



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**Patrones filogeográficos del saltapared garganta
café (Aves: *Troglodytes brunneicollis*) dentro de la
Zona de Transición Mexicana**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

ALEXANDRA CONTRERAS MORALES

DIRECTOR DE TESIS:

DAVID ALEXANDER PRIETO TORRES



LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO, 2025



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

El presente trabajo se desarrolló en el “**LABORATORIO DE BIODIVERSIDAD Y CAMBIO GLOBAL**” (LABIOCG), de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, y el **MUSEO DE ZOOLOGÍA “ALFONSO L. HERRERA”**, de la Facultad de Ciencias, ambos de la Universidad Nacional Autónoma de México



Laboratorio de Biodiversidad y Cambio Global



LA REALIZACIÓN DE ESTE TRABAJO FUE POSIBLE GRACIAS AL FINANCIAMIENTO RECIBIDO POR:

- El Programa UNAM-DGAPA-PAPIIT IN214521 a través del proyecto “*El efecto del Eje Neovolcánico en la distribución, redistribución y aislamiento de poblaciones de aves empleando herramientas moleculares y de modelos predictivos*”.
- El Fondo François Vuilleumier de la Neotropical Ornithological Society.



dgapa

Dirección General de Asuntos
del Personal Académico



Neotropical
Ornithological
Society

Además, los conocimientos y habilidades necesarias para el desarrollo de este tipo de investigación se obtuvieron gracias al curso de capacitación “*Análisis espaciales para estudios de biogeografía y conservación*”, financiado por el Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT; proyecto Ciencia de Frontera No. CF-2023-I-1078) y la Fundación Rufford (Proyecto 28502-B, Convenio con No. de registro 58726-757-3-XI-21).



CONAHCYT
CONSEJO NACIONAL DE HUMANIDADES
CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS

The
Rufford
Foundation 

Mesoamérica un
HOTSPOT



A mi mamá y a mi abuela *Vita*,
por enseñarme el significado de amar profundamente y por siempre
motivarme a seguir mis sueños.

A mis hermanos Santi y Loreta,
esperando que crezcan sintiendo siempre asombro por las maravillas de
la naturaleza.

Agradecimientos

A mi familia, por amarme, cuidarme e impulsarme a ser mejor persona. Especialmente a mis padres, por su cariño y entrega. También porque siempre han puesto todo a mi disposición para que haya podido estudiar esta carrera y hacer esta tesis. A mi hermana y hermano, porque en distintos momentos me han dado muchas fuerzas y alegría. A mi abuela, por su cariño infinito.

A la UNAM, y especialmente a la FES Iztacala, por todo el crecimiento personal y académico que me ha brindado. También por permitirme transformar mis sueños y anhelos de estudiar el mundo natural, en una profesión a través de la cual pueda contribuir al conocimiento y retribuir a la sociedad.

Al Dr. David A. Prieto-Torres, por confiar en mí para hacer esta tesis y darme la oportunidad de entrar a su laboratorio. Gracias también por aportar mucho de su gran capacidad como investigador y profesor a mi formación científica y profesional. Agradezco mucho su valiosa guía en cada etapa de este proceso, y por vincularme con una gran cantidad de personas cuyas aspiraciones personales y profesionales son muy afines a las mías. ¡¡Gracias, *profe*!!

Al Dr. Luis Antonio Sánchez-González, por hacer posible esta colaboración y recibirme en el grupo de ornitología del MZFC con gran amabilidad y disposición. Gracias por ayudarme con todas las dudas que me llegaron a surgir y por contribuir de manera importante a este trabajo y a mi formación. ¡¡Gracias, *Howell*!!

A los demás integrantes del comité asesor de esta tesis, gracias por sus valiosas aportaciones y comentarios: Dra. Tania Garrido, Dr. Francisco Rivera y Dr. Julián Velasco.

Al ejido San Diego de Tezains por recibirnos, permitirnos acampar y coleccionar las aves requeridas para complementar el muestreo de este estudio.

Al LABIOCG, por ser el lugar donde cualquier bióloga o biólogo querría formarse y nutrirse tanto académica, como humanísticamente. Gracias a mis amigos del *lab*, especialmente a Lore (mi compañera también durante toda la carrera), Sebas, Gio, Dan, Vale, Maya, Xime, Daniel, Ubaldo y Aranza... gracias por su ayuda, apoyo, comprensión y amistad durante este camino.

A *la pajarera*, por ser un gran ejemplo e inspiración para crecer académicamente haciendo lo que a uno le apasiona. Por todas las grandes personas que he conocido ahí. Por una parte, mis amigos: Orlando (gracias por todo el apoyo tanto dentro como fuera del laboratorio), Ron (gracias por la ayuda en campo), Bill, Reinhard, Rodo, Mayte, Vicente, Jorge, Pepe, Manolo... Gracias a todos por su apoyo y comprensión, además de las buenas charlas, risas y sobremesas. Por otra parte, a los profesores, gracias por apoyarme y recibirme con las puertas abiertas: Dr. Luis Antonio Sánchez González, Dr. Adolfo Navarro, Dr. Alexander Llanes y el M. en C. Alejandro Gordillo.

A mis profesoras y profesores de la carrera, por su labor y valiosa contribución a mi formación académica, aun cuando el confinamiento detuvo al mundo por más de dos años.

A mis amigos de la carrera que me acompañaron durante algún punto y me dieron su apoyo en momentos importantes, especialmente a: Néstor, Miguel, Majo, Mario, Ana L., Samantha y Enrique.

A Dios, La razón más importante por la que estoy aquí y por la que pude acabar cada una de las etapas de esta tesis. Gracias por llenarme de amor y por permitirme expandirlo a través de este trabajo, de la red de apoyo que pude construir gracias a él y de la maravillosa carrera en la cual me he formado profesionalmente.



ÍNDICE DE CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	10
ABSTRACT	11
1. INTRODUCCIÓN	12
1.1 Hipótesis.....	15
1.2 Objetivos.....	15
2. MÉTODOS	16
2.1 Trabajo de laboratorio y obtención de secuencias.....	16
2.2 Análisis filogenéticos.....	18
2.3 Estimación de los tiempos de divergencia.....	19
2.4 Análisis de genética de poblaciones y demografía histórica.....	20
2.5 Patrones de paleodistribución.....	22
3. RESULTADOS	26
3.1 Secuencias de ADN mitocondrial (<i>mtDNA</i>) y análisis filogenéticos.....	26
3.2 Tiempos de divergencia.....	28
3.3 Genética de poblaciones y demografía histórica.....	29
3.4 Patrones de paleodistribución.....	32
4. DISCUSIÓN	36
5. CONCLUSIONES	41
6. REFERENCIAS	42
7. ANEXOS	52

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Muestras de tejido de <i>Troglodytes brunneicollis</i> (<i>sensu</i> Kroodsma y Brewer, 2005) con sus respectivos datos geográficos.....	16
Figura 1. Registros históricos de presencia (puntos) y áreas de accesibilidad histórica (polígonos de colores) definidas para cada uno de los haplogrupos identificado en este estudio (considerando secuencias del gen ND2) para <i>Troglodytes brunneicollis</i> dentro de la Zona de Transición Mexicana. El color azul corresponde al grupo <i>T. brunneicollis</i> SMOc + <i>T. aedon</i> oeste EUA, el color naranja al grupo <i>T. brunneicollis</i> FVT + SMOr y el violeta al grupo <i>T. brunneicollis</i> SMS.....	23
Tabla 2. Variables bioclimáticas no correlacionadas utilizadas para la construcción de los modelos de nicho ecológico.....	24
Figura 2. Relaciones filogenéticas obtenidas para las poblaciones de <i>Troglodytes brunneicollis</i> mediante análisis de máxima verosimilitud (a; basado en valores de soporte de bootstrap) e inferencia bayesiana (b; con valores de probabilidad posterior) a partir de secuencias del gen mitocondrial ND2. El clado “occidental” se muestra en color azul, mientras que dentro del grupo núcleo se observan los clados color naranja y violeta. Las terminales en color rojo corresponden a las muestras simpátricas pertenecientes a Sierra de Bolaños, Jalisco, México.....	27
Figura 3. Tiempos de divergencia estimados para las poblaciones de <i>Troglodytes brunneicollis</i> y <i>T. aedon</i> , a partir de secuencias del gen ND2. Debajo de las ramas del árbol obtenido se muestran los valores de edad de los nodos en Ma. Entre corchetes se muestran los intervalos de probabilidad del 95% de la mayor densidad posterior (“ <i>Highest Posterior Density</i> ”, HPD), cuya amplitud está representada por las barras azules en los nodos. La escala del tiempo y la duración de cada periodo geológico fueron delimitadas considerando la tabla cronoestratigráfica internacional actualizada de Cohen <i>et al.</i> (2013).	28
Tabla 3. Valores de diversidad genética calculados a partir de secuencias de ND2, para cada uno de los grupos identificados filogenéticamente para <i>Troglodytes brunneicollis</i>	29
Tabla 4. Estimadores de estructura genética calculados a partir de secuencias de ND2, entre los grupos identificados en los análisis filogenéticos para <i>Troglodytes brunneicollis</i> . Los valores por encima de la diagonal corresponden al índice de diferenciación genética (F_{ST}), mientras que los valores por debajo de ésta corresponden a la distancia genética entre dos grupos (D_{XY}).....	29
Figura 4. Red y distribución geográfica de los haplotipos obtenidos a partir del gen mitocondrial ND2, para las poblaciones de <i>Troglodytes brunneicollis</i> . El punto en color blanco representa la localidad de Sierra de Bolaños, Jalisco, México.....	30
Figura 5. Distribución de las diferencias en los sitios nucleotídicos entre pares de secuencias del gen ND2 y valores del estadístico R_2 para la muestra total y los tres haplogrupos identificados para <i>Troglodytes brunneicollis</i>	31
Tabla 5. Parámetros de configuración de los modelos de nicho ecológico y distribución potencial de cada linaje mitocondrial. La proporción de error de omisión (0-1) hace referencia al número de datos de evaluación que no fueron predichos correctamente.....	32

Tabla 6. Porcentaje de contribución e importancia de las variables bioclimáticas utilizadas para la construcción de los modelos de los tres linajes de <i>Troglodytes brunneicollis</i> identificados en este estudio.....	32
Figura 6. Modelos de distribución potencial proyectados a los escenarios climáticos del presente y pasado (considerando tres escenarios del Cuaternario Tardío) identificando las áreas de exclusividad y coincidencia geográfica para los tres linajes mitocondriales de <i>Troglodytes brunneicollis</i> identificados en este trabajo. Las áreas en color rojo corresponden a los sitios predichos por los tres linajes en cada escenario temporal.....	33
Figura 7. Áreas climáticamente estables desde el período del Último Interglacial hasta el presente, para los tres linajes mitocondriales de <i>Troglodytes brunneicollis</i> identificados en este trabajo. Las áreas en color rojo corresponden a las áreas estables comunes para los tres grupos.	35

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Secuencias descargadas de GenBank con sus respectivos datos geográficos.....	52
Anexo 2. Resultados del análisis MESS para cada linaje modelado en el presente y los tres escenarios del Cuaternario Tardío. Las zonas en color rojo representan áreas de extrapolación estricta, por lo que deben tomarse con extrema precaución.	54

RESUMEN

El saltapared garganta café (*Troglodytes brunneicollis*) es un ave distribuida en cuatro cadenas montañosas pertenecientes a la Zona de Transición Mexicana (ZTM), una importante región biogeográfica y de compleja historia geológica. En las últimas décadas, esta especie ha sido objeto de un amplio debate taxonómico, pues, aunque se le ha considerado como un taxón independiente, algunos autores siguen incluyéndole como un grupo geográfico perteneciente al complejo *Troglodytes aedon*. Por ello, partiendo de la existencia de datos morfológicos, acústicos y filogenéticos que sugieren la divergencia de *T. brunneicollis* como linaje independiente, en este estudio se analizaron los patrones filogeográficos de sus poblaciones, a fin de proponer hipótesis biogeográficas que expliquen la estructura genética y la distribución actual de este taxón. Para ello, a partir de 70 secuencias del gen mitocondrial ND2, se construyó una hipótesis filogenética en conjunto con la datación de los nodos para conocer los tiempos de divergencia entre las poblaciones de *T. brunneicollis*. Posteriormente, se analizó la diversidad y estructura genética para los tres haplogrupos encontrados, así como sus posibles cambios demográficos históricos. Adicionalmente, con el fin de explorar los posibles eventos de expansión y contracción del área de distribución, así como identificar posibles áreas de refugio climático, se construyeron modelos de nicho ecológico y distribución potencial para los tres linajes mitocondriales identificados y se proyectaron a las condiciones climáticas tanto del presente como a tres escenarios del Cuaternario Tardío. La hipótesis filogenética basada en DNA mitocondrial (*mtDNA*) indica que las poblaciones de *T. brunneicollis* forman un grupo parafilético en el que se identifican tres clados principales. Por un lado, la población de la Sierra Madre Occidental (SMOc) forma un clado junto con la población migratoria de *T. aedon* del oeste de Estados Unidos de América, mientras que el grupo núcleo de *T. brunneicollis* se encuentra constituido por dos clados endémicos de México, uno distribuido en la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) y Sierra Madre Oriental (SMOr) y el otro en la Sierra Madre del Sur (SMS). Una posible causa de la parafilia en el árbol de *mtDNA* puede ser la separación incompleta de linajes. La mayor diversidad genética se observó en el grupo FVT + SMOr, el cual pudo haber estado separado históricamente del grupo SMOc + *T. aedon* oeste por la cuenca Lerma-Santiago. Los valores más bajos de diversidad los presentó el grupo SMS, el cual ha permanecido aislado probablemente debido a la cuenca del Balsas. El grupo SMOc + *T. aedon* oeste se encuentra altamente diferenciado de las demás poblaciones de *T. brunneicollis* y, a diferencia de éstas, ha pasado por una expansión poblacional reciente. Este patrón es concordante con sus modelos de paleodistribución, ya que se observa que a comparación del Holoceno Medio (HM), el tamaño del área de distribución de este linaje se ha expandido. En la ZTM, los grupos FVT + SMOr y SMS tuvieron contracción de sus áreas durante el Último Interglacial (UIG) y el HM, expansión durante el Último Máximo Glacial (UMG) y expansión nuevamente en el presente. La dinámica de expansión-contracción de los bosques de pino-encino a través de los ciclos glaciales e interglaciales del Pleistoceno, al igual que el último episodio de formación de la FVT, probablemente promovieron la divergencia del grupo núcleo de *T. brunneicollis*. No obstante, la presencia de un área climáticamente estable en las porciones orientales tanto de la FVT como de la SMS sugieren que la formación de la FVT probablemente tuvo un importante papel en la expansión de la distribución de *T. brunneicollis*. Se resalta que la historia biogeográfica del grupo *T. brunneicollis* es probablemente la misma que se ha propuesto para los taxones de origen neártico en la ZTM, con una probable recolonización reciente de la región Neártica.

Palabras clave: barreras geográficas, divergencia de poblaciones, paleo distribución, Pleistoceno.

ABSTRACT

The Brown-Throated Wren (*Troglodytes brunneicollis*) is a bird distributed in four mountain ranges within the Mexican Transition Zone (MTZ), a region characterized by its biogeographic importance and complex geological history. This bird has also been subject of taxonomic debate. Some authors have treated it as a distinct species, but some others consider it as a group within the vast *Troglodytes aedon* species complex. Previous morphological, acoustic, and genetic data suggest that *T. brunneicollis* populations have diverged from those of *T. aedon*. Therefore, this study aimed to analyze its phylogeographical patterns, in order to test biogeographical hypotheses regarding the evolution of the distribution of this taxon. We examined phylogenetic relationships, divergence times, genetic variation levels within and between populations, and also demographic history, through mitochondrial DNA (*mtDNA*) ND2 sequences. Then, we used correlative ecological niche models (ENM) mapped to the current and past climatic conditions (since the Late Pleistocene) to explore possible historical areas of climatic stability, as well as patterns of contraction, expansion, connectivity and isolation in the potential distribution of the three mitochondrial lineages identified. The *mtDNA*-based phylogenetic hypothesis points out that the populations of *T. brunneicollis* form a paraphyletic group in which three main clades are identified. On one hand, the population from Sierra Madre Occidental (SMOc) forms a clade together with the migratory population of *T. aedon* from the western United States of America, while the core group of *T. brunneicollis* is made up of two endemic sister clades from Mexico, one distributed in the Trans-Mexican Volcanic Belt (TMVB) and Sierra Madre Oriental (SMOr) and the other in Sierra Madre del Sur (SMS). Incomplete lineage sorting may be a possible cause of the parphyly in the *mtDNA* tree. The highest genetic diversity was observed within the FVT + SMOr group, which may have been historically separated from the SMOc + *T. aedon* western group by the Lerma-Santiago basin. The lowest values of genetic diversity were within the SMS group, which probably has remained isolated due to the Balsas basin. The SMOc + *T. aedon* west group is highly differentiated from the other *T. brunneicollis* populations and, unlike them, has undergone a recent population expansion. This pattern is consistent with their paleodistribution models, since it is observed that the size of the distribution area of this lineage has expanded, comparing to the Middle Holocene (MH). The Pliocene-Pleistocene climatic transition around 2.7 Ma, the expansion and contraction dynamics of pine-oak forests during the Pleistocene glacial and interglacial cycles and the last episode of orogeny of the TMVB probably promoted the divergence of the core group of *T. brunneicollis*. Nevertheless, the presence of climatically stable areas in the eastern portions of both the TMBV and the SMS suggests that the formation of the TMVB probably played an important role in the expansion of the distribution of *T. brunneicollis*. It is highlighted that the biogeographic history of the *T. brunneicollis* group is probably the same as that proposed for taxa of Nearctic origin in the MTZ, with a probable recent recolonization of the Nearctic region.

Key words: geographic barriers, population divergence, paleo distribution, Pleistocene.

1. INTRODUCCIÓN

Desde hace mucho tiempo, se ha reconocido el papel de los sistemas montañosos como promotores de procesos biogeográficos y evolutivos que han influenciado los patrones de diversidad y endemismo en los trópicos, principalmente debido a su complejidad topográfica y a su historia geológica y climática (Fjeldså *et al.*, 2012; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015; Rahbek *et al.*, 2019). Las fluctuaciones en la dinámica ambiental en estos sistemas, en conjunto con la heterogeneidad del paisaje, son factores que a través del tiempo pueden generar el aislamiento de poblaciones, su adaptación a condiciones ecológicas locales y procesos de divergencia entre ellas (Rahbek *et al.*, 2019). Esta dinámica se encuentra particularmente asociada a eventos geológicos y a oscilaciones climáticas a nivel global, como los períodos glaciares e interglaciares del Pleistoceno (Hewitt, 2000; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015), lo cual ha resaltado su papel como refugios durante períodos de rápido cambio climático, así como corredores biológicos para la dispersión de taxones de tierras altas (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2005; Rahbek *et al.*, 2019; Perrigo, 2019). Por tanto, evaluar los patrones de diferenciación entre poblaciones que habitan estos sistemas posibilita conocer historias evolutivas complejas asociadas a barreras tanto geográficas como ecológicas a través del tiempo (McCormack *et al.*, 2008; Barrera-Guzmán *et al.*, 2012; Ortiz-Ramírez *et al.*, 2016).

En la actualidad, la identidad evolutiva de las poblaciones de una especie o de un complejo de especies puede ser revelada en un contexto geográfico a través de aproximaciones integrativas como la filogeografía (Avice, 2000). Este enfoque se refiere al estudio de los procesos que han moldeado la distribución geográfica de los linajes de genes existentes dentro de una especie, o bien, entre especies cercanas, así como los mecanismos que llevan a su diferenciación y divergencia (Burbrink y Castoe, 2009; Hickerson *et al.*, 2010; Freeland *et al.*, 2011; Morrone y Escalante, 2016). De hecho, se ha destacado por integrar teoría, métodos y conceptos que estudian procesos microevolutivos (genética de poblaciones, demografía, etología) y macroevolutivos (geografía histórica, biología filogenética, paleontología, entre otros) (Avice *et al.*, 1987; Vázquez-Domínguez, 2007). Además, el uso de nuevas herramientas metodológicas, como la modelación del nicho ecológico, ha facilitado caracterizar los patrones de distribución histórica de las especies a lo largo del tiempo, mejorando así nuestro entendimiento de su relación con la variación genética observada entre las especies y/o poblaciones (Luna-Aranguré y Vázquez-Domínguez, 2020).

Esto ha permitido examinar hipótesis sobre los procesos biogeográficos (dispersión, vicarianza y/o extinción) responsables de producir los actuales patrones de distribución de las especies (Vázquez-Domínguez, 2007; Freeland *et al.*, 2011). Esta aproximación integrativa facilita estimar la duración de los procesos de especiación, identificar posibles barreras históricas al flujo

génico (Bermingham y Moritz, 1998; Avise, 2000; Morrone y Escalante, 2016) e incluso la presencia de diversidad críptica (Manthey *et al.*, 2011; Fišer *et al.*, 2018) y/o de linajes restringidos (Solórzano *et al.*, 2004; Robin *et al.*, 2010; Sánchez-González *et al.*, 2023). Esto tiene el potencial de aportar útiles perspectivas evolutivas a la taxonomía y conservación de las especies (Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009; Espíndola *et al.*, 2016; Hernández-Romero *et al.*, 2018).

El saltapared garganta café (*Troglodytes brunneicollis*) es un taxón de ave perteneciente a la familia Troglodytidae y al orden Passeriformes. Habita en bosques de montaña (desde los 1,600 hasta los 3,000 m de altitud), particularmente de pino y pino-encino (aunque también se ha registrado en bosques de niebla; Watson, 2003). Se localiza en bosques abiertos y bordes forestales, donde en temporada reproductiva, anida particularmente en cavidades de árboles (Kroodsma y Brewer, 2005). Su distribución abarca casi todas las cadenas montañosas de México y tiene su límite septentrional en el sureste de Arizona (Howell y Webb, 1995). Esta es una especie residente y de vagilidad limitada, ya que puede moverse ocasionalmente a través de hábitat no idóneo hacia parches forestales adyacentes (Watson, 2003), con movimientos altitudinales limitados (Kroodsma y Brewer, 2005). En las últimas décadas, la identidad taxonómica de *T. brunneicollis* ha sido objeto de debate. Se le ha considerado como una especie distinta por algunos autores (Howell y Webb, 1995; Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004; Kroodsma y Brewer, 2005), pero otros autores la mantienen como un grupo geográfico dentro del complejo de especies *Troglodytes aedon* (Paynter, 1957; Johnson, 2020; Clements *et al.*, 2022), al que se han referido más de 30 subespecies a lo largo del continente americano, estando la mayoría distribuidas en el Neotrópico (Johnson, 2020).

A pesar de la aparente falta de diferenciación morfológica entre los miembros del complejo *T. aedon*, existen estudios que han sugerido la divergencia de las poblaciones de *T. brunneicollis* (Kroodsma y Brewer, 2005). Recientemente, de acuerdo con una hipótesis filogenética basada en datos mitocondriales y genómicos, se sugiere que el complejo *T. aedon* se divide en múltiples linajes con una profunda estructura filogeográfica, siendo las poblaciones de *T. brunneicollis* al menos uno de ellos (Klicka *et al.*, 2023). Asimismo, también han sido reportados datos acústicos y morfológicos de *T. brunneicollis* que son congruentes con el patrón de diferenciación mencionado, sobre todo para la población alopátrica de la Sierra Madre del Sur (Escalona-Segura, 1995; Sosa-López y Mennill, 2014). No obstante, ninguno de los estudios previamente mencionados ha brindado alguna hipótesis biogeográfica o datación de tiempos de divergencia que ayude a revelar los procesos históricos que han moldeado su distribución e historia evolutiva como linaje, posiblemente, endémico a México.

Las poblaciones de *T. brunneicollis* se encuentran distribuidas en cuatro de las cinco cadenas montañosas pertenecientes a la Zona de Transición Mexicana (ZTM), una región reconocida por

llevarse a cabo en ella el contacto entre biotas de las regiones Neártica y Neotropical, al igual que por su cantidad de endemismos (Morrone, 2019). Por ello, el saltapared garganta café es un modelo adecuado para estudiar los procesos que promueven la diversificación y el endemismo en la biota de montaña en México. La historia geológica de las cordilleras en las que se distribuye *T. brunneicollis* es compleja, ya que presentan distintas edades y orígenes. La Sierra Madre Oriental (SMOr) es probablemente la más antigua, cuyo mayor episodio de formación ocurrió entre el Eoceno Medio y Tardío, hace alrededor de 50-40 millones de años atrás (Ma) (Ferrusquía-Villafranca, 2005). Por otro lado, la Sierra Madre del Sur (SMS) se formó a partir de distintos episodios de magmatismo ocurridos desde el Cretácico Tardío hasta el Mioceno Temprano (~70-14 Ma) (Morán-Zenteno *et al.*, 2018), mientras que el desarrollo de la Sierra Madre Occidental (SMOc) se estima que comenzó en el Oligoceno Temprano (~33 Ma) (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2005). Finalmente, la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) es la cadena más reciente de todas, cuyo origen data de inicios y mediados del Mioceno (~19-8 Ma), uniendo a la SMOr y SMOc en sus extremos meridionales y cuya actividad volcánica continúa activa (Ferrusquía-Villafranca, 2005; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015).

Los patrones filogeográficos observados en múltiples taxones que habitan la ZTM y las montañas del sur de Centroamérica han mostrado que, si bien la diferenciación genética está asociada al aislamiento geográfico, las relaciones de parentesco son variables entre linajes distribuidos entre las cadenas montañosas al norte del Istmo de Tehuantepec (León-Paniagua *et al.*, 2007; McCormack *et al.*, 2008; Barrera-Guzmán *et al.*, 2012; Ortiz-Ramírez *et al.*, 2016). Sin embargo, algunos estudios han destacado que la FVT podría no sólo fungir como barrera geográfica sino también como un corredor para las poblaciones entre cordilleras adyacentes, promoviendo tanto la especiación alopátrica (entre cadenas montañosas separadas por la FVT) como la parapátrica (por medio de la colonización de nuevos hábitats) (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015; Pérez-Crespo *et al.*, 2017; Anguiano-Constante *et al.*, 2021). Por lo tanto, con el fin de contribuir al conocimiento de tales procesos, así como de los efectos de las barreras geográficas y ecológicas en la estructura e historia filogeográfica de *T. brunneicollis*, en este trabajo se busca responder las siguientes preguntas:

- 1) ¿Existe estructura genética entre las poblaciones de *T. brunneicollis* que habitan la ZTM?
- 2) ¿Cuáles son los niveles de diversidad genética dentro y entre las poblaciones de *T. brunneicollis* en la ZTM?
- 3) ¿Cuánto es el tiempo de divergencia estimado entre las poblaciones de *T. brunneicollis* en la ZTM y de éstas con los demás taxones dentro del complejo *T. aedon*?
- 4) ¿Cuál es el papel de la historia geológica de México y de las oscilaciones climáticas del Cuaternario en el aislamiento y diferenciación de las poblaciones de *T. brunneicollis* en la ZTM?

1.1 Hipótesis

La heterogeneidad geográfica y las oscilaciones climáticas históricas en la Zona de Transición Mexicana han promovido aislamiento en la avifauna de montaña. Por lo anterior, es posible que la distribución de *T. brunneicollis* presente variación y estructuración genética congruente con la topografía y edad de las cadenas montañosas de la zona de estudio. Por ello:

P1: Se obtendrán diferentes grupos genéticos asociados a la historia topográfica de la zona y sus índices de diferenciación serán significativamente mayores a cero.

P2: Los valores de diversidad genética serán menores en poblaciones de la zona con mayor grado de aislamiento histórico.

P3: Dada la edad de las distintas cordilleras, se espera que las poblaciones de *T. brunneicollis* más antiguas se encuentren en la Sierra Madre Oriental o en la Sierra Madre del Sur, mientras que las más recientes estén en la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Occidental.

P4: Las áreas de idoneidad climática y conectividad entre poblaciones de *T. brunneicollis* de las distintas cordilleras serán mayores en el escenario del Último Máximo Glacial (hace ~21,000 años atrás) que en el del Último Interglacial (hace ~120,000-140,000 años atrás).

1.2 Objetivos

General

Analizar la variación y estructura genética de las poblaciones del saltapared garganta café (*Troglodytes brunneicollis*) en la Zona de Transición Mexicana (ZTM), así como su relación con los procesos geográficos y/o ecológicos del área, con el fin de proponer hipótesis biogeográficas que expliquen la distribución actual de las poblaciones de este taxón.

Particulares

- Estimar los niveles de estructura genética y los tiempos de divergencia entre poblaciones para la identificación de linajes evolutivos dentro de la ZTM.
- Cuantificar los niveles de diversidad genética (haplotípica y nucleotídica) para medir la variación entre individuos dentro y entre poblaciones a lo largo de su distribución geográfica.
- Analizar la historia demográfica de los distintos linajes identificados con el fin de conocer qué tan antigua o reciente es su expansión o estructura poblacional en la ZTM.
- Describir los patrones geográficos de las paleodistribuciones de los linajes reconocidos para la identificación de zonas de refugio climático y los grados de conectividad histórica en el área de estudio.

2. MÉTODOS

2.1 Trabajo de laboratorio y obtención de secuencias

Los procedimientos de laboratorio fueron realizados en el Laboratorio de Sistemática Molecular del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la UNAM (MZFC). Se trabajó con muestras de tejido (corazón, hígado y músculo pectoral) de dieciséis individuos pertenecientes al grupo *T. brunneicollis* obtenidos directamente de la colección de tejidos del MZFC y de trabajos de campo (Tabla 1). A las muestras se les realizó el proceso de extracción de ADN genómico utilizando el kit de extracción DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen, Valencia, California; disponible en: <https://www.qiagen.com/us/product-categories/discovery-and-translational-research/dna-rna-purification/dna-purification/>), siguiendo el protocolo establecido por el fabricante. El procedimiento de extracción consistió en aislar las moléculas de ADN de las células que conforman el tejido del cual se tomaron las muestras (≤ 25 mg), e incluyó tres pasos básicos (Falcón y Valera, 2007): (1) la lisis celular, (2) la eliminación de proteínas y (3) la precipitación y limpieza del ADN.

Tabla 1. Muestras de tejido de *Troglodytes brunneicollis* (*sensu* Kroodsma y Brewer, 2005) con sus respectivos datos geográficos.

No. de catálogo	Sexo	Latitud	Longitud	Localidad	Estado	Cordillera
AHC 035	M	19.7995	-97.8035	Tetela de Ocampo	Puebla	Sierra Madre Oriental
PIPCAN 14	H	19.0830	-97.3555	San Miguel, Zoapan		Faja Volcánica Transmexicana
ABG 10	H	23.7576	-105.3757	Pueblo Nuevo	Durango	Sierra Madre Occidental
ABG 12	M					
ABG 06	M					
SMOc 003*	M	24.8696	-106.0171	Ejido San Diego de Tezains, Santiago Papasquiario		
SMOc 024*	H					
SMOc 025*	-					
SMOc 026*	M					
SMOc 028*	M					
MOL 061	H	19.5450	-102.2319	Barrio San Juan, Angahuan, Uruapan	Michoacán	Faja Volcánica Transmexicana
MOL 070	M					
MOL 048	M					
MOL 069	H					
ENT 119	M	19.4867	-102.0033	Uruapan (34 km al noreste del Pico de Tancítaro)		
MGH 1116	M	17.5601	-99.6902	Omitemi, Chilpancingo de los Bravo	Guerrero	Sierra Madre del Sur

*Tejidos provenientes de individuos colectados en campo.

Posterior a la extracción, por medio de la técnica de PCR (reacción en cadena de la polimerasa), se amplificó el gen mitocondrial ND2 (el cual codifica la subunidad II de la enzima NADH deshidrogenasa) cuyo tamaño es de 1,041 pares de bases (pb). Dado el tamaño de este marcador, su amplificación se dividió en dos partes empleando “*primers*” (oligos/cebadores) internos. Para la primera parte del gen (~500 pb) se utilizaron los *primers* L5216: 5’ GCC CAT ACC CCR AMA AT 3’ (Sorenson, 2003) y H5766: 5’ GGA TGA GAA GGC TAG GAT 3’ (Sorenson *et al.*, 1999), mientras que, para la segunda parte (~600 pb), se utilizó el 487L: 5’ GCC YTR GGR GGA TGA ATR 3’ (Sánchez-González y Moyle, 2011) y H6313: 5’ CTC TTA TTT AAG GCT TTG AA 3’ (Johnson y Sorenson, 1998). Las condiciones de PCR que fueron utilizadas para reacciones de 12 µL fueron las siguientes: 2 µL de ADN, 2 µL de cada oligo a una concentración de 10 µM, 4 µL del mix de PCR y 2 µL de agua libre de nucleasas. Se utilizó el mix de PCR FIREPol® Master Mix de la empresa SOLIS BIODYNE (disponible en: <https://solisbiodyne.com/EN/product/name=FIREPol-Master-Mix-Ready-to-Load>). Este mix, contiene los reactivos necesarios para llevar a cabo la reacción: DNA polimerasa (1x), buffer de reacción (5x), MgCl₂ (7.5 mM), dNTPs (1 mM), tintes y un compuesto que incrementa la densidad de la muestra para su carga directa en el gel de agarosa.

Los ciclos de PCR fueron llevados a cabo en un termociclador MultiGene Optimax (Labnet International, Inc.) utilizando un protocolo estándar: desnaturalización inicial a 94 °C por 2:30 min; 40 ciclos de 94 °C por 30 s, 55 °C (temperatura de alineamiento) por 30 s y 72 °C (extensión) por 1 min; extensión final de 72 °C por 10 min y reposo a 4 °C hasta retirar del termociclador. Los productos de PCR fueron visualizados en gel de agarosa al 1% con el fin de verificar que la amplificación de los fragmentos de interés haya sido realizada correctamente. Los productos que mostraron en el gel una banda de alrededor de ~500 pb fueron enviados a purificar y secuenciar con la empresa MacroGen (<https://dna.macrogen.com/main.do>).

Una vez obtenidas las secuencias, éstas fueron ensambladas, revisadas y editadas usando el programa Geneious Prime 2024.0.2 (<https://www.geneious.com/>). La edición de las secuencias fue realizada comparando los sitios variables y conservados con una secuencia de referencia de ND2 de *T. brunneicollis* previamente publicada en GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). De esta misma base de datos se descargaron todas las demás secuencias completas de ND2 disponibles para *T. brunneicollis*, al igual que para los grupos externos (Anexo 1). Se seleccionaron seis taxones como grupos externos en este estudio. Dos de estos taxones son miembros del complejo de especies *T. aedon*, los cuales fueron elegidos debido a su cercanía filogenética con *T. brunneicollis* (Rice *et al.*, 1999; Klicka *et al.*, 2023): 1) *T. aedon*, incluyendo muestras de individuos migratorios del este y oeste de Norteamérica (con énfasis en las secuencias del sur de Arizona, debido al solapamiento con la

distribución conocida de *T. brunneicollis* al norte de la Sierra Madre Occidental; Kroodsma y Brewer, 2005); y 2) *T. musculus*, tomando en cuenta una muestra proveniente de Los Tuxtlas, Veracruz, debido a la cercanía geográfica con la distribución de *T. brunneicollis*. Los cuatro grupos externos restantes, correspondieron fueron: *T. ochraceus*, *T. rufociliatus*, *Thryorchilus browni* y *Thryomanes bewickii*.

Posteriormente, con el fin de hacer comparables todas las secuencias para los análisis moleculares, se realizó un alineamiento múltiple en la versión en línea de MAFFT (Katoh *et al.*, 2019; Kuraku *et al.*, 201; disponible en: <https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>), ajustando la dirección de acuerdo con la primera secuencia del archivo de secuencias en formato FASTA (código de acceso de GenBank: MZ476411, Anexo 1). La matriz de alineamiento obtenida se realizó bajo una hipótesis de homología posicional entre nucleótidos, bajo la cual, se buscan fragmentos similares de bases nucleotídicas entre secuencias para identificar sitios homólogos, así como las transiciones y transversiones que pudieron haber ocurrido en el tiempo (Honey-Escandón y Santos-Barrera, 2017).

2.2 Análisis filogenéticos

Las relaciones filogenéticas entre las poblaciones de *T. brunneicollis* fueron reconstruidas con base en un alineamiento múltiple de un total de 70 secuencias, incluyendo las obtenidas en laboratorio, campo y las descargadas de GenBank (Tabla 1, Anexo 1). Para construir estas relaciones se aplicaron los métodos de verosimilitud máxima (ML, por sus siglas en inglés) e inferencia bayesiana (BI, por sus siglas en inglés).

Para el análisis filogenético mediante ML, se utilizó el servidor en línea de IQTREE provisto por el Laboratorio Nacional de Los Álamos (disponible en: <https://www.hiv.lanl.gov/content/sequence/IQTREE/iqtree.html>; Nguyen *et al.* 2015; Trifinopoulos *et al.*, 2016). Este software tiene integrado el método de selección de modelo de evolución molecular de ModelFinder (Kalyaanamoorthy *et al.*, 2017), el cual incorpora veintidós modelos de sustitución de ADN, así como una tasa flexible de heterogeneidad entre sitios. En este sentido, previo a la construcción de la filogenia, se optó por la opción de que ModelFinder eligiera el modelo de sustitución nucleotídica que tuviera el mejor ajuste para los datos de la matriz del alineamiento, con base en el criterio de información bayesiano (BIC) (Klicka *et al.*, 2023). El modelo resultante y utilizado para la reconstrucción filogenética fue el TN93+F+G4. Este modelo se caracteriza por tomar en cuenta que las transversiones son menos frecuentes que las transiciones, que no todas las transiciones son iguales y que las frecuencias de los nucleótidos son distintas (Tamura y Nei, 1993).

Además, la selección de este modelo incluyó una distribución tipo gamma dividida en cuatro categorías (G4) para representar la heterogeneidad en la tasa de cambio entre columnas de la matriz del alineamiento (Yang, 1994b). Para establecer intervalos de confianza en el estimado de la filogenia, se empleó un “*bootstrap*” estándar no paramétrico (Felsenstein, 1985) con 500 repeticiones (el mayor número permitido por la plataforma). De acuerdo con Goloboff *et al.* (2003), el *bootstrap* se puede interpretar como una medida indirecta del número de caracteres de la matriz de alineamiento que apoya cada clado.

El programa MrBayes 3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2012) fue utilizado para estimar la filogenia mediante BI (Yang y Rannala, 1997). Este programa utiliza cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC, por sus siglas en inglés) para muestrear dentro de una distribución de probabilidad, con el fin de encontrar el árbol que tiene los mayores valores de probabilidad posterior (Larget y Simon, 1999; Altekar *et al.*, 2004). Previo a correr el análisis, se indicó una partición de los datos en tres (con base en la posición de cada sitio de los codones). Asimismo, se seleccionó el modelo de sustitución GTR (“*General Time Reversible*”) junto con una distribución gamma. El modelo GTR asigna un parámetro distinto a cada tipo de cambio, asumiendo que cada uno tiene una frecuencia distinta (Yang, 1994a). Posteriormente se corrieron cuatro MCMC (con un duplicado independiente) por diez millones de generaciones, un intercambio de frecuencias entre cadenas cada 1,000 generaciones y una fracción de muestras iniciales descartadas del resumen de parámetros y árboles (“*burn-in*”) del 25% (Espinosa-Chávez *et al.*, 2024).

Una vez terminado el análisis, en el programa Tracer 1.7.2 (Rambaut *et al.*, 2018), se verificó que cada corrida haya llegado a una fase estacionaria. Esto fue realizado mediante la visualización de las gráficas de densidad marginal y de verosimilitud por cada generación. También se corroboró que los tamaños efectivos de muestra para cada parámetro (ESS) tuvieran un valor > 200 y que el valor del promedio de la desviación estándar de frecuencias divididas fuera < 0.01 (lo cual es indicativo de la convergencia entre cadenas). Los árboles obtenidos fueron visualizados en el programa FigTree 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) y editados en Inkscape 1.3.2 (<http://inkscape.org/>).

2.3 Estimación de los tiempos de divergencia

Los tiempos de divergencia entre linajes fueron estimados en el programa BEAST 1.8.4. No obstante, es importante señalar que la paquetería BEAUTi fue utilizada previamente para especificar los parámetros a considerar para construir el árbol ultramétrico (Drummond *et al.*, 2012). El modelo de sustitución utilizado fue el mismo que se utilizó para la filogenia de ML (seleccionado previamente por ModelFinder), incluyendo la distribución gamma con cuatro categorías. Debido a que las

secuencias con las que se trabajó pertenecen a géneros muy cercanos, cuya fecha de divergencia se remonta a principios del Plioceno (Imfeld *et al.*, 2024), se utilizó un modelo de reloj molecular estricto, el cual asume que todas las ramas del árbol tienen la misma tasa de cambio (Ho y Duchêne, 2014). Este modelo puede resultar más favorable que un reloj relajado cuando se analizan secuencias de taxones con divergencia reciente (Brown y Yang, 2011). La tasa de sustitución utilizada para ND2 fue de 0.0125 sustituciones/sitio/Ma (Smith y Klicka, 2010; Prieto-Torres *et al.*, 2018) con una desviación estándar de 0.5. También se consideró el proceso de especiación de Yule, el cual asume que cualquier especie, en cualquier punto en el tiempo, tiene la misma probabilidad de divergir y de dar origen a dos especies (Gernhard *et al.*, 2006; Gernhard, 2008).

Para calibrar el árbol ultramétrico se utilizaron los tiempos de diversificación promedio (“*Mean diversification times*”) reportados por Smith y Klicka (2010) para la raíz de *T. ochraceus* y *T. rufociliatus* (3.55 Ma), así como para los linajes intraespecíficos de *T. aedon* (2.75 Ma), ambos con una distribución normal y una desviación estándar = 0.5. Tomando en cuenta esos parámetros, se llevaron a cabo dos corridas independientes de 50,000,000 de generaciones cada una, registrando parámetros cada 5,000 generaciones. Los archivos de salida fueron analizados en el programa Tracer 1.7.2 (Rambaut *et al.*, 2018) con el propósito de verificar que los parámetros de las MCMC hayan llegado a una fase estacionaria. Posteriormente, con la paquetería LogCombiner (Drummond *et al.*, 2012) se combinaron los archivos de salida de cada corrida, y considerando el 25% de *burn-in*, se descartaron los primeros 2,500 árboles. Finalmente, se obtuvo el árbol de máxima credibilidad de clados (MCC) en TreeAnnotator (Drummond *et al.*, 2012). El árbol resultante fue visualizado en el programa FigTree 1.4.4 y editado en Inkscape 1.3.2 (<http://inkscape.org/>).

2.4 Análisis de genética de poblaciones y demografía histórica

Tomando en cuenta los clados formados en la hipótesis filogenética obtenida (Figura 1), se definieron tres haplogrupos a considerar en los análisis subsecuentes: 1) Sierra Madre del Sur (SMS; n = 9), 2) Faja Volcánica Transmexicana + Sierra Madre Oriental (FVT + SMOr; n = 28) y 3) Sierra Madre Occidental + *T. aedon* del oeste de EUA (SMOc + *T. aedon* oeste; n = 26). Es importante mencionar que la muestra ENT 119 no fue incluida en ninguno de los grupos mencionados debido a que su posición filogenética no coincidió en alguno de ellos. Se utilizó el programa el programa DnaSP v6.12.03 (Rozas *et al.*, 2017), donde se realizaron los análisis de diversidad y estructura genética dentro y entre haplogrupos. Los estimadores de diversidad genética empleados fueron: número de haplotipos (variantes de *mtDNA*, *H*), diversidad haplotípica (*h*) y nucleotídica (π). La *h* es una métrica que describe el número y la frecuencia de diferentes haplotipos (Freeland *et al.*, 2011;

Phillips *et al.*, 2019), mientras que π hace referencia al número promedio de nucleótidos diferentes por sitio entre dos secuencias tomadas al azar (Nei, 1987).

Se emplearon dos estimadores de estructura adicionales: (1) el índice de fijación (F_{ST}), el cual mide con valores de 0 a 1 la varianza de las frecuencias alélicas entre poblaciones y por tanto, el nivel de diferenciación genética entre ellas (Aguirre-Planter, 2007; Hartl, 2020); y (2) el promedio de sustituciones por sitio entre dos poblaciones (D_{XY}) como medida de distancia genética (Nei, 1987; Betrán *et al.*, 1997). Posteriormente, utilizando el programa PopART 1.7 (Leigh y Bryant, 2015), se construyó una red de haplotipos mediante el algoritmo *Median-Joining Network*, el cual tiene la capacidad de inferir haplotipos no muestreados o extintos (Bandelt *et al.*, 1999). La finalidad de elaborar esta red fue la de observar un patrón reticulado en la genealogía de genes que pueda ayudar a elucidar la historia matrilineal de eventos mutacionales que acompaña la diferenciación genética de los linajes (Awise *et al.*, 1987; Vázquez-Domínguez, 2007). De acuerdo con Posada y Crandall (2001) estas redes son útiles también porque incorporan predicciones derivadas del marco teórico de la genética de poblaciones, las cuales asumen que: (1) en una muestra dada coexisten haplotipos ancestrales con sus haplotipos descendientes, y (2) mientras más antiguo sea el haplotipo, a mayor cantidad de haplotipos descendientes será asociado.

Finalmente, a partir de la variación genética retenida en las secuencias de *mtDNA*, bajo el marco de la teoría de coalescencia (i.e., las relaciones entre una muestra de genes se pueden rastrear en el tiempo hacia un gen ancestral común; Posada y Crandall, 2001) y el modelo de sitios infinitos (i.e., cada mutación ocurre en un sitio nuevo; Burbrink y Castoe, 2009) se infirió la historia demográfica para los tres haplogrupos y para todas en conjunto. Este análisis consistió en obtener gráficas de distribuciones *mismatch*, que comparan el número de diferencias en los sitios nucleotídicos entre pares de haplotipos graficados contra una distribución teórica esperada, utilizando el programa DnaSP v6.12.03 (Rozas *et al.*, 2017). Una distribución unimodal es indicadora de una expansión poblacional reciente, mientras que una distribución multimodal sugiere estructuración poblacional, o bien que la población ha sufrido cambios demográficos alternados, tales como expansiones o cuellos de botella (Hernández-Baños *et al.*, 2007; Burbrink y Castoe, 2009; Ríos-Muñoz *et al.*, 2017).

En este sentido, para cada grupo genético, primero se consideró un modelo de tamaño poblacional constante y luego se repitió el análisis bajo un modelo de crecimiento-declive, considerando los parámetros de theta inicial y final (θ ; número promedio de diferencias nucleotídicas; Watterson, 1975), al igual que de Tau (τ ; fecha del crecimiento o declive en unidades de tiempo mutacional; Rogers, 1995). Asimismo, se calculó la prueba de R_2 , la cual, es indicativa de una

expansión demográfica cuando sus valores son bajos y que, además, tiene mayor poder estadístico en muestras pequeñas (Ramos-Onsins y Rozas, 2002). Esto debido a que su ecuación está basada en la diferencia entre el número de mutaciones presentes únicamente en una sola secuencia muestreada (“*singletons*”) y el número promedio de diferencias nucleotídicas (Ramos-Onsins y Rozas, 2002). La significancia de los valores de R_2 fue evaluada a través de 1,000 simulaciones coalescentes para cada población, considerando al modelo estándar neutral como hipótesis nula (Espinosa-Chávez *et al.*, 2024).

2.5 Patrones de paleodistribución

Para cada uno de los tres linajes mitocondriales identificados se construyeron modelos de nicho ecológico y distribución geográfica potencial (Soberón y Peterson, 2005) en las condiciones climáticas disponibles desde el Pleistoceno Tardío al presente. De esta manera fue posible identificar posibles eventos históricos de expansión y contracción del área de distribución, así como áreas de estabilidad climática entre linajes (Malpica y Ornelas, 2013; Castillo-Chora *et al.*, 2021; Gaytán-Legaria *et al.*, 2023). Para construir estos modelos, se utilizó, por una parte, información climática obtenida de WorldClim 1.4 (disponible en: <https://www.worldclim.org/data/v1.4/worldclim14.html>; Hijmans *et al.*, 2005) a una resolución de 2.5 min (~5 km²), y, por otro lado, los puntos de presencia histórica compilados para los tres haplogrupos.

Se utilizaron como puntos de presencia, la georreferenciación de las secuencias utilizadas en los análisis moleculares (Tabla 1, Anexo 1), al igual que datos de ocurrencia descargados del portal de la *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, 2023; <https://www.gbif.org/>). En total, se descargaron los registros de ocurrencia disponibles para *T. brunneicollis* (GBIF.org, 2024a), al igual que para otras tres subespecies reconocidas dentro del grupo geográfico de *T. brunneicollis* (Johnson, 2020): *T. aedon brunneicollis* (GBIF.org, 2024b), *T. a. compositus* (GBIF.org, 2024c) y *T. a. cahooni* (GBIF.org, 2024d). Por otra parte, para complementar los registros del grupo SMOc + *T. aedon* oeste, se obtuvieron los datos de ocurrencia de la subespecie *T. a. parkmanii* (GBIF.org, 2024e), ya que su distribución corresponde al oeste de EUA y sureste de Canadá (Johnson, 2020). Cada conjunto de datos fue visualizado por separado utilizando el programa QGIS (QGIS.org 2023), y de acuerdo con los límites de la distribución de cada uno de los haplogrupos identificados en el área de estudio, se armaron tres conjuntos de datos (Figura 1).

Posteriormente, cada conjunto de datos de presencia fue sometido a un proceso de limpieza espacio-temporal y ecológica en RStudio (R Core Team, 2023). Para realizar este proceso de limpieza se utilizó y adaptó el código base para la depuración de datos creado en el “Laboratorio de

Biodiversidad y Cambio Global (LABIOCG)” de la FES-Iztacala (Prieto-Torres, 2024; disponible en: https://github.com/davidprietorres/data_depuracion_gbif). Este proceso de limpieza consistió en eliminar los registros sin coordenadas geográficas, año de colecta y/o información climática, así como todos aquellos registros duplicados que cayeran dentro del mismo píxel (o un radio de 5 km²). También fueron eliminados los datos cuyos valores de temperatura promedio anual, precipitación anual y elevación, estuvieran fuera de los intervalos calculados para aquellos puntos registrados entre 1960 y 1990 (intervalo temporal que abarca las variables bioclimáticas utilizadas). Este protocolo de limpieza se realizó con la finalidad de descartar ocurrencias problemáticas cuyos valores geográficos o climáticos fueran incorrectos o atípicos, ya que estos puntos pueden aumentar los efectos del sesgo de muestreo, así como la autocorrelación espacial entre localidades, lo cual afecta directamente el rendimiento y la proyección de los modelos (Boria *et al.*, 2014; Prieto-Torres *et al.*, 2020).

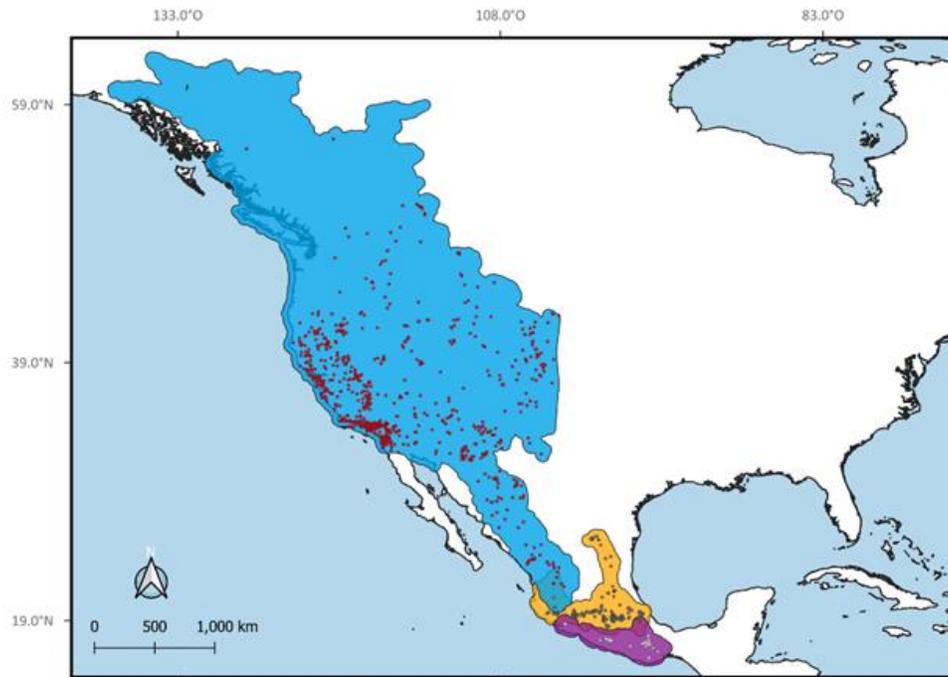


Figura 1. Registros históricos de presencia (puntos) y áreas de accesibilidad histórica (polígonos de colores) definidas para cada uno de los haplogrupos identificado en este estudio (considerando secuencias del gen ND2) para *Troglodytes brunneicollis* dentro de la Zona de Transición Mexicana. El color azul corresponde al grupo *T. brunneicollis* SMOc + *T. aedon* oeste EUA, el color naranja al grupo *T. brunneicollis* FVT + SMOr y el violeta al grupo *T. brunneicollis* SMS.

Posteriormente, en el programa QGIS (QGIS.org 2023), para cada linaje se obtuvo el área de accesibilidad histórica (“M”), de acuerdo con el diagrama BAM propuesto por Soberón y Peterson (2005) (Figura 1). Para ello, se consideró la congruencia espacial entre los puntos de registros históricos validados de cada linaje con los límites definidos para las provincias biogeográficas (Morrone *et al.*, 2022) y las ecorregiones terrestres de Dinerstein *et al.* (2017). Además, para

caracterizar el nicho de cada linaje se realizó una selección de variables (a partir de las diecinueve descargadas de WorldClim 1.4; Tabla 2) basada en el coeficiente de correlación de Pearson ($r < 0.8$) y el factor de inflación de varianza ($VIF < 10$), mediante el uso de las paqueterías de R “*corrplot*” (Wei y Simko, 2017) y “*usdm*” (Naimi, 2015). Este paso es de alta importancia para eliminar variables con alta colinealidad y reducir así los problemas de multidimensionalidad durante la construcción de los modelos finales (Peterson *et al.*, 2011).

Tabla 2. Variables bioclimáticas no correlacionadas utilizadas para la construcción de los modelos de nicho ecológico.

<i>Variable</i>	<i>VIF</i>	<i>Significado</i>
Bio 2	1.37	Rango de temperatura media diurna
Bio 3	6.56	Isotermalidad
Bio 8	5.14	Temperatura promedio del trimestre más húmedo
Bio 9	4.58	Temperatura promedio del trimestre más seco
Bio 10	8.45	Temperatura promedio del trimestre más cálido
Bio 12	6.19	Precipitación anual
Bio 14	4.16	Precipitación del mes más seco
Bio 15	5.58	Estacionalidad de la precipitación
Bio 18	4.73	Precipitación del trimestre más cálido
Bio 19	4.78	Precipitación del trimestre más frío

Los modelos de cada linaje se construyeron utilizando el algoritmo de máxima entropía en el programa MaxEnt 3.4.4 (Phillips *et al.*, 2006) y la paquetería de R “*kuenm*” (Cobos *et al.*, 2019). Este procedimiento se ejecutó en cuatro pasos: (1) calibración de los modelos con las variables climáticas seleccionadas de la época reciente (1960-1990) para evaluar la complejidad del modelo y seleccionar los mejores parámetros para éste (Cobos *et al.*, 2019); (2) selección y validación de los modelos en términos de errores de omisión ($< 5\%$), la prueba de ROC-parcial y el criterio de información de Akaike corregido (AICc) (Anderson *et al.*, 2003; Peterson *et al.*, 2008); (3) proyectar la idoneidad climática estimada de cada linaje en el presente a las condiciones climáticas del Holoceno Medio (HM; ~6,000 años atrás) y dos periodos del Pleistoceno Tardío: Último Máximo Glacial (UMG; ~21,000 años atrás) y Último Interglacial (UIG; ~140,000-120,000 años atrás); y finalmente (4) convertir los valores de idoneidad logística en un mapa binario de presencia-ausencia potencial, bajo un umbral que permita como máximo el 10% de omisión de los datos de entrenamiento (Liu *et al.*, 2013).

En este sentido, para reducir la incertidumbre de las proyecciones al pasado, las capas climáticas utilizadas fueron obtenidas de tres modelos de circulación global: CCSM4 (Collins *et al.*,

2004), MIROC-ESM (Hasumi y Emori, 2004) y MPI-ESM-P (Baehr *et al.*, 2015). De esta forma, para los mapas binarios del HM y UMG, se seleccionaron las áreas de coincidencia entre los tres modelos de circulación. Adicionalmente, la validez de las proyecciones de los modelos en los escenarios pasados fue evaluada programando en *kuenm* el análisis MESS (“*Multivariate Environmental Similarity Surface*”) propuesto por Elith *et al.* (2010). Esta prueba permite cuantificar la similitud ambiental entre las áreas de calibración y proyección, destacando aquellos sitios de extrapolación en los modelos (Owens *et al.*, 2013), los cuales deberán ser interpretados con precaución debido a que corresponden a sitios de altos grados de incertidumbre.

A partir de los mapas finales obtenidos, se evaluó el grado de coincidencia geográfica (es decir, alopredicción o inter-predicción; Mota-Vargas y Rojas-Soto, 2016) entre las distribuciones potenciales predichas para cada linaje en cada escenario climático. En términos generales, las inter-predicciones consisten en proyectar el nicho climático de un linaje en el área de accesibilidad histórica de otro(s) linaje(s), calculando la proporción de píxeles predichos (Mota-Vargas y Rojas-Soto, 2016; Sánchez-González *et al.*, 2023). De esta manera, se analiza el papel de la geografía en la divergencia de los linajes identificados, pues se asume que los modelos deberían predecir áreas de distribución potenciales similares si el nicho climático para las especies está distribuido de manera similar y fuese históricamente congruente, incluso en presencia de barreras geográficas (ej. Castillo-Chora *et al.*, 2021; Rivera-Ortiz *et al.*, 2023).

Además, para encontrar áreas de estabilidad climática (o potenciales refugios) para cada linaje, se identificaron aquellos píxeles donde las predicciones de la distribución potencial hayan coincidido para todos los escenarios proyectados (Carnaval *et al.*, 2009; Terribile *et al.* 2012). Estas áreas de estabilidad climática son indicadoras de la persistencia de las poblaciones a largo plazo, lo cual brinda elementos para plantear hipótesis biogeográficas que puedan explicar los actuales patrones de aislamiento, diversidad y diferenciación genética entre poblaciones (Castillo-Chora *et al.*, 2021). Todos estos procedimientos post-modelación se realizaron en el programa RStudio (R Core Team, 2023) utilizando las paqueterías “*raster*” y “*terra*” (Hijmans, 2024a; 2024b).

3. RESULTADOS

3.1 Secuencias de ADN mitocondrial (*mtDNA*) y análisis filogenéticos

Se obtuvo un total de 16 secuencias parciales del gen ND2 (~900 pb) provenientes de muestras de tejido colectadas en siete localidades en México (Tabla 1). Estas secuencias fueron ensambladas a partir de dos fragmentos de ~500 pb. No obstante, es importante señalar que para la muestra MOL 069 sólo fue posible amplificar la segunda mitad del gen (468 pb). El modelo de evolución molecular que mejor ajuste tuvo para la matriz de 70 secuencias y que, por tanto, tuvo el menor valor del BIC fue el de Tamura y Nei (1993).

Los árboles filogenéticos obtenidos por ML y BI para todas las secuencias analizadas presentaron topologías similares. Las principales diferencias entre estos árboles correspondieron a la posición y valores de soporte para los grupos externos y para los nodos principales (Figura 2). El árbol de ML presentó valores de *bootstrap* > 36%, mientras que el de BI presentó valores de soporte de probabilidad posterior (pp) > 0.61. No obstante, ambas hipótesis filogenéticas mostraron patrones congruentes al recuperar dos grandes grupos de división para las poblaciones de *T. brunneicollis*: (1) un clado “occidental” (*bootstrap* = 65% y pp = 1), conformado por la población de *T. brunneicollis* de la SMOc, en conjunto con la población de *T. aedon* del oeste de EUA (representada en este trabajo con muestras de Arizona, California y Wyoming); y (2) un clado que constituye al grupo núcleo de *T. brunneicollis* (*bootstrap* = 99%; pp = 1), conformado por dos linajes hermanos, uno de ellos constituido por las poblaciones de la FVT y la SMOOr (*bootstrap* = 80%; pp = 0.97), y el otro correspondiente a la población de la SMS (*bootstrap* = 64%; pp = 0.91). Es importante señalar que en ambas topologías, con altos valores de soporte de clado (*bootstrap* = 97% y pp = 1), se incluye dentro del grupo núcleo la muestra ENT 119 (proveniente de Uruapan, Mich.), posicionada como rama externa a los dos linajes hermanos mencionados (Figura 2).

Por otro lado, también es importante resaltar que la posición filogenética del clado “occidental” varía entre ambas topologías. En la hipótesis de ML, es grupo hermano del clado que constituye al grupo núcleo de *T. brunneicollis*, con el menor valor de *bootstrap* del árbol (Figura 2a). No obstante, en el árbol de BI, es grupo hermano de un clado que incluye a las muestras de *T. aedon* del este de EUA y de *T. aedon [musculus]* de Veracruz, igualmente, con el menor valor de pp de la filogenia (Figura 2b).

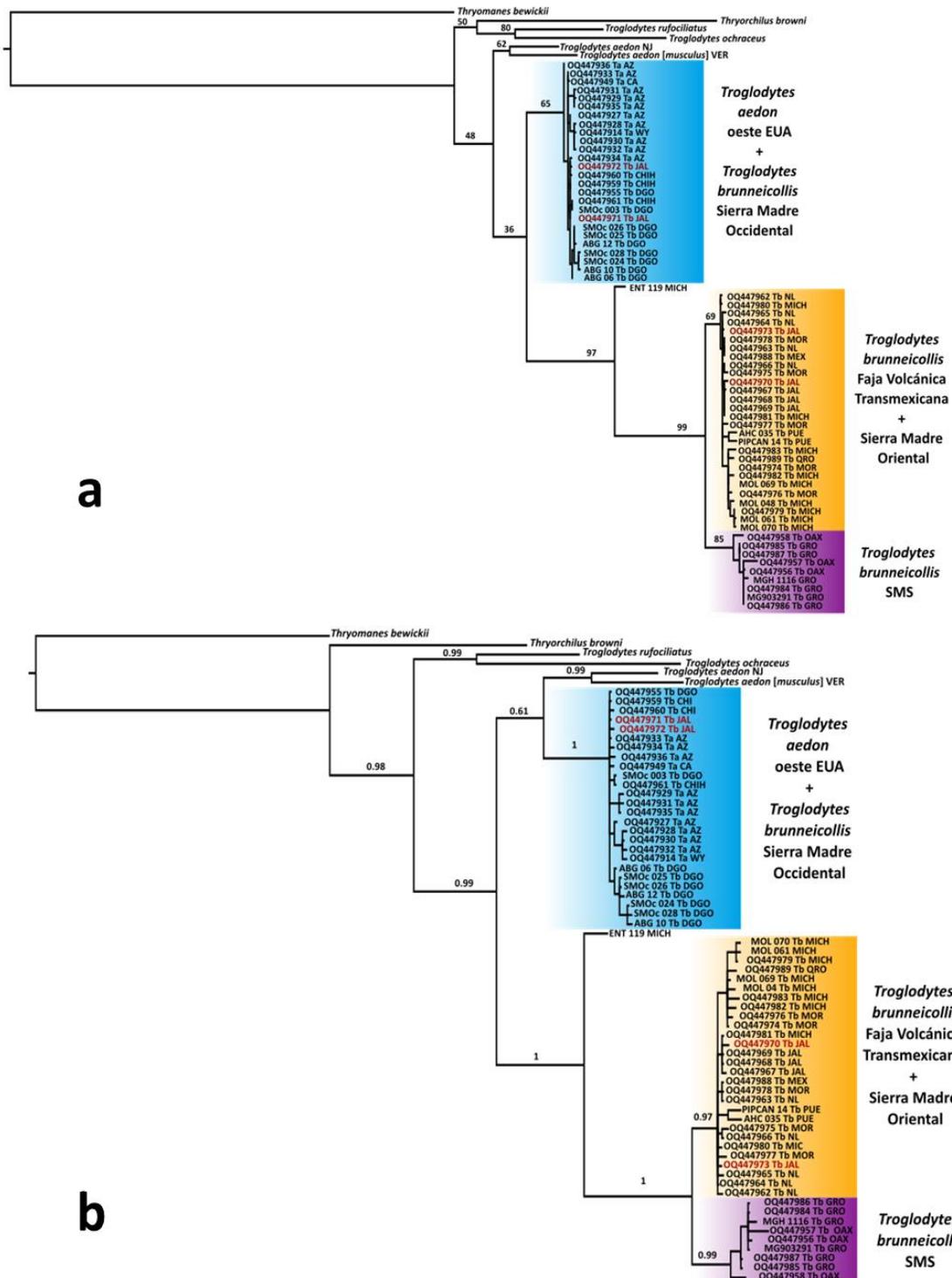


Figura 2. Relaciones filogenéticas obtenidas para las poblaciones de *Troglodytes brunneicollis* mediante análisis de máxima verosimilitud (a; basado en valores de soporte de *bootstrap*) e inferencia bayesiana (b; con valores de probabilidad posterior) a partir de secuencias del gen mitocondrial ND2. El clado “occidental” se muestra en color azul, mientras que dentro del grupo núcleo se observan los clados color naranja y violeta. Las terminales en color rojo corresponden a las muestras simpátricas pertenecientes a Sierra de Bolaños, Jalisco, México.

3.2 Tiempos de divergencia

En el árbol ultramétrico estimado en BEAST (Figura 3), la hipótesis del reloj molecular estricto sugiere que el grupo núcleo de *T. brunneicollis* se separó de las demás poblaciones del complejo *T. aedon*, hace 2.75 Ma, aproximadamente entre el Plioceno Tardío y el Pleistoceno Temprano (2–3.46 Ma, HPD 95%). Por otra parte, el evento de divergencia entre el clado “occidental” y *T. aedon* podría haber ocurrido posteriormente, durante el Pleistoceno Temprano, hace alrededor de 1.76 Ma (entre 1.19–2.36 Ma, HPD 95%). El tiempo de divergencia estimado entre los linajes FVT + SMO y SMS es más reciente, de aproximadamente 0.74 Ma, ocurrido entre el Pleistoceno Temprano y Medio. Además, se estima que estos dos linajes tienen prácticamente la misma edad (~0.3 Ma). El linaje más reciente es el clado “occidental”, con una edad aproximada de 0.24 Ma (0.14–0.37 Ma, HPD 95%), lo que corresponde al Pleistoceno Medio (Figura 3).

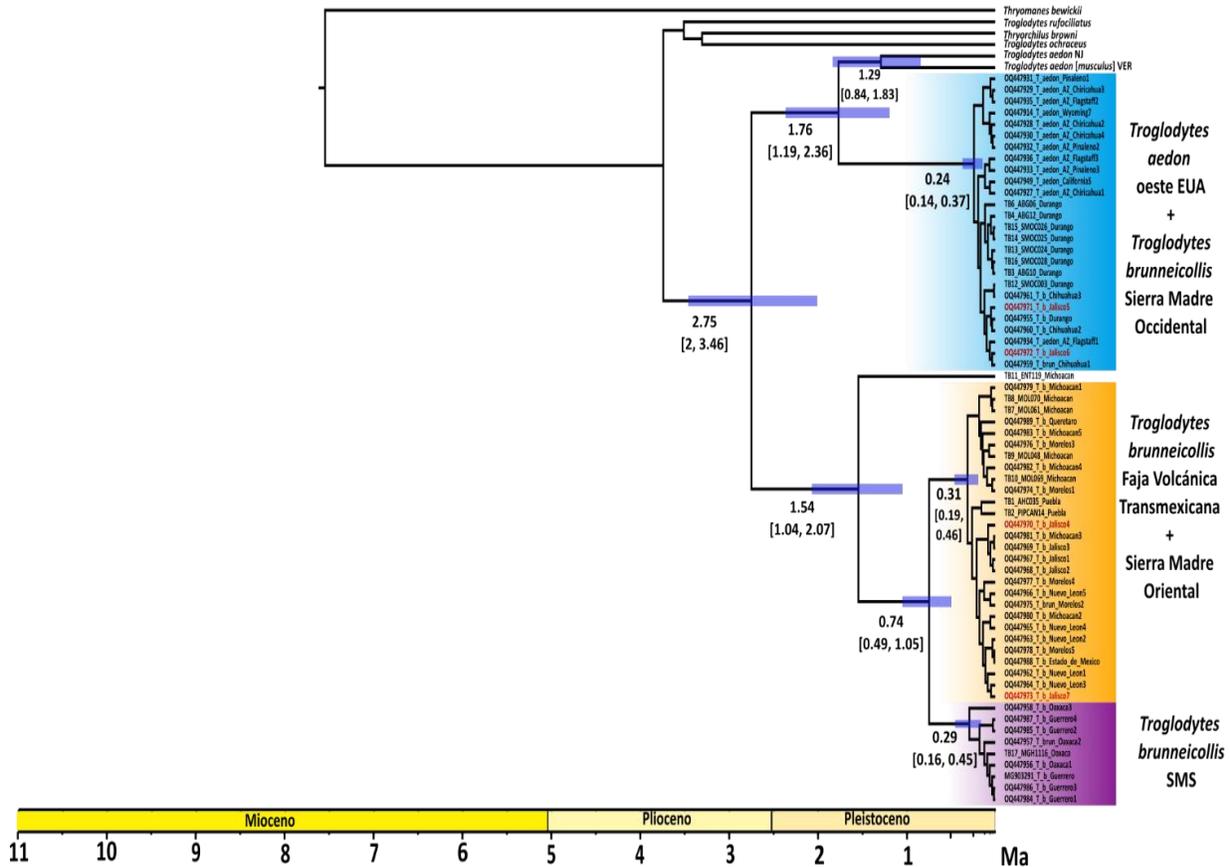


Figura 3. Tiempos de divergencia estimados para las poblaciones de *Troglodytes brunneicollis* y *T. aedon*, a partir de secuencias del gen ND2. Debajo de las ramas del árbol obtenido se muestran los valores de edad de los nodos en Ma. Entre corchetes se muestran los intervalos de probabilidad del 95% de la mayor densidad posterior (“*Highest Posterior Density*”, HPD), cuya amplitud está representada por las barras azules en los nodos. La escala del tiempo y la duración de cada periodo geológico fueron delimitadas considerando la tabla cronoestratigráfica internacional actualizada de Cohen *et al.* (2013).

3.3 Genética de poblaciones y demografía histórica

Para el total de secuencias analizadas del grupo interno ($n = 64$) se obtuvo un total de 20 haplotipos, un valor de $h = 0.873$ y un valor de $\pi = 0.048$. Los tres haplogrupos analizados presentaron valores de h mayores a los de π . El grupo constituido por las poblaciones de *T. brunneicollis* de la FVT y la SMOr fue el que presentó los mayores valores de diversidad genética, mientras que el grupo de la SMS presentó los valores más bajos para este parámetro (Tabla 3). Por otro lado, el grupo formado por *T. brunneicollis* de la SMOc y *T. aedon* del oeste de EUA, al compararlo con los otros dos grupos (FVT + SMOr y SMS), presentó valores del índice F_{ST} que indican pronunciados niveles de diferenciación, al igual que un 8% de distancia genética (Tabla 4). En contraste, las comparaciones entre los grupos FVT + SMOr y SMS indican un moderado nivel de diferenciación y un 1% de distancia genética.

Tabla 3. Valores de diversidad genética calculados a partir de secuencias de ND2, para cada uno de los grupos identificados filogenéticamente para *Troglodytes brunneicollis*.

Color de identificación	Haplogrupo	N	Número de haplotipos	h	π
	Sierra Madre Occidental (SMOc) + <i>T. aedon</i> oeste EUA	26	8	0.572	0.003
	Faja Volcánica Transmexicana (FVT) + Sierra Madre Oriental (SMOr)	28	8	0.743	0.009
	Sierra Madre del Sur (SMS)	9	3	0.417	0.002

Tabla 4. Estimadores de estructura genética calculados a partir de secuencias de ND2, entre los grupos identificados en los análisis filogenéticos para *Troglodytes brunneicollis*. Los valores por encima de la diagonal corresponden al índice de diferenciación genética (F_{ST}), mientras que los valores por debajo de ésta corresponden a la distancia genética entre dos grupos (D_{XY}).

Haplogrupos	SMOc + <i>T. aedon</i> oeste EUA	FVT + SMOr	SMS
SMOc + <i>T. aedon</i> oeste EUA	-	0.928	0.964
FVT + SMOr	0.088	-	0.483
SMS	0.080	0.011	-

Los índices de estructura genética mostraron congruencia con el patrón presentado en la red de haplotipos (Figura 4). En esta red se observa que la cantidad de pasos mutacionales de la secuencia ENT 119 la coloca en una posición intermedia entre los tres haplogrupos identificados, por lo que no puede incluirse dentro de alguno de ellos. La red también muestra una alta distancia genética entre los haplotipos del grupo SMOc + *T. aedon* oeste y el grupo núcleo de *T. brunneicollis*. Para el grupo SMOc + *T. aedon* oeste se observó una red en forma de estrella (Figura 4), en cuyo centro se encuentra

el haplotipo 4 (“Hap_4”) presente tanto en *T. aedon* como en *T. brunneicollis*, a lo largo de todas las localidades muestreadas en la SMOc y el oeste de EUA. Asimismo, el patrón en forma de estrella indica que este haplotipo está asociado a siete haplotipos descendientes. Para el caso del grupo FVT + SMOr, se encontró también un haplotipo ancestral (“Hap_8”), presente desde Nuevo León hasta Jalisco, con excepción de dos localidades (Zamorano y Uruapan). De acuerdo con la red, a este haplotipo se le asocian también al menos siete haplotipos descendientes, dos de los cuales corresponden a las muestras de Puebla (“Hap_10” y “Hap_11”), tres al clado SMS (“Hap_1”, “Hap_2”, “Hap_3”) y un haplotipo no muestreado del cual descenden otros cuatro haplotipos presentes únicamente en la FVT (Figura 4). Asimismo, se debe resaltar que en la localidad de Sierra de Bolaños, Jalisco (ubicada al sur de la SMOc), se observó la presencia de dos muestras con el haplotipo 4 (pertenecientes al grupo SMOc + *T. aedon* oeste EUA) y otras dos con el haplotipo 8 (correspondientes al grupo FVT + SMOr).

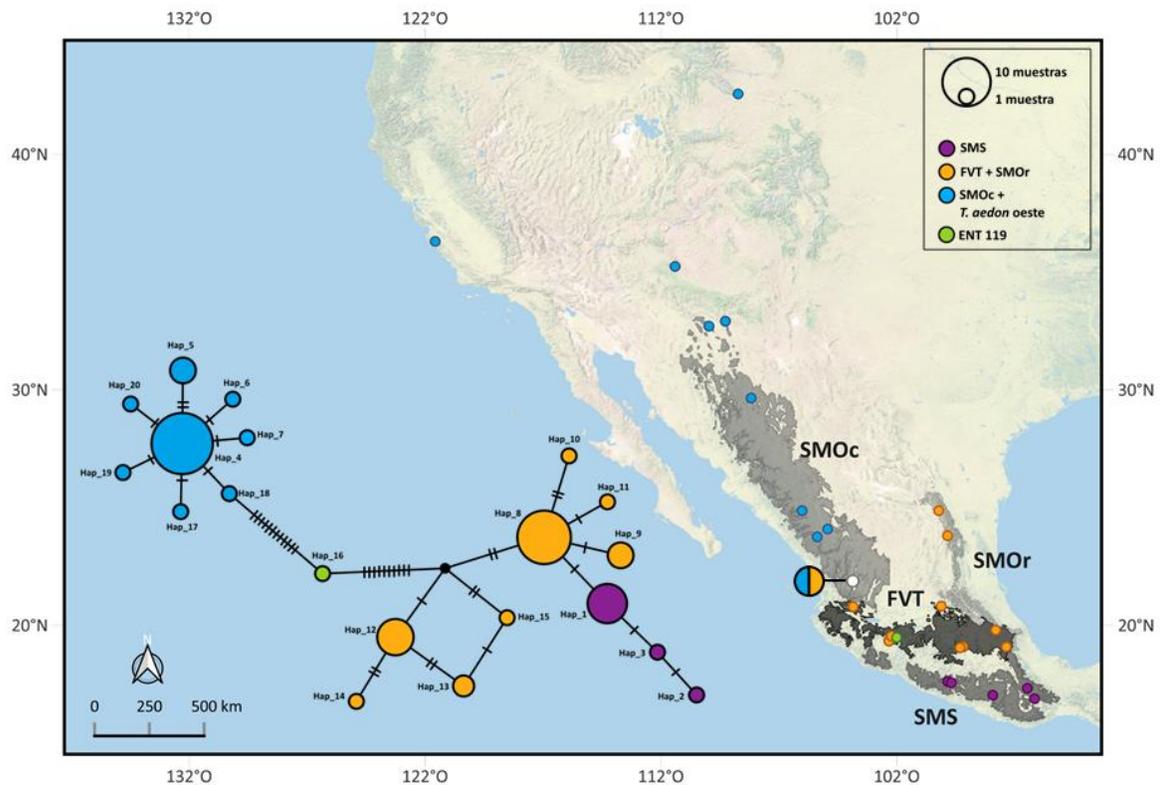
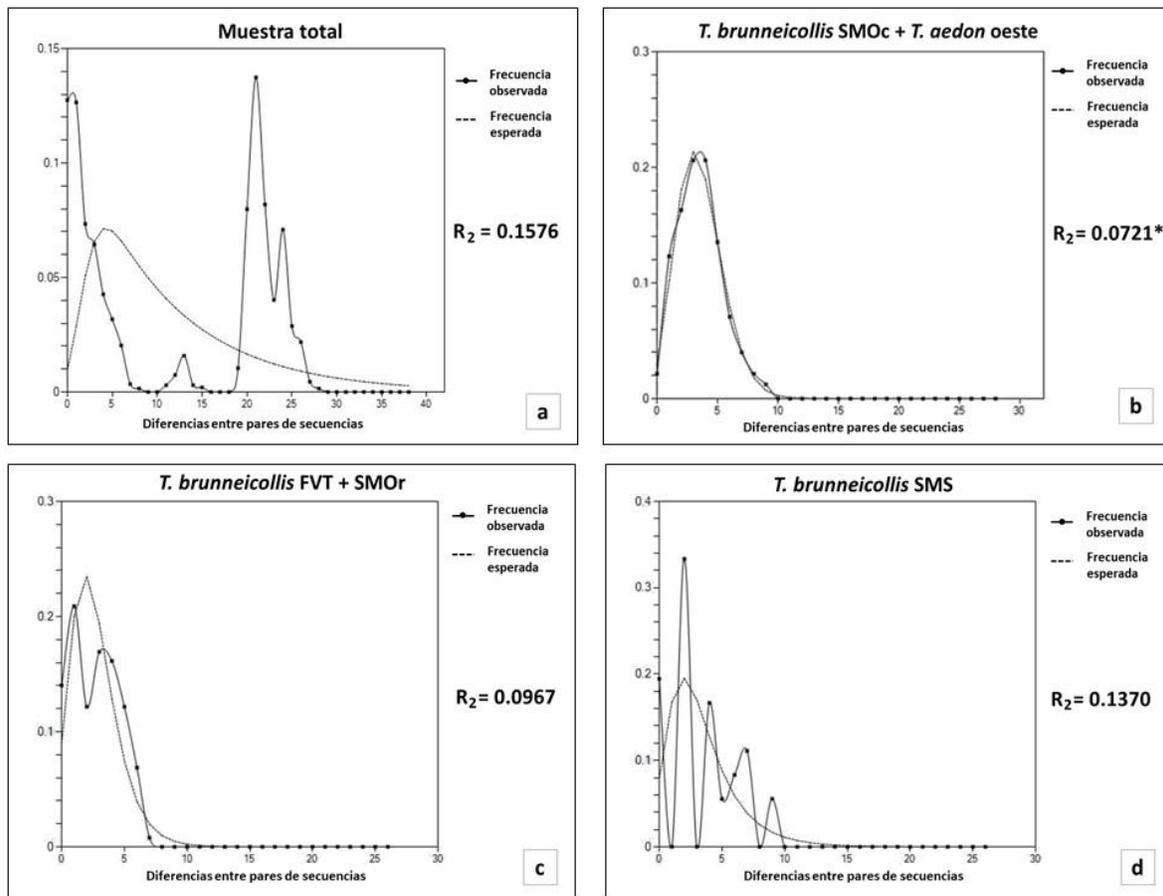


Figura 4. Red y distribución geográfica de los haplotipos obtenidos a partir del gen mitocondrial ND2, para las poblaciones de *Troglodytes brunneicollis*. El punto en color blanco representa la localidad de Sierra de Bolaños, Jalisco, México.

En los análisis de la historia demográfica, la muestra total del grupo interno presentó una distribución *mismatch* bimodal que apoya la hipótesis de la presencia de dos grandes grupos dentro de *T. brunneicollis* (Figura 5a). Además, al analizar individualmente a los tres haplogrupos

identificados en este estudio, se observó que estos igualmente presentan distribuciones *mismatch* distintas entre sí. Por una parte, la gráfica de las poblaciones del grupo SMOc + *T. aedon* oeste mostró una distribución unimodal coincidente con la esperada teóricamente, así como el menor valor del estadístico R_2 , lo que es indicativo de que ha sufrido una expansión poblacional reciente (Figura 5b). El grupo FVT + SMOr también pudo haber pasado por una expansión reciente, ya que su distribución *mismatch* tiende a ser unimodal (Figura 5c), sin embargo, el valor de R_2 calculado para este grupo si bien es bajo, no es significativo. En contraste, el grupo SMS (Figura 5d) presentó una distribución distinta a la esperada (de tipo multimodal) y un valor de R_2 mayor al de los otros dos grupos. Esto sugiere que su población pudiese estar subdividida debido a múltiples fluctuaciones demográficas alternadas (ej., expansiones y cuellos de botella).



* El asterisco indica que el valor es significativo ($P < 0.05$)

Figura 5. Distribución de las diferencias en los sitios nucleotídicos entre pares de secuencias del gen ND2 y valores del estadístico R_2 para la muestra total y los tres haplogrupos identificados para las poblaciones de *Troglodytes brunneicollis* dentro de la Zona de Transición Mexicana.

3.4 Patrones de paleodistribución

De acuerdo con los valores de ROC-Parcial (Tabla 5), los modelos de distribución potencial mostraron un desempeño significativamente mejor que lo esperado por azar para los tres linajes mitocondriales modelados. Con base en esta evaluación de desempeño, se asume que los modelos fueron estadísticamente aceptables para describir el nicho ecológico y el patrón de distribución potencial de estos linajes. Además, se observó que las variables bioclimáticas utilizadas para construir los modelos de nicho de cada linaje mostraron valores diferenciales en cuanto al grado de contribución e importancia en la construcción del modelo. De hecho, para el grupo correspondiente a SMOc + *T. aedon* oeste, cuatro variables tuvieron mayor contribución para el modelo: Bio 3, Bio 15, Bio 9 y Bio 18; mientras que para los grupos FVT + SMOOr y SMS, la variable Bio 8 tuvo la mayor contribución en ambos casos (ver Tabla 6).

Tabla 5. Parámetros de configuración de los modelos de nicho ecológico y distribución potencial de cada linaje mitocondrial. La proporción de error de omisión (0-1) hace referencia al número de datos de evaluación que no fueron predichos correctamente.

<i>Clado</i>	<i>No. de registros</i>	<i>ROC-parcial</i>	<i>AICc</i>	<i>P. de error de omisión</i>	<i>Valor de umbral</i>	<i>No. de parámetros</i>
SMOc + <i>T. aedon</i> oeste	789	1.27	13,776.07	0.13	0.225	14
FVT + SMOOr	154	1.28	2,011.09	0.11	0.179	6
SMS	35	1.69	427.63	0.22	0.234	4

Tabla 6. Porcentaje de contribución e importancia de las variables bioclimáticas utilizadas para la construcción de los modelos de los tres linajes de *Troglodytes brunneicollis* identificados en este estudio.

<i>Variable</i>	SMOc + <i>T. aedon</i> oeste	FVT + SMOOr	SMS
Bio 2	0.7	6.8	10
Bio 3	34.6	0.1	0.8
Bio 8	4.9	77.7	81.5
Bio 9	15.6	0.3	0
Bio 10	0.8	1.3	0
Bio 12	2	8.5	0
Bio 14	10.2	0	3.7
Bio 15	16.4	2.7	0.1
Bio 18	11.9	0.2	2.2
Bio 19	3	2.4	1.7

De acuerdo con los mapas de distribución potencial en el presente, el área de extensión geográfica más pequeña se observó para el grupo SMS (84,800 km², que representa el 36.1% del área de calibración M utilizada), mientras que la extensión de mayor tamaño se estimó para el grupo SMOc + *T. aedon* oeste (3,491,950 km², 45.7% del área de calibración). El modelo de distribución del grupo

FVT + SMOr mostró un área de distribución de 149,900 km² (68.1% del área de calibración). No obstante, los patrones de superposición geográfica entre los modelos considerando el área total de estudio mostraron que las áreas idóneas para que los tres linajes existan en simpatria fueron 1,229,900 km² (es decir, 15.24% del área de estudio).

Como resultado de la suma de los tres mapas del presente, se estimó un área de aproximadamente 1,548,000 km² (19.18%) como climáticamente idónea para que exista sólo uno de los tres linajes, mientras que 5,292,650 km² (65.58%) se definieron como áreas idóneas para la ocurrencia de dos linajes. El porcentaje de áreas predichas como idóneas para un solo linaje (colores oscuros en la Figura 6), varió de 82.26% (para SMS) a 68.44% (para el grupo SMOc + *T. aedon* oeste). El modelo para el grupo FVT + SMOr tuvo una proporción de 75.36% de áreas exclusivas.

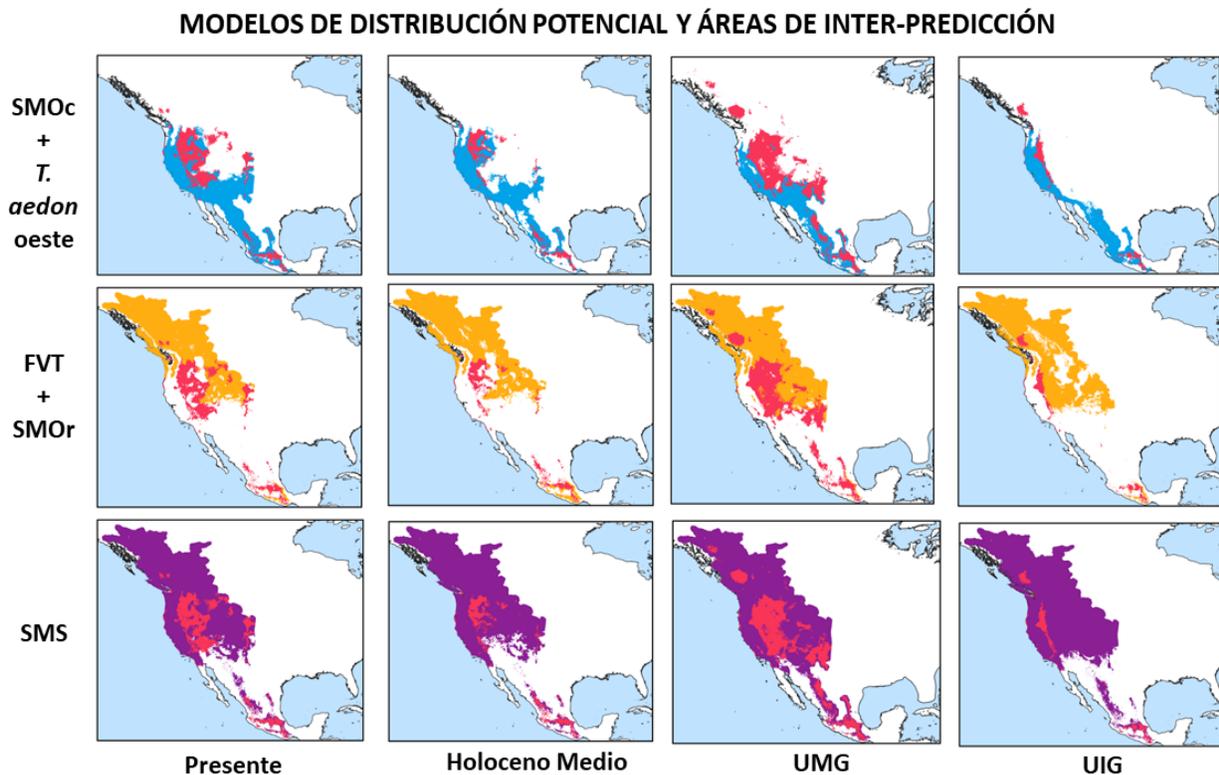


Figura 6. Modelos de distribución potencial proyectados a los escenarios climáticos del presente y pasado (considerando tres escenarios del Cuaternario Tardío) identificando las áreas de exclusividad y coincidencia geográfica para los tres linajes mitocondriales de *Troglodytes brunneicollis* identificados en este trabajo. Las áreas en color rojo corresponden a los sitios predichos por los tres linajes en cada escenario temporal.

Por otra parte, los cálculos de ganancia y pérdida de áreas idóneas en los escenarios climáticos pasados indican que el linaje SMOc + *T. aedon* oeste posiblemente ha tenido una contracción de superficie de áreas climáticamente idóneas en los tres escenarios proyectados al pasado (Figura 6), en los cuales se estiman pérdidas de un 28% en el HM, 6% en el UMG y 52% en el UIG. Estos datos

sugieren que, del HM al presente, este grupo ha tenido una expansión de su área de idoneidad. En contraste, los otros dos linajes de *T. brunneicollis* presentaron contracción de sus áreas de menos del 11% en el HM y en el UIG (Figura 6). Sin embargo, durante el UMG, estos dos linajes localizados en el centro y sur del país podrían haber presentado una expansión del área de idoneidad de hasta un 25% (en el caso del grupo FVT + SMOr) y 12% (en el caso del grupo SMS).

Además, en los escenarios climáticos del pasado, las alopredicciones (es decir, distribuciones predichas de un linaje frente a otro) indicaron valores de superposición más altos para el UMG, del $48.25 \pm 28.29\%$. Los valores de inter-predicción durante el HM y el UIG fueron los más bajos, siendo de $31.65 \pm 25.31\%$ y $29.09 \pm 31.91\%$, respectivamente (Figura 6). De hecho, los patrones de superposición geográfica entre los modelos del HM y UIG mostraron mayor proporción de área de idoneidad para un linaje ($66.57 \pm 30.12\%$ y $70.91 \pm 31.91\%$, respectivamente). No obstante, en el caso del UMG, se observó una proporción de área predicha para un linaje muy similar a la predicha entre linajes ($51.75 \pm 28.29\%$). Es importante señalar que los resultados del análisis MESS (Anexo 2) sugieren que la presencia de áreas climáticas no análogas podría ser un factor para considerar en la interpretación de los resultados. Para el caso de los grupos FVT + SMOr y SMS, se deben tomar con precaución las áreas predichas en EUA y Canadá durante el presente, HM y UIG, mientras que para el linaje SMOc + *T. aedon* oeste, las áreas predichas en el presente al sur de la Faja Volcánica Transmexicana, se muestran con valores de extrapolación estricta, por lo que su interpretación debe de ser cuidadosa.

En cuanto a las áreas climáticamente estables (Figura 7), el grupo SMOc + *T. aedon* oeste fue el que mantuvo menor proporción (36.51%) de este tipo de áreas con respecto a los sitios estimados como idóneos en el presente. Por su parte, los grupos FVT + SMOr y SMS mostraron una proporción de áreas climáticamente estables de 74.17% y 91.84%, respectivamente, en relación con el área total estimada en el presente. Los tres linajes encontraron áreas climáticamente estables a lo largo de toda la FVT (aunque en mayor medida en la porción oriental), en conjunto con la porción oaxaqueña de la SMS (al oeste del Valle de Tehuacán-Cuicatlán) y una pequeña área al sur de Durango (SMOc). Sin embargo, es importante señalar que una pequeña proporción de áreas climáticamente estables fue igualmente estimada por los tres linajes en la zona oeste de EUA (Figura 7). Al sumar los mapas de áreas de estabilidad climática para los tres linajes, el porcentaje de coincidencia espacial para uno o dos linajes fue de 35.68% y 62.47%, respectivamente. Sólo un 1.85% de las zonas correspondieron a áreas de congruencia entre los tres linajes.

Si se consideran los límites establecidos por las áreas de calibración (“M”) de cada linaje (ver Figura 1), se observa que las áreas de estabilidad climática para el grupo SMOc + *T. aedon* oeste se

mantuvieron más o menos continuas a lo largo de la zona oeste de Norteamérica, desde EUA hasta México en los límites de la SMOc y la FVT, coincidiendo con el cauce del Río Santiago, entre los estados de Jalisco y Nayarit (Figura 7). Por otro lado, las áreas de estabilidad climática para el linaje FVT + SMOr se encuentran en mayor parte localizadas desde Michoacán, hasta el extremo oriental de la FVT. Finalmente, para el grupo SMS, se observan áreas climáticamente estables prácticamente en todas las tierras altas de la SMS, aunque se observa un hueco entre los estados de Michoacán y Guerrero, lo cual coincide con el cauce del Río Balsas.

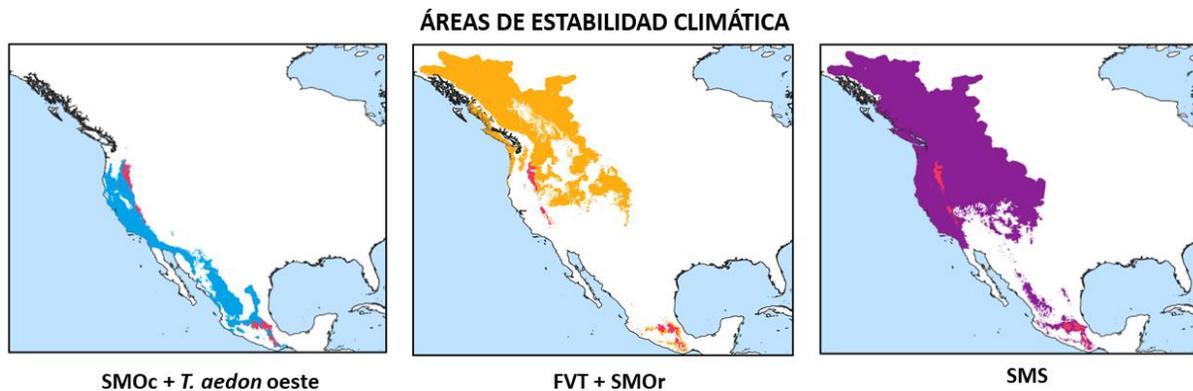


Figura 7. Áreas climáticamente estables desde el período del Último Interglacial hasta el presente, para los tres linajes mitocondriales de *Troglodytes brunneicollis* identificados en este trabajo. Las áreas en color rojo corresponden a las áreas estables comunes para los tres grupos.

4. DISCUSIÓN

El patrón filogeográfico mitocondrial exhibido por los tres haplogrupos identificados en este estudio podría clasificarse, según la propuesta por Avise (2000), en la categoría I. Esto denota una clara estructura geográfica y una considerable cantidad de pasos mutacionales entre grupos, lo cual sugiere un papel destacado de los procesos históricos (tanto climáticos como geológicos), así como de las barreras presentes en tierras bajas, en el aislamiento, diferenciación y evolución de los patrones de distribución de los taxones que habitan en la ZTM (Bryson *et al.*, 2011, Mastretta-Yanes *et al.*, 2015; Morrone, 2015).

Los resultados de este trabajo sugieren una historia biogeográfica con origen neártico para *T. brunneicollis*, congruente con lo planteado para otros taxones de la ZTM (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). De acuerdo con Morrone (2010, 2015), las especies de origen neártico que se distribuyen en la ZTM, generalmente: (1) habitan en bosques templados por encima de los 1,500 m de altitud; (2) tienen el límite austral de su distribución marcado por el Istmo de Tehuantepec; y (3) tienen especies hermanas habitando en la región Neártica. Recientemente Imfeld *et al.* (2024) establecieron que la familia Troglodytidae tiene su origen en Norteamérica durante el Mioceno Temprano, mientras que el del ancestro del género *Troglodytes* se estima que en el Plioceno Temprano (hace alrededor de 4.8 Ma). En este sentido, se ha propuesto que el origen y diversificación para estas especies podría ser el resultado de la dispersión desde Norteamérica (Morrone, 2015), seguida posteriormente por la diversificación de linajes en la ZTM durante el Plioceno y el Pleistoceno (Morrone, 2010).

De acuerdo con el intervalo temporal estimado para el evento de especiación del grupo núcleo de *T. brunneicollis* (linajes FVT + SMOr y SMS), se propone que su diversificación parece haber sido promovida por dos eventos históricos de alta relevancia. Uno de ellos es la transición climática del Plioceno al Pleistoceno, hace alrededor de 2.7 Ma. Este período se caracterizó por un descenso en la temperatura global y el desarrollo de extensivas capas de hielo en el hemisferio norte (Sosdian y Rosenthal, 2009). Además, durante el Pleistoceno ocurrieron pronunciadas oscilaciones entre ciclos glaciales e interglaciales de aproximadamente 100,000 años (Hewitt, 2000), llevando a los bosques de montaña a tener una dinámica de expansión y contracción altitudinal variable a través del tiempo (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). Por lo tanto, durante los periodos interglaciales, la contracción de los bosques de pino y pino-encino pudo haber intensificado los niveles de aislamiento de las poblaciones de *T. brunneicollis* presentes en la FVT, SMOr y SMS, promoviendo así su diferenciación y divergencia. Esto concuerda con los patrones de expansión del área de distribución potencial durante el UMG y contracción durante el UIG y el HM, presentados por los linajes FVT + SMOr y SMS,

cumpléndose así la cuarta predicción planteada en el estudio. Esta dinámica de aislamiento y diferenciación ha sido considerada previamente para explicar eventos de divergencia recientes entre taxones de serpientes y coníferas distribuidos en el Neártico y en las montañas de la ZTM (Moreno-Letelier y Piñero, 2009; Bryson *et al.*, 2011; Wood *et al.*, 2011; Gugger *et al.*, 2011).

El segundo evento histórico relevante sucedido en los últimos 3 Ma, fue el último episodio de orogénesis de la FVT, lo que incluyó la formación de sus estratovolcanes más altos desde al menos hace aproximadamente 1.5 Ma (Ferrari *et al.*, 2012; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). Los efectos de la actividad volcánica también pudieron haber tenido un amplio papel en la diferenciación y divergencia de las poblaciones del grupo núcleo de *T. brunneicollis*, justo como se ha reconocido en otros taxones que habitan bosque de pino-encino en la FVT y en cadenas montañosas adyacentes, incluyendo casos como los de *Aphelocoma ultramarina* (McCormack *et al.*, 2008) y el complejo de especies *Crotalus triseriatus* (Bryson *et al.*, 2011). La divergencia encontrada (con altos valores de soporte de clado) para la secuencia proveniente de Uruapan, Michoacán (ENT 119), también podría ser producto del aislamiento generado por el vulcanismo mencionado. Esto podría explicar por qué la gran cantidad de cambios acumulados en esta secuencia no es congruente con la distancia a las demás muestras de la FVT, ni con la conectividad del hábitat presente en esa zona. No obstante, se requerirían más muestras provenientes de esa localidad para robustecer esta hipótesis, ya que al tratarse únicamente de una muestra (cuya secuencia además no está completa), no se pueden descartar aún otras explicaciones para el nivel de divergencia observado. Por ejemplo, es posible la existencia de un sesgo debido a la falta de información de pares de bases, o bien, aunque menos probable, algún tipo de error durante la secuenciación.

Los análisis realizados en este trabajo indican que probablemente la formación de la FVT tuvo un importante papel en la expansión del área de distribución ancestral, por una parte, desde la SMOr y por otra, hacia la SMS. El patrón de conectividad histórica entre la FVT y la SMOr también se ha encontrado en el caso de poblaciones del complejo de especies *Pinus strobiformis* (Moreno-Letelier y Piñero, 2009) así como entre poblaciones de estas dos cordilleras y la SMS (congruente con el presente estudio) en el caso del complejo de especies *Quercus affinis* – *Q. laurina* (González-Rodríguez *et al.*, 2004). Lo anterior apoya la hipótesis del papel que ha desempeñado la FVT como corredor para una importante parte de la biota de la ZTM (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015; Halfpeter *et al.*, 2019). Esto podría fungir como una explicación a la falta de congruencia entre la distribución de los haplotipos y la edad de las cordilleras de la ZTM, esperada como hipótesis en este estudio.

Para el caso del linaje de *T. brunneicollis* de la SMS, los resultados sugieren que (tal como se planteaba en la hipótesis original del estudio) la Depresión del Balsas probablemente lo ha

mantenido aislado con un bajo nivel de diversidad genética producido por posibles eventos de cuellos de botella genéticos o por subpoblaciones aisladas y relativamente pequeñas. Patrones similares de aislamiento se han detectado en múltiples taxones de aves presentes en la SMS (Barrera-Guzmán *et al.*, 2012; Ortiz-Ramírez *et al.*, 2016; Rocha-Méndez *et al.*, 2019). No obstante, aunque los niveles bajos de diversidad genética son esperados cuando la deriva génica es reciente, se debe tomar en cuenta que, el número de individuos muestreados en la SMS fue tres veces menor que los tamaños de muestra de los linajes SMOc + *T. aedon* oeste EUA y FVT + SMOr, lo que tal vez pudo haber afectado la estimación de los valores de diversidad genética en este grupo (Phillips *et al.*, 2019). Por otro lado, la poca diferenciación genética del grupo SMS respecto al grupo FVT + SMOr podría explicar (ya que al menos es congruente) la evidente diferenciación que presentan los individuos en las características del pico y en la longitud del tarso, pero no en sus señales acústicas (Sosa-López y Mennill, 2014). Estos cambios morfológicos acumulados, sugieren el efecto de una barrera geográfica para el flujo génico entre los grupos.

Otra posible barrera responsable de la estructura genética encontrada, es el Río Santiago (cuenca Lerma-Santiago), el cual pudo haber disminuido históricamente el flujo génico entre las poblaciones de *T. brunneicollis* presentes en la FVT y la SMOc, tal como se ha referido previamente para diversos taxones (Anducho-Reyes *et al.*, 2008; McCormack *et al.*, 2008; Moreno-Letelier & Piñero, 2009; Bryson *et al.*, 2011). No obstante, en el caso de *T. brunneicollis*, la presencia de haplotipos ancestrales de los grupos FVT + SMOr y SMOc + *T. aedon* oeste en una localidad al sur de la SMOc (Sierra de Bolaños, Jalisco), resalta la conectividad de hábitat promovida por la FVT en la actualidad, sugiriendo la posible existencia de un área de contacto secundario en la que ambos linajes coexisten. Un muestreo más amplio en esta localidad podría ayudar a robustecer esta hipótesis, al igual que un mayor entendimiento de los procesos geológicos ocurridos entre Nayarit, Colima y Jalisco.

Los pronunciados niveles de diferenciación y distancia genética observados para el linaje SMOc + *T. aedon* oeste respecto a los demás linajes de *T. brunneicollis*, sugieren que este haplogrupo ha acumulado una gran cantidad de diferencias, mismas que son comparables a niveles interespecíficos en otros grupos (Hebert *et al.*, 2004). No obstante, los caracteres ecológicos, acústicos y morfológicos de las poblaciones que lo componen (*T. brunneicollis* residente en la SMOc y *T. aedon*, migrante de invierno) son considerablemente distintos (Sosa-López y Mennill, 2014). Por lo tanto, en este caso, el *mtDNA* por sí solo no sería suficiente para reconocer unidades taxonómicas o bien, significativamente evolutivas para la conservación (ya que no recupera la monofilia recíproca entre ambas poblaciones; Moritz, 1994), pero probablemente sí sería útil para delimitar unidades de

manejo, dados los altos niveles de diferenciación presentados respecto a las demás poblaciones de *T. brunneicollis*.

El patrón parafilético encontrado en *T. brunneicollis* es congruente con la hipótesis filogenética basada en *mtDNA* (ND2) reportada por Klicka *et al.* (2023) para todo el complejo *T. aedon*. Además, en muchos otros estudios filogeográficos realizados con aves y otros taxones, también se han encontrado parafilias en árboles de *mtDNA* (McKay y Zink, 2010; Wood *et al.*, 2011; Gugger *et al.*, 2011; Klicka *et al.*, 2023), lo cual frecuentemente está asociado a la retención de polimorfismos ancestrales que persistieron al evento de especiación entre especies filogenéticamente cercanas. Este proceso es reconocido como coalescencia profunda o separación incompleta de linajes (“*incomplete lineage sorting*”; Maddison, 1997; Avise, 2000; Edwards, 2009; McKay y Zink, 2010). En este sentido, la falta de monofilia de *T. brunneicollis* en el árbol de *mtDNA* podría indicar que la población de la SMOc podría tener un origen más reciente (McKay y Zink, 2010).

La hibridación introgresiva podría ser otra posible causa de las parafilias en árboles de *mtDNA*. Sin embargo, esta hipótesis ha sido descartada como idea principal para explicar el caso de la población de *T. brunneicollis* de la SMOc y la migratoria occidental de *T. aedon*, debido a dos razones. Una es que, durante la temporada de reproducción, ambas poblaciones se encuentran en su mayoría geográficamente separadas (con excepción del área de simpatria en el sureste de Arizona; Kroodsma y Brewer, 2005). La segunda razón apunta a que el reconocimiento y apareamiento entre machos y hembras de las distintas poblaciones sería poco probable, ya que existe evidencia de diferencias significativas en las señales acústicas y caracteres morfológicos (longitud del tarso y características del pico) de los machos adultos (Sosa-López y Mennill, 2014). De esta manera, aunque existiera esta zona de contacto o simpatria parcial de las poblaciones, el canto fungiría como una barrera pre-cigótica (de carácter etológico) al flujo génico, al tener funciones importantes en la atracción de pareja (Harrison *et al.*, 2014).

La hipótesis de la divergencia de la población de *T. brunneicollis* de la SMOc respecto a la migratoria de *T. aedon*, es congruente con el árbol filogenómico reportado por Klicka *et al.* (2023), el cual fue construido con base en 81,182 polimorfismos de un sólo nucleótido (SNPs) de loci asociados a sitios de restricción. Este árbol indica que *T. brunneicollis* (*sensu lato*) forma un grupo monofilético ($\geq 75\%$ de bootstrap), el cual es grupo hermano de las poblaciones norteamericanas migratorias de *T. aedon*. Estos mismos autores también encontraron estructura y diferenciación entre las poblaciones migratorias de *T. aedon* y todas las de *T. brunneicollis*. Estos resultados basados en datos genómicos son más congruentes con las afinidades ecológicas de la población de la SMOc (ser residente y habitar bosques de elevaciones altas), las cuales comparte con las demás poblaciones de

T. brunneicollis, sumándose a los rasgos distintivos del plumaje que comparten los adultos de todas las poblaciones de este taxón, incluyendo: la línea superciliar del ojo color café pálido, el plumaje de la parte ventral variando entre color café y ocre (dependiendo de la población) y las barras color café oscuro en los costados (Howell y Webb, 1995).

Al conjuntar lo mencionado anteriormente con la evidencia genética y demográfica de la expansión poblacional reciente del haplogrupo SMOc + *T. aedon* oeste, se sugiere una recolonización hacia la región Neártica una vez que el hábitat volvió a ser idóneo tras la última época glacial (Hewitt, 2004). Esto podría estar reflejado en los patrones de paleodistribución de este linaje, ya que, a comparación del Holoceno Medio (HM), el tamaño del área de su distribución se ha expandido. Además, se ha propuesto que la influencia de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno en las diferentes cadenas montañosas de la ZTM fue variable (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015), llevando a las poblaciones del norte de la ZTM (especialmente de la SMOc) a tener movimientos latitudinales más pronunciados (en conjunto con los altitudinales), a diferencia de los movimientos altitudinales a los que únicamente habrían estado sometidas las poblaciones de la FVT y la SMS. Por lo tanto, se podría plantear que, dentro de la SMOc, las fluctuaciones en el clima pudieron haber generado distintas presiones selectivas en las poblaciones residentes y migratorias, llevándolas a acumular diferencias morfológicas en el pico y tarso, así como en sus señales acústicas (Sosa-López y Mennill, 2014).

5. CONCLUSIONES

- Se encontraron tres linajes mitocondriales (haplogrupos) de *T. brunneicollis*, cuya distribución es congruente con la topografía, más no con la historia geológica de las cordilleras de la ZTM. La filogenia basada en el gen ND2 indica que estos linajes no forman un grupo monofilético. Dos de estos linajes (FVT + SMOR y SMS) representan al grupo núcleo de *T. brunneicollis* y son endémicos de México.

- La historia biogeográfica de *T. brunneicollis* está asociada a la historia biótica de la ZTM, en la que, tras la dispersión desde la región Neártica en el Mioceno-Plioceno, se dieron procesos de diversificación en la ZTM durante el Plioceno-Pleistoceno. De hecho, la expansión poblacional reciente encontrada para el grupo *T. brunneicollis* SMOc + *T. aedon* oeste EUA, probablemente se deba a una recolonización de la región Neártica una vez que las condiciones se volvieron idóneas tras la última época glacial. Durante este proceso, probablemente hubo una divergencia reciente (no detectable mediante el *mtDNA*) entre poblaciones residentes (*T. brunneicollis*, SMOc) y poblaciones migratorias (*T. aedon*, oeste de Norteamérica).

- Las oscilaciones climáticas de la transición del Plioceno al Pleistoceno (hace aprox. 2.7 Ma), al igual que el último episodio de formación de la FVT, podrían ser los principales eventos históricos responsables de promover la divergencia del grupo núcleo de *T. brunneicollis* (linajes FVT + SMOR y SMS) del complejo *T. aedon*. Además, la dinámica de expansión/contracción de los bosques de pino-encino a través de los ciclos glaciales e interglaciales del Pleistoceno pudieron igualmente favorecer el aislamiento y actual grado de diferenciación observado entre los linajes, especialmente considerando el papel desempeñado por la Depresión del Balsas y la cuenca Lerma-Santiago como barreras históricas entre distintas cadenas montañosas.

- La formación de la FVT probablemente tuvo también un papel importante en la expansión de la distribución de *T. brunneicollis*, promoviendo el flujo génico en la población ancestral desde la SMOR hasta la SMS. En la actualidad, esta región parece proveer de cierto grado de conectividad que ha permitido el contacto secundario al sur de la SMOc entre los linajes FVT + SMOR y SMOc + *T. aedon* oeste EUA.

6. REFERENCIAS

- Aguirre-Planter, E. (2007). Flujo génico: métodos para estimarlo y marcadores moleculares. En L. E. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre (Eds.), *Ecología Molecular* (pp. 49-61). Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Altekar, G., Dwarkadas, S., Huelsenbeck, J. P., & Ronquist, F. (2004). Parallel metropolis coupled Markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference. *Bioinformatics*, 20(3), 407-415.
- Anderson, R. P., Lew, D., & Peterson, A. T. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological modelling*, 162(3), 211-232.
- Anducho-Reyes, M. A., Cognato, A. I., Hayes, J. L., & Zúñiga, G. (2008). Phylogeography of the bark beetle *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(3), 930-940.
- Anguiano-Constante, M. A., Zamora-Tavares, P., Ruiz-Sanchez, E., Dean, E., Rodríguez, A., & Munguía-Lino, G. (2021). Population differentiation and phylogeography in *Lycianthes moziniana* (Solanaceae: Capsiceae), a perennial herb endemic to the Mexican Transition Zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 132(2), 359-373.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A., Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual review of ecology and systematics*, 18: 489-522.
- Avise, J.C. (2000). *Phylogeography, the history and formation of species*. Harvard University Press.
- Baehr, J., Fröhlich, K., Botzet, M., Domeisen, D. I., Kornblueh, L., Notz, D., Pointek, R., Pohlmann, H., Tiestche, S., Müller, W. A. (2015). The prediction of surface temperature in the new seasonal prediction system based on the MPI-ESM coupled climate model. *Climate Dynamics* 44:2723–2735.
- Barrera-Guzmán, A. O., Milá, B., Sánchez-González, L. A., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2012). Speciation in an avian complex endemic to the mountains of Middle America (*Ergaticus*, Aves: Parulidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(3), 907-920.
- Bermingham, E., y Moritz, C. J. M. E. (1998). Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology*, 7(4), 367-369.
- Betrán, E., Rozas, J., Navarro, A., & Barbadilla, A. (1997). The estimation of the number and the length distribution of gene conversion tracts from population DNA sequence data. *Genetics*, 146(1), 89-99.
- Boria, R. A., Olson, L. E., Goodman, S. M., & Anderson, R. P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological modelling*, 275, 73-77.
- Brown, R. P., y Yang, Z. (2011). Rate variation and estimation of divergence times using strict and relaxed clocks. *BMC Evolutionary Biology*, 11, 1-12.

- Bryson Jr, R. W., Murphy, R. W., Lathrop, A., & Lazcano-Villareal, D. (2011). Evolutionary drivers of phylogeographical diversity in the highlands of Mexico: a case study of the *Crotalus triseriatus* species group of montane rattlesnakes. *Journal of Biogeography*, 38(4), 697-710.
- Burbrink, F. y Castoe, T. A. (2009). Molecular Phylogeography of Snakes. En S. J. Mullin y R. A. Seigel (Eds.) *Snakes: Ecology and Conservation* (38-77). Cornell University Press.
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F., Rodrigues, M. T., & Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Science*, 323(5915), 785-789.
- Castillo-Chora, V. D. J., Sánchez-González, L. A., Mastretta-Yanes, A., Prieto-Torres, D. A., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2021). Insights into the importance of areas of climatic stability in the evolution and maintenance of avian diversity in the Mesoamerican dry forests. *Biological Journal of the Linnean Society*, 132(4), 741-758.
- Clements, J. F., Schulenberg, T. S., Iliff, M. J., Fredericks, T. A., Gerbracht, J. A., Lepage, D., Billerman, S. M., Sullivan, B. L. & Wood, C. L. (2022). *The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2022*. Descargado de <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
- Cobos, M. E., Peterson, A. T., Barve, N., & Osorio-Olvera, L. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7, e6281.
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L., & Fan, J. X. (2013). The ICS international chronostratigraphic chart. *Episodes* 36(3), 199-204.
- Collins, W. D., Bitz, C. M., Blackmon, M. L., Bonan, G. B., Bretherton, C. S., Carton, J. A., Chang, P., Doney, S. C., Hack, J. J., Henderson, T. B., Kiehl, J. T., Large, W. L., McKenna, D. S., Santer, B. D. & Smith, R. D. (2006). The community climate system model version 3 (CCSM3). *Journal of Climate*, 19(11), 2122-2143.
- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N. D., Wikrama-nayake, E., Hann, N., Palminteri, S., Hedao, P., Noss, R., Hansen, M., Locke, H., Ellis, H. C., Jones, B., Barber, C. V., Hayes, R., Kormos, C., Martin, V., Crist, E., Sechrest, W., Price, L., Baillie, J. E. M., Weeden, D., Suckling, K., Davis, C., Sizer, N., Moore, R., Thau, D., Birch, T., Potapov, P., Turubanova, S., Tyukavina, A., de Souza, N., Pinteá, L., Brito, J. C., Llewellyn, O. A., Miller, A. G., Patzelt, A., Ghazanfar, S. A., Timberlake, J., Klöser, H., Shennan-Farpón, Y., Kindt, R., Barnekow Lillesø J-P, van Breugel, P., Graudal, L., Voge, M., Al-Shammari, K. F., Saleem, M. (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the Terrestrial Realm. *Bioscience* 67:534–545. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix014>
- Domínguez-Domínguez, O., y Vázquez-Domínguez, E. (2009). Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. *Animal Biodiversity and Conservation*, 32(1), 59-70.
- 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(8), 1969-1973.
- Edwards, S. V. (2009). Is a new and general theory of molecular systematics emerging? *Evolution*, 63(1), 1-19.

- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in ecology and evolution*, 1(4), 330-342.
- Escalona-Segura, G. (1995). Variación geográfica de las formas Norte y Centroamericanas del género *Troglodytes*, con énfasis en *T. brunneicollis*, *T. rufociliatus* y *T. ochraceus*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Espíndola, A., Ruffley, M., Smith, M. L., Carstens, B. C., Tank, D. C., & Sullivan, J. (2016). Identifying cryptic diversity with predictive phylogeography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1841), 20161529.
- Espinosa-Chávez, O. J., Navarro-Sigüenza, A. G., Rodríguez-Correa, H., & Sánchez-González, L. A. (2024). Highly divergent sympatric lineages of *Leptotila verreauxi* (Aves: Columbidae) suggest a secondary contact area in the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. *Avian Research*, 15, 100160.
- Falcón, L. I. y Valera, A. (2007). Extracción de ácidos nucleicos. En L. E. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre (Eds.), *Ecología Molecular* (pp. 499-516). Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783-791.
- Ferrari, L., Orozco-Esquivel, T., Manea, V., & Manea, M. (2012). The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. *Tectonophysics*, 522, 122-149.
- Ferrusquía-Villafranca, I., González-Guzmán, L. I., Cartron, J. L. E. (2005). Northern Mexico's landscape, part I: the physical setting and constraints on modeling biotic evolution. En J. L. E. Cartron, G. Ceballos, R. S. Felger (Eds.) *Biodiversity, ecosystems, and conservation in Northern Mexico* (11-38). Oxford University Press.
- Fišer, C., Robinson, C. T., & Malard, F. (2018). Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Molecular Ecology*, 27(3), 613-635.
- Fjeldså, J., Bowie, R. C., & Rahbek, C. (2012). The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 43(249), 2012.
- Freeland, J. R., Kirk, H. y Petersen, S. (2011). *Molecular ecology*. Second Edition. Wiley-Blackwell, John Wiley & Sons, Ltd.
- Gaytán-Legaria, R., Oyama, K., Ruiz-Sánchez, E., & González-Rodríguez, A. (2023). The role of niche breadth in oak phylogeography: *Quercus glaucooides* as a study case. *Journal of Biogeography*, 50(9), 1653-1667.
- GBIF.org (23 July 2024a) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.k9z5rs>
- GBIF.org (23 July 2024b) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.63334e>
- GBIF.org (23 July 2024c) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.5aqacz>
- GBIF.org (23 July 2024d) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.48h4we>

- Gernhard, T., Ford, D., Vos, R., & Steel, M. (2006). Estimating the relative order of speciation or coalescence events on a given phylogeny. *Evolutionary Bioinformatics*, 2, 117693430600200012.
- Gernhard, T. (2008). The conditioned reconstructed process. *Journal of Theoretical Biology*, 253(4), 769-778.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M. N. J., & Szumik, C. A. (2003). Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19(4), 324-332.
- González-Rodríguez, A., Bain, J. F., Golden, J. L., & Oyama, K. (2004). Chloroplast DNA variation in the *Quercus affinis*–*Q. laurina* complex in Mexico: geographical structure and associations with nuclear and morphological variation. *Molecular Ecology*, 13(11), 3467-3476.
- Gugger, P. F., González-Rodríguez, A., Rodríguez-Correa, H., Sugita, S., & Cavender-Bares, J. (2011). Southward Pleistocene migration of Douglas-fir into Mexico: phylogeography, ecological niche modeling, and conservation of ‘rear edge’ populations. *New Phytologist*, 189(4), 1185-1199.
- Halffter, G. (1987). Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32, 95–114.
- Halffter, G., Zunino, M., Moctezuma, V., & Sanchez-Huerta, J. L. (2019). The integration processes of the distributional patterns in the Mexican Transition Zone: Phyletic, paleogeographic and ecological factors of a case study. *Zootaxa*, 4586(1), 1-34.
- Harrison, R. G., Donoghue, M. J., Levin, S. A., Mackay, T. F. C., Rieseberg, L., Travis, J., & Wray, G. A. (2014). Species and Speciation. En J. B. Losos, D. A. Baum, D. J. Futuyma, H. E. Hoekstra, R. E. Lenski, A. J. Moore, C. L. Peichel, D. Schluter, & M. J. Whitlock (Eds.), *The Princeton Guide to Evolution* (pp. 489–495). Princeton University Press.
- Hartl, D. L. (2020). *A primer of population genetics and genomics*. Oxford University Press.
- Hasumi, H. y Emori, S. (2004). K-1 coupled GCM (MIROC) description. Center for Climate System Research, University of Tokyo, Tokyo.
- Hebert, P. D. N., Stoeckle, M. Y., Zemplak, T. S., & Francis, C. M. (2004). Identification of birds through DNA barcodes. *PLoS biology*, 2(10), e312.
- Hernández-Baños, B. E., Honey-Escandón, M., Cortés-Rodríguez, M. N., García-Deras, G. Filogeografía de aves mexicanas. En L. E. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre (Eds.), *Ecología Molecular* (pp. 467-495). Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Hernández-Romero, P. C., Gutiérrez-Rodríguez, C., Valdespino, C., & Prieto-Torres, D. A. (2018). The role of geographical and ecological factors on population divergence of the Neotropical otter *Lontra longicaudis* (Carnivora, Mustelidae). *Evolutionary Biology*, 45, 37-55.
- Hewitt, G. M. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907-913.
- Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1442), 183-195.

- Hickerson, M. J., Carstens, B. C., Cavender-Bares, J., Crandall, K. A., Graham, C. H., Johnson, J. B., Rissler, L., Victoriano, P. F. & Yoder, A. D. (2010). Phylogeography's past, present, and future: 10 years after. *Molecular phylogenetics and evolution*, 54(1), 291-301.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 25(15), 1965-1978.
- Hijmans, R. (2024a). terra: Spatial Data Analysis. R package version 1.7-81, <https://rspatial.github.io/terra/>, <https://rspatial.org/>.
- Hijmans, R. J. (2024b). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.6-28, <https://rspatial.org/raster>.
- Ho, S. Y., y Duchêne, S. (2014). Molecular-clock methods for estimating evolutionary rates and timescales. *Molecular ecology*, 23(24), 5947-5965.
- Honey-Escandón, M., Santos-Barrera, G. (2017). Práctica 5. Búsqueda de secuencias de nucleótidos en el banco de genes y alineamiento con Clustal W. En R. Mata-López, A. N Castañeda-Sortibrán, E. A. García-Trejo, M. B. I. Honey-Escandón, M. B. Mendoza-Garfias, & I. P. Cervantes-Aguilar (Eds.), *Manual de sistemática molecular y bioinformática* (pp. 64-68). Las Prensas de las Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Howell, S. N., y Webb, S. (1995). *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press.
- Imfeld, T. S., Barker, F. K., Vázquez-Miranda, H., Chaves, J. A., Escalante, P., Spellman, G. M., & Klicka, J. (2024). Diversification and dispersal in the Americas revealed by new phylogenies of the wrens and allies (Passeriformes: Certhioidea). *Ornithology*, ukae007.
- Johnson, K. P., y Sorenson, M. D. (1998). Comparing molecular evolution in two mitochondrial protein coding genes (cytochrome b and ND2) in the dabbling ducks (Tribe: Anatini). *Molecular phylogenetics and evolution*, 10(1), 82-94.
- Johnson, L. S. (2020). House Wren (*Troglodytes aedon*), version 1.0. En A. F. Poole (Ed.) *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi-org.pbidi.unam.mx:2443/10.2173/bow.houvre.01>
- Kalyaanamoorthy, S., Minh, B. Q., Wong, T. K., Von Haeseler, A., & Jermini, L. S. (2017). ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature methods*, 14(6), 587-589.
- Katoh, K., Rozewicki, J., y Yamada, K. D. (2019). MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in bioinformatics*, 20(4), 1160-1166.
- Klicka, J., Epperly, K., Smith, B. T., Spellman, G. M., Chaves, J. A., Escalante, P., Witt, C. C., Canales-del-Castillo, R., Zink, R. M. (2023). Lineage diversity in a widely distributed New World passerine bird, the House Wren. *Ornithology*, 140, 1-13.
- Kroodsma, D. E., y Brewer, D. (2005). Family Troglodytidae (wrens). En J. del Hoyo, A. Elliott y D. A. Christie (Eds.) *Handbook of the birds of the world. Vol. 10. Cuckoo-shrikes to Thrushes*. Lynx Edicions, Barcelona.

- Kuraku, S., Zmasek, C. M., Nishimura, O., y Katoh, K. (2013). aLeaves facilitates on-demand exploration of metazoan gene family trees on MAFFT sequence alignment server with enhanced interactivity. *Nucleic acids research*, *41*(W1): W22-W28.
- Larget, B., & Simon, D. L. (1999). Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular biology and evolution*, *16*(6), 750-759.
- León-Paniagua, L., Navarro-Sigüenza, A. G., Hernández-Baños, B. E., & Morales, J. C. (2007). Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *42*(3), 653-664.
- Liu, C., White, M., Newell, G. (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography*, *40*:778–789.
- Luna-Arangur , C., y V zquez-Dom nguez, E. (2020). Analysis of the application of ecological niche modeling in phylogeographic studies: contributions, challenges, and future. *Therya*, *11*(1), 47-55.
- Maddison, W. P. (1997). Gene trees in species trees. *Systematic biology*, *46*(3), 523-536.
- Malpica, A., y Ornelas, J. F. (2014). Postglacial northward expansion and genetic differentiation between migratory and sedentary populations of the broad-tailed hummingbird (*Selasphorus platycercus*). *Molecular Ecology*, *23*(2), 435-452.
- Manthey, J. D., Klicka, J., & Spellman, G. M. (2011). Cryptic diversity in a widespread North American songbird: phylogeography of the Brown Creeper (*Certhia americana*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *58*(3), 502-512.
- Mastretta-Yanes, A., Moreno-Letelier, A., Pi ero, D., Jorgensen, T. H., & Emerson, B. C. (2015). Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*, *42*(9), 1586-1600.
- McCormack, J. E., Peterson, A. T., Bonaccorso, E., & Smith, T. B. (2008). Speciation in the highlands of Mexico: genetic and phenotypic divergence in the Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*). *Molecular ecology*, *17*(10), 2505-2521.
- McKay, B. D., y Zink, R. M. (2010). The causes of mitochondrial DNA gene tree paraphyly in birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *54*(2), 647-650.
- Mor n-Zenteno, D. J., Martiny, B. M., Solari, L., Mori, L., Luna-Gonz lez, L., & Gonz lez-Torres, E. A. (2018). Cenozoic magmatism of the Sierra Madre del Sur and tectonic truncation of the Pacific margin of southern Mexico. *Earth-science reviews*, *183*, 85-114.
- Moreno-Letelier, A., & Pi ero, D. (2009). Phylogeographic structure of *Pinus strobiformis* Engelm. across the Chihuahuan Desert filter-barrier. *Journal of Biogeography*, *36*(1), 121-131.
- Moritz, C. (1994). Defining ‘evolutionarily significant units’ for conservation. *Trends in ecology & evolution*, *9*(10), 373-375.
- Morrone, J. J. (2010). Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography*, *33*(2), 355-361.

- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1-110.
- Morrone, J. J. (2015). Haffer's Mexican transition zone (1962–2014), cenocrons and evolutionary biogeography. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53(3), 249-257.
- Morrone, J. J. y Escalante, T. (2016). *Introducción a la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mota-Vargas, C., y Rojas-Soto, O. R. (2016). Taxonomy and ecological niche modeling: Implications for the conservation of wood partridges (genus *Dendrortyx*). *Journal for Nature Conservation*, 29, 1-13.
- Naimi, B. (2015). usdm: Uncertainty analysis for species distribution models. R package 595 version 1, 596. <https://cran.r-project.org/web/packages/usdm/>
- Morrone, J. J. (2019). Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista mexicana de biodiversidad*, 90: e902980
- Navarro-Sigüenza, A. G., y Peterson, A. T. (2004). An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica*, 4, 1-32.
- Nei, M. (1987). *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press.
- Nguyen, L. T., Schmidt, H. A., Von Haeseler, A., & Minh, B. Q. (2015). IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular biology and evolution*, 32(1), 268-274.
- Ortiz-Ramírez, M. F., Andersen, M. J., Zaldívar-Riverón, A., Ornelas, J. F., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2016). Geographic isolation drives divergence of uncorrelated genetic and song variation in the Ruddy-capped Nightingale-Thrush (*Catharus frantzii*; Aves: Turdidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 74-86.
- Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., Ingenlof, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C. M., Myers, C. E., Peterson, A. T. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263:10–18
- Paynter, R. A. (1957). *Taxonomic notes on the New World forms of Troglodytes*. Museum of Comparative Zoology.
- Pérez-Crespo, M. J., Ornelas, J. F., González-Rodríguez, A., Ruiz-Sanchez, E., Vásquez-Aguilar, A. A., & Ramírez-Barahona, S. (2017). Phylogeography and population differentiation in the *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) mistletoe: a complex scenario of climate–volcanism interaction along the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*, 44(11), 2501-2514.
- Perrigo, A., Hoorn, C., & Antonelli, A. (2020). Why mountains matter for biodiversity. *Journal of Biogeography*, 47(2), 315-325.
- Peterson, A. T., Papeş, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological modelling*, 213(1), 63-72.

- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press, New Jersey.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259.
- Phillips, S. J., Dudik, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161-175.
- Phillips, J. D., Gillis, D. J., & Hanner, R. H. (2019). Incomplete estimates of genetic diversity within species: Implications for DNA barcoding. *Ecology and Evolution*, 9(5), 2996-3010.
- Posada, D., y Crandall, K. A. (2001). Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in ecology & evolution*, 16(1), 37-45.
- Prieto-Torres, D. (2024). Práctica 28. Adquisición y biocuración de datos distribucionales (pp. 105-107). En: Escalante, T., García-Trejo, E.A., & Morrone, J.J. (Coords), *Biogeografía Práctica*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Ciudad Universitaria, Ciudad de México, México.
- Prieto-Torres, D. A., Lira-Noriega, A., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2020). Climate change promotes species loss and uneven modification of richness patterns in the avifauna associated to Neotropical seasonally dry forests. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 18(1), 19-30.
- QGIS.org (2023). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>
- R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation.
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Nogues-Bravo, D., Rasmussen, C. M. Ø., Richardson, K. Rosing, M. T., Whittaker, R. J., Fjeldså, J. (2019). Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science*, 365(6458), 1114-1119.
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic biology*, 67(5), 901-904.
- Ramos-Onsins, S. E., y Rozas, J. (2002). Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular biology and evolution*, 19(12), 2092-2100.
- Ríos-Muñoz, C. A., Ortiz-Ramírez, F. B., Sánchez-González, L. A. (2017). Práctica 42. Hipótesis de demografía histórica y modelos de distribución de especies. En R. Mata-López, A. N Castañeda-Sortibrán, E. A. García-Trejo, M. B. I. Honey-Escandón, M. B. Mendoza-Garfias, & I. P. Cervantes-Aguilar (Eds.), *Manual de sistemática molecular y bioinformática* (pp. 428-433). Las Prensas de las Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Rivera-Ortíz, F. A., Sanabria-Urbán, S., Prieto-Torres, D. A., Navarro-Sigüenza, A. G., Arizmendi, M. D. C., & Oyama, K. (2023). Phylogeography of *Ara militaris* (Military Macaw): Implications for Conservation. *Diversity*, 15(10), 1035.

- Robin, V. V., Sinha, A., & Ramakrishnan, U. (2010). Ancient geographical gaps and paleo-climate shape the phylogeography of an endemic bird in the sky islands of southern India. *PLoS One*, 5(10), e13321.
- Rocha-Méndez, A., Sánchez-González, L. A., González, C., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2019). The geography of evolutionary divergence in the highly endemic avifauna from the Sierra Madre del Sur, Mexico. *BMC Evolutionary Biology*, 19, 1-21.
- Rogers, A. R. (1995). Genetic evidence for a Pleistocene population explosion. *Evolution*, 49(4), 608-615.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A. & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology*, 61(3), 539-542.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S. E., Sánchez-Gracia, A. (2017). DnaSP v6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. *Molecular Biology and Evolution* 34: 3299-3302.
- Sánchez-González, L. A., & Moyle, R. G. (2011). Molecular systematics and species limits in the Philippine fantails (Aves: Rhipidura). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(2), 290-299.
- Sánchez-Gonzalez, L. A., Cayetano, H., Prieto-Torres, D. A., Rojas-Soto, O. R., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2023). The role of ecological and geographical drivers of lineage diversification in the Squirrel cuckoo *Piaya cayana* in Mexico: a mitochondrial DNA perspective. *Journal of Ornithology*, 164(1), 37-53.
- Smith, B. T., y Klicka, J. (2010). The profound influence of the Late Pliocene Panamanian uplift on the exchange, diversification, and distribution of New World birds. *Ecography*, 33(2), 333-342.
- Soberon, J., y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Solórzano, S., Baker, A. J., & Oyama, K. (2004). Conservation priorities for Resplendent Quetzals based on analysis of mitochondrial DNA control-region sequences. *The Condor*, 106(3), 449-456.
- Sorenson, M. D., Ast, J. C., Dimcheff, D. E., Yuri, T., & Mindell, D. P. (1999). Primers for a PCR-based approach to mitochondrial genome sequencing in birds and other vertebrates. *Molecular phylogenetics and evolution*, 12(2), 105-114.
- Sorenson, M. D. (2003). Avian *mtDNA* Primers. Boston University, Boston, Massachusetts. Disponible en: <https://people.bu.edu/msoren/Bird.mt.Primers.pdf>
- Sosa-López, J. R., y Mennill, D. J. (2014). Continent-wide patterns of divergence in acoustic and morphological traits in the House Wren species complex. *The Auk: Ornithological Advances*, 131(1), 41-54.
- Sosdian, S., & Rosenthal, Y. (2009). Deep-sea temperature and ice volume changes across the Pliocene-Pleistocene climate transitions. *Science*, 325(5938), 306-310.

- Tamura, K., y Nei, M. (1993). Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular biology and evolution*, 10(3), 512-526.
- Terribile, L. C., Lima-Ribeiro, M. S., Araújo, M. B., Bizão, N., Collevatti, R., Dobrovolski, R., Franco, A., Guilhaumon, F., Lima, J., Murakami, D. M., Nabout, J. C., Oliveira, G., Oliveira, L. K., Rabelo, S. G., Rangel, T. F., Simon, L. M., Soares, T. N., Telles, M. P. C., Diniz-Filho J. A. F. (2012). Areas of climate stability of species ranges in the Brazilian Cerrado: disentangling uncertainties through time. *Natureza & Conservação*, 10:152–159
- Trifinopoulos J, Nguyen LT, von Haeseler A, Minh BQ. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. (2016) *Nucleic Acids Research* 44 (W1): W232-W235.
- Vázquez-Domínguez, E. (2007). Filogeografía y vertebrados. En L. E. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre (Eds.), *Ecología Molecular* (pp. 441-466). Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Watson, D. M. (2003). Long-term consequences of habitat fragmentation—highland birds in Oaxaca, Mexico. *Biological Conservation*, 111(3), 283-303.
- Watterson, G. A. (1975). On the number of segregating sites in genetical models without recombination. *Theoretical population biology*, 7(2), 256-276.
- Wei, T. y Simko, V. (2017). R Package “*Corrplot*”: Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84). <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Wood, D. A., Vandergast, A. G., Lemos Espinal, J. A., Fisher, R. N., & Holycross, A. T. (2011). Refugial isolation and divergence in the Narrowheaded Gartersnake species complex (*Thamnophis rufipunctatus*) as revealed by multilocus DNA sequence data. *Molecular Ecology*, 20(18), 3856-3878.
- Yang, Z. (1994a). Estimating the pattern of nucleotide substitution. *Journal of molecular evolution*, 39, 105-111.
- Yang Z. (1994b). Maximum-likelihood phylogenetic estimation from DNA-sequences with variable rates over sites – approximate methods. *Journal of Molecular Evolution* 39, 306–314.
- Yang, Z., y Rannala, B. (1997). Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov Chain Monte Carlo method. *Molecular biology and evolution*, 14(7), 717-724.

7. ANEXOS

Anexo 1. Secuencias descargadas de GenBank con sus respectivos datos geográficos.

Código de acceso	Taxón	Lat.	Lon.	Localidad	Estado	País	Cordillera		
MG903291	<i>T. brunneicollis</i>	ND	ND	ND	Guerrero	México	Sierra Madre del Sur		
OQ447984	<i>T. brunneicollis</i>	17.6168	-99.841	Carrizal de Bravo, Leonardo de Bravo					
OQ447985	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447986	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447987	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447956	<i>T. brunneicollis</i>	17.3262	-96.4653	Ixtlán de Juárez	Oaxaca	México	Sierra Madre Occidental		
OQ447957	<i>T. brunneicollis</i>	17.0333	-97.9333	El Amate Colorado, Putla de Villa de Guerrero					
OQ447958	<i>T. brunneicollis</i>	16.8833	-96.16	San Juan del Río					
OQ447959	<i>T. brunneicollis</i>	29.6506	-108.1733	Municipio de Madera				Chihuahua	
OQ447960	<i>T. brunneicollis</i>	29.6506	-108.1733						
OQ447961	<i>T. brunneicollis</i>	29.6506	-108.1733						
OQ447955	<i>T. brunneicollis</i>	24.0870 2	-104.9329	~50 km al oeste de Victoria de Durango	Durango			México	Faja Volcánica Transmexicana
OQ447970	<i>T. brunneicollis</i>	21.8817	-103.865	Sierra de Bolaños	Jalisco				
OQ447971	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447972	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447973	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447967	<i>T. brunneicollis</i>	20.7878	-103.8471	Volcán Tequila					
OQ447968	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447969	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447974	<i>T. brunneicollis</i>	19.0868	-99.1938	12.5 km al noreste de Huitzilac	Morelos				
OQ447975	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447976	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447977	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447978	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447979	<i>T. brunneicollis</i>	19.4308	-102.2645	Nuevo Pangaricutiro	Michoacán				
OQ447980	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447981	<i>T. brunneicollis</i>	19.33	-102.333	Tancítaro					
OQ447982	<i>T. brunneicollis</i>								
OQ447983	<i>T. brunneicollis</i>								

OQ447988	<i>T. brunneicollis</i>	19.0495	-99.3183	Lagunas de Zempoala, Ocuilán	Estado de México		
OQ447989	<i>T. brunneicollis</i>	20.8167	-100.117	El Zamorano, Colón	Querétaro		
OQ447962	<i>T. brunneicollis</i>	24.8716	-100.224	Cerro Potosí, Galeana	Nuevo León		Sierra Madre Oriental
OQ447963	<i>T. brunneicollis</i>	7					
OQ447964	<i>T. brunneicollis</i>	23.8065	-99.8471	General Zaragoza, 4.4 km al norte de Cerro Peña Nevada			
OQ447965	<i>T. brunneicollis</i>						
OQ447966	<i>T. brunneicollis</i>						
OQ447927	<i>T. aedon</i>	32.914	-109.2675	Sierra de Chiricahua	Arizona	EUA	Sierra Madre Occidental
OQ447928	<i>T. aedon</i>						
OQ447929	<i>T. aedon</i>						
OQ447930	<i>T. aedon</i>						
OQ447931	<i>T. aedon</i>	32.7053	-109.9642	Sierra de los Pinaleños			
OQ447932	<i>T. aedon</i>						
OQ447933	<i>T. aedon</i>						
OQ447934	<i>T. aedon</i>	35.24	-111.4	Flagstaff, San Francisco Peak			-
OQ447935	<i>T. aedon</i>						
OQ447936	<i>T. aedon</i>						
OQ447949	<i>T. aedon</i>	36.305	-121.5683	~24 km al sureste de Carmel Valley	California		
OQ447914	<i>T. aedon</i>	42.5659	-108.7264	~30 km al sur de Lander	Wyoming		
OQ447940	<i>T. aedon</i>	38.9333	-74.9	Condado de Cape May	Nueva Jersey		
OQ448075	<i>T. [aedon] musculus</i>	18.45	-95.217	200 m al sur de la Estación de Biología Los Tuxtlas	Veracruz	México	
OQ448135	<i>Thryorchilus browni</i> *	9.5576	-83.7243	Carretera Interamericana sur, 4 km al sureste del Parque Nacional Tapantí	Provincia de Cartago	Costa Rica	Tala-manca
OQ448129	<i>Troglodytes ochraceus</i> *	8.633	-80.1055	El Valle de Antón	Provincia de Coclé	Panamá	-
OQ448127	<i>Troglodytes rufociliatus</i> *	14.8283	-91.495	Parque Municipal Cerro El Baúl	Quetzaltenango	Guatemala	Sierra Madre de Chiapas
MZ476411	<i>Thryomanes bewickii</i> *	-	-	Rancho La Bocana	Baja California	México	-

*Taxones fuera del complejo *T. aedon*.

Anexo 2. Resultados del análisis MESS para cada linaje modelado en el presente y los tres escenarios del Cuaternario Tardío. Las zonas en rojo o tonos rojizos representan áreas de extrapolación estricta, por lo que deben tomarse con extrema precaución.

