dutra, V.F. y Hughes, C.E. (2011). The evolutionary history of *Mimosa* (Leguminosae): toward a phylogeny of the sensitive plants. *American Journal of Botany* 98: 1201–1221.
- Smith, N.M. (2002). Weeds of the wet/dry tropics of Australia a field guide. Environment Centre NT, Inc. 112 pp.
- Soltis, E.D., Soltis P.S. y Tate J.A., (2003). Advances in the study of polyploidy since Plant Speciation. *New Phytologist* 161: 173-191.
- Sousa, S. M. y Soto, J. C. (1989). Nuevos taxa de Lonchocarpus (Leguminosae) de las Cuencas baja y media del río Balsas. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México Serie Botánica* 58: 69-86.
- Standley, P.C., Steyermark, J.A. y Williams, L.O. (1946-1975). Flora de Guatemala. Fieldiana Botany Vol. 24, parte V.
- Stebbins, G.L. (1971). Chromosomal evolution in higher plants. Edward Arnold Ltd., Bristol. U.K.
- Stevens, W.D., Ulloa, C., Poll, A. y Montiel O.M. (2009). Tropicos. Flora de Nicaragua. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 85. Disponible en: <http://www.tropicos.org/Project/FN>>

- Stern, S. y Bohs, L. (2010). Two new species of *Solanum* (Solanaceae) from the Amotape-Huancabamba Zone of southern Ecuador and northern Peru. *PhytoKeys* 1: 53–65. doi: 10.3897/phytokeys.1.660.
- Szumik, A.C. y Goloboff, P. (2004). Areas of endemism: An improved optimality criterion. *Systematic Biology* 53: 968–977.
- Szumik, C.A., Cuezco, F., Goloboff, P.A. y Chalup, A.E. (2002). An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51: 806–816.
- Szumik, C.A., Casagrande, D. y Roig-Juñent, S.A. (2006). Manual de NDM/VNDM: Programas para la identificación de áreas de endemismo. *Instituto Argentino de Estudio Filogenéticos* 5: 1–26.
- Terborgh, J. y Winter, B. (1982). Evolutionary circumstances of species with small ranges. En *Biology diversification in the tropics*. G.T. Prance (ed.), Columbia University Press, New York. pp. 587–600.
- Tiffney, B.H. (1985a). Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal of Arnold Arboretum* 66:73–94.
- Tiffney, B.H. (1985b). The Eocene North Atlantic land bridge; its importance in the Tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere. *Journal of Arnold Arboretum* 66: 243–273.
- Tiffney, B.H. y Manchester, S.R. (2001). The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the northern hemisphere Tertiary. *International Journal of Plant Sciences* 162(suppl):S3–S17.
- Torres-Colín, M.L. (1989). Estudio florístico y descripción de la vegetación del Cerro Guiengola, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, ENEP-Iztacala, UNAM, México.
- Torres-Colín, R., Torres-Colín, M.L. Dávila-Aranda, P. y Villaseñor-Ríos, J.L. (1997). Listados florísticos de México XVI. Flora del Distrito de Tehuantepec, Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 68 pp.
- Trejo, I. (1996). Características del medio físico de la selva baja caducifolia en México. *Boletín del Instituto de Geografía UNAM*, Special Issue 4: 95–110.
- Trejo, I., (2004). Clima. En *Biodiversidad de Oaxaca*, Abisá J. García-Mendoza, María de Jesús Ordóñez Díaz, Miguel Briones-Salas (eds.). IBUNAM, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la conservación de la Naturaleza-World Wildlife Found, México, pp.605.
- Trejo, I. (2005). Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. En *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*, Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. y Melic, A. (eds.) Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España, pp 111–122.
- Valencia, R., C. Cerón, W. Palacios y R. Sierra. (1999). Las formaciones naturales de la Sierra del Ecuador. En *Propuesta preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental*. Sierra, R. (ed.), Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia, Quito. Pp. 79–108.
- Van den Berg, C., Higgins, C.W.E., Dressler, R.L., Whitten, W.M., Soto-Arenas, M.A., Culham, A. y Chase, M.W. (2000). A phylogenetic analysis of Laeliinae (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana* 15: 96–114.
- Van Der Werff, H. y Consiglio, T. (2004). Distribution and conservation significance of endemic species of flowering plants. En *Peru en Biodiversity and Conservation*. Academic Publishers. Holanda 13: 1699–1713.

- Van Devender, T.R. (2000). The deep history of the Sonoran Desert. En A natural history of the Sonoran Desert. Phillips, S.J. y P. Wentworth Comus (eds.). Arizona-Sonora Desert Museum Press. Tucson, Arizona, E.U.A. pp. 61-70.
- Van Veller, M., Brooks, D.R. y Zandee, M. (2003). Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. *Journal of Biogeography* 30: 319–329.
- Van Veller, M.G.P., Kornet, D.J. y Zandee, M. (2002). A posteriori and a priori methodologies for testing hypotheses of causal processes in vicariance biogeography. *Cladistics* 18, 207–217.
- Villaseñor, J.L. (1987). Clave genérica para las compuestas de la Cuenca del Río Balsas. *Bol. Soc. Bot. México* 47: 65-86.
- Villiers, J.F. (2002). Tribe Mimoseae. En Leguminosae of Madagascar. D. J. Du Puy, J.-N. Labat, R. Rabehohitra, J.F. Villiers, J. Bosser y J. Moat (eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 159–223.
- Weigend, M. (2002). Observations on the biogeography of the Amotape-Huancabamba Zone in northern Peru. *The Botanical Review* 68: 38–54.
- Weigend, M. (2004). Additional observations on the biogeography of the Amotape-Huancabamba zone in northern Peru: defining the south-eastern limits. *Revista Peruana de Biología* 11: 127–134.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E. y Sites, J.W. (2011). Revisiting the Historical Distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: New Insights Based on Palaeodistribution Modelling and Palynological Evidence,” *Global Ecology and Biogeography* 20: 272-288.
- Wesselingh F.P. y Horn C. (2010). *Amazonia, Landscape and species evolution, a look into the Past*. Blackwell Publishing, Oxford, Pp 464.
- Wesselingh F.P., Räsänen, M.E., Irion, G., Vonhof, H.B., Kaandorp, R., Renema, W., Romero-Pittman, L. y Gingras, M. (2002). Lake Pebas: A palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainozoic Reserch* 1:35–81.
- Wheeler, E.A. y Baas, P. (1992). Fossil wood of the Leguminosae: a case study in xylem evolution and ecological anatomy. In Advances in legume systematics. Pt 4. The fossil record. PS Herendeen, DL Dilcher (eds.). Royal Botanic Gardens, Kew. Pp 281–301.
- Wilson, E. (1997) Introducción. En Biodiversity II, Joseph Henry Press. Washington, E.U.A. pp. 1-3.
- Wolfe, J.A. (1975). Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:264–279.
- Zunino, M. y Zullini, A. (2003). Biogeografía la dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica, México, pp 359.