



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLOGÍA EVOLUTIVA**

**PATRONES GEOGRÁFICOS DE LA DIVERGENCIA GENÉTICA DE
ALGUNAS AVES DEL PACÍFICO DE MESOAMÉRICA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Biól. VICENTE DE JESÚS CASTILLO CHORA

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
COMITÉ TUTOR: DRA. ALICIA MASTRETTA YANES
CONABIO**

Ciudad Universitaria, CD. MX.

ENERO, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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

PATRONES GEOGRÁFICOS DE LA DIVERGENCIA GENÉTICA DE
ALGUNAS AVES DEL PACÍFICO DE MESOAMÉRICA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Biól. VICENTE DE JESÚS CASTILLO CHORA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
COMITÉ TUTOR: DRA. ALICIA MASTRETTA YANES
CONABIO

Ciudad Universitaria, CD. MX.

ENERO, 2019

OFICIO FCIE/DAIP/1171/2018

ASUNTO: Oficio de Jurado


M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de octubre de 2018** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Evolutiva** del alumno **CASTILLO CHORA VICENTE DE JESÚS** con número de cuenta **307145970** con la tesis titulada "**Patrones geográficos de la divergencia genética de algunas aves del Pacífico de Mesoamérica**", realizada bajo la dirección del **DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**:

Presidente:	DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Vocal:	DRA. SILVANA MARTÉN RODRÍGUEZ
Secretario:	DRA. ALICIA MASTRETTA YANES
Suplente:	DR. HERNANDO ALONSO RODRÍGUEZ CORREA
Suplente:	DR. DAVID ALEXANDER PRIETO TORRES

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

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 4 de diciembre de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA

AGNS/VMVA/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por la formación académica recibida.

Al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología de México (CONACYT) por el apoyo económico brindado con la beca para estudios de posgrado, al proyecto PAPIIT (IN 215818) y a PAEP UNAM por el apoyo financiero otorgado.

A mi comité tutorial: Gracias a la Dra. Alicia por sus valiosas aportaciones. Al Dr. Luis por ayudarme a resolver las dudas que surgieron durante el proyecto. Al Dr. Adolfo por apoyarme, corregirme, alentarme, regañarme, escucharme o apurarme cada vez que fue necesario.

A todos los profesores y profesoras que fueron parte de mi formación en el posgrado, y que sin excepción dan su mejor esfuerzo en aras del aprendizaje de nosotros los alumnos.

A mi jurado de tesis: Dra. Silvana Martén Rodríguez, Dra. María del Coro Arizmendi, Dra. Alicia Mastretta Yanes, Dr. Hernándo Rodríguez Correa y Dr. David A. Prieto Torres.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi Familia.

Amigas y amigos.

A Alejandro Gordillo por hacer que todo funcione en el museo. A Marco por toda la ayuda técnica, conceptual, metodológica, computacional y emocional, brindada. A David por esas arduas sesiones de revisión y los consejos, preguntas, etc.

A todos los que conforman el Museo.

Al Dr. Adolfo Navarro por brindarme la oportunidad de trabajar en este bonito proyecto y por todas las horas de terapia y no perder la esperanza ni la paciencia. Gracias Doctor.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS.....	i
LISTA DE TABLAS.....	ii
RESUMEN.....	iii
ABSTRACT.....	iv
INTRODUCCIÓN.....	1
El Bosque Seco Neotropical (BSN) en Mesoamérica.....	2
Dinámica ecológica del BSN durante el Cuaternario.....	3
Biogeografía de la biota asociada a los BSN en Mesoamérica.....	5
JUSTIFICACIÓN.....	7
OBJETIVOS.....	9
Objetivo Principal.....	10
Objetivos Particulares.....	10
HIPÓTESIS.....	10
MÉTODOS.....	11
Selección de taxa.....	11
Análisis genéticos y estimación de tiempos de divergencia.....	12
Estructura genética de las poblaciones.....	13
Modelos de distribución de especies y transferencia climáticas al Cuaternario.....	13
Prueba de hipótesis Biogeográficas.....	15
Evaluación de los escenarios.....	16
RESULTADOS.....	18
Relaciones filogenéticas y tiempos de divergencia.....	18
Estructura genética de las poblaciones.....	19
Modelos de nicho ecológico y áreas climáticamente estables.....	21
Rendimiento de los modelos ABC.....	25
Estimación de parámetros a partir de los modelos seleccionados.....	25
DISCUSIÓN.....	29
Estructura genética y áreas climáticamente estables.....	29
Hipótesis filogeográficas y patrones de divergencia en las poblaciones.....	30
Historias compartidas y repetidas.....	32
CONCLUSIONES.....	34
REFERENCIAS.....	35
APÉNDICES.....	42

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Filogenias y estructuras genéticas obtenidas para las cinco especies de aves distribuidas y altamente asociadas al BSN del Pacífico de Mesoamérica.....	20
Figura 2 Modelos de Nicho Ecológico.....	24
Figura 3 Mejores modelos seleccionados por el método ABC para cada especie.....	27

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 Diversidad genética y parámetros de demografía de las poblaciones de cada especie.....	21
Tabla 2 Valores de FST para las poblaciones de las especies	22
Tabla 3 Selección y valores estadísticos reportados para los modelos de calibración en el presente para cada especie de estudio	23
Tabla 4 Correspondencia de las áreas geográficas de distribución estimadas para cada especie con la distribución del Bosque Seco Neotropical (BSN)	23
Tabla 5 Mejor modelo seleccionado para cada especie	25
Tabla 6 Estimados de los valores de los principales parámetros de los modelos seleccionados para cada especie	28

LISTA DE APÉNDICES

Tabla A1 Catálogos y números de acceso de los individuos empleados como grupo interno y grupo externo durante los análisis.....	42
Tabla A2. Distribuciones y valores de los <i>priors</i> empleados en el análisis ABC.....	51
Apéndice 3. Hipótesis propuestas y evaluadas mediante DIYabc para cada especie..	53

RESUMEN

El Bosque Seco Neotropical (BSN) es uno de los ecosistemas más extensos y diversos, que alberga un alto número de endemismos de especies; por lo cual es considerado como un punto de interés en el desarrollo de estudio de diferentes procesos evolutivos y biogeográficos. En Mesoamérica, este bosque se distribuye de manera más o menos continua a lo largo de la Costa del Pacífico desde Sonora, en el noroeste de México, hasta la Provincia de Guanacaste, en el norte de Costa Rica. A pesar de esta amplia distribución, es común que análisis filogeográficos de diferentes especies que habitan en ellos muestren patrones de alta estructuración y diferenciación genética entre sus poblaciones. Una de las hipótesis que se ha propuesto para explicar este patrón de estructuración es que los cambios climáticos cíclicos del Pleistoceno promovieron el aislamiento geográfico de algunas de las especies que lo habitaban y esto llevó, consecuentemente, a la actual diversificación de sus linajes. En este trabajo se analizó la diversidad genética de cinco especies de aves taxonómicamente reconocidas, con poca cercanía filogenética entre ellas que comparten áreas de distribución dentro del BSN en Mesoamérica, en busca de patrones de estructuración genética congruentes geográfica y/o temporalmente. Además, se desarrollaron Modelos de Nicho Ecológico (MNE) con la finalidad de obtener, considerando los cambios climáticos del Cuaternario (es decir, el Último Inter-glacial, el Último Máximo Glacial, el Holoceno y el presente), posibles áreas climáticamente estables (ACE) para la permanencia de poblaciones de los linajes evolutivos identificados. Finalmente, mediante el planteamiento de hipótesis filogeográficas explícitas evaluamos el proceso que probablemente originó la divergencia poblacional de estos linajes. Los resultados muestran alta congruencia entre los MNE y las hipótesis filogeográficas seleccionadas por el método ABC; las cuales sugieren que en ausencia de barreras físicas evidentes, fueron los cambios climáticos del período Cuaternario los principales mecanismos responsables de los actuales patrones de variación genética. Estos resultados se ajustan a un modelo de aislamiento con flujo genético entre poblaciones, producto de los efectos asociados a las expansiones/contracciones demográficas, así como de los rangos de áreas de distribución de los linajes. Las áreas de refugio climático, así como las relaciones genéticas aquí identificadas, proporcionan un marco biogeográfico para nuevas líneas de investigación relacionadas con los procesos de diversificación de la biota asociada a los BSN.

ABSTRACT

The Neotropical dry forests (NDF) is one of the most extensive and diverse biomes, which contains a high number of species endemism; thus, is considered such as of interest for the study of different evolutionary and biogeographic processes. In Mesoamerica, these forests are distributed uninterrupted along the Pacific Coast, from Sonora in Mexican northwestern, to Guanacaste, in the northern Costa Rica. Despite this wide distribution, a common result from phylogeographic analyses suggest that different species show patterns of high genetically differentiation and structuration among their populations. One of the hypotheses that have been proposed to explain these patterns is associated to cyclical climatic changes of Pleistocene, which likely promoted geographical isolation of several species and, consequently, promotes the diversification of lineages. Herein, we aimed to analyze the genetic diversity of five taxonomic recognized species, with no close phylogenetic relationship, that share distribution ranges within NDF in Mesoamerica in order to search both geographical and temporal congruent patterns of genetically structure among them. In addition, we performed Ecological Niche Models (ENM) in order to obtain, considering the Quaternary climate change scenarios (Last Inter-Glacial, Last Glacial Maximum, Holocene, and present), the possible areas of climate stability for the establishment of the populations from evolutionary lineages identified herein. Finally, we propose explicit phylogeographic hypotheses to explain the potential process by which divergence of the populations was promoted. The results show high congruence between MNE and the phylogeographic hypotheses selected by the ABC method; suggesting that in absence of evident physical barriers, the climatic changes of Quaternary were the main mechanisms that led to current patterns of genetic variation in the lineages. These results are agreed with the isolation model with genetic flow among populations, as consequence of associated effects to demographic expansion/contraction of lineages, as well as of their distributional ranges. The climatic refuge areas and the genetic relationships identified herein provide a biogeographical framework to new research lines related to the diversification of the BSN biota.

INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica no se distribuye de manera azarosa en el planeta, sino que se agrupa en diferentes biomas, los cuales no son constantes en espacio y tiempo, por lo que entender sus orígenes, y las diferentes historias que enmarcan a nivel ecológico y evolutivo, es de gran relevancia para su conservación a largo plazo (Pennington *et al.*, 2004; Willis *et al.*, 2014). Dentro de las diferentes disciplinas de estudio, la filogeografía analiza esta diversidad biológica desde el punto de vista de la congruencia entre los patrones de variación genética actuales de un taxón y las características geológicas-ecológicas de las zonas geográficas donde este se distribuye, para así identificar y/o entender las fuerzas que influyen la variación genética en sus poblaciones (Avice *et al.*, 1987; Bermingham y Moritz, 1998, Riddle *et al.*, 2008, Riddle, 2009; Csilléry *et al.*, 2010).

Cuando este enfoque de estudio se traslada a comparar los patrones de divergencia genética entre múltiples taxa, se puede reconocer la influencia de los eventos históricos, geográficos o ecológicos, que afectan de manera similar a las poblaciones, como son por ejemplo los eventos de vicarianza y/o extinción (Avice *et al.*, 1987; Arbogast y Kenagy, 2001; Avice, 2009; Hickerson *et al.*, 2010). Así mismo, delimitar un marco temporal a través de la estimación de los tiempos de divergencia en diferentes taxa que comparten las mismas barreras geográficas-ecológicas resulta de alta relevancia en biogeografía, biología evolutiva y ecología de comunidades, porque su estudio permite hacer inferencias sobre los procesos de especiación, las consecuencias de los cambios climáticos y acerca de las diferentes dinámicas de respuestas de las especies ante los cambios espacio-temporales en sus áreas de distribución (Hickerson y Tahl, 2006; Hickerson *et al.*, 2007). Es así que la filogeografía comparada permite la investigación de cuestiones biogeográficas en diferentes escalas, en tiempo y espacio, para revelar patrones biogeográficos no evidentes, demostrando en diversos casos de estudio que la vicarianza ha jugado un papel más importante en el desarrollo histórico de ensamblajes de biotas modernas de lo que incluso la taxonomía tradicional podría sugerir (Arbogast y Kenagy, 2001; Ornelas *et al.*, 2013).

El Bosque Seco Neotropical en Mesoamérica

La región biogeográfica Neotropical posee una heterogeneidad fisiográfica excepcional y alberga diferentes biomas: Bosque Húmedo Tropical y Subtropical; Bosque Seco Tropical y Subtropical; Sabanas, Pastizales y Matorrales Tropicales y Subtropicales; Sabanas, Pastizales y Matorrales Templados; Bosque de Coníferas Tropical y Subtropical, entre otros (Hughes *et al.*, 2013; Dinerstein *et al.*, 2017). Entre estos biomas, el Bosque Seco Neotropical (BSN), es un tipo de vegetación caracterizada por un período corto de lluvias y un prolongado estío producto de su marcada estacionalidad climática, latitud y elevación (Pennington *et al.*, 2004; Banda *et al.*, 2016). Las cotas de temperatura que registra estos bosques son mayores a 0 °C para la mínima extrema y la temperatura media anual oscila entre 20 – 29 °C, mientras que su régimen de precipitación es menor a 1800 mm³/año, con una temporada de sequía (la cual abarca entre 5-6 meses de duración) donde se registran menos de 100 mm³ de precipitación. Este contrastante régimen de precipitación estacional juega un papel importante en la fisionomía del BSN, caracterizada por la pérdida de hojas durante los meses de sequía, aunque durante los meses lluviosos se muestra como una vegetación de tipo frondosa y verde (Rzedowski 1978; Gentry 1995; Ceballos *et al.*, 2010). Las complejas respuestas de la vegetación a estas particularidades climáticas del BSN explican la gran diversidad de especies que caracteriza este ecosistema, además de permitir la coexistencia de especies típicas de otros ambientes de tipo húmedos con especies adaptadas a condiciones secas (Pérez-García *et al.*, 2012).

En Mesoamérica, el BSN se distribuye a lo largo de la Costa del Pacífico desde Sonora y parte de la Península de Baja California, en el noroeste de México, hasta la provincia de Guanacaste, en el norte de Costa Rica; incluyendo también los fragmentos aislados de BSN localizados en los estados de Tamaulipas-Veracruz y la Península de Yucatán, en el sureste de México, y el norte de Panamá (Pennington *et al.*, 2004b; Banda *et al.*, 2016). En México, el BSN es el cuarto bioma más extenso, representando el segundo ecosistema con más especies de aves endémicas (>40) de las más de 200 especies que alberga, aunque pocas son restringidas exclusivamente a este tipo de bosques (Escalante *et al.*, 1988; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza 2012; Prieto-Torres *et al.*, 2018).

La Sierra Madre Occidental y el Eje Neo-volcánico han sido referidos como los principales rasgos orogénicos que permiten el establecimiento de BSN mexicano y promueven algunas de las condiciones climáticas propicias para el BSN pues bloquean los frentes fríos del Norte (Becerra 2005). Un análisis de diversificación (empleando 3 marcadores moleculares) del género *Bursera*, un elemento característico de este ecosistema, sugiere la presencia de condiciones favorables para la radiación de este género hace 20 – 30 Ma, con un pico de diversificación estimado para hace 13 Ma (20 – 7.5 Ma), el cual probablemente estuvo ligado a la alta actividad orogénica del Oeste de México (Becerra 2005). Aunque no se conoce con exactitud la edad del BSN mexicano, el registro fósil y las filogenias datadas de diversos taxones sugieren una edad Mioceno-Plioceno para el oeste de México, donde muchos taxones procedentes de esta región son propuestos como ancestros de grupos (incluyendo miembros de las familias Burseraceae, Orchidaceae, Cactaceae, Leguminosae) que radiaron después al resto de la región Neotropical (Cevallos-Ferriz y Ramírez 2004; Cevallos-Ferriz y González-Torres 2005; Pérez-García *et al.*, 2012). Estos taxones probablemente se expandieron a Centroamérica (donde la evidencia fósil parece sugerir que invadió solo después de 2.5 Ma; Graham y Dilcher 1995) después de la formación de la Sierra Madre Occidental y el Eje Neo-volcánico.

Dinámica ecológica del BSN durante el Cuaternario

Existen al menos dos hipótesis que explican de manera conjunta la alta diversidad biológica que caracteriza al BSN, así como sus elementos geológicos y ecológicos. La primera de estas hipótesis se basa en la teoría de refugios pleistocénicos, propuesta por Haffer (1969), la cual sugiere que la especiación alopátrica es predominante en las poblaciones que quedaron desconectadas durante los periodos secos y fríos del pleistoceno (principalmente durante el Último Máximo Glacial [UMG]). La segunda hipótesis propone, por el contrario, que la gran riqueza Neotropical del BSN es resultado de divergencias pre-Pleistocénicas, donde se le atribuye más peso a eventos como el cierre del Istmo de Panamá, la orogenia de los Andes y bajas tasas de extinción. Sin importar las causas de estos patrones de riqueza de especies, las dos hipótesis coinciden en que los cambios de temperatura del último periodo Cuaternario tuvieron un impacto directo en la dinámica ecológica del ecosistema y las especies que lo habitan (Haffer 1969; Pennington *et al.*, 2004b).

La teoría de refugios pleistocénicos sugiere que durante las épocas glaciales las bajas temperaturas y la reducción en el régimen de lluvias globales modificaron de manera importante la distribución y composición de los principales biomas en el planeta. La evidencia palinológica sugiere que las regiones norteñas del continente se caracterizaron por expansiones de rango y ciclos de recolonizaciones en dirección Sur-Norte durante los períodos interglaciares, mientras que en los períodos glaciales sucedieron contracciones de rango en dirección Norte-Sur (Gentry 1995). Por lo cual, durante los periodos de inestabilidad climática en el Pleistoceno la alopatría fue probablemente el principal modo de especiación, promoviendo el establecimiento de la diversidad biológica y genética en poblaciones de Bosque Tropical Húmedo, como consecuencia de su fragmentación debida a la expansión de un tipo de vegetación (es decir, los BSN) mejor adaptada a las condiciones frías y secas reportadas (Prado y Gibbs 1993; Gentry 1995; Pennington *et al.*, 2000). De tal forma que las condiciones climáticas de los periodos glaciales difícilmente permitieron la existencia del bosque húmedo perennifolio y promovieron la existencia de un más extenso y continuo del BSN, en comparación a los patrones de distribución observados actualmente. Sin embargo, los efectos de la vicarianza podrían ser menos notorios en América central donde el BSN es más continuo geográficamente en comparación a Suramérica (Haffer 1969; Soubiès *et al.*, 1991; Gentry 1995, Pennington *et al.*, 2004b).

En México, durante la glaciación en el Pleistoceno Tardío, una gran proporción de los territorios del desierto de Chihuahua y Sonora estaban cubiertos por bosque de junípero y roble, indicio de un clima templado y seco, aunque probablemente también había sabanas que se extendían a lo largo de la costa del Golfo de California. No obstante, las sabanas se caracterizan por constantes fuegos, un rasgo incompatible con la mayoría de las formas xerófitas del desierto mexicano, por lo cual, es poco probable que la vegetación xerófila se haya mantenido aquí durante el Pleistoceno (Pérez-García *et al.*, 2012). En este sentido, la teoría de refugios Pleistocénicos propuestos como medio de albergar la diversidad xerófita de México no satisfacen los modos de dispersión y radiación de la flora. Por ello, el BSN surge como una hipótesis alternativa como el bioma que albergó mucha de la diversidad xerófita durante el Pleistoceno. Las similitudes entre el BSN y la vegetación de las regiones áridas de México y sur de Estados Unidos sustentan la conclusión de que comparten un

origen biogeográfico común (Van Devender 2000; Cevallos-Ferriz y González-Torres 2005; Pérez-García *et al.*, 2012).

Biogeografía de la biota asociada a los BSN en Mesoamérica

Diversos autores han argumentado que la distribución actual de muchas especies asociadas al BSN representan el vestigio o relictos de una formación más continua (Prado y Gibbs 1993; Gentry 1995; Pennington *et al.*, 2000 Pennington *et al.*, 2004; Caetano *et al.*, 2008), por lo cual abogan al respecto de las hipótesis de conexiones históricas entre áreas ahora disyuntas. Sin embargo, Prieto-Torres *et al.* (2018), usando como modelo de estudio 1298 especies de aves asociadas a estos bosques en todo el Neotrópico, encontraron que las especies que cumplen con el patrón de amplia distribución en los diferentes núcleos de BSN representan apenas el 10% de la avifauna, por lo cual, una hipótesis de varios eventos de vicarianza y dispersión podría ser más probable para explicar los patrones de distribución de estos organismos. De hecho, los resultados mostrados por estos autores sugieren altos grados de endemismo entre las principales áreas de BSN en el continente, en los que se identificaron 17 áreas de endemismos circunscritas a barreras geográficas y ecológicas que apoyan la idea de evolución independiente entre los núcleos de BSN para las regiones de Suramérica, Mesoamérica y las islas del Caribe y las Antillas (Prieto-Torres *et al.*, 2018). Un resultado que se muestra congruente a lo previamente reportado por Becerra (2005), Linares-Palomino *et al.* (2011) y Banda *et al.* (2016) para el grupo de las plantas leñosas de los BSN.

Dentro del BSN de Mesoamérica, el Istmo de Tehuantepec supone una barrera importante en la conformación de la distribución de las especies de plantas (Becerra *et al.*, 2005; Banda *et al.*, 2016) y la avifauna asociada (García-Trejo y Navarro Sigüenza 2004; Sánchez-González *et al.*, 2008; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza 2012; Prieto-Torres *et al.*, 2018). Esta barrera ha permitido la clara diferenciación de al menos tres regiones geográficas para la avifauna del BSN: el Noroeste de México, la Península de Yucatán, y la América Central (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza 2012; Prieto-Torres *et al.*, 2018). Adicionalmente, en la región del Norte del Istmo de Tehuantepec se pueden identificar subdivisiones que permiten la conformación de grupos como los de Sonora-Sinaloa, el Sureste del Pacífico, el Norte de Oaxaca y el de Tamaulipas-Veracruz (Ríos-Muñoz y

Navarro-Sigüenza 2012; Prieto-Torres *et al.*, 2018). Esta clara diferenciación de grupos geográficos, así como la probable evolución independiente de los núcleos de BSN, es consistente con diversos estudios que analizan la diversidad biológica y genética asociada a ellos, en los que se sugieren algunas generalidades como altos niveles de conservadurismo de nicho, alta estructura filogeográfica, predominancia de especiación alopátrica, divergencias pre-Pleistocénicas, genealogías monofiléticas bien soportadas y dispersión limitada (Hughes *et al.*, 2013).

JUSTIFICACIÓN

A pesar de la creciente evidencia (incluyendo información genética, palinológica, climática, entre otras) referente a los procesos de diversificación de la biota en el Neotrópico, actualmente son pocos los estudios enfocados a comprender cómo las fluctuaciones climáticas, y los cambios de vegetación durante el período Cuaternario, han influenciado la evolución de los grupos taxonómicos de ecosistemas particulares, como es el caso de los BSN (Pennington *et al.*, 2000; Hewitt, 2004; Miles *et al.*, 2006; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; Werneck *et al.*, 2011). Estos bosques, actualmente considerados entre los ecosistemas más amenazados del mundo, han recibido menos atención de parte de los ecólogos y conservacionistas, en comparación a otros ecosistemas como el Bosque Húmedo Tropical y Subtropical, por lo cual, su historia biogeográfica continua siendo solo parcialmente entendida (Pennington *et al.*, 2000, 2009; Mayle, 2004; Linares-Palomino *et al.*, 2011; Werneck *et al.*, 2011), exacerbando su actual deterioro en el estado de conservación (Miles *et al.*, 2006; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; Banda *et al.*, 2016).

De hecho, actualmente sigue siendo punto de discusión si las principales áreas de BSN estuvieron conectados en el pasado, formado un ecosistema continuo (Prado y Gibbs 1993), o si por el contrario, evolucionaron de manera independiente, pero con similitudes ecológicas entre ellos producto de convergencias climáticas (Mayle, 2004; Becerra, 2005; Pennington *et al.*, 2006, 2009; Banda *et al.*, 2016; Prieto-Torres *et al.*, 2018). Por ejemplo, en el caso de las aves, recientes estudios de filogeografía muestran estructuración genética poblacional dentro del BSN de Mesoamérica, lo cual presupone una historia de aislamiento entre las regiones (García-Trejo y Navarro Sigüenza 2004; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza 2012; Prieto-Torres *et al.*, 2018). Este escenario, hace necesario la continuación de estudios enfocados a los procesos de diversificación de la biota, así como el poner a prueba diversas hipótesis evolutivas de cómo se ha ido generando la diversidad biológica a lo largo de su distribución.

La importancia de estudiar los patrones evolutivos y geográficos de los ecosistemas, y la biota que en ellos habita, a través de las fluctuaciones climáticas históricas va más allá de un interés netamente biogeográfico. En primer lugar, el estudio de los patrones de distribución de las especies permitiría la identificación de centros de diversificación y/o áreas

de diversidad única (ej. áreas de endemismo), lo cual proveería de pistas importantes para definir unidades de conservación prioritarias (Gordon y Ornelas 2000; 2018; Prieto-Torres *et al.*, 2018). Además, la concordancia entre las áreas climáticamente estables (ACE) históricas (revelada por los modelos paleo-climáticos) con los patrones de distribución actual y los datos genéticos de las especies, permitiría la identificación de potenciales refugios de la biodiversidad (Carnaval y Moritz, 2008; Werneck *et al.*, 2012; McGuire y Davis, 2014), los cuales podrían ser considerados igualmente como unidades prioritarias de conservación para la protección del ecosistema. Por otra parte, considerando que las especies y ecosistemas son dinámicos tanto en el espacio como en el tiempo (Jackson y Blois, 2015), es necesario comprender las posibles dinámicas de respuestas de los organismos a los cambios climáticos a fin de poder incorporar este tipo de información en las futuras estrategias de conservación (Hannah *et al.*, 2007; Prieto-Torres *et al.*, 2016). Desde esta perspectiva, y debido a las actuales tendencias de perturbación de los BSN —donde los recursos para la conservación y el manejo son limitados— el desarrollo de enfoques más rigurosos para comprender los patrones históricos de distribución de la biodiversidad son sumamente prioritarios (Tylianakis *et al.*, 2010; Jackson y Blois, 2015).

OBJETIVOS

Objetivo Principal

Comprobar si las especies revelan patrones de divergencia evolutiva simultánea y/o coincidente geográficamente a través de evaluar hipótesis filogeográficas explícitas en especies de aves de diversos grupos filogenéticos, que comparten su distribución en el BSN de Mesoamérica.

Objetivos Particulares

- Describir los patrones de estructuración genética y geográfica de las poblaciones de las especies de aves distribuidas y altamente asociadas al BSN.
- Cuantificar la variación genética de las poblaciones de las especies de aves, con énfasis en la estimación de los tiempos de divergencia entre las poblaciones de cada especie.
- Desarrollar modelos de nicho ecológico para describir los patrones geográficos de las paleodistribuciones de las especies seleccionadas en las condiciones climáticas del Cuaternario (Último Inter-Glacial, Último Máximo Glacial y Holoceno-medio) estimando las áreas climáticamente estables para las poblaciones.
- Evaluar, mediante un análisis de prueba de hipótesis Bayesiano ABC, diferentes escenarios filogeográficos propuestos, y encontrar cuales son los que mejor explican el patrón de divergencia y variación genética encontrado en las especies de aves seleccionadas.

HIPÓTESIS

En el entendido que las especies de aves seleccionadas presentan una distribución que se sobrelapa a lo largo del Bosque Seco Neotropical presente en Mesoamérica, esperamos que las poblaciones de las especies hayan sido afectadas por los mismos procesos ecológicos y/o geográficos, de tal forma que la divergencia genética entre sus poblaciones sea sincrónica y/o coincidente geográficamente pudiendo incluso estar circunscritas a las mismas barreras históricas.

MÉTODOS

Selección de taxa

Las cinco especies de aves analizadas en este estudio fueron elegidas considerando que las mismas comparten áreas de distribución dentro del BSN en Mesoamérica y que pertenecen a grupos filogenéticamente poco relacionados, de tal forma que patrones similares en su estructura genética se explicarían mejor por procesos evolutivos compartidos más que por inercia filogenética (Hickerson y Tahl, 2006; Hickerson et al., 2007; Carnaval *et al.*, 2009).

Las especies seleccionadas son a: (1) el cacique mexicano, *Cacicus melanicterus*, un passeriforme de la familia Icteridae y único representante del género con distribución en México, donde es un residente común (Stotz *et al.*, 1996); (2) el carpintero enmascarado, *Melanerpes chrysogenys*, agrupado dentro de la familia Picidae, en uno de los géneros más diversos de carpinteros Neotropicales, con especies que muestran diversos plumajes y complejas adaptaciones morfológicas (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2017); (3) las urracas del género *Calocitta* de la familia Corvidae, sólo dos especies, ambas presentes en México, *C. colliei* (urraca hermosa carinegra) confinada al noroeste de México y *C. formosa* (urraca hermosa cariblanca) con amplia distribución desde el centro-oeste de México hasta el norte de Costa Rica; y (4) el trepatroncos Picomarfil, *Xiphorhynchus flavigaster*, de la familia Furnariidae que corresponde a un grupo diverso ampliamente distribuido en los bosques Neotropicales de Centro y Sudamérica y que presenta diversas subespecies reconocidas por su variación geográfica en coloración, tamaño y el patrón de bandeo en el cuerpo (Marantz *et al.*, 2018). Adicionalmente, las especies consideradas como grupos externos (Tabla A1) para el desarrollo de los análisis genéticos fueron establecidas de acuerdo a los resultados previos reportados para *C. melanicterus* (Powell *et al.*, 2014), *M. chrysogenys* (Arbeláez-Cortés *et al.*, 2014), *C. formosa* – *C. colliei* (Castillo-Chora *et al.*, en prep.) y *X. flavigaster* (Rocha *et al.*, 2015).

Análisis genéticos y estimación de tiempos de divergencia

Se emplearon secuencias de ADN mitocondrial (DNAm) de los genes ND2 y COI. Las secuencias mitocondriales las obtuvimos a partir de: (1) secuenciación directa de muestras de tejidos disponibles en la colección del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias

(MZFC) y (2) secuencias genéticas descargadas directamente del portal GenBank (disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), correspondientes de trabajos realizados previamente con las especies de interés de estudio (Tabla A1). Las secuencias fueron empalmadas y alineadas en Sequencher 4.8 (GeneCodes, Ann Arbor, MI, EUA), corrigiendo manualmente todas las ambigüedades con ayuda de los cromatogramas. Adicionalmente, el alineamiento de las secuencias de cada gen y los grupos externos se llevó a cabo en Clustal X (Thompson *et al.*, 1997). El modelo mutacional para cada marcador mitocondrial fue estimado con jModelTest 2.1.10 (Darriba *et al.*, 2012).

Los árboles bayesianos para cada especie fueron construidos empleando el programa MrBayes (Ronquist y Huelsenbeck 2003) empleando para todos los casos 3 cadenas calientes y una fría, con un *burn-in* del 20% y 10 millones de generaciones con un muestro cada 1000 árboles. Adicionalmente, con el programa Network 4.6.1.3 (Bandelt *et al.*, 1999) se estimaron las relaciones de los haplotipos mitocondriales mediante redes de haplotipos usando el algoritmo *median-joining*. Por otro lado, los tiempos de divergencia se estimaron con BEAST v.1.8.4, empleando un reloj lognormal no correlacionado con una tasa mutacional sitio/generación con media *ad hoc* a cada especie (Tabla A2). En el caso de *C. melanicterus* empleamos una tasa de sustitución (0.0123 ± 0.02 mutaciones/sitio/Ma) acorde a la filogenia publicada por Powell *et al.* (2014), mientras que para *X. flavigaster* empleamos la tasa de sustitución (0.0123 mutaciones/sitio/Ma) usada por Rocha *et al.* (2015). Para *M. Chrysogenys* los tiempos de divergencia (0.029 mutaciones/sitio/Ma) se tomaron de los análisis publicados por Arbeláez-Cortés *et al.* (2014). Para el estudio de las especies *C. formosa* y *C. colliei* los tiempos de divergencia utilizados (0.018 mutaciones/sitio/Ma) fueron tomados del trabajo de Castillo-Chora *et al.*, (*En proceso*).

Los tiempos de divergencia para cada especie se obtuvieron corriendo 50 millones de generaciones, con un muestreo cada 1000 árboles, tomando el 20% inicial como *burn-in*. La convergencia de las cadenas fue corroborada en Tracer v1.6 (Rambaut y Drummond 2007) y se constató que el tamaño de muestra efectivo para cada parámetro fuera mayor a 200 ($ESS > 200$). Los árboles restantes fueron resumidos en un *maximum clade credibility tree* (MCCT) con TreeAnnotator (Drummond *et al.*, 2012) y las edades de los nodos representan el 95% de la densidad de probabilidad mayor (HPD).

Estructura genética de las poblaciones

La diversidad genética se estimó tomando en cuenta las poblaciones resultantes de la red de haplotipos y el árbol filogenético (ver resultados, Fig. 1). Adicionalmente, se estimó la diversidad haplotípica (Hd), el número de sitios segregantes (S), la diversidad nucleotídica (π) y el polimorfismo de las secuencias con el estimador de Watterson (θ_W), así como el polimorfismo a partir de la diversidad nucleotídica ($\theta\pi$). Todos estos cálculos fueron realizados utilizando el programa DnaSP v. 5 (Librado y Rozas 2009). La estructuración genética para cada especie fue cuantificada mediante el estadístico F_{ST} en el programa Arlequin 3.11 (Excoffier *et al.*, 2005). Finalmente, se estimaron los valores de los índices D -Tajima (Tajima 1989) y F de Fu y Li (Fu 1997), los cuales corresponden a pruebas de neutralidad en el estudio demográfico de las poblaciones.

Modelos de distribución de especies y transferencia climáticas al Cuaternario

Para realizar los modelos de distribución de especies y las transferencias climáticas correspondientes a tres diferentes tiempos en el pasado, primero se realizó un ajuste de los datos de entrada (es decir, datos de ocurrencia de las especies). En primer lugar, se realizó un análisis de correlación, en el programa SDMtoolbox (Brown 2014), entre las 19 variables bioclimáticas disponibles en el portal de WordClim (Hijmans *et al.*, 2005), descartando aquellas variables con una correlación mayor al 80%; a fin de emplear únicamente aquellas poco correlacionadas y con mayor sentido biológico de acuerdo a lo reportado en otros trabajos con modelación de los BSN (Werneck *et al.*, 2011; Prieto-Torres y Rojas-Soto 2016). Las variables seleccionadas correspondieron a: temporalidad de la temperatura (Bio04), temperatura media del trimestre más frío (Bio11), precipitación del trimestre más seco (Bio14), temporalidad de la precipitación (Bio15), precipitación del trimestre más húmedo (Bio16), precipitación del trimestre más cálido (Bio18) y precipitación del trimestre más frío (Bio19).

El área histórica a la que la especie ha tenido acceso (Área M; Barve *et al.*, 2011) de acuerdo al modelo BAM propuesto por Soberón y Peterson (2005), fue definida *a priori* mediante el solapamiento de un polígono, en formato shape, contenitivo de las áreas potenciales

de distribución de las especies, con cada una de las ecorregiones terrestres del mapa propuesto por Olson *et al.* (2001). Adicionalmente, para este polígono obtenido fue estimada una zona buffer de 20 km. Todos estos procedimientos fueron realizados en el programa ArcMap 10.1 (ESRI, 2010). A las 19 variables se les aplicó un análisis de componentes principales (PCA) para estimar la heterogeneidad ambiental del área M. Todos los registros de las especies fueron obtenidos del Atlas de las aves de México (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2003) y de la base GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*; disponible en: www.gbif.org). Luego de este proceso de limpieza de los datos, obtuvimos el siguiente número de datos independientes para cada especie: *C. melanicterus* = 178, *M. chrysogenys* = 170, *C. colliei* = 126, *C. formosa* = 314, y *X. flavigaster* = 423. De los puntos espacialmente independientes para cada especie se tomó el 50% al azar y fueron empleados para hacer la calibración, mientras el 50% restante se empleó para la evaluación de los modelos (Peterson *et al.*, 2004).

Los modelos de distribución fueron desarrollados utilizando el algoritmo de máxima entropía implementado en el programa Maxent 3.4.0, el cuál a partir de la información ambiental, que describe las condiciones ambientales de cada punto de presencia de las especies, estima los valores de idoneidad (en una escala de 0 a 1) climática en el área M para la especie. En ese sentido, un alto valor de idoneidad sugiere que las condiciones ahí son adecuadas para la potencial presencia de la especie analizada (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008). Los modelos se corrieron con diferentes combinaciones de valores de los parámetros para optimizar el resultado y obtener un mejor modelo: RM= 1, 2 y 4 (en análisis exploratorios mostraron mejor rendimiento), ajuste del modelo LQ, LQP y LQPH, y probando extrapolación y no extrapolación, de tal forma que se favoreció la subestimación del nicho ecológico a la sobreestimación, para evitar sobreestimar el resultado de la transferencia del modelo (Owens *et al.*, 2013). Al final se evaluaron 18 combinaciones por especie, con 10 corridas cada uno. La evaluación de los modelos se realizó con los paquete ntbox (Osorio-Olvera, 2016) y el paquete de R ENMeval (Muscarella *et al.*, 2014). El rendimiento de los modelos se estimó con los valores de Roc-Parcial (Peterson *et al.*, 2008) y AIC.

El mejor modelo para cada especie se transfirió a tres diferentes escenarios de cambio climático en el Pleistoceno Tardío: el Último Interglacial (LIG; 120,000-140,000 años), el

Último Máximo Glacial (LGM; hace 22,000 años) y al Holoceno-medio (hace 6,000 años), para dos diferentes modelos generales de circulación: *Community Climate System Model* (CCSM) e *Interdisciplinary Research on Climate Earth System Model* (MIROC-ESM). Todos los modelos fueron realizados considerando una resolución espacial de 30's (equivalente a 1km²), y los resultados obtenidos fueron convertidos de unidades probabilísticas a mapas binarios (presencia-ausencia) con el punto de corte en 10 percentil training-presence (Liu *et al.*, 2013). Finalmente, las ACE se determinaron como aquellas donde los mapas binarios de cada especie se sobrelapan en los cuatro tiempos geológicos analizados (Carnaval *et al.*, 2009). La existencia de áreas climáticas no análogas fueron evaluadas mediante la prueba MESS en el programa MaxEnt (Elith *et al.*, 2011), la cual permite identificar aquellas áreas donde las variables ambientales son estimadas como fuera del rango de valores actualmente existentes dentro del área de calibración de los modelos; por lo cual esas áreas deben tratarse con suma precaución al momento de establecer hipótesis biogeográficas para la especie.

Prueba de hipótesis Biogeográficas

Con objeto de evaluar escenarios evolutivos causantes de los patrones de divergencia genética, utilizamos el análisis ABC (Beaumont *et al.*, 2002) el cual consiste en simular grandes cantidades de sets de datos a partir de escenarios hipotéticos, cuyos valores de los parámetros son muestreados a partir de una distribución probabilística. Los datos generados a partir de las simulaciones son reducidos a estadísticos de resumen (ER) y son aceptadas o no dependiendo de la distancia entre sus ER simulados y los observados (Cornuet *et al.*, 2008; 2014; Csilléry *et al.*, 2010).

Empleamos el software DIYabc (Cornuet *et al.*, 2014) para comparar entre diferentes escenarios evolutivos, cuantificar el soporte de cada uno y estimar los valores de los parámetros de interés. En la primera parte del análisis incluimos la definición de escenarios, acorde a la información filogenética y a los MNE obtenidos. La distribución de los valores de los *priors* se basó en las estimaciones realizadas de los tiempos de divergencia y tamaños efectivos de las poblaciones, así como en la información previamente publicada (Bertorelle *et al.*, 2010; Tabla A2).

En todos los casos empleamos 4 de los 8 estadísticos de resumen disponibles en DIYabc para una muestra y 3 de los 5 estadísticos para más de una muestra: (1) número de haplotipos, (2) número de sitios segregantes, (3) media de diferencias pareadas, (4) varianza en el número de diferencias pareadas, (5) número de haplotipos en total, (6) número de sitios segregantes en total y (7) media de diferencias pareadas entre poblaciones (Bertorelle *et al.*, 2010; Cornuet *et al.*, 2014). Al momento de elegir los ER tuvimos en cuenta que utilizar pocos ER puede producir sesgos en el análisis y usar muchos ER pueden reducir la fracción de simulaciones retenidas aumentando el error cuando la distancia entre los ER observados y los ER simulados es estimada (Bertorelle *et al.*, 2010).

La definición de los escenarios para DIYabc fue realizada con base en la información genética y en los MNE obtenidos. En primer lugar se estableció una hipótesis de divergencia con dirección Norte-Sur, partiendo de la premisa de que las poblaciones se originaron a partir de la población nortea más próxima en un modelo que simula un proceso stepping-stone. Alternativo a este modelo, usamos un escenario opuesto que propone, contrariamente, una divergencia con dirección Sur-Norte (Caetano y Naciri 2011), donde las poblaciones descienden de la población que está más cercana geográficamente en dirección Sur. Los siguientes escenarios están conformados de acuerdo a la filogenia encontrada (ver resultados), donde se propone que las poblaciones filogenéticamente más relacionadas descienden una de la otra (Avice *et al.*, 1987). Para los casos donde los intervalos en el tiempo de divergencia entre poblaciones se solapaban incluimos hipótesis de divergencia simultánea. Por último, propusimos escenarios basados en los modelos de distribución (ver Apéndice Figs. A1–A4), donde la premisa fue que las ACE representan parte del área de distribución de las poblaciones ancestrales, y que eventualmente estas poblaciones pudieron tener procesos de expansión y contracción demográfica (Hewitt, 1996; Carnaval *et al.*, 2009).

Evaluación de los escenarios

La segunda parte del análisis DIYabc incluye el desarrollo de los cálculos típicos del método (Cornuet *et al.*, 2014) a partir de las 2 millones de simulaciones por escenario considerado durante el estudio. Estos análisis incluyeron seis pasos:

- a)** Pre-evaluación de escenarios y distribución de los *priors* con la finalidad de comprobar que al menos una combinación de escenarios y *priors* produjeran datos simulados lo suficientemente cercanos al set de datos empírico y corregir si hay aspectos del modelo que estuvieran mal especificados (Cornuet *et al.*, 2008; 2014).
- b)** Cálculo de la probabilidad posterior de los escenarios propuestos mediante una regresión logística ponderada a los primeros sets de datos ($n\delta$), en la que se le da más peso a aquellas simulaciones más cercanas a los ER observados (Cornuet *et al.*, 2008; Bertorelle *et al.*, 2010).
- c)** Estimación de la distribución posterior de los parámetros a partir de la distancia euclidiana normalizada entre el set de datos observado y el set de datos empírico. Solo los sets de datos menores a δ son empleados. Finalmente se obtiene una muestra aproximada de la distribución posterior de los parámetros (Beaumont *et al.*, 2002).
- d)** Evaluación del rendimiento en la estimación de la distribución posterior de los parámetros, en la cual se calculan los estadísticos relacionados a los sesgos de estimación o el error cuadrado medio a partir de una tabla de referencia (Cornuet *et al.*, 2008).
- e)** La confianza del escenario seleccionado se estimó a partir de la tasa de errores tipo I y tipo II del escenario seleccionado. A partir de un set de datos acorde al escenario propuesto se cuantifica la proporción de veces que este escenario no tiene la mayor probabilidad posterior siendo el escenario verdadero (error tipo I) o la cantidad de veces que tiene la mayor probabilidad posterior cuándo no es el escenario verdadero (error tipo II; Cornuet *et al.*, 2008).
- f)** Finalmente, con la opción Model checking, se cuantificó la discrepancia entre la combinación posterior de los parámetros del modelo y un set de datos considerando varios sets de prueba (Cornuet *et al.*, 2008; 2014).

RESULTADOS

Relaciones filogenéticas y tiempos de divergencia

Para los casos de *C. melanicterus* (n = 23) y *X. flavigaster* (n = 69) se obtuvieron secuencias del gen mitocondrial ND2 de entre 866 pb – 1041 pb de longitud. Para los casos de *C. formosa* y *C. colliei* se obtuvieron un total de 54 secuencias tanto para el gen ND2 (de longitud variable entre 646pb -1041pb) y el marcador COI (de ~494pb). Finalmente, para el caso de *M. chrysogenys* se obtuvieron 55 secuencias de para el gen ND2 (entre 464pb – 1041pb) y el gen COI (de ~582pb). Los números de acceso para las secuencias empleadas se encuentran en la tabla A1 (ver Tabla A1)..

Los árboles filogenéticos resultantes mostraron claros patrones de estructuración genética entre las diferentes poblaciones de las especies, a excepción de *C. melanicterus* que muestra baja estructura genética con la presencia de únicamente tres haplotipos (Fig. 1). Para el resto de los casos, las estructuras genéticas de las especies son congruentes para la delimitación geográfica en al menos una de las poblaciones recuperadas, entre las que se destacan la Costa Norte del Pacífico (CNP), la Costa Centro del Pacífico (CCP), la Costa Sur del Pacífico (CSP), y Centroamérica (CA). Para el caso de *X. flavigaster* es importante resaltar así mismo la recuperación de una estructura genética correspondiente a poblaciones del Sureste (SE) y la Costa Norte del Golfo (CNG) de México (Fig. 1).

Las redes de haplotipos obtenidas fueron coincidentes con los árboles filogenéticos (Fig. 1), mostrando un patrón similar de estructuración genética en las poblaciones. No obstante, para el caso de *C. melanicterus* la red muestra solo tres haplotipos con distancia de uno y dos pasos mutacionales, mientras que *M. chrysogenys* presenta un patrón de estrella para la población CCP, lo cual sugiere crecimiento demográfico reciente. Para los individuos correspondientes a la especie *C. formosa* se obtuvieron 24 pasos mutacionales entre las poblaciones de CA y CSP, así como 28 pasos mutacionales entre las poblaciones de CCP y CA; y para los individuos de *C. colliei* de la población CNP se diferenciaron por 44 pasos mutacionales de las poblaciones de CSP (Fig. 1). Finalmente, para el caso de *X. flavigaster* la red de haplotipos muestra entre 1 y 3 pasos mutacionales de distancia entre las poblaciones de CNG, SE y CA.

Los tiempos de divergencia obtenidos, utilizando el intervalo con el 95% HPD como *prior* para cada especie durante el análisis DIYabc, fueron variables entre las poblaciones de las especies (Tabla A2). En general, encontramos que los estimados de la divergencia basada en coalescencia anteceden a la estimación de Beast basada en MCMC. Para el caso de *X. flavigaster* las estimaciones obtenidas mostraron valores de 666 [400 – 970] Ka para la divergencia entre las poblaciones de CNP-CCP y CA-SE-CNG, de 409 [235 – 600] Ka dentro de las poblaciones de CNG-CA-SE, y de 261 [114 – 420] Ka en el caso de las poblaciones de CNP y CCP. Los valores estimados basados en coalescencia indican una divergencia de hace 1.68 [802Ka – 2.2Ma] Ma para los grupos de CNP-CCP y CA-SE-CNG, de 522 [442 – 1.5] Ma dentro del grupo de CNG-CA-SE, y de 332 [78.6 – 600] Ka para CNP-CCP. Para los casos de *C. formosa* - *C. colliei* y *M. chrysogenys*, los valores estimados durante los análisis desarrollados a partir de DIYabc anteceden a los estimados mediante análisis multilocus en Beast en trabajos previamente publicados por Castillo-Chora *et al.*, (*En proceso*) y Arbeláez-Cortés *et al.*, (2014), respectivamente. Solo en *C. melanicterus* la divergencia sugerida por Beast (315 [120Ka-565] Ka) es ligeramente mayor a la obtenida con DIYabc 296 [80 – 596] Ka.

Estructura genética de las poblaciones

La población de *M. chrysogenys* CCP es la que más haplotipos presenta con $H = 14$ y también tiene una alta diversidad haplotípica ($Hd = 0.74$) y más número de sitios segregantes ($S = 12$), además es la única población que muestra valores significativos para F y D -Tajima (Tabla 1). La población *C. colliei* CNP presenta el valor de diversidad nucleotídica más alto ($\pi = 0.0029$), lo que significa que los haplotipos de esta población presentan más diferencias entre sí que los haplotipos al interior de cualquier otra población (Tabla 1). En el caso de *X. flavigaster*, la población SE es la que más haplotipos ($H = 9$), así como una alta diversidad haplotípica ($Hd = 0.76$) y alta diversidad nucleotídica ($\pi = 0.0013$; Tabla 1). En el caso de *C. melanicterus* fueron conjuntados todos los individuos para obtener los estimados de estructura genética debido a que DnaSP sólo identificó un haplotipo por población (Tabla 1). Todas las comparaciones intraespecíficas de la F_{ST} resultaron con valores altos ($F_{ST} > 0.8$) y significativos, $P < 0.05$, incluso para *C. melanicterus*, donde hay poca estructura genética en las poblaciones (Tabla 2). Los valores más altos de F_{ST} se encontraron en *C.*

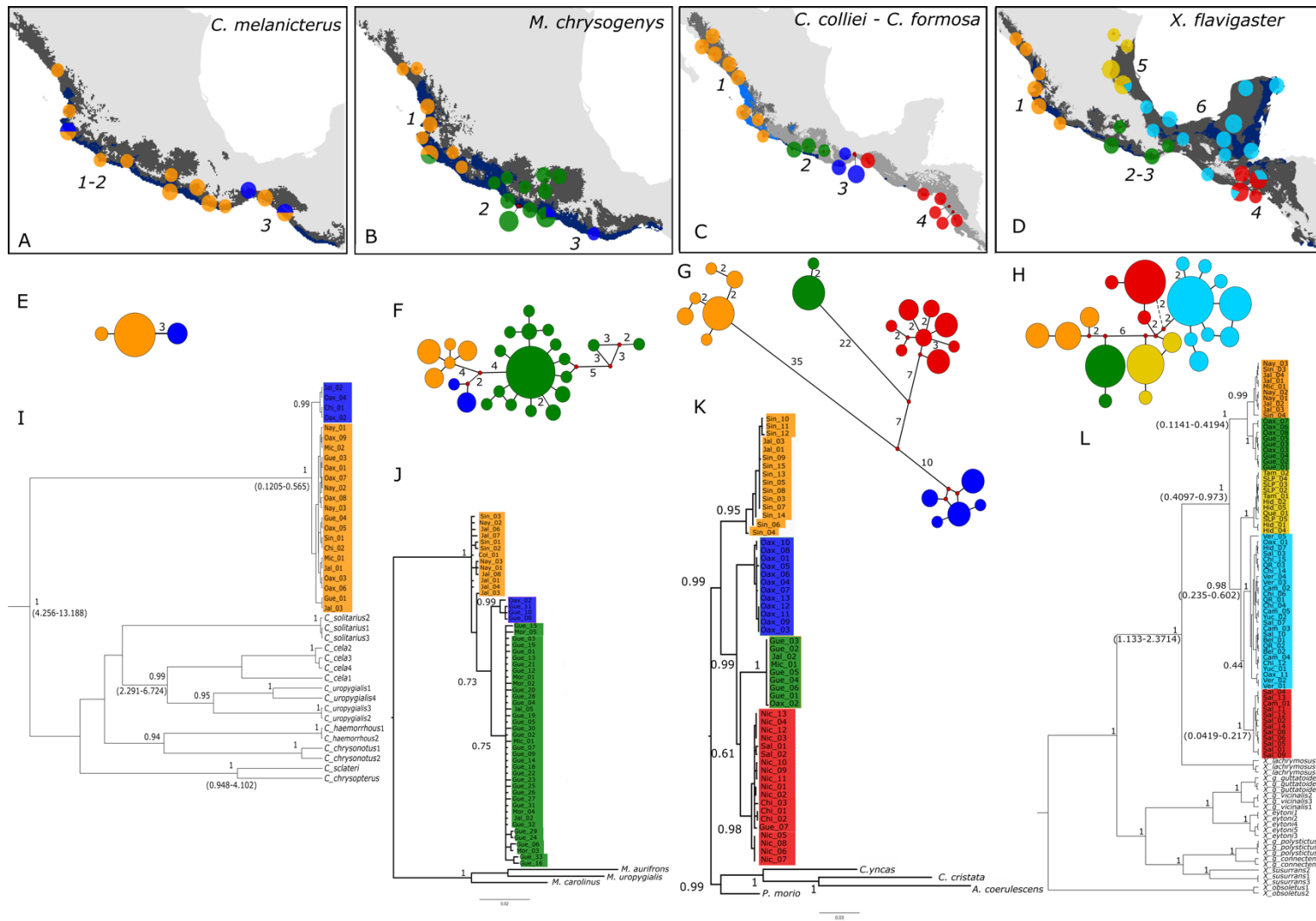


Figura 1. Filogenias y estructuras genéticas obtenidas para las cinco especies de aves distribuidas y altamente asociadas al BSN del Pacífico de Mesoamérica. En los nodos de los árboles se muestra el valor de probabilidad posterior y entre corchetes el HPD del tiempo de divergencia estimado en Beast. La distancia entre los haplotipos en las redes obtenidas es proporcional al número de pasos mutacionales entre las poblaciones. Números en los mapas corresponden a las poblaciones delimitadas: Costa Norte del Pacífico (1), la Costa Centro del Pacífico (2), la Costa Sur del Pacífico (3), Centroamérica (4), Costa Norte del Golfo (5) y Sureste del Golfo de México (6).

formosa, donde la población CCP es la que más diverge genéticamente, mientras que para *X. flavigaster* y *M. chrysogenys* la población que más se diferencia es la encontrada en la Costa Norte del Pacífico (Tabla 2).

Tabla 1. Diversidad genética y parámetros de demografía de las poblaciones de cada especie. Las Abreviaciones corresponden a: *n* = tamaño de muestra; *H* = número de haplotipos únicos; *Hd* = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica; θ_W = Estimador de Watterson de diversidad nucleotídica; θ_π = estimador poblacional a partir de diversidad nucleotídica; *S* = sitios segregantes; *D* = D-Tajima; *F* = F de Fu y Li; (P) valor de significancia p-value.

Población	n	H	Hd	π	θ_W	θ_π	S	D (P)	F (P)
<i>C. melanicterus</i>									
CNP-CCP	17	2	0.3	0.00086	0.00078	0.00087	3	NA	NA
CSP	17	2	0.3	0.00086	0.00078	0.00087	3	NA	NA
<i>M. chrysogenys</i>									
CNP	10	5	0.85	0.00149	0.00172	0.00149	4	-0.52 (0.32)	-3.23 (0.001)
CCP	31	14	0.74	0.0013	0.0033	0.0013	12	-1.97 (0.006)	-15.19 (0.001)
CSP	4	2	0.5	0.0009	0.00105	0.00096	2	-0.7 (0.27)	1.09 (0.63)
<i>C. colliei</i> - <i>C. formosa</i>									
CNP	15	5	0.638	0.0029	0.00342	0.003	7	-0.44 (0.38)	-4.75 (0.000)
CCP	9	2	0.22	0.00039	0.00065	0.00039	2	-1.36 (0.09)	-2.79 (0.000)
CSP	12	5	0.08	0.0017	0.0017	0.0017	6	-0.14 (0.47)	-2.7 (0.027)
CA	19	6	0.8	0.028	0.0039	0.0028	8	-0.92 (0.19)	-4.29 (0.000)
<i>X. flavigaster</i>									
CNP	10	2	0.2	0.0004	0.0007	0.0004	2	-1.4 (0.08)	0.58 (0.44)
CCP-CSP	9	4	0.8	0.0015	0.0014	0.0015	4	0.08 (0.55)	-0.2 (0.39)
CNG	11	2	0.47	0.0006	0.0008	0.0006	2	-0.77 (0.26)	-2.19 (0.003)
SE	27	9	0.76	0.0013	0.002	0.0013	8	-1.09 (0.14)	-6.22 (0.001)
CA	12	4	0.45	0.0005	0.0009	0.0004	3	-1.62 (0.01)	-2.03 (0.16)

Modelos de nicho ecológico y áreas climáticamente estables

Todos los modelos mostraron un buen rendimiento en ambas mediciones, con valores de Roc-parcial mayores a 1 y $P < 0.05$, por lo cual muestran un rendimiento mejor que modelos al azar y fueron considerados como estadísticamente descriptivos de las condiciones climáticas que definen el nicho ecológico de las especies (Tabla 3). Adicionalmente, es importante resaltar que no se observó la existencia de áreas climáticas no análogas durante las transferencias de los modelos en los periodos geológicos analizados.

Tabla 2. Valores de F_{ST} para las poblaciones de las especies. La significancia se estimó con 1023 repeticiones, todos los valores resultaron significativos. Las abreviaciones corresponden a: CNP: Costa Norte del Pacífico; CCP: Costa Centro del Pacífico; CSP: Costa Sur del Pacífico; CA: Centroamérica; SE: Sureste y CNG: Costa Norte del Golfo.

	CNP-CCP	CSP	CNP	CCP	CCP-CSP	CNG	SE	CA
<i>C. melanicterus</i>								
CNP-CCP	—							
CSP	0.97	—						
<i>M. chrysogenys</i>								
CNP			—					
CCP		0.84	0.90	—				
CSP		—	0.85					
<i>C. colliei</i> - <i>C. formosa</i>								
CNP			—					
CCP			0.97	—				
CSP		—	0.95	0.96				
CA		0.90	0.94	0.91				
<i>X. flavigaster</i>								
CNP			—					
CCP-CSP			0.80		—			
CNG			0.95		0.92	—		
SE			0.90		0.90	0.86	—	
CA			0.95		0.93	0.92	0.82	—

Los modelos de distribución de las especies muestran que para todos los casos los rangos de distribución obtenidos coinciden más del 60% con las áreas de distribución de los BSN de Mesoamérica (Tabla 4), por lo cual pueden ser consideradas como especies altamente asociadas a este tipo de ecosistemas. Particularmente, *C. colliei* es la que presentó menor coincidencia espacial entre el rango de distribución predicho para el presente y las áreas de distribución de los BSN (66.73%), mientras *X. flavigaster* mostró el mayor porcentaje (77.11%) de coincidencia de sus áreas de distribución dentro de los BSN. Al analizar las transferencias climáticas a los periodos geológicos pasados, se observa que los rangos de extensión para las áreas de ocurrencia de las especies son coincidentes con un escenario de BSN fluctuante en su distribución durante el Pleistoceno Tardío (Fig. 2). Los modelos sugieren que las distribuciones de las especies en el Holoceno-medio presentan patrones geográficos similares a los de distribución en el presente. Así mismo, con la excepción de *C. formosa*, se observa, en comparación al LIG, una menor extensión de áreas (debido a bajas idoneidades climáticas) para las distribuciones durante el LGM.

Tabla 3. Selección y valores estadísticos reportados para los modelos de calibración en el presente para cada especie de estudio. Abreviaciones corresponden a: L = linear, Q = cuadrado, P = producto, H = Hinge, RM = 1, 2 o 4, E = extrapolación y NE = no extrapolación.

Especie	Modelo	No. parámetros	AICc	Delta	ROC-parcial (P-value)
<i>C. melanicterus</i>	LQP2E	16	3101.944	0	1.66 (P<0.05)
<i>M. chrysogenys</i>	LQP2E	11	3183.771	0	1.52 (P<0.05)
<i>C. collie</i>	LQPH4NE	18	2413.757	0	1.21 (P<0.05)
<i>C. formosa</i>	LQP1E	18	5966.711	0	1.33 (P<0.05)
<i>X. flavigaster</i>	LQP2NE	15	11920.58	0	1.45 (P<0.05)

Tabla 4. Correspondencia de las áreas geográficas de distribución estimadas para cada especie con la distribución del Bosque Seco Neotropical (BSN) propuesto por Olson *et al.* (2001). Valores son reportados para el tiempo presente y para el total de Áreas Climáticamente Estables (ACE) determinadas en este estudio.

Especie	% del área total de distribución dentro de BSN	% de ACE dentro de BSN
<i>C. melanicterus</i>	69.25	78.00
<i>M. chrysogenys</i>	67.46	80.97
<i>C. colliei</i>	66.73	79.57
<i>C. formosa</i>	67.40	93.18
<i>X. flavigaster</i>	77.11	91.76

Por otra parte, los modelos muestran una amplia, y más o menos continua, extensión de ocurrencia de áreas climáticamente estables para las especies *C. melanicterus* (78% de ACE dentro de BSN) y *M. chrysogenys* (80.97% de ACE dentro de BSN) desde la región del CNP hasta la CSP. Para el caso de *C. colliei* las ACE son reportadas como restringidas a la región de CNP, con un 79.57% de estas áreas distribuidas dentro de las extensiones del BSN. Por otro lado, las especies *C. formosa* y *X. flavigaster* mostraron ACE discontinuas: para el caso de *X. flavigaster* estas áreas (de las cuales 91.76% están dentro de los BSN) se localizaron en las regiones de CNP, CCP, CSP y en la Península de Yucatán, mientras que para *C. formosa* las ACE se presentan en las zonas correspondientes a las poblaciones CCP, CSP y CCA (Fig. 2). Interesantemente, todas las especies, a excepción de *C. colliei*, muestran la zona CCP como un área climáticamente estable.

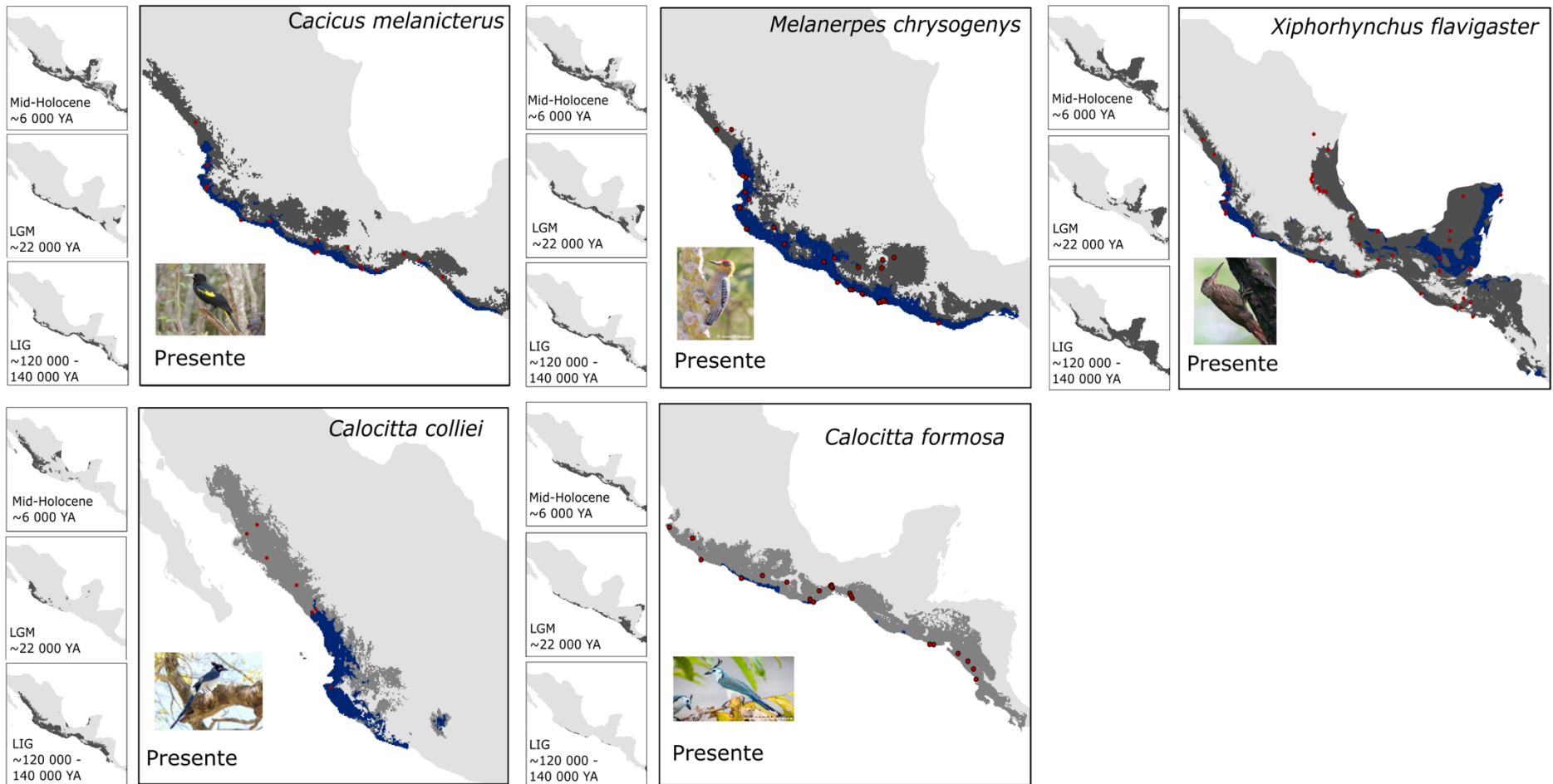


Figura 2. Modelos de Nicho Ecológico. La transferencia de modelos al Pleistoceno en el LIG, LGM y Holoceno-Medio y áreas climáticamente estables en azul. En rojo se muestran los puntos de donde se tienen secuencias de DNAm.

Rendimiento de los modelos ABC

En todos los modelos encontramos que los ER observados no fueron estadísticamente ($P > 0,05$) diferentes de los ER simulados, por lo cual se asume que los *priors* están bien especificados y que las simulaciones son cercanas al set empírico. La selección del mejor modelo se basó en la probabilidad posterior del mismo. En este sentido, observamos que para las especies de *C. formosa* y *C. colliei* el rendimiento del modelo (es decir, el porcentaje que el modelo verdadero no fue escogido) fue bajo (tabla 5), probablemente, debido a la similitud entre los modelos propuestos y la generalidad del modelo seleccionado con mayor probabilidad posterior. Para la especie *C. melanicterus* la confianza del modelo fue baja (0.53), probablemente debido a la poca variabilidad encontrada en el marcador genético ND2 que potencialmente podría estar afectando el rendimiento de la prueba de ABC. No obstante, los parámetros resultantes fueron congruentes con los datos externos (Tabla A2). Por el contrario, para las especies *M. chrysogenys* y *X. flavigaster* el modelo seleccionado obtuvo un buen resultado de confiabilidad: 0.3 y 0.19, respectivamente (Tabla 5). También evaluamos la habilidad de los modelos para reproducir ER cercanos al set empírico con las distribuciones posteriores, y en ningún caso se encontraron diferencias significativas entre el modelo y el set empírico. Con base a estos resultados se asume que los modelos seleccionados, y sus resultados, son buenos y/o confiables.

Tabla 5. Mejor modelo seleccionado para cada especie, su probabilidad posterior, y confianza en 1000 iteraciones.

Especie	Escenario	pp [intervalo]	Confianza	Repeticiones
<i>C. melanicterus</i>	3	0.457 [0.456,0.458]	0.53	1000
<i>M. chrysogenys</i>	5	0.953 [0.933, 0.974]	0.3	1000
<i>C. colliei</i> – <i>C. formosa</i>	5	0.48 [0.474, 0.486]	0.62	1000
<i>X. flavigaster</i>	6	0.581 [0.519, 0.643]	0.19	1000

Estimación de parámetros a partir de los modelos seleccionados

Para *C. melanicterus* el mejor escenario sugiere divergencia entre las poblaciones de CNP y CSP a partir de una población ancestral hace 296 Ka (Fig. 3; Tabla 6). A pesar que este tiempo es alto para la baja diversidad genética encontrada en ambas poblaciones, el

modelo también sugiere un cambio, hace ~11000 años, en el tamaño poblacional efectivo (N_e) en las dos poblaciones, lo cual pudo disminuir de manera severa su variación genética. En el caso de *M. chrysogenys* se infiere también un cambio en N_e hace ~98Ka años, coincidente con el LIG. Además, se sugiere que las poblaciones CNP y CSP divergieron hace 688 [340 – 940] Ka y están más relacionadas genéticamente a pesar de estar separadas en la geografía por la población de CCS (que aparece como grupo ancestral). Este resultado es congruente dada la alta variación genética reportada para la especie, aunque es difícil descartar un efecto del muestreo (CSP: $n = 4$) y potenciales artefactos del método empleado, entre los que se incluyen la asunción de tasas mutacionales y rangos en los tamaños efectivos (Fig. 3; Tabla 6).

Para el género *Calocitta*, la hipótesis con mayor probabilidad posterior sugiere una divergencia temprana entre *C. colliei* y una población ancestral hipotética que dio origen a las tres poblaciones de *C. formosa* de manera simultánea hace ~1.2Ma (Fig. 3; Tabla 6). Finalmente, para *X. flavigaster* el mejor modelo ABC indica que hace ~1.68Ma una población ancestral divergió formando las poblaciones SE y CCP-CSP. La población SE dio origen en un único evento de divergencia a las poblaciones CNG y CA hace ~520Ka, mientras que la población CNP descendió de la población CCP-CSP hace ~320Ka (Fig. 3; Tabla 6).

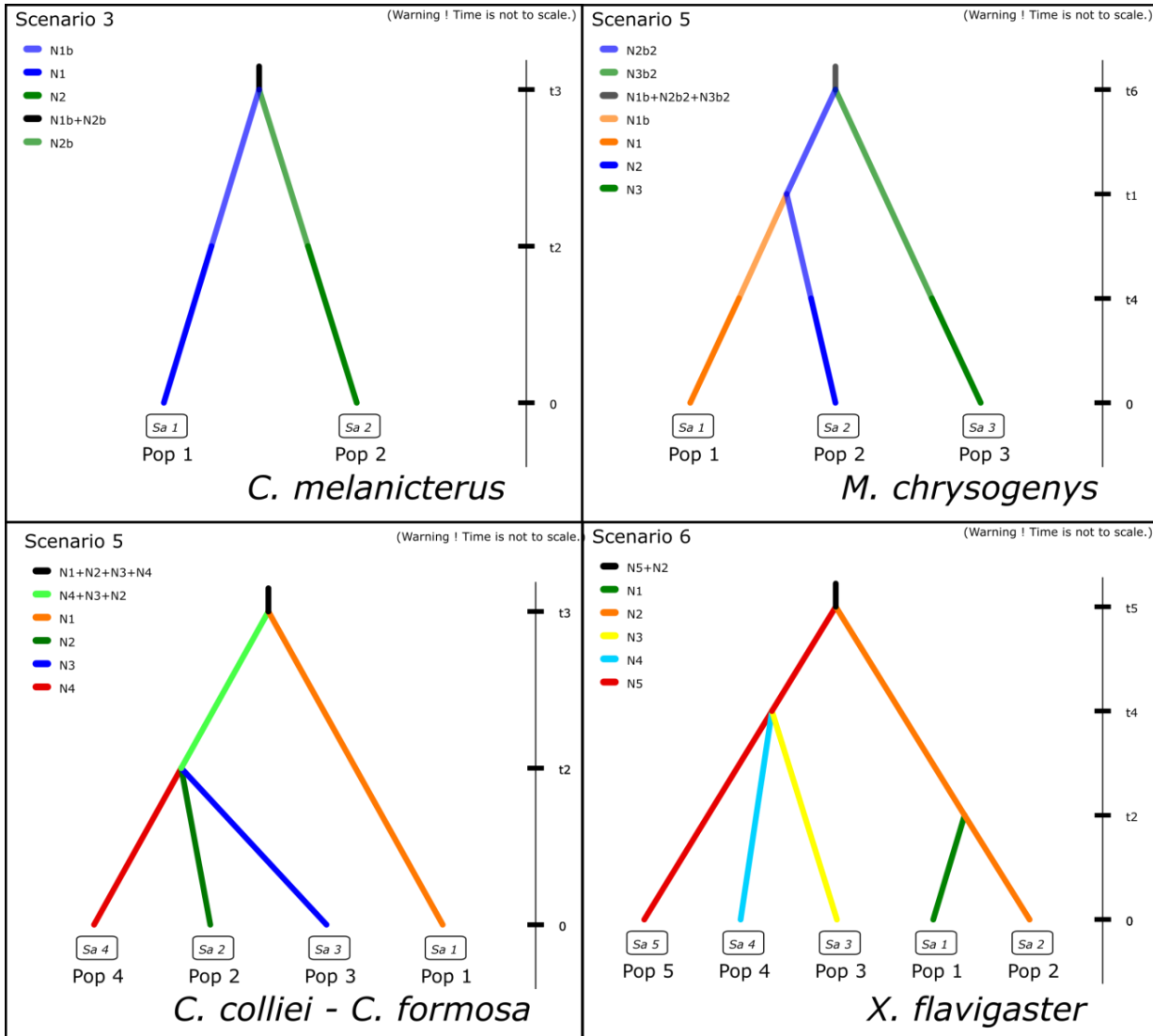


Figura 3. Mejores modelos seleccionados por el método ABC para cada especie.

Tabla 6. Estimados de los valores de los principales parámetros de los modelos seleccionados para cada especie. Abreviaciones: Ne: tamaño efectivo. T divergencia: Tiempo de divergencia. T crec. Pob.: Tiempo al cambio en Ne. useq_1: Tasa mutacional. [95% HPD]: 95% de confianza de la densidad posterior mayor.

	Ne [95% HPD]	T divergencia [95% HPD]	T crec. Pob. [95% HPD]	useq_1 [95% HPD]
<i>C. melanicterus</i>				1.03e-8 [5.0e-9 - 1.78e-8]
CNP-CCP	6.47e4 [3.45e3 - 1.44e5]	296 Ka [80 Ka - 598 Ka]	10.92 Ka [8 Ka - 13.8 Ka]	
CSP	1.3e5 [1.55e4 - 2.83e5]	296 Ka [80 Ka - 598 Ka]	10.92 Ka [8 Ka - 13.8 Ka]	
<i>M. chrysoygenys</i>				1.79e-8 [1.1e-8 - 2.69e-8]
CNP	1.45e5 [3.6e4 - 2.8e5]	688 Ka [340 Ka - 940 Ka]	98.8 Ka [33.2 Ka - 189 Ka]	
CCP	3.98e5 [1.94e5 - 5.63e5]	1.34 Ma [926 Ka - 1.57 Ma]	98.8 Ka [33.2 Ka - 189 Ka]	
CSP	1.5e5 [2.3e4 - 2.8e5]	688 Ka [340 Ka - 940 Ka]	98.8 Ka [33.2 Ka - 189 Ka]	
<i>C. colliei - C. formosa</i>				1.86e-8 [1.17e-8 - 2.38e-8]
CNP	1.99e5 [8.4e4 - 2.9e5]	2.08 Ma [1.168 Ma - 2.74 Ma]	NA	
CCP	5.7e4 [1.19e4 - 1.7e5]	1.23 Ma [592 Ka - 1.654 Ma]	NA	
CSP	1.01e5 [3.35e4 - 1.88e5]	1.23 Ma [592 Ka - 1.654 Ma]	NA	
CA	2.31e5 [1.07e5 - 3.38e5]	1.23 Ma [592 Ka - 1.654 Ma]	NA	
<i>X. flavigaster</i>				1.06e-8 [6.86e-9 - 1.59e-8]
CNP	9.65e4 [1.8e4 - 3.38e5]	332 Ka [78.6 Ka - 600 Ka]	NA	
CCP-CSP	1.46e5 [3.71e4 - 3.67e5]	1.682 Ma [802 Ka - 2.2 Ma]	NA	
CNG	7.14e4 [1.49e4 - 2.96e5]	522 Ka [442 Ka - 1.5 Ma]	NA	
SE	1.93e5 [8.05e4 - 2.91e5]	522 Ka [442 Ka - 1.5 Ma]	NA	
CA	1.08e5 [2.45e4 - 2.32e5]	1.682 Ma [802 Ka - 2.2 Ma]	NA	

DISCUSIÓN

Este estudio contribuye a la comprensión de las relaciones evolutivas e históricas de los BSN en Mesoamérica, proporcionando nuevos conocimientos sobre los centros de diversificación y los patrones de distribución de la avifauna asociada a estos bosques. Los resultados obtenidos apoyan la idea de que en ausencia de barreras físicas evidentes, fueron los cambios climáticos del período Cuaternario los principales mecanismos responsables de los actuales patrones de variación genética. De hecho, los modelos mostraron que los efectos de los cambios climáticos no fue igual para todas las especies; por lo cual, diferentes extensiones de BSN pueden haber respondido de manera diferente a estos efectos —los cuales configuraron los patrones de riqueza de especies y endemismo dentro de cada región. Esta idea sugiere una historia mixta de convergencia evolutiva (con eventos de dispersión y vicarianza) entre las regiones de BSN en Mesoamérica, tal como ha sido reportado en otros grupos taxonómicos (Gentry 1995; Pennington *et al.*, 2000, 2004; Becerra, 2005; Caetano *et al.*, 2008; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012; Banda *et al.*, 2016; Prieto-Torres *et al.*, 2018). Si bien, el número de especies endémicas encontradas en las regiones de BSN podría ser el resultado de una evolución reciente y rápida, parece más probable asumir que las mismas sean el resultado de largos períodos de aislamiento geográfico, de la edad del ecosistema donde habitan, así como de un proceso regional de dispersión limitado (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012; Banda *et al.*, 2016; Prieto-Torres *et al.*, 2018).

Estructura genética y áreas climáticamente estables

Las especies de estudio están altamente asociadas al BSN de Mesoamérica y los patrones de estructura genética que muestran se pueden resumir en lo que denominamos poblaciones del CNP, CCP, CSP y CCA. Este patrón obtenido es consistente con los resultados encontrados en los trabajos de García-Trejo y Navarro Sigüenza (2004); Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza (2012) y Prieto-Torres *et al.* (2018). Así mismo, la zona del CCP es el área de climáticamente estable común en 4 de las 5 especies, la cual representa una zona que no sólo resalta por el alto nivel de riqueza de especies reportadas (García-Trejo y Navarro Sigüenza, 2004; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012) sino que también presenta una alta y clara estructuración genética que la diferencia espacialmente de otras poblaciones (ej. Arbeláez-Cortés *et al.*, 2014; Arcangeli *et al.*, 2017).

Los resultados de la transferencia de los modelos durante los periodos considerados del Cuaternario son consistentes con contracción y expansión del área de distribución en las poblaciones, llevando a algunas (como es el caso del complejo *C. formosa* y *C. colliei*) a mantener una distribución alopátrica durante estos periodos, promoviendo en consecuencia la diferenciación genética entre sus poblaciones. Si bien las especies no comparten en su totalidad el patrón de paleodistribución aquí obtenidos, esto puede deberse a diferencias en historia de vida, rasgos funcionales y a las diferentes dinámicas de respuestas (ante los cambios climáticos, procesos orográficos, competencia, etc.) individuales de las especies, los cuales no pueden ser recuperados mediante el enfoque metodológico empleado. No obstante, esto no significa que hayan sido diferentes procesos biogeográficos los que moldearon su variación genética (Collevatti *et al.*, 2015).

De manera congruente, los valores de estructura genética basados en F_{ST} fueron altos y significativos para todas las poblaciones, a excepción de *C. Melanicterus*. Sin embargo, esta especie es la más divergente dentro del género y aparece como hermana del clado que forman el resto de especies del género *Cacicus*, junto con el género *Psarocolius* (Powell *et al.*, 2014). Los valores de F_{ST} altos sugieren que la especie pudo atravesar por una expansión de su área de distribución, debido a que esto promueve bajos niveles de diversidad genética dentro de los demes y aumenta los de F_{ST} (Stone *et al.*, 2002; Excoffier *et al.*, 2009), lo cual es consistente con la mejor hipótesis DIYabc para *C. melanicterus*; mostrando, aunque los estadísticos D -Tajima y F de F_u fueron no negativos ni significativos, cambios recientes en los tamaños poblacionales.

Hipótesis filogeográficas y patrones de divergencia en las poblaciones

A partir de los modelos seleccionados por DIYabc podemos inferir con más detalle algunos de los procesos evolutivos que tuvieron lugar en las poblaciones, así como los tiempos en los cuales sucedieron. Por ejemplo, podemos hipotetizar que las poblaciones CNP-CCP y CSP de *C. melanicterus* tuvieron tamaños efectivos bajos debido a la pérdida de idoneidad en el hábitat (recursos y áreas accesibles), así como que las poblaciones se restablecieron demográficamente a partir de las tres variaciones genéticas encontradas actualmente. Los modelos de distribución muestran un área climáticamente estable continua en el pasado, bajo la cual se esperaría alto flujo genético entre los individuos y, por lo tanto,

poca divergencia genética entre las poblaciones; esto aunado al reciente crecimiento demográfico estimado hace ~11000 años. Este tiempo es coincidente con el término de la glaciación (Alley *et al.*, 1997) y se espera que eventos climáticos de este tipo, hayan sido los encargados de promover los cambios demográficos y de extensión en las áreas de distribución en las especies (Hewitt 1996; Stone *et al.*, 2002; Excoffier *et al.*, 2009).

En el caso de *M. chrysogenys*, una especie ampliamente estudiada, encontramos diferencias en la estimación de los tiempos de divergencia, donde la diferencia en las tasas de mutación asumidas tiene un efecto importante (Arbogast *et al.*, 2002). Para el gen mitocondrial ND2, las tasas empleadas van desde 0.029 sustituciones/linaje/millón de años (Arbeláez-Cortés *et al.*, 2014); 0.0063, 0.0016, y 0.058 s/l/Ma para la 1ra, 2da y 3ra posición, respectivamente (Shakya *et al.* 2017); 0.013 s/l/Ma (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2017) y 0.0179 [0.011 – 0.027] s/l/Ma en nuestro análisis. Los datos publicados por Arbeláez-Cortés (2014) sugieren un tiempo de divergencia aproximado de 80 Ka para la separación de CCP-CSP y de 120 Ka con respecto a CNP con base en mtDNA, mientras los nuestros datan esta última divergencia en 1.34 [0.926 – 1.57] Ma. Nuestro estimado parece más congruente con el análisis multilocus de todo el género *Melanerpes* (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2017), donde se estima que la especie diverge en el Zancleano (Plioceno) [5.33 – 3.6 Ma], dentro del clado que los autores denominan *Centurus*, correspondiente a especies con el dorso barrado que habitan climas altamente estacionales.

En el caso *C. formosa*, el modelo propone una divergencia múltiple a partir de una población ampliamente distribuida que por efectos de los cambios climáticos produjo poblaciones alopátricas. Así también lo sugiere el modelo de distribución obtenido, al mostrar ACE alopátricas, lo cual posiblemente permitió que las poblaciones alcanzaran niveles de FST altos. Los tiempos de divergencia obtenidos también son consistentes con los altos valores de estructura genética. El tiempo de la divergencia en *C. colliei* – *C. formosa* es de 2.08 [1.168 – 2.74] Ma, el cual es coincidente con otros córvidos, en particular del género *Aphelocoma*, cuya divergencia entre especies oscila entre 0.7 – 2.58 Ma (McCormack *et al.*, 2011). En el resto de las poblaciones también se encontraron tiempos de divergencia altos 1.23 [0.52 – 1.65] Ma, coincidentes con la alta divergencia genética que muestran. En general, los altos tiempos de divergencia, alta estructura genética, la manofilia recíproca en

el árbol filogenético y las altas distancias mutacionales entre haplotipos mostradas sugieren que podría tratarse de un complejo de tres.

Los tiempos de divergencia que estimamos en Beast y DIYabc para *X. flavigaster* son consistentes con los encontrados por Rocha *et al.* (2015) en donde analizaron el complejo *X. guttatus/susurrans*. Nuestro estimado para la divergencia entre las especies *X. flavigaster* - *X. lachrymosus* en el 95% HPD está entre 1.13 – 2.37 Ma, consistente con los resultados de estos autores, que muestra un valor ligeramente mayor a 1.78 Ma. En general, los tiempos estimados de divergencia para las poblaciones fueron altos (0.33 – 1.6 Ma), semejantes a los que los mismos autores estimaron en el complejo *X. guttatus*. Finalmente, la especie *X. flavigaster* es la única en nuestro análisis que presenta distribución en el BSN del Golfo de México, a pesar de que su distribución en esta zona es continua encontramos patrones de estructura genética en lo que denominamos CNG y SE. Esta diferenciación entre el BSN de Tabasco-Veracruz y el BSN de la Península de Yucatán también se encontró a nivel de patrones de distribución de especies y ha sido atribuida a la presencia del Istmo de Tehuantepec (Prieto-Torres *et al.*, 2018). Sorpresivamente, la estructura genética de la especie en esta área no es coincidente con la presencia del Istmo, suponemos que en esta especie las ACE han jugado un papel más relevante, ya que al haber sido alopátricas permitieron la diferenciación de las poblaciones dando como resultado el patrón de estructura genética que muestran actualmente.

Historias compartidas y repetidas

Es común que los modelos sugieran divergencia asincrónica entre las especies a pesar de que presenten áreas de distribución que se sobrelapan en algunas zonas, pues el resultado de múltiples eventos de divergencia en lugar de un único evento en taxa que se distribuyen a través de las mismas barreras putativas se ha visto en diversos estudios de filogeografía comparada (Myers *et al.*, 2016; Oswald *et al.*, 2017).

El patrón de diversificación asincrónica a través de barreras compartidas por diferentes taxa, concretamente para el BSN de Mesoamérica, se ha adjudicado a que las glaciaciones del Pleistoceno promovieron tasas rápidas de diversificación y especiación en los diferentes linajes (Arbeláez-Cortés *et al.*, 2014; Ortiz-Ramírez *et al.*, 2018). Myers y col. (2016) concluyeron que los patrones de divergencia asincrónica, por ejemplo en los

Desiertos de Sonora y Chihuahua, se deben más bien a sesgos inherentes al método como la tasas de mutación y migración asumidas y el hecho que los tiempos de divergencia entre poblaciones y genes son diferentes.

A pesar de estos posibles sesgos metodológicos, nuestros resultados podrían sugerir un método de aislamiento con flujo genético asimétrico (Pinho y Hey 2010). Este modelo supone que la especiación puede darse a pesar de que las poblaciones mantengan flujo genético posterior a un evento de aislamiento. En nuestras especies, las áreas climáticamente estables alopátricas permitieron el aislamiento genético de algunas poblaciones durante los cambios climáticos del Cuaternario, mientras que el flujo genético pudo darse en diferentes niveles durante los ciclos de expansión-contracción de área de distribución, a través de corredores que facilitaron la migración, en la formación de una dinámica tipo población fuente – población sumidero a partir de las poblaciones establecidas en las áreas climáticamente estables (Oswald *et al.*, 2017). De tal forma, que el proceso de aislamiento con flujo genético asimétrico explica la alta estructura genética encontrada en las especies a pesar de la aparente continuidad en su distribución, tal que es posible que algunas especies como *C. formosa* y *X. flavigaster* puedan reconocerse como un complejo de especies.

CONCLUSIONES

En este estudio propusimos hipótesis filogeográficas explícitas basadas en la diversidad genética, paleodistribuciones y áreas de estabilidad climática de las especies. Los resultados de este estudio soportan la hipótesis de que los cambios climáticos en el Pleistoceno Tardío promovieron expansión y contracción de rango, junto con expansiones y contracciones demográficas y alopatría en las poblaciones, lo cual llevó a la alta diferenciación genética presente. Esto se ajusta a su vez al principio de un modelo de aislamiento con flujo genético entre las poblaciones. La estructura genética concordante geográficamente indica que los mismos procesos históricos han influenciado de manera similar a las especies presentes en la región, a pesar de lo cual los tiempos de divergencia son específicos de cada especie. Al igual que en otros estudios reconocemos que las particularidades propias de cada especie en la vagilidad, tamaños poblacionales, procesos de Selección Natural, tasas de mutación, tasas de migración, así como incluso el azar en la pérdida y ganancia de variantes genéticas o haplotipos, hacen que algunas de ellas se vean afectadas de manera particular.

LITERATURA CITADA

- Alley, R., Mayewski, P.A., Sowers, T., et al., 1997. Holocene Climatic Instability: a Prominent, Widespread Event 8200 Yr Ago. *Geology*, 25(6), 483–486.
- Arbeláez-Cortés, E., Navarro-Sigüenza, A.G., 2013. Molecular evidence of the taxonomic status of western Mexico populations of *Phaethornis longirostris* (Aves: Trochilidae). *Zootaxa* 3716, 81–97.
- Arbeláez-Cortés, E., Milá, B., Navarro-Sigüenza, A.G., 2013. Multilocus analysis of intraspecific differentiation in three endemic bird species from the northern Neotropical dry forest. *Molecular phylogenetics and evolution* 362-377.
- Arbogast, B.S., Kenagy, G.J., 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28, 819–825.
- Arcangeli, J., Light, J.E. y Cervantes, F.A., 2018. Molecular and morphological evidence of the diversification in the gray mouse opossum, *Tlacuatzin canescens* (Didelphimorphia), with description of a new species. *Journal of Mammalogy*, 99(1), pp.138–158.
- Avise, J. C., J. Arnold, y R. M. Ball. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:489–522.
- Avise, J.C., 2009. Phylogeography: Retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36, pp.3–15.
- Banda, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K.G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pullan, M., Quintana, C., Riina, R., Rodríguez, M., Weintritt, J., Acevedo-Rodríguez, P., Adarve, J., Álvarez, E., Aranguren, B.A., Arteaga, J.C., Aymard, G., et al. 2016. Plant diversity patterns in Neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353, 1383–1387.
- Bandelt, H. J., Forster, P., y Röhl A., 1999. Median-Joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 16: 37-48.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., et al. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222, 1810–1819.
- Beaumont, M.A., Zhang, W., Balding, D.J. 2002. Approximate Bayesian Computation in population genetics. *Genetics* 162, 2025–2035.
- Becerra, J.X., 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(31), 10919–23.
- Bermingham, E., y Moritz, C. 1998. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology* 7, 367-369.
- Bertorelle, G., Benazzo, A., Mona, S. 2010. ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: Some cons, many pros. *Molecular Ecology* 19:2609–2625.

- Brown, J. L., 2014. SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods Ecol Evol*, 5: 694-700.
- Bush, M.B. y Oliveira, P.E. de, 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica* 6(1).
- Caetano, Sofia y Naciri, Yamama. "The Biogeography of Seasonally Dry Tropical Forests" in South America In *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Eds: Rodolfo Dirzo, Hilary S. Young, Harold A. Mooney y Gerardo Ceballos. Island Press, Washington, 2011.
- Caetano, S., Pennington, R. T., Beck, S., Oliveira-Filho, A., Spichiger, R., Naciti, Y. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: Inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology*, 17(13), 3147–3159.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T. & Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323, 785–789.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S., Ramírez, J.L. 2004. Bosquejo de la evolución florística. In: García-Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, "Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund". México, D.F., Mexico. 87-104
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. y González-Torres, E.A. 2005. Geological setting and phytodiversity in Mexico. In: Vega, F. J., T. G. Nyborg, M. del C. Perrilliat, M. Montellano-Ballesteros, S. R. Cevallos-Ferriz y S. A. Quiroz-Barroso (eds.). *Studies on Mexican paleontology*. Springer. Amsterdam, The Netherlands. 1-18.
- Collevatti RG, Terribile LC, Diniz-Filho JAF and Lima-Ribeiro MS.2015. Multi-model inference in comparative phylogeography: an integrative approach based on multiple lines of evidence. *Front. Genet.* 6:31
- Cornuet J.M., F. Santos, M.A. Beaumont, C.P. Robert, J.M. Marin, D.J. Balding, T. Guillemaud, A. Estoup. 2008. Inferring population history with DIYABC: a user friendly approach to Approximate Bayesian Computations. *Bioinformatics*, 24 (23), 2713-2719.
- Cornuet, J-M., Pudlo, P., Veyssier, J., Dehne-Garcia A., Gautier M., Leblois R., Marin J-M, A. Estoup. 2014. DIYABC v2.0: A software to make approximate Bayesian computation inferences about population history using single nucleotide polymorphism, DNA sequence and microsatellite data. *Bioinformatics*, 30(8), 1187–1189.
- Csilléry, K., Blum, Michael G. B., Gaggiotti, O., Fraçois, O. 2010. Approximate Bayesian Computation (ABC) in practice. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(7), pp.410–418.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R., Posada D. 2012. "jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8), 772.
- Devitt, T.J., 2006. Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic – Neotropical transition. *Molecular Ecology*, 15, 4387–4407.

- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N. D., et al. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm, *BioScience*, Volume 67, Issue 6 534–545
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D., Rambaut, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29:1969–1973.
- Escalante-Pilego, P., Navarro-Singuenza, A. y Peterson, T.A. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México. *Diversidad biológica de México* (eds T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa), pp. 279–304. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, México, D.F.
- Excoffier, L.G., Schneider, S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.
- Excoffier, L., Foll, M. & Petit, R.J., 2009. Genetic Consequences of Range Expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 481–501.
- Fu Y-X. 1997. Statistical methods, tests of neutrality against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147: 915–925.
- García-Trejo, E. A. y A. G. Navarro. 2004. Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20:167-185.
- Gentry A.H. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. In: Bullock S.H., Mooney H.A., Medina E., editors. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 47–94.
- Gordon, C. E., Ornelas, J. F. 2000. Comparing endemism and habitat restriction in Mesoamerican tropical deciduous forest birds: implications for biodiversity conservation planning. *Bird Conserv Inter.* 10(4):289–303.
- Graham, A., and Dilcher, D. L. 1995. “The Cenozoic record of tropical dry forest in northern Latin America and the southern United States,” in *Seasonally Dry Tropical Forests*, eds S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina (Cambridge: Cambridge University Press), 124–141.
- Haffer, J. 1969 Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165, 131–137.
- Hannah, L., Midgley, G., Andelman, S., Araújo, M., Hughes, G., Martinez-Meyer, E., Pearson, R., Williams, P., 2007. Protected area needs in a changing climate. *Front. Ecol. Environ.* 5, 131–138.
- Hewitt, G.M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.* 58, 247–276.
- Hewitt, G.M., 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B.* 359: 183-195.
- Hickerson M., Carstens B., Cavender-Bares J., Crandall K., Graham C., Johnson J., Rissler L. et al. 2010. Phylogeography’s past, present, and future: 10 years after *Avisé*, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(1), 291–301.

- Hickerson, M.J.M., Stahl, E., Takebayashi, N., 2007. msBayes: pipeline for testing comparative phylogeographic histories using hierarchical approximate Bayesian computation. *BMC bioinformatics*, 8: 268.
- Hickerson, M., Stahl, E., Lessios, H. 2006. Test for simultaneous divergence using approximate Bayesian computation. *Evolution* 60:2435-2453.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate sur-faces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hughes, C.E., Pennington, R.T., Antonelli, A., 2013. Neotropical Plant Evolution: Assembling the Big Picture. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(1), 1–18.
- Jackson, S.T. y Blois, J.L. 2015. Community ecology in a changing environment: Perspectives from the Quaternary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 4915-4921.
- Kidd, D.M., Ritchie, M.G. 2006. Phylogeographic information systems: Putting the geography into phylogeography. *Journal of Biogeography*, 33, 1851–1865.
- Librado, P., Rozas, J., 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25 (11), 1451–1452.
- Linares-Palomino, R., Olivaeira-Filho, A.T., Pennington, R.T. 2011. Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation* (ed. by R. Dirzo, H.S. Young, H.A. Mooney and G. Ceballos), pp. 1-23. Island Press, Washington, DC.
- Marantz, C.A., Aleixo, A., Bevier, L.R., Patten, M.A. 2018. Ivory-billed Woodcreeper (*Xiphorhynchus flavigaster*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A., de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Mayle, F.E. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science*, 19, 713-720.
- McCormack, J.E., Heled, J., Delaney, K.S., Peterson, A.T. Knowles, L.L. 2011. Calibrating divergence times on species trees versus gene trees: implications for speciation history of *Aphelocoma* jays. *Evolution*, 65, 184–202.
- McGuire, J. L. and Davis, E. B. 2014. Conservation paleobiogeography: the past, present, and future of ecosystem function. – *Ecography* 37: 1092–1094.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Bioeography*, 33, 491-505.
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J., Uriarte, M., Anderson, R. P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and evolution* 5, 1198-1205.
- Myers, E.A., Hickerson, M.J., Burbrink, F.T., 2016. Asynchronous diversification of snakes in the North American warm deserts. *Journal of Biogeography*, 1–14.

- Navarro-Sigüenza A.G., Peterson A.T., Gordillo-Martínez A. 2003 Museums working together: The atlas of the birds of Mexico. *Bull BOC* 123A: 207–225.
- Navarro-Sigüenza, A.G., Vázquez-Miranda, H., Hernández-Alonso, G. et al. 2017. Complex biogeographic scenarios revealed in the diversification of the largest woodpecker radiation in the New World. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 112, 53–67.
- Nogués-Bravo, D., 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5), 521–531.
- Olson D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., et al. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. *Bioscience* 51:933–938
- Ornelas, J. F., Sosa, V., Soltis, D. E., Dazza, J. M., et al. 2013. Comparative Phylogeographic analyses illustrate the Complex Evolutionary History of Threatened Cloud Forest of Northern Mesoamerica. *PLoS ONE*, 8, 2.
- Ortíz-Ramírez, M. F., Sánchez-González, L. A., Castellanos-Morales, G., Ornelas, J. F., y Navarro-Sigüenza, A. G. 2018. Concerted Pleistocene dispersal and genetic differentiation in passerine birds from Tres Marías Archipelago, Mexico. *The Auk: Ornithological advances* 135:716-732.
- Osorio-Olvera, L., Barve, V., Barve, N., Jorge Soberón y Falconi, M. 2018. ntbox: From getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment. R package version 0.2.5.4.
- Oswald, J. A., Overcast, I., Mauck, W. M., Andersen, M. J., Smith, B. T. 2017. Isolation with asymmetric gene flow during the nonsynchronous divergence of dry forest birds. *Molecular Ecology* 26, 1386-1400.
- Owens, H.L., Campbell, L., Dornak, L., Saupe, E., Barve, N., et al. 2013. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263 10–18.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: Origin and biogeographical implications. *Acta Botanica Mexicana*, 100(1), 149–194.
- Pennington, R.T., Prado, D.E., Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal Biogeography*. 27, 261–273.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, D.E., Pendry, C.A., et al. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B* 359(1443), 515–538.
- Pennington, R.T., Cronk, Q.C.B., Richardson, J. A. 2004b. Introduction and synthesis: Plant phylogeny and the origin of major biomes. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B* 359:1455–1464.
- Pennington, R.T., Lewis, G.P., Ratter J.A. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. Neotropical savannas and seasonally dry forests; plant diversity, *biogeography and conservation*. pp 1-29.

- Peterson, A.T., Martínez-meyer, E., González-salazar, C. 2004. Reconstructing the Pleistocene geography of the *Aphelocoma* jays (Corvidae). *Diversity and distributions* 10,237–246.
- Peterson, A.T., Papeş, M., Soberón, J., 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol Modell* 213, 63–72.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190(3–4), 231–259.
- Phillips, S. J., y Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161–175.
- Pinho, C., Hey, J. 2010. Divergence with gene flow: models and data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 215–230.
- Portillo-Quintero, C.A. y Sanchez-Azofeifa, G.A. 2010. Extentand conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* , 143, 144-155.
- Powell, A.F., Barker, F., Lanyon, Scott, et al. 2014. A comprehensive species-level molecular phylogeny of the New World blackbirds (Icteridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 71(1), 94–112.
- Prado, D.E., Gibbs, P.E. 1993. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80(4), .902–927.
- Prieto-Torres, D.A., Rojas-Soto, O.R. 2016. Reconstructing the Mexican Tropical Dry Forests via an autoecological niche approach: Reconsidering the ecosystem boundaries. *PLoS ONE*, 11(3), pp.1–22.
- Prieto-Torres, D. A., Rojas-Soto, O. R., Bonaccorso, E., Santiago-Alarcon, D., Navarro-Sigüenza, A. G. 2008. Distributional patterns of Neotropical seasonally dry forest birds: a biogeographical regionalization. *Cladistics* 1-15.
- Rambaut, A., Drummond, A. 2007. Tracer v1.5.
- Richards, C., Carstens, B., Knowles, L. 2007. Distribution modelling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *Journal of Biogeography*, 34, 1833–1845.
- Riddle, B.R., Dawson, M.N., Hadly, E.A., Hafner, D.J., Hickerson, M.J., Mantooh, S.J. y Yoder, A.D. 2008. The role of molecular genetics in sculpting the future of integrative biogeography. *Progress in Physical Geography*, 32, 173–202.
- Riddle, B.R. 2009. What is modern biogeography without phylogeography? *Journal of Biogeography* 36, 1-2.
- Ríos-Muñoz, C.A., Navarro-Sigüenza, A.G., 2012. Patterns of species richness and biogeographic regionalization of the avifaunas of the seasonally dry tropical forest in Mesoamerica. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 47, 171–182.
- Rocha, T.C., Sequeira, F., Aleixo, A., Rêgo, P., et al. 2015. Molecular phylogeny and diversification of a widespread Neotropical rainforest bird group: The Buff-throated Woodcreeper complex, *Xiphorhynchus guttatus/susurrans* (Aves: Dendrocolaptidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 85, 131–140.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J. P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.

- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.* 14: 3-21.
- Sánchez-González LA, Morrone JJ, Navarro-Sigüenza AG. 2008. Distributional patterns of the Neotropical humid montane forest. *Biol J Linn Soc.* 94(1):175–194.
- Shakya, S.B., Fuchs, J., Pons, J-M, Sheldon, F.H. 2017. Tapping the woodpecker tree for evolutionary insight. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 116, 182–191.
- Soberon, J., Peterson, A.T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2, 1–10.
- Soubiès, F., Suguio, K., Martin, L., 1991. The Quaternary lacustrine deposits of the Serra dos Carajás (State of Pará, Brazil): ages and other preliminary results. *Boletim IG-USP, Sao Paulo*, 8, 223–243.
- Stone, G., Atkinson, R., Brown, G. 2002. The population genetic consequences of range expansion: A review of pattern and process, and the value of oak gallwasps as a model system. *Biodiversity*, 10(1), 80–97.
- Stotz, D.F., J.W. Fitzpatrick, T.A. Parker III y D.K. Moskovits. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. The University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123: 585–595.
- Thompson, J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin, and D. G. Higgins. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res.* 24:4876–4882.
- Tylianakis, J. M., Laliberté E., Nielsen, A., Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143, 2270–2279.
- Van Devender, T. R. 2000. The deep history of the Sonoran Desert. In: Phillips, S. J. y P. Wentworth Comus. A natural history of the Sonoran Desert. Arizona-Sonora Desert Museum Press. Tucson, Arizona, USA. pp. 61-70.
- Werneck, F.P., Costa, G., Colli, G., Prado, D., Sites, J. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: New insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2), 272–288.
- Werneck, F.P., Fambie, T., Colli, G.R., Rodrigues, M.T., Sites, J.W. 2012. Deep diversification and long-term persistence in the South American dry Diagonal: integrating continent-wide Phylogeography and distribution modeling of Geckos. *Evolution*, 66, 3014-3034.
- Willis, C.G. et al., 2014. Community assembly meets biogeography: Malpighiaceae and the origin of seasonally dry tropical forests of Mexico. *Frontiers in Genetics*, 1–14.

APÉNDICE

Tabla A1. Catálogos y números de acceso de los individuos empleados como grupo interno y grupo externo durante los análisis.

Especie	Catalogo	ND2 GenBank	COI GenBank	Longitud	Latitud	Abreviación
<i>C. melanicterus</i>	AMT 253			-93.016861	15.5609444	Chi_01
<i>C. melanicterus</i>	CONACYT 1398			-93.016861	15.5609444	Chi_02
<i>C. melanicterus</i>	CHIS 507			-99.455278	16.8044444	Gue_01
<i>C. melanicterus</i>	CONACYT 0948			-100.79667	17.2033333	Gue_02
<i>C. melanicterus</i>	HJ6 53			-99.60116	16.72318	Gue_03
<i>C. melanicterus</i>	MOLGRO 044			-99.462472	17.3579444	Gue_04
<i>C. melanicterus</i>	CHAM13 17			-105.14322	19.9154444	Jal_01
<i>C. melanicterus</i>	CHAM13 22			-105.14322	19.9154444	Jal_02
<i>C. melanicterus</i>	ORT11 034			-105.23533	19.8294722	Jal_03
<i>C. melanicterus</i>	CONACYT 0870			-103.40459	18.300109	Mic_01
<i>C. melanicterus</i>	CONACYT 1098			-101.89167	18.2716667	Mic_02
<i>C. melanicterus</i>	ORT 031			-105.1336	20.9608	Nay_01
<i>C. melanicterus</i>	ORT 065			-105.1336	20.9608	Nay_02
<i>C. melanicterus</i>	CHIS 432			-97.296111	16.1147222	Nay_03
<i>C. melanicterus</i>	CHIS 433			-97.296111	16.1147222	Oax_01
<i>C. melanicterus</i>	CONACYT 1453			-95.011622	16.6706194	Oax_02
<i>C. melanicterus</i>	JK04 237			-97.167222	15.9252778	Oax_03
<i>C. melanicterus</i>	NIZA 141			-95.011622	16.6706194	Oax_04
<i>C. melanicterus</i>	OMVP 0157			-97.906667	16.9633333	Oax_05
<i>C. melanicterus</i>	OMVP 0169			-97.906667	16.9633333	Oax_06
<i>C. melanicterus</i>	PLU 202			-96.396561	15.8941694	Oax_07
<i>C. melanicterus</i>	52204			-94.2169	16.3675	Oax_08
<i>C. melanicterus</i>	52185			-94.2169	16.3675	Oax_09
<i>C. melanicterus</i>	RCF 2608			-105.75167	23.025	Sin_01
<i>C. melanicterus</i>	SIN 143			-105.92528	23.3930556	Sin_02
<i>C. cela</i>		AY117732.1				C_cela1

<i>C. cela</i>		AY117729.1				C_cela2
<i>C. cela</i>		AY117731.1				C_cela3
<i>C. cela</i>		AY117730.1				C_cela4
<i>C. chrysonotus</i>		AY117743.1				C_chrysonotus1
<i>C. chrysonotus</i>		AY117744.1				C_chrysonotus2
<i>C. chrysopterus</i>		AY117742.1				C_chrysopterus
<i>C. haemorrhous</i>		AY117734.1				C_haemorrhous1
<i>C. haemorrhous</i>		AY117733.1				C_haemorrhous2
<i>C. sclateri</i>		AY117746.1				C_sclateri
<i>C. solitarius</i>		AF472410.1				C_solitarius1
<i>C. solitarius</i>		AF290132.1				C_solitarius2
<i>C. solitarius</i>		AF099356.1				C_solitarius3
<i>C. uropygialis</i>		AY117739.1				C_uropygialis
<i>C. uropygialis</i>		AY117738.1				C_uropygialis
<i>C. uropygialis</i>		AY117737.1				C_uropygialis
<i>C. uropygialis</i>		AY117735.1				C_uropygialis
<i>M. chrysogenys</i>	JK04-231	KF752933	KF752986	-97.167222	15.9252778	Oax_01
<i>M. chrysogenys</i>	AG 053	KF752963		-101.44833	18.425	Gue_33
<i>M. chrysogenys</i>	AV 838	KF752979		-100.475	18.0666	Gue_01
<i>M. chrysogenys</i>	BAL 276	KF752959	KF753011	-99.515	18.0277778	Gue_29
<i>M. chrysogenys</i>	BAL 306	KF752960	KF753012	-99.515	18.0277778	Gue_30
<i>M. chrysogenys</i>	BAL 307	KF752957	KF753009	-99.515	18.0277778	Gue_27
<i>M. chrysogenys</i>	BAL 318	KF752958	KF753010	-99.515	18.0277778	Gue_28
<i>M. chrysogenys</i>	CHAM08-18	KF752968	KF753022	-105.08386	19.5454166	Jal_02
<i>M. chrysogenys</i>	CHAM08-19	KF752969	KF753023	-105.08386	19.5454166	Jal_03
<i>M. chrysogenys</i>	Cham10-02	KF752967	KF753021	-105.06924	19.52672	Jal_01
<i>M. chrysogenys</i>	Cham10-03	KF752971	KF753025	-105.08138	19.54565	Jal_05
<i>M. chrysogenys</i>	CHIS 478	KF752944	KF752996	-99.455278	16.8044444	Gue_12
<i>M. chrysogenys</i>	CHIS 486	KF752945	KF752997	-99.455278	16.8044444	Gue_13
<i>M. chrysogenys</i>	CONACYT 1085	KF752961	KF753013	-101.89167	18.2716667	Mic_01
<i>M. chrysogenys</i>	CONACYT 847	KF752966	KF753020	-103.50911	18.9516944	Col_01

<i>M. chrysogenys</i>	CONACYT 889	KF752981	KF753002	-100.79667	17.2033333	Gue_20
<i>M. chrysogenys</i>	CONACYT 895	KF752952	KF753004	-100.79667	17.2033333	Gue_22
<i>M. chrysogenys</i>	CONACYT 908	KF752951	KF753003	-100.79667	17.2033333	Gue_21
<i>M. chrysogenys</i>	CONACYT 916	KF752953	KF753005	-100.79667	17.2033333	Gue_23
<i>M. chrysogenys</i>	CONACYT 926	KF752954	KF753006	-100.79667	17.2033333	Gue_24
<i>M. chrysogenys</i>	FRG 543	KF752974		-105.10833	21.5383333	Nay_02
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-011	KF752955	KF753007	-101.33173	17.48221	Gue_25
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-012	KF752956	KF753008	-101.33173	17.48221	Gue_26
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-019	KF752948	KF753000	-100.80467	17.19606	Gue_17
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-020	KF752950		-100.80467	17.19606	Gue_19
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-021	KF752949	KF753001	-100.80467	17.19606	Gue_18
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-024	KF752980		-100.71378	17.19592	Gue_16
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-028	KF752946	KF752998	-100.27547	17.01468	Gue_14
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-029	KF752947	KF752999	-100.32311	17.05206	Gue_15
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-036	KF752934	KF752987	-99.63757	16.70173	Gue_02
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-056	KF752940	KF752992	-99.60116	16.72318	Gue_08
<i>M. chrysogenys</i>	HJ6-058	KF752941	KF752993	-99.60116	16.72318	Gue_09
<i>M. chrysogenys</i>	HUAU 02	KF752982	KF753016	-99.002444	18.4369722	Mor_01
<i>M. chrysogenys</i>	HUAU 03	KF752964	KF753018	-99.002444	18.4369722	Mor_03
<i>M. chrysogenys</i>	HUAU 06	KF752983	KF753017	-99.002444	18.4369722	Mor_02
<i>M. chrysogenys</i>	HUAU 08	KF752965	KF753019	-99.002444	18.4369722	Mor_04
<i>M. chrysogenys</i>	MFOR 150	KF752976	KF753029	-105.69483	23.3625	Sin_01
<i>M. chrysogenys</i>	MZFC23326 (GRK 017)	KF752970	KF753024	-105.08386	19.5454166	Jal_04
<i>M. chrysogenys</i>	NAY 034	KF752939	KF752991	-99.61967	16.72227	Gue_07
<i>M. chrysogenys</i>	ORT 004	KF752975	KF753028	-105.2377	21.6031	Nay_03
<i>M. chrysogenys</i>	ORT 055	KF752973	KF753027	-105.1336	20.9608	Nay_01
<i>M. chrysogenys</i>	ORT11-110	KF752935		-99.51575	16.72149	Gue_03
<i>M. chrysogenys</i>	ORT11-32	KF752972	KF753026	-104.96194	20.6744444	Jal_08
<i>M. chrysogenys</i>	ORT11-75	KF752936	KF752988	-99.61961	16.72186	Gue_04
<i>M. chrysogenys</i>	ORT11-97	KF752937	KF752989	-99.61961	16.72186	Gue_05
<i>M. chrysogenys</i>	ORT11-98	KF752938	KF752990	-99.61961	16.72186	Gue_06

<i>M. chrysogenys</i>	SAR 7937	KF752977	KF753030	-106.30517	23.3625	Sin_02
<i>M. chrysogenys</i>	TECO08-09	KF752943	KF752995	-99.363222	16.7426389	Gue_11
<i>M. chrysogenys</i>	TECO08-17	KF752942	KF752994	-99.363222	16.7426389	Gue_10
<i>M. chrysogenys</i>	TXP 03	KF752962	KF753014	-99.475728	18.3581194	Gue_31
<i>M. chrysogenys</i>	TXP 09	KF752978	KF753015	-99.475728	18.3581194	Gue_32
<i>M. chrysogenys</i>	URRA08	KF752985	KF753031	-105.3575	20.34523	Jal_07
<i>M. chrysogenys</i>	URRA71	KF752984		-103.94241	19.59591	Jal_06
<i>M. chrysogenys</i>	RCF 2605	KY288599.1				Sin_03
<i>M. chrysogenys</i>	JK04_231	KY302746.1				Oax_02
<i>M. chrysogenys</i>	B30250	MF766659.1				Mor_05
<i>M. Aurifrons</i>	FMNH 393963	KY288609.1	DQ433009.1			M_aurifrons
<i>M. carolinus</i>	USNM 626309/ LPBO1162-92503	DQ361284.1	DQ434640.1			M_carolinus
<i>M. uropygialis</i>	AMNH-DOT8589	KY971028.1	JN801323.1			M_uropygialis
<i>X. flavigaster</i>	Y408 139			-90.320033	18.0200667	XIFLACAM01
<i>X. flavigaster</i>	Y408 122			-90.320033	18.0200667	XIFLACAM02
<i>X. flavigaster</i>	Y408 180			-90.320033	18.0200667	XIFLACAM03
<i>X. flavigaster</i>	Y408 165			-90.320033	18.0200667	XIFLACAM04
<i>X. flavigaster</i>	Y408 164			-90.320033	18.0200667	XIFLACAM05
<i>X. flavigaster</i>	YACH 276			-90.973333	16.9016667	XIFLACHIO4
<i>X. flavigaster</i>	YACH 224			-90.973333	16.9016667	XIFLACHIO6
<i>X. flavigaster</i>	YACH 139			-90.976667	16.0841667	XIFLACHI12
<i>X. flavigaster</i>	YACH 485			-90.973333	16.9016667	XIFLACHI14
<i>X. flavigaster</i>	SOSI 143			-92.23057	14.67249	XIFLACHI15
<i>X. flavigaster</i>	HJ6 47			-99.60116	16.72318	XIFLAGUE01
<i>X. flavigaster</i>	TECO08 04			-99.36427	16.6975	XIFLAGUE02
<i>X. flavigaster</i>	ALTBAL 159			-98.889028	18.0175	XIFLAGUE03
<i>X. flavigaster</i>	ORT11 080			-99.66933	16.79972	XIFLAGUE04
<i>X. flavigaster</i>	ORT11 107			-99.66933	16.79972	XIFLAGUE05
<i>X. flavigaster</i>	HGO-SLP 429			-99.425	22.1216667	XIFLAHID01
<i>X. flavigaster</i>	HGO-SLP 144			-98.955	21.075	XIFLAHID02
<i>X. flavigaster</i>	HGO-SLP 158			-98.955	21.075	XIFLAHID04

<i>X. flavigaster</i>	HUAS 121	-98.67275	21.06425	XIFLAHID07
<i>X. flavigaster</i>	URRA 17	-105.3575	20.34523	XIFLAJAL01
<i>X. flavigaster</i>	FPO CHA 03	-105.22547	19.6418611	XIFLAJAL02
<i>X. flavigaster</i>	ORT11 038	-105.23533	19.8294722	XIFLAJAL03
<i>X. flavigaster</i>	ORT11 039	-105.23533	19.8294722	XIFLAJAL04
<i>X. flavigaster</i>	CONACYT 0872	-103.40459	18.300109	XIFLAMIC01
<i>X. flavigaster</i>	ORT 092	-105.1336	20.9608	XIFLANAY01
<i>X. flavigaster</i>	ORT 077	-105.1336	20.9608	XIFLANAY02
<i>X. flavigaster</i>	IALL 283	-105.00183	21.476875	XIFLANAY03
<i>X. flavigaster</i>	CHIMA 123	-94.118333	17.066819	XIFLAOAX01
<i>X. flavigaster</i>	CONACYT 1290	-95.0425	16.7924999	XIFLAOAX03
<i>X. flavigaster</i>	CONACYT04 252	-96.484444	16.0691667	XIFLAOAX06
<i>X. flavigaster</i>	PLU 283	-96.396561	15.8941694	XIFLAOAX07
<i>X. flavigaster</i>	PLU 197	-96.396561	15.8941694	XIFLAOAX08
<i>X. flavigaster</i>	MT 338	-96.316667	17.7566667	XIFLAOAX11
<i>X. flavigaster</i>	QRO 326	-99.065833	21.2733333	XIFLAQUE01
<i>X. flavigaster</i>	GES 173	-86.900556	20.8352778	XIFLAQUR01
<i>X. flavigaster</i>	GES 171	-86.900556	20.8352778	XIFLAQUR02
<i>X. flavigaster</i>	GES 256	-90.256111	18.5927778	XIFLAQUR03
<i>X. flavigaster</i>	KU5342	-89.943	13.823	XIFLASAL01
<i>X. flavigaster</i>	KU9019	-88.9147	14.13275	XIFLASAL02
<i>X. flavigaster</i>	KU5000	-88.913	14.129	XIFLASAL03
<i>X. flavigaster</i>	KU9078	-88.911083	14.1378333	XIFLASAL04
<i>X. flavigaster</i>	KU9412	-89.38655	14.3876667	XIFLASAL05
<i>X. flavigaster</i>	KU9091	-88.916367	14.13795	XIFLASAL06
<i>X. flavigaster</i>	KU5349	-89.943	13.823	XIFLASAL07
<i>X. flavigaster</i>	KU9097	-88.9147	14.13275	XIFLASAL08
<i>X. flavigaster</i>	KU5873	-89.943	13.823	XIFLASAL09
<i>X. flavigaster</i>	KU9103	-88.9147	14.13275	XIFLASAL10
<i>X. flavigaster</i>	KU5981	-89.55	13.828	XIFLASAL11
<i>X. flavigaster</i>	KU9375	-88.761667	13.2383333	XIFLASAL12

<i>X. flavigaster</i>	KU4873		-89.981	13.847	XIFLASAL13
<i>X. flavigaster</i>	KU8194		-89.384833	14.3693833	XIFLASAL14
<i>X. flavigaster</i>	SIN 005		-105.97444	23.3677778	XIFLASIN03
<i>X. flavigaster</i>	EAG 52		-106.76333	24.3033333	XIFLASIN04
<i>X. flavigaster</i>	JCN 059		-99.470722	21.6495278	XIFLASLP02
<i>X. flavigaster</i>	RAY11 139		-99.53695	21.8045833	XIFLASLP03
<i>X. flavigaster</i>	JGCC 06		-99.4616	21.9361	XIFLASLP04
<i>X. flavigaster</i>	CONACYT 0440		-99.425	22.1216667	XIFLASLP05
<i>X. flavigaster</i>	CONACYT 1213		-99.35	24.6166667	XIFLATAM01
<i>X. flavigaster</i>	CONACYT 1123		-98.4	23.6602778	XIFLATAM02
<i>X. flavigaster</i>	TUXFPO 19		-95.059222	18.5871111	XIFLAVER01
<i>X. flavigaster</i>	TUXFPO 09		-95.097994	18.5887583	XIFLAVER02
<i>X. flavigaster</i>	TUXFPO 04		-95.097994	18.5887583	XIFLAVER03
<i>X. flavigaster</i>	TXT 42		-95.13797	18.53537	XIFLAVER04
<i>X. flavigaster</i>	MT 291		-96.871667	19.3666667	XIFLAVER05
<i>X. flavigaster</i>	YUC13 152		-89.39718	20.74431	XIFLAYUC01
<i>X. flavigaster</i>	YUC13 153		-89.39718	20.74431	XIFLAYUC02
<i>X. g. guttatoides</i>	MPEG 62704	KP775797.1			X_g_guttatoides1
<i>X. g. guttatoides</i>	MPEG 62709	KP775796.1			X_g_guttatoides2
<i>X. g. guttatoides</i>	MPEG 62715	KP775795.1			X_g_guttatoides3
<i>X. g. polystictus</i>	MPEG 56526	KP775755.1			X_g_polystictus1
<i>X. g. polystictus</i>	MPEG 57292	KP775756.1			X_g_polystictus2
<i>X. g. polystictus</i>	MPEG 56528	KP775754.1			X_g_polystictus3
<i>X. g. connectens</i>	MPEG A8244	KP775749.1			X_g_connectens1
<i>X. g. connectens</i>	MPEG 56932	KP775748.1			X_g_connectens
<i>X. g. vicinalis</i>	MPEG 55640	KP775769.1			X_g_vicinalis1
<i>X. g. vicinalis</i>	MPEG 55639	KP775770.1			X_g_vicinalis2
<i>X. g. vicinalis</i>	MPEG 55638	KP775771.1			X_g_vicinalis3
<i>X. lachrymosus</i>	LSUMZ:B26581	JF975358.1			X_lachrymosus1
<i>X. lachrymosus</i>	STRI JTW317	GU215384.1			X_lachrymosus2
<i>X. lachrymosus</i>	ANSP 185351	AY089870.1			X_lachrymosus3

<i>X. susurrans</i>	LSUMZ:B26942	JF975356.1			X_susurrans1
<i>X. susurrans</i>	STRI JTW424	GU215387.1			X_susurrans2
<i>X. susurrans</i>	LSUMNS 163545	AY089863.1			X_susurrans3
<i>X. obsoletus</i>	LSUMZ:B4396	JF975352.1			X_obsoletus1
<i>X. obsoletus</i>	ANSP 188595	AY089868.1			X_obsoletus2
<i>C. colliei</i>	csw 7392		-108.80833	26.305	Sin_12
<i>C. colliei</i>	csw 7422		-108.8089	26.3054	Sin_03
<i>C. colliei</i>	csw 7428		-108.39	26.654	Sin_04
<i>C. colliei</i>	eag 54		-106.76333	24.303333	Sin_15
<i>C. colliei</i>	mfor 504		-108.39	26.65333	Sin_14
<i>C. colliei</i>	ort11 001		-107.99272	25.364556	Sin_08
<i>C. colliei</i>	ort11 002		-107.99272	25.364556	Sin_09
<i>C. colliei</i>	ort11 021		-106.13611	23.255369	Sin_10
<i>C. colliei</i>	rcf 2621		-106.764	24.304	Sin_07
<i>C. colliei</i>	sin 124		-105.97444	23.367778	Sin_11
<i>C. colliei</i>	urra 42		-105.3575	20.34523	Jal_01
<i>C. colliei</i>	vgr 1119		-108.39	26.654	Sin_06
<i>C. colliei</i>	vgr 943		-108.39	26.654	Sin_05
<i>C. colliei</i>	FMNH_343602		-107.785	25.4533333	Sin_13
<i>C. formosa</i>	9352		-88.508833	13.224	Sal_01
<i>C. formosa</i>	9368		-88.761667	13.238333	Sal_02
<i>C. formosa</i>	altbal 99		-99.470826	17.358891	Gue_03
<i>C. formosa</i>	chis 117		-93.72381	15.995455	Chi_03
<i>C. formosa</i>	chis 167		-93.874628	16.303057	Chi_02
<i>C. formosa</i>	chis 364		-93.806667	16.158056	Chi_01
<i>C. formosa</i>	conacyt 04026		-95.829638	16.44958	Oax_01
<i>C. formosa</i>	conacyt 04212		-96.427361	15.934003	Oax_06
<i>C. formosa</i>	conacyt 0873		-103.40459	18.300109	Mic_01
<i>C. formosa</i>	conacyt 0897		-100.79667	17.203333	Gue_05
<i>C. formosa</i>	conacyt 0909		-100.79667	17.203333	Gue_06
<i>C. formosa</i>	conacyt 1283		-95.0425	16.7925	Oax_12

<i>C. formosa</i>	conacyt 1284			-95.011622	16.670619	Oax_11
<i>C. formosa</i>	conacyt 1292			-95.115	16.745278	Oax_10
<i>C. formosa</i>	conacyt 1429			-95.0425	16.7925	Oax_09
<i>C. formosa</i>	conacyt 1490			-94.990109	16.632563	Oax_08
<i>C. formosa</i>	cpm 286			-96.1945	15.76953	Oax_07
<i>C. formosa</i>	dab 1520			-86.95	12.683333	Nic_01
<i>C. formosa</i>	dab 1558			-86.95	12.683333	Nic_02
<i>C. formosa</i>	dab 1562			-86.95	12.683333	Nic_03
<i>C. formosa</i>	dab 1563			-86.95	12.683333	Nic_04
<i>C. formosa</i>	dab 1657			-85.795	11.145	Nic_09
<i>C. formosa</i>	dab 1663			-85.795	11.145	Nic_10
<i>C. formosa</i>	dab 1665			-85.795	11.145	Nic_11
<i>C. formosa</i>	dab 1873			-85.9583	11.76	Nic_05
<i>C. formosa</i>	dab 1885			-85.9583	11.76	Nic_06
<i>C. formosa</i>	dab 1886			-85.9583	11.76	Nic_07
<i>C. formosa</i>	dab 1900			-85.9583	11.76	Nic_08
<i>C. formosa</i>	dab 989			-86.314054	12.228059	Nic_12
<i>C. formosa</i>	dab 990			-86.314054	12.228059	Nic_13
<i>C. formosa</i>	hj6 022			-100.82156	17.194778	Gue_04
<i>C. formosa</i>	maf 300			-96.1945	15.76953	Oax_13
<i>C. formosa</i>	molgro 278			-99.470826	17.358891	Gue_01
<i>C. formosa</i>	molgro 567			-99.470826	17.358891	Gue_02
<i>C. formosa</i>	niza 124			-95.02317	16.677953	Oax_03
<i>C. formosa</i>	niza 40			-95.0425	16.7925	Oax_05
<i>C. formosa</i>	omvp 0168			-97.906667	16.963333	Oax_02
<i>C. formosa</i>	plu 204			-96.420892	15.92515	Oax_04
<i>C. formosa</i>	urra 22			-105.42156	20.259389	Jal_03
<i>C. formosa</i>	urra 69			-103.94241	19.59591	Jal_02
<i>C. formosa</i>	FMNH_343605			-100.225	17.2616667	Gue_07
<i>Cyanocitta cristata</i>	KUNHM 4390/SPP1513-23733	DQ912604.1	DQ434558.1			C_cristata
<i>Aphelocoma</i>	FMNH 396259 / FMNH	DQ912601.1	DQ432737.1			A_coerulescens

<i>coerulescens</i>	396261			
<i>Cyanocorax yncas</i>	MZFC 15927/2021	GU144847.1	DQ433558.1	C_yncas
<i>Psilorhinus morio</i>	KUNHM B-1896/USNM:Birds:614081	DQ912607.1	JQ174603.1	P_morio

Tabla A2. Distribuciones y valores de los *priors* empleados en el análisis ABC. Abreviaciones: CNP: Costa Norte del Pacífico; CCP: Costa Centro del Pacífico; CSP: Costa Sur del Pacífico; CA: Centroamérica; SE: Sureste y CNG: Costa Norte del Golfo. $\mu/s/g$: tasa de mutación/sitio/generación.

Prior	Nombre	Distribución	Mínimo	Máximo	Media (shape)	Desviación estándar
<i>C. melanicterus</i>						
Tasa de mutación	$\mu/s/g$	Gamma	5.00E-10	2.50E-08	1.2E-8 (8)	
	K_C/T	Gamma	0.01	1.5	1 (2)	
CNP-CCP	N1	Normal	1,000	150,000	55,000	95,000
CSP	N2	Normal	1,000	300,000	55,000	45,000
Tamaños efectivos						
CCP ancestral	N1b	Uniforme	1	50000	—	—
CSP ancestral	N2b	Uniforme	1	50000	—	—
	t1	Normal	9,000	13,000	11,000	2,000
Tiempos de divergencia	t2	Normal	4,000	7,000	5,500	1,500
	t3	Normal	10,000	350,000	150,000	100,000
<i>M. chrysoygenys</i>						
	$\mu/s/g$	Gamma	1.00E-08	2.90E-08	2.3E-8 (12)	
Tasa de mutación	K_C/T	Gamma	0.05	2	1 (2)	
	K_A/G	Gamma	0.05	2	1 (2)	
CNP	N1	Normal	15,000	300,000	60,000	140,000
CCP	N3	Normal	41,000	600,000	100,000	200,000
CSP	N2	Normal	4,000	300,000	40,000	160,000
Tamaños efectivos						
CNP-ancestral	N1b	Uniforme	10	20,000	—	—
CSP-ancestral	N2b	Uniforme	10	150,000	—	—
CCP-ancestral	N3b	Uniforme	10	200,000	—	—
	t1	Uniforme	10	100,000	—	—
Tiempos de divergencia	t2	Normal	15,000	500,000	40,000	460,000
	t3	Normal	30,000	800,000	60,000	740,000

<i>C. colliei</i> – <i>C. formosa</i>							
		μ /s/g	Gamma	1.00E-08	2.40E-08	1.8E-8 (12)	
Tasa de mutación		K_C/T	Gamma	0.05	4	2 (2)	
		K_A/G	Gamma	0.05	4	2 (2)	
	CNP	N1	Normal	45,000	300,000	40,000	160,000
	CCP	N2	Normal	4,000	200,000	32,000	168,000
Tamaños efectivos	CSP	N3	Normal	20,000	200,000	72,000	128,000
	CA	N4	Normal	58,000	350,000	60,000	190,000
		t1	Normal	150,000	550,000	315,000	235,000
Tiempos de divergencia		t2	Normal	225,000	850,000	415,000	435,000
		t3	Normal	400,000	1,400,000	650,000	750,000

X. flavigaster

Tasa de mutación		μ /s/g	Gamma	5.00E-09	2.00E-08	1.3E-8 (12)	
		K_C/T	Gamma	0.05	2	1 (2)	
	CNP	N1	Normal	8,000	400,000	47,000	345,000
	CCP-CSP	N2	Normal	20,000	400,000	90,000	295,000
	CNG	N3	Normal	7,000	400,000	55,000	335,000
	SE	N4	Normal	40,000	300,000	115,000	165,000
	CA	N5	Normal	10,000	250,000	65,000	175,000
Tamaños efectivos							
	CNP-ancestral	N1b	Uniforme	10	10,000	—	—
	CCP-CSP-ancestral	N2b	Uniforme	10	10,000	—	—
	CNG-ancestral	N3b	Uniforme	10	10,000	—	—
	SE-ancestral	N4b	Uniforme	10	10,000	—	—
	CA-ancestral	N5b	Uniforme	10	10,000	—	—
		t1	Uniforme	10	100,000	—	—
		t2	Normal	10,000	325,000	130,000	195,000
Tiempos de divergencia		t3	Normal	20,000	600,000	160,000	440,000
		t4	Normal	115,000	800,000	200,000	600,000
		t5	Normal	200,000	1,200,000	330,000	870,000

Apéndice 3. Hipótesis propuestas y evaluadas mediante DIYabc para cada especie

Cacicus melanicterus

Poblaciones: 1) Costa Norte del Pacífico - Costa Centro del Pacífico (CNP-CCP). 2) Costa Sur del Pacífico (CSP).

Escenarios:

- 1) La población CNP-CCP da origen a la población CSP en el tiempo t_3 .
- 2) Divergencia entre CNP-CCP y CSP en el tiempo t_3 , a partir de una población ancestral.
- 3) Divergencia entre las poblaciones CNP-CCP y CSP en el tiempo t_3 y cambio en el tamaño efectivo poblacional en el tiempo t_2 .
- 4) Divergencia entre las poblaciones CNP-CCP y CSP en el tiempo t_3 y cambio en el tamaño efectivo poblacional en el tiempo t_1 .

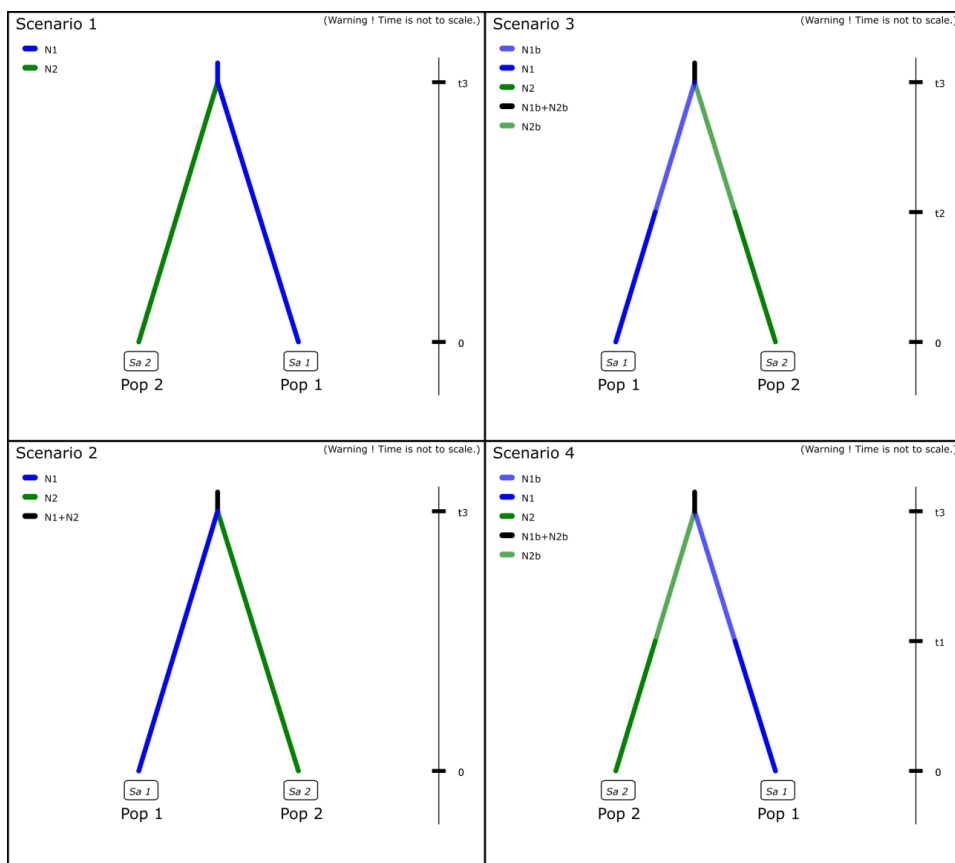


Figura A1. Escenarios propuestos para *C. melanicterus*

Melanerpes chrysogenys

Poblaciones: 1) Costa Norte del Pacífico (CNP). 2) Costa Sur del Pacífico (CSP). 3) Costa Centro del Pacífico (CCP).

Escenarios:

- 1) La población CNP da origen a la población CSP en t_3 , y a su vez ésta da origen a la población CCP en t_2 .
- 2) Divergencia entre CNP y CSP en el tiempo t_3 a partir de una población ancestral y la población CSP da origen a la población CCP en el t_2 .
- 3) Divergencia entre las poblaciones CNP y CSP en el tiempo t_3 a partir de una población ancestral y la población CSP da origen a la población CCP en el t_2 . En el tiempo 1 hay un cambio en N_e en todas las poblaciones.
- 4) La población CCP da origen a la población CSP en el tiempo t_2 y a su vez la población CSP da origen a la población CNP en el tiempo t_1 .
- 5) Divergencia entre las poblaciones CCP y CSP en el tiempo t_3 a partir de una población ancestral y la población CSP da origen a la población CCP en el t_2 . En el tiempo 1 hay un cambio en N_e en todas las poblaciones.
- 6) Divergencia simultánea en el tiempo t_3 de las tres poblaciones a partir de una población ancestral.
- 7) Divergencia simultánea en el tiempo t_2 de las tres poblaciones a partir de una población ancestral. En el tiempo t_1 hay un cambio en N_e en todas las poblaciones.

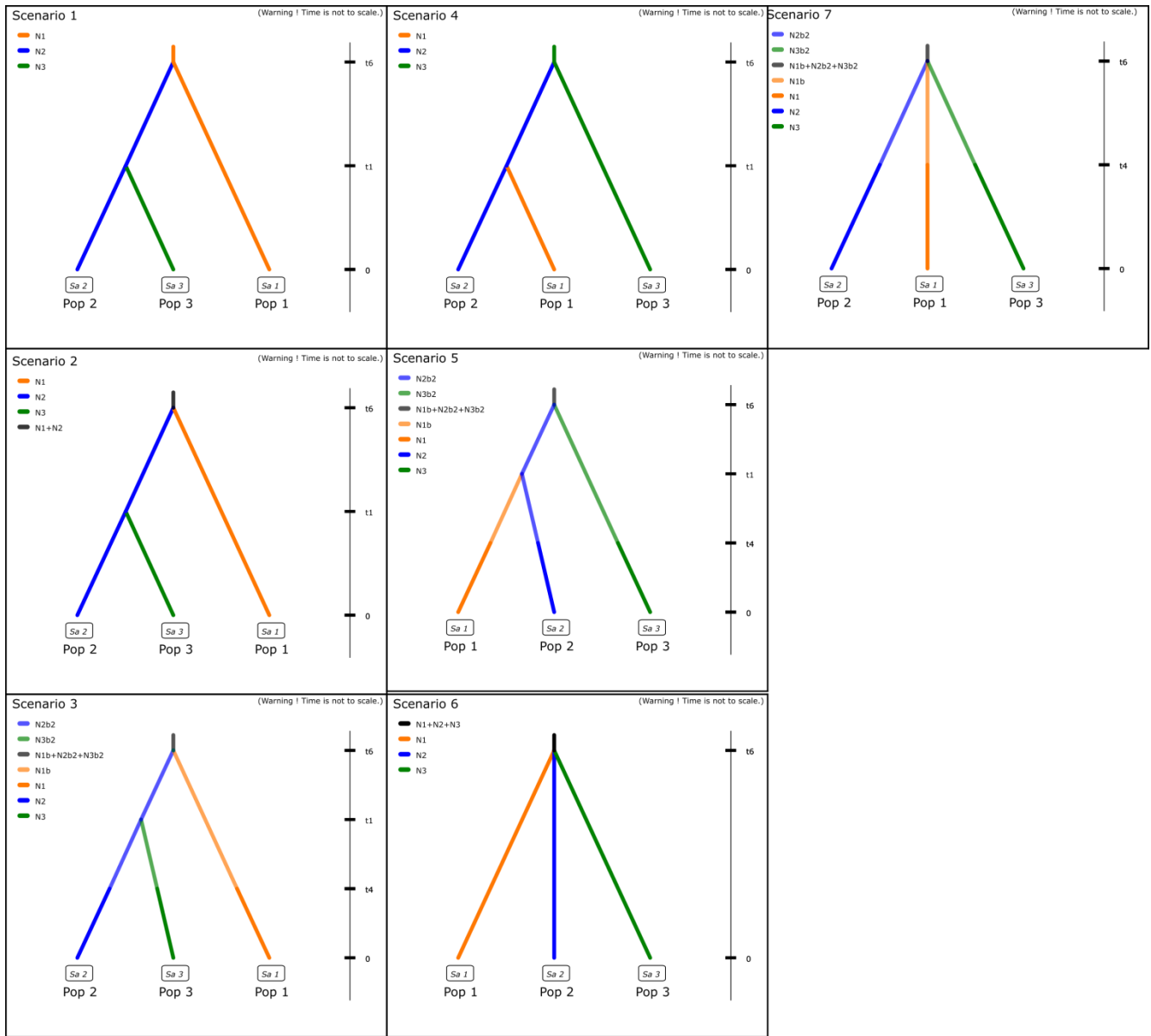


Figura A2. Escenarios propuestos para *M. chrysogenys*.

Calocitta colliei – *Calocitta formosa*

Poblaciones: 1) *C. c.* Costa Norte del Pacífico (CNP). 2) *C. f.* Costa Centro del Pacífico (CCP). 3) *C. f.* Costa Sur del Pacífico (CSP). 4) *C. f.* Centroamérica (CA).

Escenarios:

- 1) Eventos fundadores sucesivos de las poblaciones CNP → CCP → CSP → CA en los tiempos t3, t2 y t1, respectivamente.
- 2) Eventos fundadores sucesivos de las poblaciones CNP → CSP → CA → CCP, en los tiempos t3, t2 y t1, respectivamente.
- 3) La población CNP da origen a la población CA en el tiempo t3 y ésta a la vez da origen a las poblaciones CSP y CCP en los tiempos t2 y t1, respectivamente.
- 4) La población CNP da origen a la población CSP en el tiempo t3, ésta da origen a la población CCP en el tiempo t2 y la población CCP da origen a la población CA en el tiempo 2.
- 5) Divergencia de las poblaciones CNP y una población ancestral que da origen a las poblaciones CCP, CSP y CA de manera simultánea en el tiempo t2.
- 6) Divergencia de las poblaciones CNP y CCP a partir de una población ancestral en el tiempo t3. La población CCP da origen a las poblaciones CSP y CA de manera simultánea en el tiempo t2.
- 7) Divergencia de las poblaciones CNP y CA a partir de una población ancestral en el tiempo t3. La población CA da origen a las poblaciones CCP y CSP de manera simultánea en el tiempo t2.

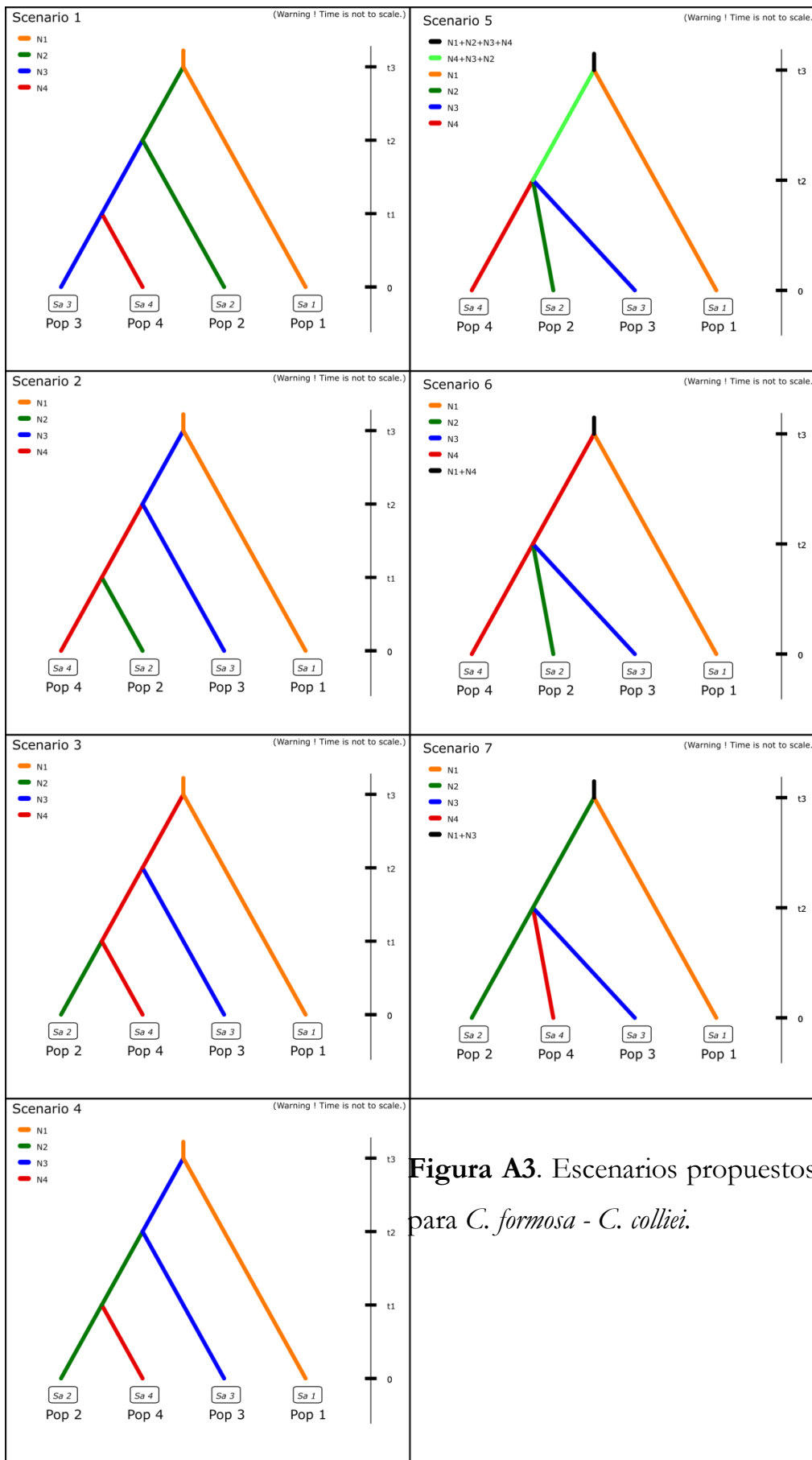


Figura A3. Escenarios propuestos para *C. formosa* - *C. collicii*.

Xiphorhynchus flavigaster

Poblaciones: 1) Costa Norte del Pacífico (CNP). 2) Costa Centro del Pacífico-Costa Sur del Pacífico (CCP-CSP). 3) Costa Norte del Golfo (CNG). 4) Sureste (SE). 5) Centroamérica (CA).

Escenarios:

- 1) Eventos fundadores sucesivos de las poblaciones CA -> SE -> CNG > CCP-CSP -> CNP en los tiempos t5, t4, t3 y t2, respectivamente.
- 2) Eventos fundadores sucesivos de las poblaciones CNP -> CCP-CSP -> CNG > SE -> CA en los tiempos t5, t4, t3 y t2, respectivamente.
- 3) Divergencia simultánea entre todas las poblaciones en el tiempo t5 y cambió en el tamaño poblacional en el tiempo t1 en todas las poblaciones.
- 4) La población CA da origen a la población SE en el tiempo t5, y esta a su vez da origen a las poblaciones CNG (en el tiempo t4) y CCP-CSP (en el tiempo t3) y ésta última a CCP en el tiempo t2.
- 5) Divergencia de una población ancestral en dos poblaciones ancestrales en el tiempo t5. Una de las cuales da origen a las poblaciones SNG, SE y CA en el tiempo t4 y la otra da origen a las poblaciones CNP y CCP-CSP en el tiempo t2.
- 6) Una población ancestral diverge y da origen a las poblaciones SE y CCP-CSP en el tiempo t5. La población CA da origen de manera simultánea a las poblaciones CNG y CA en el tiempo t4, mientras que la población CCP-CSP da origen a la población CNP en el tiempo t2.
- 7) Divergencia de las poblaciones CA y CCP-CSP a partir de una población ancestral en el tiempo t5. La población CA da a su vez origen a la población SE en el tiempo t4 y ésta da origen a la población CNG en el tiempo t3. Mientras la población CCP-CSP da origen a la población CNP en el tiempo t2.
- 8) Divergencia de las poblaciones CCP-CSP y CNG a partir de una población ancestral en el tiempo t5. La primera da origen a la población SE en el tiempo t4 y ésta a su vez da origen a la población CA en el tiempo t3. Mientras la población CCP-CSP da origen a la población CNG en el tiempo t2.

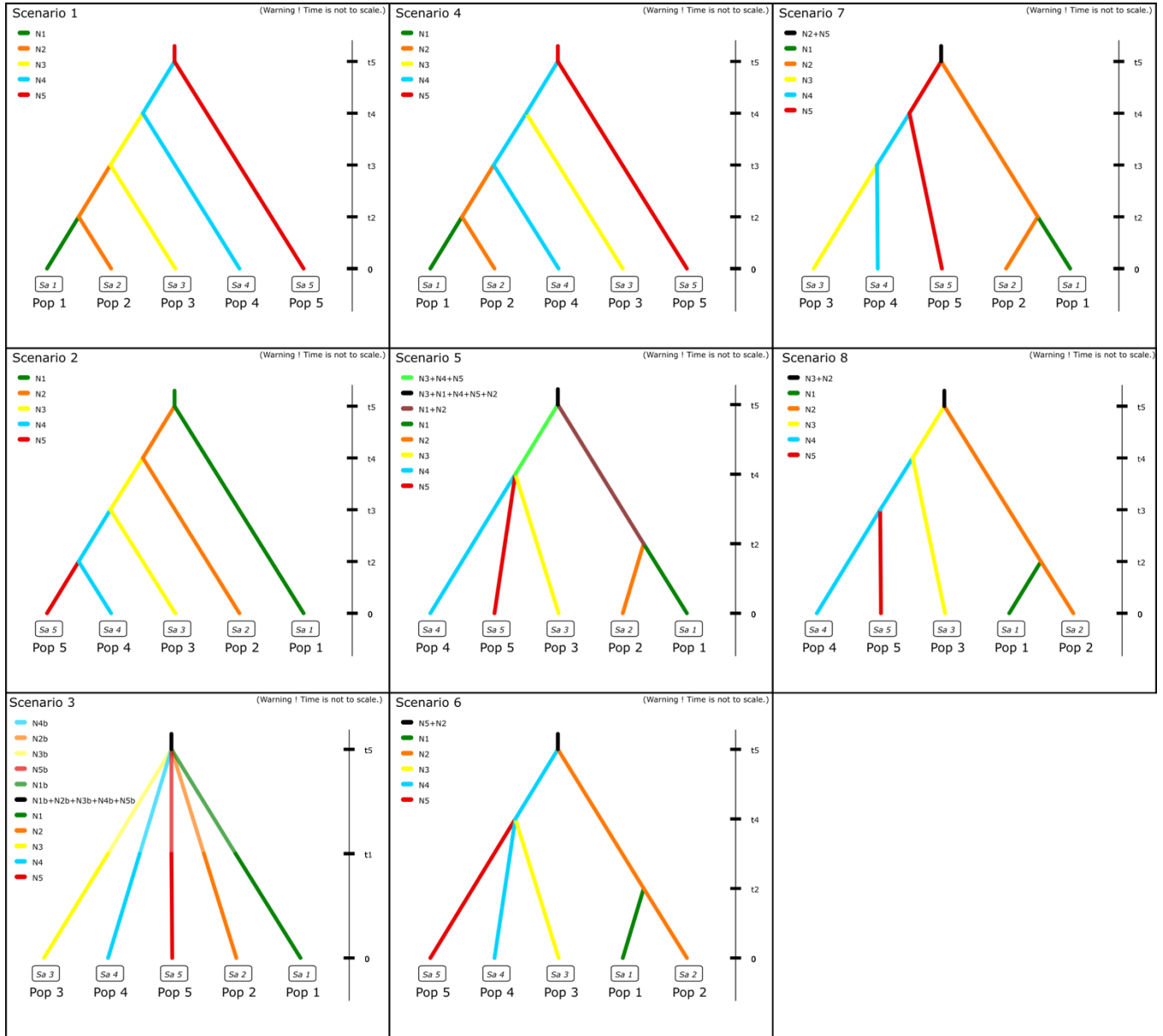


Figura A4. Escenarios propuestos para *X. flavigaster*.