



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA

BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA DE LA ZONA DE TRANSICIÓN MEXICANA (ZTM)

TESIS

(MODALIDAD: **POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**)

*“ANALYSING THE ASSEMBLY OF CENOCRONS IN THE MEXICAN TRANSITION
ZONE THROUGH A TIME-SLICED CLADISTIC BIOGEOGRAPHIC ANALYSIS”*

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARTHA VIOLETA CORRAL ROSAS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA, FACULTAD DE CIENCIAS UNAM
DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA, FES ZARAGOZA, UNAM

MÉXICO, CD. MX. DICIEMBRE 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA

BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA DE LA ZONA DE TRANSICIÓN MEXICANA (ZTM)

TESIS

(MODALIDAD: **POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**)

*“ANALYSING THE ASSEMBLY OF CENOCRONS IN THE MEXICAN TRANSITION
ZONE THROUGH A TIME-SLICED CLADISTIC BIOGEOGRAPHIC ANALYSIS”*

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARTHA VIOLETA CORRAL ROSAS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA, FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA, FES ZARAGOZA, UNAM

MÉXICO, CD. MX. DICIEMBRE 2017

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/828/2017
ASUNTO: Oficio de Jurado


Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 30 de octubre de 2017 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **sistemática** del (la) alumno(a) **CORRAL ROSAS MARTHA VIOLETA** con número de cuenta **516011550** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico** titulado: "**Analysing the assembly of cenocrons in the Mexican transition zone through a time-sliced cladistic biogeographic analysis**", el cual fue producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: "**Biogeografía cladística de la zona de transición mexicana (ZTM)**" realizado bajo la dirección del **DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGUENZA
Vocal: DRA. LETICIA MARGARITA OCHOA OCHOA
Secretario: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
Suplente: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ
Suplente: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA

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

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 27 de noviembre de 2017


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/MJFM/ASR/mnm

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por darme la oportunidad de continuar con mi formación, así como a todos sus investigadores y docentes que brindaron su apoyo para mi crecimiento profesional y personal.

Agradezco al CONACyT todo el apoyo económico brindado, para poder seguir realizando mi investigación y poder culminar mi preparación de la maestría con número 516011550.

A mi tutor el Dr. Juan José Morrone Lupi, le agradezco profundamente por todo el tiempo, paciencia y apoyo en cada una de las dudas que tuve tanto del proyecto como de otros asuntos de materia personal, fue un placer tenerlo como guía, así como a los miembros de mi Comité Tutor la Dra. Mercedes Isolda Luna Vega y el Dr. David Nahum Espinosa Organista, les agradezco sus palabras, consejos, sugerencias y todo el apoyo que me mostraron a lo largo de la realización de este proyecto.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco en primera instancia a mi familia, que nunca ha dudado de mí y me han apoyado totalmente en cada paso que doy, impulsándome a crecer emocional y profesionalmente, siendo ellos lo más valioso que tengo en mi vida.

A todas las personas que han formado parte de mi vida, amigos, profesores, compañeros, que me han demostrado cariño y apoyo incondicional necesario para mi realización y que sin ellas probablemente no estaría aquí.

A Dios por la vida que me regaló, las personas que me puso en mi camino y la inteligencia para poder cumplir esta meta.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1.- INTRODUCCIÓN	3
2.- OBJETIVOS	6
3.- RESULTADOS	7
3.1.- SOBRETIRO	7
ARTÍCULO	8
<i>Appendix 1</i>	17
<i>Appendix 2</i>	20
4.- DISCUSIÓN	21
5.- CONCLUSIONES	22
6.- LITERATURA CITADA	23

Resumen

Una zona de transición muestra una superposición entre dos o más regiones y representa un evento de hibridación biótica, en el cual diferentes cenocrones se ensamblaron debido a procesos históricos y ecológicos. La zona de transición mexicana es el área donde las regiones Neártica y Neotropical se superponen y que incluyen cinco provincias biogeográficas que son: la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Faja Volcánica Transmexicana y los Altos de Chiapas. Dentro de esta zona de transición se han identificado cinco cenocrones: Paleoamericano, Altiplano Mexicano, Mesoamericano de Montaña, Neártico y Neotropical Típico. Se llevaron a cabo tres análisis biogeográficos cladísticos basados en 49 cladogramas de taxones terrestres de plantas y animales, repartiéndolos en tres rebanadas temporales: Mioceno (Cenocrón Mesoamericano de Montaña), Plioceno (suma del cenocrón Mesoamericano de Montaña con el Neártico) y Pleistoceno (suma de los cenocrones Mesoamericano de Montaña, Neártico y Neotropical Típico). Para la rebanada temporal del Mioceno, observamos una relación cercana de la Faja Volcánica Transmexicana con la región Neotropical, pero para las rebanadas temporales del Plioceno y Pleistoceno, la relación más estrecha fue para con la región Neártica. Llegamos a la conclusión de que la Faja Volcánica Transmexicana pudo haber jugado un diferente papel dependiendo el cenocrón analizado, y que la zona de transición Mexicana difiere en cuanto a su delimitación, esto, dependiendo de los taxones analizados, reforzando así la idea de que es un área muy compleja.

Abstract

A transition zone shows the overlap between two or more regions and represents an event of biotic hybridization, where different cenocrons assembled due to historical and ecological processes. The Mexican transition zone, the area where the Nearctic and Neotropical regions overlap, includes five biogeographical provinces: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Transmexican Volcanic Belt and Chiapas Highlands. Within this transition zone, five cenocrons have been already recognized: Paleoamerican, Mexican Plateau, Mountain Mesoamerican, Nearctic and Typical Neotropical. We undertook three cladistic biogeographic analyses based on 49 cladograms of terrestrial taxa, partitioning them into three time-slices: Miocene (Mountain Mesoamerican cenocron), Pliocene (Mountain Mesoamerican plus Nearctic cenocrons) and Pleistocene (Mountain Mesoamerican, Nearctic and Typical Neotropical cenocrons). For the Miocene time-slice, we observed a close relationship of the Transmexican Volcanic Belt with the Neotropical region, but for the Pliocene and Pleistocene time-slices, the closer relationship of the Transmexican Volcanic Belt was with the Nearctic region. We conclude that the Transmexican Volcanic Belt may have played a different role according to the cenocron analyzed, and that the Mexican transition zone differs in its delimitation depending on the taxa analyzed, strengthening the idea that it is a complex area.

INTRODUCCIÓN

La biogeografía es la disciplina de la biología comparada encargada de estudiar y de analizar la distribución espacio-temporal de los seres vivos (Morrone & Crisci, 1995a), proponiendo hipótesis de los procesos que han generado patrones espaciales de biodiversidad (Escalante & Morrone, 2008). Se tienen dos vertientes dentro de la biogeografía: la biogeografía histórica o evolutiva y la biogeografía ecológica (Morrone & Crisci, 1995b, Morrone 2007). La primera trata de analizar los patrones de distribución de especies y taxones en una gran escala espacio-temporal, así como los procesos y patrones de evolución de los taxones supraespecíficos y las biotas, mientras que la segunda analiza los patrones de distribución poblacional a una escala menor (Morrone, 2004a; Llorente & Espinosa, 1995).

La biogeografía cladística es un enfoque de la biogeografía histórica que reposa sobre una analogía entre la biogeografía y la sistemática, ya que analiza la distribución de los seres vivos buscando patrones de relaciones entre áreas de endemismo basados en las relaciones filogenéticas de los taxones que habitan estas áreas (Crisci & Morrone, 1992; Espinosa & Llorente, 1993; Contreras-Medina et al. 2007). Dicho de otro modo, existe una correspondencia en las relaciones entre los taxones y las áreas que habitan, y si muchos de estos taxones muestran patrones de distribución similares, entonces es evidencia que tienen una historia común (Morrone, 2009). Diversos autores enfocados en la biogeografía cladística mantienen la idea que las distribuciones de los diferentes taxones están relacionados históricamente, y que muestran patrones comunes como resultado de amplios eventos orogénicos y ecológicos (Marshall & Liebherr, 2000). Apoyando estas ideas, Ebach & Humphries (2002) mencionan que el objetivo de la biogeografía cladística es extraer las evidencias de una congruencia geográfica y que ésta, a su vez, es explicada por la evolución. Asimismo, Goyenechea y colaboradores (2001), mencionan que los métodos de la biogeografía cladística estudian grupos cuya monofilia sea demostrable a través de un cladograma taxonómico, estudiando grupos con diferentes capacidades de dispersión (vagilidad) para así encontrar congruencia entre los diferentes patrones de distribución. La biogeografía cladística, como su nombre lo dice, parte de los cladogramas de diferentes taxones, reemplazando los taxones terminales por sus áreas de distribución (Morrone & Crisci, 1995b), pudiendo ser éstas continentes, regiones o provincias biogeográficas, áreas de endemismo, entre otras, y así obtener cladogramas taxonómicos de áreas. En los cladogramas también se puede encontrar congruencia entre los grupos, ya que si los taxones estudiados comparten un mismo patrón, es evidencia de homología, y esta a su vez es prueba de la evolución (Ebach & Humphries, 2002).

Existen diferentes métodos de la biogeografía cladística como la reducción de cladogramas de áreas (Rosen, 1978), análisis de componentes (Nelson & Platnick, 1981), análisis de subárboles libres de paralogía (Nelson & Ladiges, 1996),

biogeografía filogenética cuantitativa (Mickey, 1981), análisis de parsimonia de Brooks (Brooks, 1990), árboles reconciliados (Page, 1994), mapas de especies ancestrales (Wiley, 1980, 1981), enunciados de tres áreas (Nelson & Ladiges, 1991) y análisis de dispersión-vicarianza (DIVA) (Ronquist, 1997), entre otros.

A grandes rasgos, estos métodos aplican tres pasos básicos (Morrone, 1997): 1) reemplazar el nombre del taxón terminal por el área de endemismo donde éste se distribuye, lo que nos da un cladograma taxonómico de áreas (CTA), 2) si los cladogramas de áreas que están siendo estudiados se enfrentan a complicaciones debido a que poseen taxones ampliamente distribuidos, con distribuciones redundantes o áreas ausentes, lo cual nos genera ambigüedad o incongruencia (Ebach & Humphries, 2002), entonces los CTA deberán ser convertidos en cladogramas resueltos de áreas (CRA) para así poder descubrir una congruencia geográfica (cuando el método así lo exija), o bien, resolverlos mediante otros métodos como el análisis de parsimonia de Brooks (BPA) o el análisis de subárboles libres de paralogía; y 3) cladogramas generales de áreas (CGA) basados en la información de los CTA y CRA, los cuales expresan la historia común de todos los taxones.

El método del análisis de subárboles libres de paralogía propuesto por Nelson & Ladiges (1996), obtiene CGA mediante el análisis de una matriz de componentes derivados de la reducción de los CTA, partiendo del nodo no parálogo más terminal hacia la raíz del cladograma, es decir, que no existan áreas duplicadas o redundantes en cada nodo y así generar los subárboles que son analizados individualmente en un programa de parsimonia. Los autores del método consideraron que la paralogía geográfica puede tener relaciones contradictorias, debido a eventos de especiación simpátrida, falta de dispersión, extinción, etc., por lo que pueden no proporcionar alguna información biogeográfica, por lo que ellos propusieron este método, que en un principio fue implementado en el programa TASS (Espinosa et al. 2002; Morrone, 2004b). De esta manera, la información sobre relaciones cladísticas entre los organismos y su distribución geográfica permite proponer hipótesis sobre relaciones entre áreas de endemismo (Llorente & Morrone, 2001).

La regionalización biogeográfica a nivel global se hizo presente desde hace aproximadamente 150 años y desde entonces, las zonas de transición fueron evidenciadas. Una zona de transición es aquella área donde dos o más regiones biogeográficas se superponen y representan eventos de hibridación biótica, derivada de diferentes cambios tanto históricos como ecológicos que han permitido la mezcla de diferentes cenocrones (Morrone, 2009, 2010). En el mundo se han reconocido cinco zonas de transición biogeográficas principales (Morrone, 2015a): Saharo-Arábica, China, Indo-Malaya, Sudamericana y Mexicana, esta última constituye una zona de especial importancia en nuestro país, ya que en su territorio convergen las regiones Neártica y Neotropical, y ésta confluencia ha producido un gran nivel de biodiversidad en diversos hábitats (Arbeláez-Cortés et al. 2010).

La zona de transición Mexicana, es definida por primera vez por Halffter (1987) como un área compleja y variada en la cual las faunas neotropicales y neárticas se superponen, en la cual se incluye parte del sudoeste de Estados Unidos, México y una gran parte de América Central llegando hasta el norte del lago Nicaragua. Desde la perspectiva de su regionalización según Morrone (2014a), la ZTM abarca cinco provincias biogeográficas: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Faja Volcánica Transmexicana y los Altos de Chiapas. Teniendo en cuenta que éstos son los principales sistemas montañosos de México, la ZTM se encuentra también dentro del Componente Mexicano de Montaña (Escalante et al. 2005).

Halffter (p. ej, 1987) proveyó también una teoría que explica cómo es que grupos de taxones que evolucionaron en diferentes áreas geográficas (cenocrones) se superpusieron en la zona de transición Mexicana (ZTM) (Morrone, 2015b). Un cenocrón se define como el conjunto de taxones que comparten una misma historia biogeográfica, constituyendo subconjuntos identificables dentro de una biota por su origen común e historia evolutiva (Morrone, 2009,2010, 2014b). En el análisis que hace Morrone (2015b), con base en los trabajos de Halffter y otros autores, menciona que para México son reconocibles al menos cinco cenocrones de acuerdo con el desarrollo de la zona de transición Mexicana, estos son: Paleoamericano, el cual representa la biota original (holártica) y que contiene cuatro variantes que se desarrolló en el periodo Jurásico-Cretácico; Altiplano Mexicano, el cual menciona que hubo un evento de dispersión desde Sudamérica en el Cretácico tardío-Paleoceno; Mesoamericano de Montaña, establecido durante el Oligoceno-Mioceno, que tuvo dispersión desde el Núcleo Centroamericano; Neártico, de dispersión Norteamericana en el Mioceno-Plioceno, y el Neotropical Típico, con dispersión desde Sudamérica en el Plioceno-Pleistoceno.

Si cada componente biótico consta de diferentes cenocrones que se han integrado en diferentes tiempos geológicos, un *time-slicing* podría revelar el orden en que se han establecido. El *time-slicing* o rebanado temporal se puede definir como el análisis de datos distribucionales en biogeografía cladística en el que se divide a los diferentes taxones de acuerdo con su secuencia temporal, en donde los intervalos estratigráficos individuales se denominan rebanadas temporales (Cecca et al. 2011).

OBJETIVOS

GENERAL

Identificar las afinidades bióticas de los taxones que comprenden los diferentes cenocrones que habitan en la zona de transición mexicana, mediante el análisis de rebanadas temporales o *time-slices*

PARTICULARES

- Obtener cladogramas taxónomicos de áreas basados en filogenias publicadas con información de sus distribuciones (localidades) y asignarlos a su cenocrón correspondiente.
- Obtener cladogramas generales de área con el fin de analizar los conjuntos de taxones que se ubiquen dentro de un mismo cenocrón.
- Analizar los resultados de las rebanadas temporales en conjunto en orden de aparición.

RESULTADOS

CSIRO PUBLISHING

Australian Systematic Botany, 2016, 29, 489–501

<http://dx.doi.org/10.1071/SB16048>

Analysing the assembly of cenocrons in the Mexican transition zone through a time-sliced cladistic biogeographic analysis

Violeta Corral-Rosas^{A,B} and Juan J. Morrone^{A,C}

^AMuseo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), 04510 Mexico City, Mexico.

^BPosgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Edificio A, Ter. Piso, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), 04510 Mexico City, Mexico.

^CCorresponding author. Email: juanmorrone2001@yahoo.com.mx

Abstract. A transition zone shows the overlap between two or more regions and represents an event of biotic hybridisation, where different cenocrons assembled as a result of historical and ecological processes. The Mexican transition zone, the area where the Nearctic and Neotropical regions overlap, includes the following five biogeographical provinces: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Transmexican Volcanic Belt and Chiapas Highlands. Within this transition zone, the following five cenocrons have already been recognised: Paleoamerican, Mexican Plateau, Mountain Mesoamerican, Nearctic and Typical Neotropical. We undertook three cladistic biogeographic analyses on the basis of 49 cladograms of terrestrial taxa, partitioning them into three time-slices, namely, Miocene (Mountain Mesoamerican cenocron), Pliocene (Mountain Mesoamerican plus Nearctic cenocrons) and Pleistocene (Mountain Mesoamerican, Nearctic and Typical Neotropical cenocrons). For the Miocene time-slice, we observed a close relationship of the Transmexican Volcanic Belt with the Neotropical region, whereas, for the Pliocene and Pleistocene time-slices, the closest relationship of the Transmexican Volcanic Belt was with the Nearctic region. We conclude that the Transmexican Volcanic Belt may have played a different role according to the cenocron analysed, and that the Mexican transition zone differs in its delimitation depending on the taxa analysed, strengthening the idea that it is a complex area.

Additional keywords: cladistic biogeography, dispersal, vicariance.

Received 2 November 2016, accepted 16 March 2017, published online 11 May 2017

Introduction

Several authors have postulated that the distributions of different plant and animal taxa are related historically and exhibit similar patterns as a result of orogenic and ecological events (Marshall and Liebherr 2000). Cladistic biogeography analyses these patterns on the basis of the phylogenetic hypotheses of different co-distributed taxa (Parenti and Ebach 2009). Particularly complex areas for cladistic biogeographic analyses are transition zones, the areas of overlap between different biogeographic regions that represent events of biotic hybridisation or mixture of cenocrons by historical and ecological events (Ferre and Morrone 2014). Recently, Morrone (2015a) reviewed the biogeographical regionalisation of the world, recognising the following five principal transition zones: Mexican (overlap of the Nearctic and Neotropical regions), Saharo-Arabian (overlap of the Palearctic and Ethiopian regions), Chinese (overlap of the Palearctic and Oriental regions), Indo-Malayan (overlap of the Oriental and

Australian regions) and South American (overlap of the Neotropical and Andean regions).

The Mexican transition zone (MTZ), as defined by Halffter (1987), is a complex area where the Neotropical and Nearctic faunas overlap, in south-western United States, Mexico and a great part of Central America, reaching the northern part of Lake Nicaragua. From the perspective of biogeographic regionalisation, the MTZ includes the following five biogeographical provinces: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Transmexican Volcanic Belt and Chiapas Highlands (Morrone 2014a). Some authors have proposed that the Transmexican Volcanic Belt in fact represents the limit between both regions (Devitt 2006; Contreras-Medina *et al.* 2007; Míguez-Outierres *et al.* 2013). These provinces represent the main mountain systems of Mexico; their biota is also known collectively as the Mexican Mountain component (Escalante *et al.* 2005).

Analysing the assembly of cenocrons in the Mexican transition zone through a time-sliced cladistic biogeographic analysis

Violeta Corral-Rosas^{A,B} and Juan J. Morrone^{A,C}

^AMuseo de Zoología ‘Alfonso L. Herrera’, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), 04510 Mexico City, Mexico.

^BPosgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Edificio A, 1er. Piso, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), 04510 Mexico City, Mexico.

^CCorresponding author. Email: juanmorrone2001@yahoo.com.mx

Abstract. A transition zone shows the overlap between two or more regions and represents an event of biotic hybridisation, where different cenocrons assembled as a result of historical and ecological processes. The Mexican transition zone, the area where the Nearctic and Neotropical regions overlap, includes the following five biogeographical provinces: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Transmexican Volcanic Belt and Chiapas Highlands. Within this transition zone, the following five cenocrons have already been recognised: Paleoamerican, Mexican Plateau, Mountain Mesoamerican, Nearctic and Typical Neotropical. We undertook three cladistic biogeographic analyses on the basis of 49 cladograms of terrestrial taxa, partitioning them into three time-slices, namely, Miocene (Mountain Mesoamerican cenocron), Pliocene (Mountain Mesoamerican plus Nearctic cenocrons) and Pleistocene (Mountain Mesoamerican, Nearctic and Typical Neotropical cenocrons). For the Miocene time-slice, we observed a close relationship of the Transmexican Volcanic Belt with the Neotropical region, whereas, for the Pliocene and Pleistocene time-slices, the closest relationship of the Transmexican Volcanic Belt was with the Nearctic region. We conclude that the Transmexican Volcanic Belt may have played a different role according to the cenocron analysed, and that the Mexican transition zone differs in its delimitation depending on the taxa analysed, strengthening the idea that it is a complex area.

Additional keywords: cladistic biogeography, dispersal, vicariance.

Received 2 November 2016, accepted 16 March 2017, published online 11 May 2017

Introduction

Several authors have postulated that the distributions of different plant and animal taxa are related historically and exhibit similar patterns as a result of orogenic and ecological events (Marshall and Liebherr 2000). Cladistic biogeography analyses these patterns on the basis of the phylogenetic hypotheses of different co-distributed taxa (Parenti and Ebach 2009). Particularly complex areas for cladistic biogeographic analyses are transition zones, the areas of overlap between different biogeographic regions that represent events of biotic hybridisation or mixture of cenocrons by historical and ecological events (Ferro and Morrone 2014). Recently, Morrone (2015a) reviewed the biogeographical regionalisation of the world, recognising the following five principal transition zones: Mexican (overlap of the Nearctic and Neotropical regions), Sahara-Arabian (overlap of the Palearctic and Ethiopian regions), Chinese (overlap of the Palearctic and Oriental regions), Indo-Malayan (overlap of the Oriental and

Australian regions) and South American (overlap of the Neotropical and Andean regions).

The Mexican transition zone (MTZ), as defined by Halffter (1987), is a complex area where the Neotropical and Nearctic faunas overlap, in south-western United States, Mexico and a great part of Central America, reaching the northern part of Lake Nicaragua. From the perspective of biogeographic regionalisation, the MTZ includes the following five biogeographical provinces: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Transmexican Volcanic Belt and Chiapas Highlands (Morrone 2014a). Some authors have proposed that the Transmexican Volcanic Belt in fact represents the limit between both regions (Devitt 2006; Contreras-Medina *et al.* 2007; Míguez-Gutiérrez *et al.* 2013). These provinces represent the main mountain systems of Mexico; their biota is also known collectively as the Mexican Mountain component (Escalante *et al.* 2005).

In a series of contributions, Halffter (e.g. Halffter 1987) explained how groups of taxa (cenocrons) evolved in different geographical areas and assembled in the MTZ. A cenocron was defined as the set of taxa that share the same biogeographical history, which is recognised as a subset within a biota (Morrone 2009, 2010, 2014b). By studying the patterns of distribution of the taxa and their phylogenetic relationships, it is possible to place cenocrons in a spacio-temporal context. There are at least five recognisable cenocrons in the MTZ, including the following: Paleoamerican, which represents the original (Holarctic) biota, that developed during the Jurassic–Cretaceous period; Mexican Plateau, which dispersed from South America during the late Cretaceous–Paleocene; Mountain Mesoamerican, which dispersed from the Central American Nucleus during the Oligocene–Miocene; Nearctic, which dispersed from North America during the Miocene–Pliocene; and, finally, Typical Neotropical, which dispersed from South America during the Pliocene–Pleistocene (Morrone 2015b).

What is the relevance of these cenocrons in relation to cladistic biogeography? The possibility of using them to undertake time-slicing has recently been explored by Gámez *et al.* (2017) under a different approach. Cecca *et al.* (2011) defined time-slicing as the analysis of distributional data in cladistic biogeography partitioning the taxa according to a temporal sequence, where each individual stratigraphical interval is known as a time-slice. It is interesting to note that none of the already published cladistic biogeographic analyses of the Mexican transition zone (e.g. Liebherr 1991, 1994; Marshall and Liebherr 2000; Flores-Villela and Goyenechea 2001; Espinosa *et al.* 2006; Contreras-Medina *et al.* 2007; Escalante *et al.* 2007; Flores-Villela and Martínez-Salazar 2009; Miguez-Gutiérrez *et al.* 2013) has undertaken a time-sliced analysis. These analyses have hypothesised different biotic relationships of the areas of the MTZ, on the basis of cladograms of different animal and plant taxa, and these relationships have shown to differ and even contradict (Fig. 1). We think that partitioning the taxa according to the cenocrons to which they belong may be a way to approach time-slicing. As different cenocrons accumulate successively in a biota, the MTZ in this case, during specific time-slices, they may exhibit different biotic relationships that only time-slicing may uncover.

In the present contribution, we elucidate the complexity of the cladistic biogeography of the MTZ by time-slicing the taxa analysed according to their successive incorporation to the biota. We intend to show empirically that the different cenocrons that accumulated at successive time-slices may show different biotic affinities.

Materials and methods

Study area

Mexico belongs to two biogeographic regions, namely, Nearctic and Neotropical. In the MTZ, situated in the area of overlap between these regions, five biogeographic provinces have been recognised (Morrone 2006, 2014a). The areas, considered as units in the present study (Fig. 2), are as follows:

- Nearctic region (NEA): cold-temperate areas of North America, including Canada, USA and northern Mexico.
- Neotropical region (NEO): tropics of the New World, including most of South America, Central America, southern Mexico and the Antilles.
- Sierra Madre Occidental (SMO): western Mexico, ranging from 200 to 2200 m in altitude, and is ~1200 km long and 200–400 km wide, extending from the limits of USA to the Transmexican Volcanic Belt (Morrone 2014a).
- Sierra Madre Oriental (SME): narrow and elongated mountain range in eastern Mexico, at an altitude above 2500 m, and with a length of 800 km and a width between 80 and 100 km (Eguiluz de Antuño *et al.* 2000; Morrone 2006).
- Sierra Madre del Sur (SMS): south-central Mexico, limited by the Transmexican Volcanic Belt in the north, and the Isthmus of Tehuantepec and the Sierra de Juárez in the east (Morán-Zenteno *et al.* 2005), at an altitude above 1000 m.
- Transmexican Volcanic Belt (TVB): central Mexico, at an altitude above 1800 m.
- Chiapas Highlands (CHI): mountain areas in southern Mexico, Guatemala, Honduras, El Salvador and Nicaragua, with an altitude from 500 to 2000 m. It corresponds basically to the Sierra Madre de Chiapas.

Taxa analysed

After a search of published works that included phylogenetic and distributional information, we selected those ones with taxa distributed in at least three provinces of the MTZ and that included also the Nearctic or the Neotropical regions. We obtained 49 cladograms for terrestrial taxa, including genera and species of mammals, birds, reptiles, invertebrates, amphibians and plants. Then, we assigned each taxon to a given cenocron, by using any of the following criteria: (1) optimising published phylogenies, coding the distribution of every terminal species as a binary character on the basis of the location of the species distribution range; (2) considering their phylogenetic relationships and the general distribution of the related taxa (e.g. Nearctic or Neotropical); and (3) considering, when molecular dating of the lineages was available, their probable minimum age. We were able to identify representatives of the Nearctic, Mesoamerican and Typical Neotropical cenocrons; no Paleoamerican or Mexican Plateau taxa were found. The taxa used in the present analysis are detailed in Table 1.

Analysis

A cladistic biogeographic analysis is based on the correspondence between area and phylogenetic relationships (Parenti and Ebach 2009). Initially, the terminal taxa from each taxon cladogram are replaced by the areas where they are distributed, resulting in taxon–area cladograms. So as to obtain general area cladograms, which represent hypotheses on the biogeographical history of the taxa analysed and the areas where they are distributed, we applied a parsimony analysis of paralogy-free subtrees (Morrone 2009, 2014c). It comprises the following four basic steps: (1) for each taxon–area cladogram, areas duplicated or redundant of a node are eliminated, and subtrees are obtained; (2) components are identified on each subtree; (3) a data matrix is built, scoring '1' for presence and '0' for absence of components in the areas analysed; and (4) a parsimony analysis of the data matrix is undertaken.

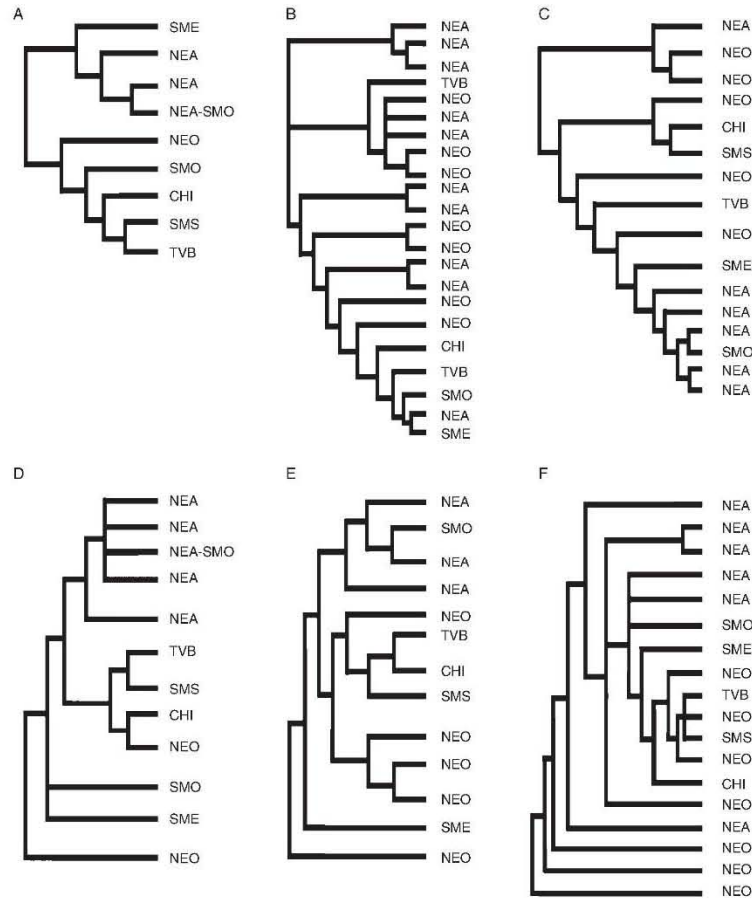


Fig. 1. General area cladograms from previous studies. A. Marshall and Liebherr (2000). B. Contreras-Medina *et al.* (2007). C. Escalante *et al.* (2007). D–F. Miguez-Gutiérrez *et al.* (2013). NEA, Nearctic region; SMO, Sierra Madre Occidental province; SME, Sierra Madre Oriental province; TVB, Transmexican Volcanic Belt province; SMS, Sierra Madre del Sur province; CHI, Chiapas Highlands province; NEO, Neotropical region.

Of the initial 49 taxon–area cladograms (Appendix 1), we identified 184 paralogy-free subtrees and 301 informative components were extracted from them. We constructed a data matrix (Appendix 2) that was partitioned into three matrices corresponding to successive time-slices, so as to represent the successive incorporation of the cenocrons:

- Miocene time-slice: Mountain Mesoamerican cenocron.
- Pliocene time-slice: Mountain Mesoamerican + Nearctic cenocrons combined.
- Pleistocene time-slice: Mountain Mesoamerican + Nearctic + Typical Neotropical cenocrons combined.

A hypothetical area coded with all 0s was included to root the cladograms. The matrices were analysed using TNT (ver. 1.1, P. A. Goloboff, J. S. Farris and K. C. Nixon, Willi Hennig Society, see <http://filogenetica.org/TNT.htm>), performing searches of the most parsimonious cladograms with a heuristic algorithm.

Results

Four most parsimonious cladograms were obtained by analysing the matrices under equal weights: one cladogram for the Miocene time-slice, one for the Pliocene time-slice and two for the Pleistocene time-slice.

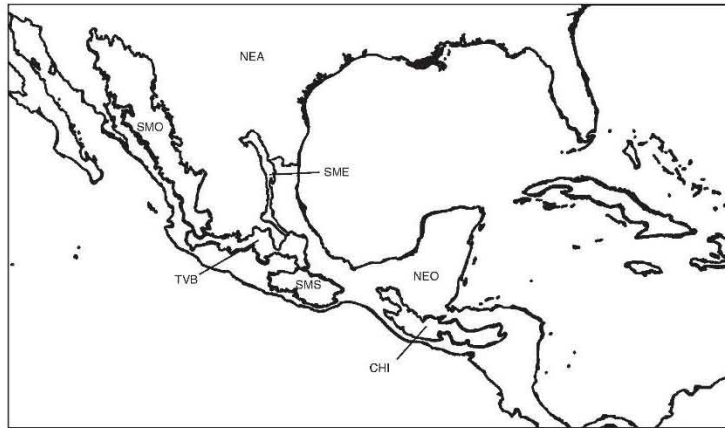


Fig. 2. Provinces of the Mexican transition zone and the Nearctic and Neotropical regions. NEA, Nearctic region; SMO, Sierra Madre Occidental province; SME, Sierra Madre Oriental province; TVB, Transmexican Volcanic Belt province; SMS, Sierra Madre del Sur province; CHI, Chiapas Highlands province; NEO, Neotropical region.

The general area cladogram for the Miocene time-slice (Fig. 3A, B) corresponds to the Mountain Mesoamerican cenocron, which is the oldest of the cenocrons analysed. It shows the following sequence: Sierra Madre Occidental, Nearctic region, Sierra Madre Oriental, Chiapas Highlands–Neotropical region and Transmexican Volcanic Belt–Sierra Madre del Sur.

The general area cladogram for the Pliocene time-slice (Fig. 3C, D) corresponds to the Mountain Mesoamerican and Nearctic cenocrons combined. It shows a dichotomy between a southern clade and a northern clade. The southern clade shows the Chiapas Highlands as the sister area of the Neotropical region. The northern clade separates the Sierra Madre Oriental and Sierra Madre del Sur as sister areas, and the remaining areas in the following sequence: Nearctic region, Sierra Madre Occidental and Transmexican Volcanic Belt.

Two general area cladograms were obtained for the Pleistocene time-slice, which corresponds to the three cenocrons combined. One corresponds to the same as obtained for the Pliocene time-slice (Fig. 3C). The other (Fig. 3E, F) shows a dichotomy between a northern clade and a southern clade. The northern clade shows the following sequence: Nearctic region, Sierra Madre Occidental and Transmexican Volcanic Belt. The southern clade shows two dichotomies, namely, Chiapas Highlands–Neotropical region and Sierra Madre Oriental–Sierra Madre del Sur.

Some of the relationships shown by the different general area cladograms are coincidental. The close relationship between the Chiapas Highlands and the Neotropical region is shown in the general area cladograms of the three time-slices; this situation might be because the Chiapas highlands are situated in the southernmost part of the MTZ, thus having a stronger Neotropical influence. A close relationship between the Sierra Madre Oriental and Sierra Madre del Sur is shown by the Pliocene and Pleistocene time-slices, as well as the following sequence:

Nearctic region, Sierra Madre Occidental–Transmexican Volcanic Belt.

Discussion

The MTZ has attracted the attention of several researchers that have tried to understand the complexity and variety of its biota (Morrone 2015b). They have contributed to the biological knowledge on the MTZ by analysing different taxonomic groups and by using different methods to try to elucidate its history.

Some works have analysed the complex history of the MTZ by using a cladistic biogeographic approach, analysing different taxonomic groups in the same study. Marshall and Liebherr (2000) analysed the relationship of the areas of endemism recognised previously by Liebherr (1994) on the basis of 33 clades of insects, reptiles, plants and fishes, finding a basal dichotomy between a northern clade and a southern clade, with the Transmexican Volcanic Belt being the delimiting area between them, although showing more affinity to the southern clade, which is the sister area to the Sierra Madre del Sur. Escalante *et al.* (2007) implemented a cladistic biogeographic analysis of 40 different taxa distributed in Mexico, using Morrone's (2006) biogeographical provinces, and found two main clades dividing Mexico in an east–west pattern, with the provinces of Tamaulipas, Mexican Gulf and Yucatán Peninsula constituting the eastern clade and the remaining provinces constituting the western clade. They considered that these results did not contradict the currently recognised north–south 'division' of Mexico, but may correspond to the collision of the Caribbean migrating plate 60 million years ago, predating the north–south American plate convergence that triggered the Great American biotic interchange during the Oligocene–Miocene. Contreras-Medina *et al.* (2007) undertook a cladistic

Table 1. Taxa analysed, and classified according to the cenocrons to which they belong

Cenocron	Group	Taxon	References	
Mountain Mesoamerican	Birds	<i>Amazilia violiceps</i>	Rodríguez-Gómez and Ornelas 2015	
		<i>Buarrenon</i>	Navarro-Sigüenza <i>et al.</i> 2008	
		<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	Vázquez-Miranda <i>et al.</i> 2009	
	Invertebrates	<i>Lampornis</i>	García-Moreno <i>et al.</i> 2006	
		<i>Pantomorus-Naupactus</i>	Rosas <i>et al.</i> 2011	
	Plants	<i>Platymus degallieri</i> group	Liebherr 1994	
<i>Ceratozamia</i>		González and Vovides 2002		
		<i>Moussonia deppeana</i>	Ornelas and González 2014	
Nearctic	Amphibians	<i>Bolitoglossa macrinii</i>	Parra-Olea <i>et al.</i> 2002	
		<i>Pseudoerycea</i>	Parra-Olea <i>et al.</i> 2010	
		<i>Pseudoerycea bellii</i>	Parra-Olea <i>et al.</i> 2005	
	Birds	<i>Rana berlandieri</i>	Zaldivar-Riverón <i>et al.</i> 2004	
		<i>Melanerpes (carolinus group)</i>	García-Trejo <i>et al.</i> 2009	
		<i>Melanerpes formicivorus</i>	Honey-Escandón <i>et al.</i> 2008	
	Invertebrates	<i>Calligrapha</i>	Montelongo and Gómez-Zurita 2014	
		<i>Dendroctonus pseudoisugae</i>	Ruiz <i>et al.</i> 2010	
		<i>D. approximatus</i>	Sánchez-Sánchez <i>et al.</i> 2012	
		<i>Erypobdella</i>	Oceguera-Figueroa <i>et al.</i> 2005	
		<i>Fahrenheitia</i>	Light and Hafner 2008	
	Mammals	<i>Glaucmys volans</i>	Kerhoulas and Arbogast 2010	
		<i>Habromys</i>	León-Paniagua <i>et al.</i> 2007	
		Heteromyidae	Light and Hafner 2008	
		<i>Neotoma mexicana</i>	Ordóñez-Garza <i>et al.</i> 2014	
		<i>Peromyscus fuscus</i>	Ávila-Valle <i>et al.</i> 2012	
		<i>Reithrodontomys</i>	Arellano <i>et al.</i> 2003	
		<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	Hardy <i>et al.</i> 2013	
		<i>Thomomys atrovarius</i>	Hafner <i>et al.</i> 2011	
		Plants	<i>Abies</i>	Aguirre-Planter <i>et al.</i> 2012
			<i>Nolina parviflora</i>	Ruiz-Sánchez and Specht 2013
	<i>Pinus</i> ssect. <i>Trifoliae</i>		Hernández-León <i>et al.</i> 2013	
	Reptiles	<i>Pinus</i> subsect. <i>Cembroides</i>	Germandt <i>et al.</i> 2003	
		<i>Barisia</i>	Bryson and Riddle 2012	
		<i>Crotalus intermedius</i>	Bryson <i>et al.</i> 2011	
		<i>Lampropeltis mexicana</i>	Bryson <i>et al.</i> 2007	
		<i>Phrynosoma orbiculare</i>	Bryson <i>et al.</i> 2012	
<i>Plestiodon</i>		Feria-Ortiz <i>et al.</i> 2011		
<i>Sceloporus</i>		Flores-Villela <i>et al.</i> 2000		
Typical Neotropical	Amphibians	<i>Eleutherodactylus</i>	Crawford and Smith 2005	
	Birds	<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	Bonaccorso <i>et al.</i> 2008	
		<i>Lepidocolaptes affinis</i>	Arbeláez-Cortés <i>et al.</i> 2010	
	Invertebrates	<i>Triatoma dimidiata</i>	Monteiro <i>et al.</i> 2013	
	Mammals	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Guerrero <i>et al.</i> 2004	
	Plants	<i>Dioon</i>	Moretti <i>et al.</i> 1993	
	Reptiles	<i>Boa constrictor imperator</i>	Suárez-Atilano <i>et al.</i> 2014	
		Crotalinae (<i>Atropoides</i> , <i>Cerrophidion</i>)	Castoe <i>et al.</i> 2009	

biogeographic analysis of gymnosperms, which highlighted the complexity of the Transmexican Volcanic Belt, which has elements of both biogeographic regions. In the most recent study, Míguez-Gutiérrez *et al.* (2013), through an analysis of reconciled trees with three different regionalisations and the cladograms of 10 genera of insects, reptiles and plants, concluded that the Transmexican Volcanic Belt has a stronger relationship to the Neotropical region.

The Mexican transition zone is difficult to delimit because the boundaries between regions are not static, and the taxa inhabiting this area are in continuous interaction and evolution. Analysing the cenocrons separately by time-slices may have consequences

in determining biogeographical affinities. For example, several authors have assigned the Transmexican Volcanic Belt to the Neotropical region; however, in our study, we found that it may play a different role according to the cenocrons analysed. In the case of the Nearctic cenocron, the Transmexican Volcanic Belt may act as dispersal route from north to south, whereas for the Mountain Mesoamerican cenocron, it may act as a dispersal route from south to north along the Chiapas Highlands and the Sierra Madre del Sur. In contrast, for the Typical Neotropical cenocron, the Transmexican Volcanic Belt may have acted as a barrier. For the Miocene time-slice, which corresponds to the Mountain Mesoamerican cenocron, the Transmexican Volcanic Belt and

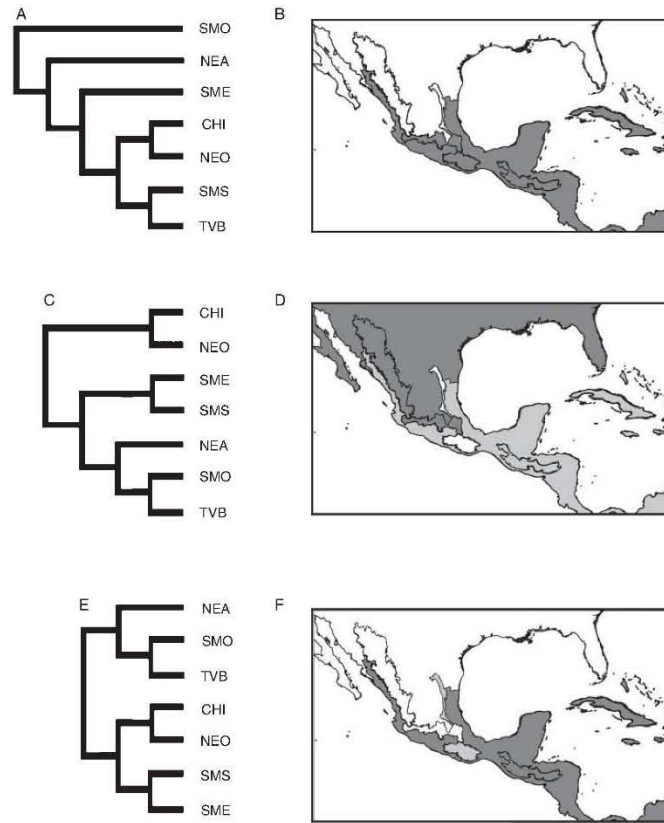


Fig. 3. General area cladograms obtained, and corresponding maps. A, B. Miocene time-slice. C, D. Pliocene time-slice. E, F. Pleistocene time-slice. NEA, Nearctic region; SMO, Sierra Madre Occidental province; SME, Sierra Madre Oriental province; TVB, Transmexican Volcanic Belt province; SMS, Sierra Madre del Sur province; CHI, Chiapas Highlands province; NEO, Neotropical region. Different grey shades represent clades from the general area cladograms.

the Sierra Madre del Sur are sister areas, having an affinity to the Neotropical region, as Marshall and Liebherr (2000) and Míguez-Gutiérrez *et al.* (2013) concluded. For the Pliocene and Pleistocene time-slices, the Transmexican Volcanic Belt is related to the Nearctic region and the Sierra Madre Oriental, showing a Nearctic affinity. A strong relationship between the Sierra Madre Occidental and the Nearctic region is evident in most of the general-area cladograms compared herein (Marshall and Liebherr 2000; Contreras-Medina *et al.* 2007; Escalante *et al.* 2007; Míguez-Gutiérrez *et al.* 2013), as well as the Chiapas Highlands and the Neotropical region. As concluded by Contreras-Medina *et al.* (2007), it would be inappropriate to relate the Transmexican Volcanic Belt to any of the two regions that overlap in the MTZ, because of its

complexity. It should be considered the most transitional province of the MTZ.

We conclude that the MTZ is a complex area that differs in its delimitation from one analysis to another. The present study showed that the results may depend on the assemblage of the taxa analysed, with time-slicing being an adequate strategy for deconstructing complex patterns in cladistic biogeography.

Acknowledgements

V. Corral-Rosas thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and a scholarship from CONACyT. This paper constitutes a partial fulfilment of the requirements to obtain her Masters degree from the Posgrado en Ciencias

Biológicas. Support from project PAPIIT IN203716 (DGAPA, UNAM) is acknowledged.

References

- Aguirre-Planter E, Jaramillo-Correa J, Gómez-Acevedo S, Khasa D, Bousquet J, Eguiarte L (2012) Phylogeny, diversification rates and species boundaries of Mesoamerican firs (*Abies*, Pinaceae) in a genus-wide context. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **62**, 263–274. doi:10.1016/j.ympev.2011.09.021
- Arbelaiz-Cortés E, Nyári AS, Navarro-Sigüenza A (2010) The differential effect of lowlands on the phylogeographic pattern of a Mesoamerican montane species (*Lepidocolaptes affinis*, Aves: Furnariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **57**, 658–668. doi:10.1016/j.ympev.2010.06.013
- Arrellano E, Rogers D, Cervantes F (2003) Genetic differentiation and phylogenetic relationships among tropical harvest mice (*Reithrodontomys*: subgenus *Aporodon*). *Journal of Mammalogy* **84**, 129–143. doi:10.1644/1545-1542(2003)084<0129:GDAPRA>2.0.CO;2
- Ávila-Valle Z, Castro-Campillo A, León-Paniagua L, Salgado-Ugaldé I, Navarro-Sigüenza A, Hernández-Baños B, Ramírez-Pulido J (2012) Geographic variation and molecular evidence of the blackish deer mouse complex (*Peromyscus furvus*, Rodentia: Muridae). *Mammalian Biology* **77**, 166–177. doi:10.1016/j.mambio.2011.09.008
- Bonaccorso E, Navarro-Sigüenza A, Sánchez-González L, Peterson AT, García-Moreno J (2008) Genetic differentiation of the *Chlorospingus ophthalmicus* complex in Mexico and Central America. *Journal of Avian Biology* **39**, 311–321. doi:10.1111/j.0908-8857.2008.04233.x
- Byssou R, Riddle B (2012) Tracing the origins of widespread highland species: a case of Neogene diversification across the Mexican sierras in an endemic lizard. *Biological Journal of the Linnean Society. Linnean Society of London* **105**, 382–394. doi:10.1111/j.1095-8312.2011.01798.x
- Bryson R, Pastorini J, Burbrink F, Forstner M (2007) A phylogeny of the *Lampropeltis mexicana* complex (Serpentes: Colubridae) based on mitochondrial DNA sequences suggests evidence for species-level polyphyly within *Lampropeltis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **43**, 674–684. doi:10.1016/j.ympev.2006.11.025
- Bryson R, Murphy R, Graham M, Lathrop A, Lazzano D (2011) Ephemeral Pleistocene woodlands connect the dots for highland rattlesnakes of the *Crotalus intermedius* group. *Journal of Biogeography* **38**, 2299–2310. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02565.x
- Bryson R, García-Vázquez U, Riddle B (2012) Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **62**, 87–96. doi:10.1016/j.ympev.2011.09.007
- Castoe TA, Daza JM, Smith EN, Sasa MM, Kuch U, Campbell JA, Chippindale PT, Parkinson CL (2009) Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography* **36**, 88–103. doi:10.1111/j.1365-2699.2008.01991.x
- Cecca F, Morrone JJ, Ebach MC (2011) Biogeographical convergence and time-slicing: concepts and methods in cladistic biogeography. In 'Palaeogeography and Palaeobiogeography: Biodiversity in Space and Time'. (Eds P Upchurch, A McGowan, C Slater) Systematics Association Special Volume, pp. 1–12. (CRC Press: Boca Raton, FL, USA)
- Contreras-Medina R, Luna Vega I, Morrone JJ (2007) Gymnosperms and cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Taxon* **56**, 905–915. doi:10.2307/25065872
- Crawford A, Smith E (2005) Cenozoic biogeography and evolution in direct-developing frogs of Central America (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*) as inferred from a phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **35**, 536–555. doi:10.1016/j.ympev.2005.03.006
- Devitt T (2006) Phylogeography of the western lyre snake (*Trimorphodon biscutatus*): testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic–Neotropical transition. *Molecular Ecology* **15**, 4387–4407. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03015.x
- Eguiluz de Antuño S, Aranda M, Marret R (2000) Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **53**, 1–26.
- Escalante T, Rodríguez G, Morrone JJ (2005) Las provincias biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**, 199–205.
- Escalante T, Rodríguez G, Cao N, Ebach M, Morrone JJ (2007) Cladistic biogeography analysis suggests an early Caribbean diversification in Mexico. *Naturwissenschaften* **94**, 561–565. doi:10.1007/s00114-007-0228-0
- Espinosa D, Llorente J, Morrone JJ (2006) Historical biogeographic patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomical implications. *Journal of Biogeography* **33**, 1945–1958. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01566.x
- Feria-Ortiz M, Manríquez-Morán N, Nieto-Montes de Oca A (2011) Species limits based on MTDNA and morphological data in the polytypic species *Plestiodon brevirostris* (Squamata: Scincidae). *Herpetological Monograph* **25**, 25–51. doi:10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-10-00010.1
- Ferro I, Morrone JJ (2014) Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society. Linnean Society of London* **113**, 1–12. doi:10.1111/bj.12333
- Flores-Villela O, Goyenechea I (2001) A comparison of hypotheses of historical biogeography for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. In 'Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation'. (Eds JD Johnson, RG Webb, O Flores Villela) pp. 171–181. (The University of Texas at El Paso: El Paso, TX, USA)
- Flores-Villela O, Martínez-Salazar EA (2009) Historical explanation of the origin of the herpetofauna of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **80**, 817–833.
- Flores-Villela O, Kjer K, Benabib M, Sites J (2000) Multiple data sets, congruence, and hypothesis testing for the phylogeny of basal groups of the lizard genus *Sceloporus* (Squamata, Phrynosomatidae). *Systematic Biology* **49**, 713–739. doi:10.1080/106351500750049798
- Gámez N, Nihei SS, Scheinvar E, Morrone JJ (2017) A temporally dynamic approach for cladistic biogeography and the processes underlying the biogeographic patterns of North American deserts. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **55**(1), 11–18. doi:10.1111/jzs.12142
- García-Moreno J, Cortés N, García-Deras G, Hernández-Baños B (2006) Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: a Mesoamerican taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **38**, 488–498. doi:10.1016/j.ympev.2005.08.015
- García-Trejo E, Espinosa de los Monteros A, Del Coro Arizmendi M, Navarro-Sigüenza A (2009) Molecular systematics of the red-bellied and golden-fronted woodpeckers. *Condor* **111**, 442–452. doi:10.1525/cond.2009.080017
- Gemant D, Liston A, Piñero D (2003) Phylogenetics of *Pinus* subsections *Cembroides* and *Nelsoniae* inferred from cpDNA sequences. *Systematic Botany* **28**, 657–673.
- González D, Vovides A (2002) Low intralineage divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA *trnL-F*-non-coding region. *Systematic Botany* **27**, 654–661.
- Guerrero J, De Luna E, González D (2004) Taxonomic status of *Artibeus jamaicensis triomylus* inferred from molecular and morphometric data. *Journal of Mammalogy* **85**, 866–874. doi:10.1644/BRB-213
- Hafner M, Gates A, Mathis V, Demastes J, Hafner D (2011) Redescription of the pocket gopher *Thomomys atrovarius* from the Pacific coast of

- mainland Mexico. *Journal of Mammalogy* **92**, 1367–1382. doi:10.1644/10-MAMM-A-285.1
- Hallfiter G (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* **32**, 95–114. doi:10.1146/annurev.en.32.010187.000523
- Hardy D, González-Cózar F, Arellano E, Rogers D (2013) Molecular phylogenetics and phylogeographic structure of Sumichrasi's harvest mouse (*Reithrodontomys sumichrasti*: Cricetidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **68**, 282–292. doi:10.1016/j.ympev.2013.03.028
- Hernández-León S, Germandt D, Pérez de la Rosa J, Jardón-Barbolla L (2013) Phylogenetic relationships and species delimitation in *Pinus* section *Trifoliae* inferred from plastid DNA. *PLoS One* **8**, e70501. doi:10.1371/journal.pone.0070501
- Honey-Escandón M, Hernández-Baños E, Navarro-Sigüenza A, Benítez-Díaz H, Townsend Peterson A (2008) Phylogeographic patterns of differentiation in the acorn woodpecker. *The Wilson Journal of Ornithology* **120**, 478–493. doi:10.1676/07-019.1
- Kerhoulas N, Arbogast B (2010) Molecular systematics and Pleistocene biogeography of Mesoamerican flying squirrels. *Journal of Mammalogy* **91**, 654–667. doi:10.1644/09-MAMM-A-260.1
- León-Paniagua L, Navarro-Sigüenza A, Hernández-Baños B, Morales J (2007) Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **42**, 653–664. doi:10.1016/j.ympev.2006.08.019
- Liebherr JK (1991) A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the Platynine genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **93**, 390–406.
- Liebherr JK (1994) Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Canadian Entomologist* **126**, 841–860. doi:10.4039/Ent126841-3
- Light J, Hafner M (2008) Codivergence in Heteromyid rodents (Rodentia: Heteromyidae) and their sucking lice of the genus *Fahrenholzia* (Phthiraptera: Anoplura). *Systematic Biology* **57**, 449–465. doi:10.1080/10635150802169610
- Marshall CJ, Liebherr JK (2000) Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* **27**, 203–216. doi:10.1046/j.1365-2699.2000.00388.x
- Míguez-Gutiérrez A, Castillo J, Márquez J, Goyenechea I (2013) Biogeografía de la zona de transición Mexicana con base en un análisis de árboles reconciliados. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **84**, 215–224. doi:10.7550/mb.32119
- Monteiro F, Peretolchina T, Lazoski C, Harris K, Dotson E, Abad-Franch F, Tamayo E, Pennington P, Monroy C, Cordon-Rosales C, Salazar-Schettino P, Gómez-Palacio A, Grijalva M, Beard C, Marcet P (2013) Phylogeographic pattern and extensive mitochondrial DNA divergence disclose a species complex within the Chagas disease vector *Triatoma dimidiata*. *PLoS One* **8**, e70974. doi:10.1371/journal.pone.0070974
- Montelongo T, Gómez-Zurita J (2014) Multilocus molecular systematics and evolution in time and space of *Calligrapha* (Coleoptera: Chrysomelidae, Chrysomelinae). *Zoologica Scripta* **43**, 605–628. doi:10.1111/zsc.12073
- Morán-Zenteno D, Cerca M, Duncan Keppie J (2005) La evolución tectónica y magnética cenozoica del suroeste de México: avances y problemas de interpretación. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **57**(3), 319–341.
- Moretti A, Caputo P, Cozzolino S, de Luca P, Gaudio L, Siniscalco G, Stevenson D (1993) A phylogenetic analysis of *Dioon* (Zamiaceae). *American Journal of Botany* **80**, 204–214. doi:10.2307/2445041
- Morrone JJ (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* **51**, 467–494. doi:10.1146/annurev.ento.50.071803.130447
- Morrone JJ (2009) 'Evolutionary Biogeography: an Integrative Approach with Case Studies.' (Columbia University Press: New York, NY, USA)
- Morrone JJ (2010) Fundamental biogeographic patterns across the Mexican transition zone: an evolutionary approach. *Ecography* **33**, 335–361.
- Morrone JJ (2014a) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* **3782**, 1–110. doi:10.11646/zootaxa.3782.1.1
- Morrone JJ (2014b) On biotas and their names. *Systematics and Biodiversity* **12**, 386–392. doi:10.1080/14722000.2014.942717
- Morrone JJ (2014c) Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics* **30**, 202–214. doi:10.1111/cla.12039
- Morrone JJ (2015a) Biogeographical regionalisation of the world: a reappraisal. *Australian Systematic Botany* **28**, 81–90. doi:10.1071/SB14042
- Morrone JJ (2015b) Hallfiter's Mexican transition zone (1962–2014), cenocrons and evolutionary biogeography. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **53**, 249–257. doi:10.1111/jzs.12098
- Navarro-Sigüenza A, Peterson AT, Nyari A, García-Deras G, García Moreno J (2008) Phylogeography of the *Buarremon* brush-finch complex (Aves, Emberizidae) in Mesoamerica. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**, 21–35. doi:10.1016/j.ympev.2007.11.030
- Ocegüera-Figueroa A, León Regagnon V, Siddall M (2005) Phylogeny and revision of *Erbopdelliciformes* (Amelida, Arhynchobdellida) from Mexico based on nuclear and mitochondrial gene sequences. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología* **76**, 191–198.
- Ordóñez-Gaxza N, Thompson C, Unkefer M, Edwards C, Owen J, Bradley R (2014) Systematics of the *Neotoma mexicana* species group (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) in Mesoamerica: new molecular evidence on the status and relationships of *N. ferruginea* Tomes, 1862. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **127**, 518–532. doi:10.2988/0006-324X-127-3-518
- Ornelas J, González C (2014) Interglacial genetic diversification of *Moussonia depeana* (Gesneriaceae), a hummingbird-pollinated, cloud forest shrub in northern Mesoamerica. *Molecular Ecology* **23**, 4119–4136. doi:10.1111/mec.12841
- Parenti LR, Ebach MC (2009) 'Comparative Biogeography: Discovering and Classifying Biogeographical Patterns of a Dynamic Earth.' (University of California Press: Los Angeles, CA, USA)
- Parra-Olea G, García-París M, Wake D (2002) Phylogenetic relationships among the salamanders of the *Bolitoglossa macrinii* species group (Amphibia: Plethodontidae), with descriptions of two new species from Oaxaca (México). *Journal of Herpetology* **36**, 356–366. doi:10.1670/0022-1511(2002)036[0356:PRATSO]2.0.CO;2
- Parra-Olea G, García-París M, Papenfuss TJ, Wake D (2005) Systematics of the *Pseudoeurycea bellii* (Caudata: Plethodontidae) species complex. *Herpetologica* **61**, 145–158. doi:10.1655/03-02
- Parra-Olea G, Rovito S, Márquez-Valdelamar L, Cruz G, Murrieta-Galindo R, Wake D (2010) A new species of *Pseudoeurycea* from the cloud forest in Veracruz, México. *Zootaxa* **2725**, 57–68.
- Rodríguez-Gómez F, Ornelas JF (2015) At the passing gate: past introgression in the process of species formation between *Amazilia violiceps* and *A. viridifrons* hummingbirds along the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* **42**, 1305–1318. doi:10.1111/jbi.12506
- Rosas M, Morrone JJ, Del Río MG, Lanteri AA (2011) Phylogenetic analysis of the *Pantomorus-Naupactus* complex (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) from North and Central America. *Zootaxa* **2780**, 1–19.
- Ruiz E, Rinehart J, Hayes J, Zúñiga G (2010) Historical demography and phylogeography of a specialist beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins (Curculionidae: Scolytinae). *Environmental Entomology* **39**, 1685–1697.

- Ruiz-Sánchez E, Specht C (2013) Influence of the geological history of the trans-Mexican volcanic belt on the diversification of *Nolina parviflora* (Asparagaceae: Nolinoideae). *Journal of Biogeography* **40**, 1336–1347. doi:10.1111/jbi.12073
- Sánchez-Sánchez H, López-Barrera G, Peñaloza-Ramírez J, Rocha-Ramírez V, Oyama K (2012) Phylogeography reveals routes of colonization of the bark beetle *Dendroctonus approximatus* Dietz in Mexico. *The Journal of Heredity* **103**, 638–650. doi:10.1093/jhered/ess043
- Suárez-Atilano M, Burbrink F, Vázquez-Domínguez E (2014) Phylogeographical structure within *Boa constrictor imperator* across the lowlands and mountains of Central America and Mexico. *Journal of Biogeography* **41**, 2371–2384. doi:10.1111/jbi.12372
- Vázquez-Miranda H, Navarro-Sigüenza A, Omland K (2009) Phylogeography of the rufous-naped wren (*Campylorhynchus rufinucha*): speciation and hybridization in Mesoamerica. *Auk* **126**(4), 765–778. doi:10.1525/auk.2009.07048
- Zaldívar-Riverón A, León-Regagnon V, Nieto-Montes de Oca A (2004) Phylogeny of the Mexican coastal leopard frogs of the *Rana berlandieri* group based on mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **30**, 38–49. doi:10.1016/S1055-7903(03)00141-6

Handling editor: Malte Ebach

Appendix 1. Taxon-area cladograms analysed and paralogy-free subtrees obtained for them, classified according to the cenocrons to which they have been assigned

Components corresponding to the columns of Appendix 2 are indicated between square brackets

Mesoamerican cenocron

Amazilia violiceps

Taxon-area cladogram: (((TVB, NEA, SMS), TVB), (SMS, NEA), (TVB, SMO), TVB)), NEA, TVB, SMO, SMS, TVB, SMS, TVB, ((CHI, TVB, SMS, TVB), (SMS, CHI))

Subtrees: [1–2] ((NEA, SMS), TVB); [3] (SMS, NEA); [4] (TVB, SMO); [5] (CHI, TVB, SMS); [6] (SMS, CHI)

Campylorhynchus rufinucha

Taxon-area cladogram: (CHI, CHI, NEO, CHI), (NEO, (((SMS, CHI), SMS), SMS))

Subtrees: [7] (CHI, NEO); [8–9] (NEO, (SMS, CHI))

Buarremon

Taxon-area cladogram: (((NEO, CHI), ((NEO, CHI, NEO, CHI), NEO)), (CHI, SMS), (SME, NEO), (SMS, TVB), SMS), NEO, (NEO, SMS)

Subtrees: [10] (NEO, CHI); [11] (NEO, CHI); [12] (CHI, SMS); [13] (SME, NEO); [14] (SMS, TVB); [15] (NEO, SMS)

Lampornis

Taxon-area cladogram: ((CHI, NEO), CHI), (((SMS, TVB), TVB), (SMS, TVB)), SMS, SME, CHI), TVB, NEO

Subtrees: [16] (CHI, NEO); [17–19] (((SMS, TVB), SME), CHI); [20–22] (((SMS, TVB), SME), CHI)

Ceratozamia

Taxon-area cladogram: (((((TVB-NEO, SME-NEA), TVB-NEO, SME-NEA, SME, SME-NEA, SME), TVB), ((CHI, SMS, CHI), (SMS, CHI))), (NEO, CHI), (CHI, SMS), CHI)

Subtrees: [23–24] ((TVB, SME), SME, NEA); [25] (CHI, SMS); [26] (CHI, SMS); [27] (NEO, CHI); [28] (CHI, SMS)

Moussonia deppeana

Taxon-area cladogram: (SME, (CHI, NEO)), TVB)

Subtrees: [29–31] (SME, (CHI, NEO)), TVB)

Pantomorus-Naupactus

Taxon-area cladogram: (NEO, ((NEA, ((NEO, CHI-NEO), (SMS-NEO, (NEO, (CHI-SMS-TV, CHI-NEO))), (CHI-NEO, (CHI-NEO, NEO)), CHI-NEO), ((CHI, (CHI-NEO, CHI)), (CHI-SMS, CHI), NEO, CHI-SMS), CHI, CHI-NEO), (NEA-TV, SMS, NEO))

Subtrees: [32] (NEO, CHI); [33–35] (SMS, (NEO, (TVB, CHI))); [36] (CHI, NEO); [37] (CHI, NEO); [38] (SMS, CHI); [39–42] (SMS, (CHI, (NEO, (NEA, TVB))))

Platynus degallieri group

Taxon-area cladograms: clade A: (SME, (NEO, (CHI, (SMS, TVB))))

Clade C: ((NEO-CHI), (TVB-SMS-CHI-NEA-NEO, (SME-TV, SMS-CHI, TVB-SMS-CHI)), ((NEO, (SMS, ((TVB-SMS-CHI-NEO, NEO), NEO)),

P. hamatus clade: ((CHI, NEO), (SMS-CHI, CHI))

Subtrees: [43–46] (SME, (NEO, (CHI, (SMS, TVB)))); [47] (NEO, CHI); [48–49] (SMS, (NEO, TVB-CHI)); [50] (CHI, NEO); [51] (SMS, CHI)

Nearctic cenocron

Melanerpes formicivorus

Taxon-area cladogram: (((NEA, TVB), TVB, SMO, SMS, NEA, SME, TVB, NEA, SMS, NEA, TVB, SMO), (NEO, (CHI, NEA), CHI), NEA, SMS, SMO))

Subtrees: [52–53] ((NEA, TVB), SMO, SMS, SME); [54–55] (NEO, (CHI, NEA))

Melanerpes (carolinus) group

Taxon-area cladogram: (((((((((NEO, SMS), CHI), NEO), CHI), NEO), CHI), (SMS, SME), CHI), (NEA, (SME, NEA, SME)), NEO), NEA), (NEO, TVB), (NEO, CHI), (NEO, (SMS, NEO)), ((SMS, TVB), NEO))

Subtrees: [56–58] (((NEO, SMS), CHI), SME); [59] (NEA, SME); [60] (NEO, TVB); [61] (NEO, CHI); [62] (SMS, NEO); [63] (SMS, TVB)

Erpobdella

Taxon-area cladogram: (((SMO, TVB), NEA), NEO), (TVB, NEA), (NEA, (NEA))

Subtrees: [64–66] (((SMO, TVB), NEA), NEO); [67] (TVB, NEA)

Dendroctonus approximatus

Taxon-area cladogram: ((SMO, TVB), (SMO, TVB, SMO)), ((SME, SMS), CHI)

Subtrees: [68] (SMO, TVB); [69] (SMO, TVB); [70–71] ((SME, SMS), CHI)

Fahrenheitzia

Taxon-area cladogram: ((NEA, (SME, NEA)), (NEA, ((NEA, (TVB, SMO)), (NEA, SME))), ((SME, TVB), NEA, NEA)), ((SMO, ((TVB, SMO), TVB), (TVB, NEO)), NEO)), (NEA, (NEA, SME))

Subtrees: [72] (NEA, SME); [73–75] ((TVB, SMO), (NEA, SME)); [76–77] ((SME, TVB), NEO); [78–79] ((TVB, SMO), NEO); [80] (NEA, SME)

Dendroctonus pseudotsugae

Taxon-area cladogram: ((((((SME, SMO), ((SME, ((SMO, (SMO, ((SME, SMO), SMO))), SMO)), SME, ((SMO, SME), SMO), (SME, SMO))), SME)), SME), (((((SME, SMO), SME), SMO), SME, SMO, SME)), (NEA, ((NEA, SME, NEA), NEA)))

Subtrees: [81] (SMO, SME); [82] (SME, SMO); [83] (SMO, SME); [84] (SMO, SME); [85] (NEA, SME)

Calligrapha

Taxon-area cladogram: (((((NEA, ((NEO, (NEO, CHI)), NEO)), NEA), NEO), (((TVB, NEO), NEO), ((TVB, SME), TVB)), NEO)), NEA, ((TVB, NEO), NEA))

Subtrees: [86–87] (NEA, (NEO, CHI)); [88] (TVB, NEO); [89] (TVB, SME); [90–91] ((TVB, NEO), NEA)

(continued next page)

Appendix 1. (continued)

- Thomomys atrovarius*
Taxon-area cladogram: (((NEA, SMO), SMO, NEO), (SMO, NEA, (SMO, TVNB)))
Subtrees: [92–93] (((NEA, SMO), NEO); [94–95] (NEA, (SMO, TVB)))
- Habromys*
Taxon-area cladogram: (((CHI, SMS), TVB), (SME, SMS))
Subtrees: [96–97] (((CHI, SMS), TVB); [98] (SME, SMS))
- Heteromyidae
Taxon-area cladogram: (((((NEA, (SME, NEA)), NEA), (NEA, (TVB, SMO))), (NEA, SME)), (((((TVB, (NEA, (TVB, SMO)), (TVB, NEO))), NEO)), ((SME, (TVB, NEA)), NEA), NEA)), (NEA, (NEA, SME)))
Subtrees: [99] (SME, NEA); [100–101] (NEA, (TVB, SMO)); [102] (NEA, SME); [103–104] (NEA, (TVB, SMO)); [105] (TVB, NEO); [106–107] (SME, (TVB, NEA)); [108] (NEA, SME)
- Peromyscus furvus*
Taxon-area cladogram: (SME, (TVB, (SMS, (SME, (TVB, SME)))))
Subtrees: [109–110] (SMS, (SME, TVB))
- Glaucomys*
Taxon-area cladogram: (((SME, CHI), (CHI, SMS)), SMS), NEA
Subtrees: [111–112] ((SME, CHI), NEA); [113–114] ((CHI, SMS), NEA)
- Neotoma mexicana*
Taxon-area cladogram: (NEO, NEA, ((NEA, (SME, NEA)), (((NEA, ((NEA, TVB), (SMO, TVB))), (SMS, CHI))))
Subtrees: [115] (SME, NEA); [116] (NEA, TVB); [117] (SMO, TVB); [118] (SMS, CHI)
- Reithrodontomys sunihrasti*
Taxon-area cladogram: (((((SMS, ((SMO, TVB), SMS)), SMS), SME), SMS), (CHI, NEO))
Subtrees: [119–121] (((SMO, TVB), SMS), SME); [122] (CHI, NEO)
- Reithrodontomys*
Taxon-area cladogram: ((((((CHI, NEO), NEO), (SMS, SME)), NEA), (NEA, TVB)), NEA)
Subtrees: [123–126] (((CHI, NEO), (SMS, SME)), NEA); [127] (NEA, TVB)
- Lampropeltis mexicana*
Taxon-area cladogram: ((NEA, (NEA, (SME, NEA))), ((NEO, SMO), NEA, (SMS, ((SME, NEA), TVB), (SMO, TVB))))
Subtrees: [128] (SME, NEA); [129] (NEO, SMO); [130–132] (SMS, ((SME, NEA), TVB)); [133–134] (SMS, (SMO, TVB))
- Barrisia*
Taxon-area cladogram: (SMO, ((SME, ((SME, NEA, SME)), ((NEA, SMO), TVB))), (SMS, (TVB, (SME-TVB, TVB))))
Subtrees: [135] (SME, NEA); [136–137] ((NEA, SMO), TVB); [138–139] (SMS, (TVB, SME))
- Crotalus intermedius* group
Taxon-area cladogram: ((TVB, ((SME, TVB), (SMS, TVB, SMS))), ((SMO, NEA), (SMO, SME)))
Subtrees: [140] (SME, TVB); [141] (SMS, TVB); [142] (SMO, NEA); [143] (SMO, SME)
- Phrynosoma orbiculare*
Taxon-area cladogram: (SMO, (SME-TVB, (TVB, (SME, (NEA, (NEA, SME, NEA)))))
Subtrees: [144–146] (SMO, (TVB, (NEA, SME)))
- Pseudoeryycea bellii*
Taxon-area cladogram: ((SMS, TVB), (((SMS, SME), SMO), ((TVB, NEA), TVB)), TVB))
Subtrees: [147] (SMS, TVB); [148–151] (((SMS, SME), SMO), (TVB, NEA))
- Sceloporus*
Taxon-area cladogram: (NEA, ((SMS, NEA), ((SME, (NEA, NEO)), (((NEO, TVB), NEA), (CHI, SMS)), ((SMO, (TVB, SMS)), ((SMS, SME), (NEA, (SMO, (SMS, NEO))))), ((NEA, (NEO, SMS)), (NEA, ((NEA, TVB), (SMO, TVB)))))))))
Subtrees: [152] (SMS, NEA); [153–154] (SME, (NEA, NEO)); [155–158] (((NEO, TVB), NEA), (CHI, SMS)); [159–160] (SMO, (TVB, SMS)); [161–164] (SME, (NEA, (SMO, (SMS, NEO)))); [165–166] (NEA, (NEO, SMS)); [167–168] (NEA, (SMO, TVB))
- Plestiodon brevivostis*
Taxon-area cladogram: (((SME, ((SMO, TVB), SMS), NEO, (TVB, ((SMS, (SME, SMS)), SMS, TVB))), SMO), SME), NEA
Subtrees: [169–171] (NEO, ((SMO, TVB), SMS)); [172–174] (NEO, (SME, SMS), TVB))
- Pseudoeryycea*
Taxon-area cladogram: (((TVB, SMS, TVB), SMS), CHI, (((TVB, ((SMS, (NEO, SME)), SME)), SMS), ((SME, (TVB, NEO)), (SMS, (TVB, NEO)))))
Subtrees: [175–176] ((TVB, SMS), CHI); [177–179] (TVB, (SMS, (NEO, SME))); [180–181] (SME, (TVB, NEO)); [182–183] (SMS, (TVB, NEO))
- Bolitoglossa macrinii*
Taxon-area cladogram: (((NEO, SMS), (NEO, CHI)), NEO)
Subtrees: [184] (NEO, SMS); [185] (NEO, CHI)
- Rana berlandieri*
Taxon-area cladogram: ((((((TVB, NEO, TVB), (NEO, SMS), SMS, TVB), SMS), ((SMS, SMO, TVB)), (((NEO, CHI, NEO), (SMS, NEO), SME, NEO), (SMS, CHI), TVB))), (((((NEO, CHI, NEO), (SMS, NEO), SME, NEO), (SMS, CHI)), TVB), (TVB, NEA)), TVB))
Subtrees: [186–187] ((TVB, NEO), SMS); [188–189] ((NEO, SMO), SMS); [190–191] ((SMS, SMO), TVB); [192–193] ((NEO, CHI), SME); [194–195] ((SMS, NEO), SME); [196] (SMS, CHI); [197] (TVB, NEA)

(continued next page)

Appendix 1. (continued)

Pinus subsect. *cembroides*

Taxon-area cladogram: ((NEA, SME, (SME, NEA), (SME, (SME, TVB)), (SME, NEA, SMO), SMS), SME, NEA)
 Subtrees: [198–199] (SMS, (SME, NEA)); [200–201] ((SME, TVB), SMS); [202–203] ((SME, NEA, SMO), SMS)

Abies

Taxon-area cladogram: ((((((((((SME, SMO), SME), (SME, NEA)), SMS), TVB), CHI), SMS, CHI), (TVB, CHI), CHI), TVB), (((TVB, CHI), SMO), SME)), (((CHI, NEA), CHI), TVB)), ((TVB, CHI), SME)), NEA), (CHI, NEA)), TVB), SMS)
 Subtrees: [204–207] (((SME, SMO), SMS), TVB), CHI); [208–211] (((SME, NEA), SMS), TVB), CHI); [212] (TVB, CHI); [213–215] (((TVB, CHI), SMO), SME); [216–217] ((CHI, NEA), TVB); [218–219] ((TVB, CHI), SME); [220] (CHI, NEA)

Nolina parviflora

Taxon-area cladogram: ((SME, TVB), ((SMS, TVB), (TVB, SMS, SME))), TVB, ((SMS, TVB), SMS), TVB, SME), ((TVB, SMO), (TVB, SMO)))
 Subtrees: [221] (SME, TVB); [222] (SMS, TVB); [223] (TVB, SMS, SME); [224] (SMS, TVB); [225] (TVB, SMO); [226] (TVB, SMO)

Pinus sect. *Trifoliae*

Taxon-area cladogram: ((((((NEA, SMO, CHI, (TVB, SMO), (TVB, SMO), SMS, TVB, SMO, SME, TVB, SMS), ((TVB, SMO), SMS), NEO, NEA, SMO-TV, NEO, NEA, SMO-TV, NEA, TVB)), ((SMO, NEA, SMO), (SMO, NEA)), TVB), (TVB, SMO)), TVB)), NEA), (((NEA, SMO, NEA, SMO, NEA), (SMO, TVB, SMO, SMS), (TVB, SMO, CHI, SMO), SMO, TVB, SMO, NEA), ((SME, CHI, TVB, NEA, CHI, SMS, TVB, CHI), CHI), (TVB, SME, SMS), SME), TVB, NEA), NEA), NEA)
 Subtrees: [227–228] ((TVB, SMO), NEA, CHI, SME); [229–230] ((TVB, SMO), NEA, CHI, SME); [231–233] (((TVB, SMO), SMS), NEO, NEA); [234–235] ((SMO, NEA), TVB); [236–237] ((SMO, NEA), TVB); [238] (TVB, SMO); [239] (NEA, SMO); [240] (TVB, SMO, SMS); [241] (TVB, SMO, CHI); [242] (SME, NEA, SMS, TVB, CHI); [243] (TVB, SME)

Typical Neotropical cenocron

Lepidocolaptes affinis

Taxon-area cladogram: (NEO, (SME, (((SME, SMS), SME, SME-SMS, SME, SMS), ((SME, SMS), SME, SMS)), NEO, SMS, (CHI, NEO, CHI)))
 Subtrees: [244] (SME, SMS); [245] (SME, SMS); [246–247] (SMS, (CHI, NEO))

Chlorospingus ophthalmicus

Taxon-area cladogram: (((((SMS, (NEO, (SMS, SME, SMS))), CHI), SMS), NEO), (CHI, NEO))
 Subtrees: [248–250] (CHI, (NEO, (SMS, SME))); [251] (CHI, NEO)

Bonin constrictor imperator

Taxon-area cladogram: (((NEO, ((NEO, CHI), NEO), (CHI, NEO), NEO, CHI), ((NEO, CHI), SME, NEO), SME), NEO, (CHI, NEO), NEO, NEA, NEO), (NEO, CHI), (NEO, CHI), NEO), (((NEO, SMS), ((NEO, SMS), (SMS, NEO))), (((TVB, NEO), TVB), NEO), TVB), NEO), (NEO, SMO), TVB, (NEO, SMS), (SMS, NEO), SMS), SMS)
 Subtrees: [252–253] (NEA, (NEO, CHI)); [254–255] (NEA, (CHI, NEO)); [256–258] (NEA, ((NEO, CHI), SME)); [259–260] (NEA, (CHI, NEO)); [261] (NEO, CHI); [262] (NEO, CHI); [263] (NEO, SMS); [264] (NEO, SMS); [265] (SMS, NEO); [266] (TVB, NEO); [267] (NEO, SMO); [268] (NEO, SMS); [269] (SMS, NEO)

Atropoides

Taxon-area cladogram: (NEO, (CHI, ((SME, TVB), ((CHI, (NEO, (CHI, (NEO, SMS)))), (NEO, CHI))))
 Subtrees: [270] (SME, TVB); [271–272] (CHI, (NEO, SMS)); [273] (NEO, CHI)

Cerrophidion

Taxon-area cladogram: ((TVB, CHI), ((CHI, NEO), (CHI, (CHI, (CHI, SMS)))))
 Subtrees: [274] (TVB, CHI); [275] (CHI, NEO); [276] (CHI, SMS)

Eleutherodactylus

Taxon-area cladogram: (CHI, ((NEO, (NEO, (CHI, SMS))), (CHI, ((SMS, NEA), CHI), ((NEO, (CHI, (NEO, CHI))), ((SMS, (CHI, NEO)) (NEO, CHI), ((CHI, SMS), NEO))))))
 Subtrees: [277–278] (NEO, (CHI, SMS)); [279–280] ((SMS, NEA), CHI); [281] (NEO, CHI); [282–283] (SMS, (CHI, NEO)); [284] (NEO, CHI); [285–286] ((CHI, SMS), NEO)

Artibeus jamaicensis

Taxon-area cladogram: ((NEO, TVB), ((NEO, ((NEO, CHI), SME), NEO)), ((TVB, NEO), TVB))
 Subtrees: [287] (NEO, TVB); [288–289] ((NEO, CHI), SME); [290] (TVB, NEO)

Triatoma dimidiata

Taxon-area cladogram: (((CHI, (NEO, (CHI, NEO))), NEO), NEO, ((CHI, (SME, TVB), SMS (SME, NEO, TVB), SMS), SMS)), (CHI, NEO))
 Subtrees: [291] (CHI, NEO); [292–293] (SMS, CHI, (SME, TVB)); [294–295] (SMS, CHI, (SME, NEO, TVB)); [296] (CHI, NEO)

Dioon

Taxon-area cladogram: (((((SMS, CHI), SME), ((SME-NEA, SME), SMO)), NEO), SME), (CHI, SME))
 Subtrees: [297–298] ((SMS, CHI), NEO); [299–301] ((NEA, SME), SMO)

DISCUSIÓN

La zona de transición Mexicana ha atraído la atención de muchos investigadores que han tratado de entender la complejidad y variedad de su biota (Morrone, 2015b). Estos investigadores han contribuido al conocimiento biológico de la ZTM al analizar diferentes grupos taxonómicos y recurriendo a diferentes métodos para tratar de elucidar su historia. Algunos trabajos han estudiado la compleja historia de la ZTM usando el enfoque de la biogeografía cladística analizando diferentes grupos taxonómicos en el mismo estudio. En el trabajo de Marshall y Liebherr (2000) analizaron la relación de áreas de endemismo reconocidas previamente por Liebherr (1994) basadas en 33 cladogramas de insectos, reptiles, plantas y peces, encontrando una dicotomía basal entre los clados norte y sur, siendo la faja volcánica transmexicana el área delimitante entre ellos, a pesar de mostrar más afinidad al clado sur, siendo área hermana de la Sierra Madre del Sur. Escalante et al. (2007) implementaron un análisis biogeográfico cladístico de 40 diferentes taxones distribuidos en México, usando las provincias biogeográficas identificadas por Morrone (2006), encontrando dos clados principales que dividían México en un patrón este-oeste, teniendo que las provincias de Tamaulipas, el Golfo de México y la península de Yucatán constituían el clado este y las provincias restantes constituían el clado oeste. Ellos consideraron que esos resultados no contradecían la división reconocida de norte-sur en México, sino que podría corresponder a la colisión de la placa migratoria del caribe de hace 60 millones de años, precediendo la convergencia de las placas Americanas Norte-Sur que desencadenaron el Gran Intercambio Biótico Americano durante el Oligoceno-Mioceno. Contreras-Medina et al. (2007) emprendieron un análisis biogeográfico cladístico de gimnospermas, el cual resaltó la complejidad de la Faja Volcánica Transmexicana, la cual tiene elementos de ambas regiones. En un estudio más reciente, Míguez-Gutiérrez et al. (2013) concluyeron, a través de un análisis de árboles reconciliados con tres diferentes regionalizaciones y los cladogramas de 10 géneros de insectos, reptiles y plantas, que la Faja Volcánica Transmexicana tiene una fuerte relación con la región Neotropical.

La zona de transición Mexicana es una zona difícil de delimitar debido a que sus límites entre regiones no están fijos, y que los taxones que habitan en esta área están en una continua interacción y evolución. Al analizar los cenocrones separadamente por rebanadas temporales podría tener consecuencias en la determinación de afinidades biogeográficas. Por ejemplo, varios autores han asignado a la Faja Volcánica Transmexicana a la región Neotropical, pero en nuestro estudio encontramos que esta podría jugar diferentes roles dependiendo del cenocrón analizado. En el caso del cenocrón Neártico, la Faja Volcánica Transmexicana podría actuar como una ruta de dispersión de norte a sur, mientras que para el cenocrón Mesoamericano de montaña ésta podría actuar como una ruta de dispersión de sur a norte a través de los altos de Chiapas y la Sierra Madre del Sur. En contraste, para el cenocrón Neotropical Típico, la Faja podría haber actuado

como una barrera. Para la rebanada temporal del Mioceno, que corresponde al cenocrón Mesoamericano de Montaña, la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur son áreas hermanas, teniendo una afinidad a la región Neotropical, tal como Marshall y Liebherr (2000) y Míguez-Gutiérrez et al. (2013) habían concluido. Para las rebanadas temporales del Plioceno y Pleistoceno, la Faja Volcánica Transmexicana está relacionada con la región Neártica y la Sierra Madre Oriental, mostrando afinidad Neártica. Se muestra una fuerte relación entre la Sierra Madre Occidental y la región Neártica en la mayoría de los cladogramas generales de área comparados aquí (Marshall y Liebherr 2000; Contreras-Medina et al. 2007; Escalante et al. 2007; Míguez-Gutiérrez et al. 2013), así como los Altos de Chiapas con la región Neotropical. Así como lo concluyó Contreras-Medina et al. (2007), sería inapropiado relacionar la Faja Volcánica Transmexicana a alguna de las dos regiones que se sobreponen en la ZTM debido a su complejidad, por lo que se le debería considerar como la provincia más transicional de la zona de transición Mexicana.

CONCLUSIONES

La zona de transición mexicana es un área compleja que difiere en su delimitación de un análisis a otro. Este estudio demostró que los resultados pueden depender del tipo de análisis y el ensamble de los taxones analizados.

La Faja Volcánica Transmexicana se puede considerar como la provincia más transicional de la zona de transición Mexicana debido a su itinerancia en los diversos análisis que se han realizado, y también en este estudio, al mostrar afinidad por ambas regiones dependiendo del cenocrón analizado.

Concluimos también que el *time-slicing* o rebanado temporal podría ser una estrategia adecuada para deconstruir los complejos patrones de la biogeografía cladística.

Cuando se cuente con información suficiente de los cenocrones del Paleamericano y Altiplano Mexicano, sería interesante comparar los resultados de este trabajo con un análisis que cuente con los elementos de los cinco cenocrones reconocidos para México.

LITERATURA CITADA

Brooks D. R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* 39: 14-30.

Ebach M. C. and Humphries C. J. 2002. Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography*, 29: 427-444.

Escalante T. & Morrone J. J. 2008. Malte C. Ebach & R. S. Tangney (eds.). 2007. *Biogeography in a changing world. The systematics association special volume series 70*, CRC press, Boca Raton, 208 pp. *Acta Zoológica Mexicana* 24(2): 239-241.

Espinosa Organista D., Morrone J. J., Llorente Bousquets J. y Flores Villela O. 2002. *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. Ciudad de México. pp. 110

Goyenechea I., Flores Villela O., y Morrone J. J. 2001. *Introducción a los fundamentos y métodos de la biogeografía cladística*. En: Llorente B. J. y J. J. Morrone (eds.) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. Ciudad de México. pp. 225-243.

Llorente Bousquets J. y Espinosa D. 1995. La distribución de la biota. *Innovación y Ciencia*. 4 (1): 82-87.

Llorente Bousquets, J. y Morrone J. J. 2001. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México.

Mickevich M. F. 1981. Quantitative phylogenetic biogeography, pp. 202-222 in: Funk, V. A. y Brooks D. R. (eds.), *Advances in cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*, New York Botanical Garden, New York.

Morrone, J. J. 1997. Biogeografía cladística: Conceptos básicos. *Arbor* 158: 623-624.

Morrone, J. J. 2004a. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48(2): 149-162.

Morrone J. J. 2004b. Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida. *Cuadernos del Instituto de Biología* (37), Instituto de Biología, UNAM, Ciudad de México. pp. 125

Morrone J. J. 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80(4): 509-520.

- Morrone J. J. y Crisci J. V. 1995a. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematic* 26: 373-401
- Morrone J. J. y Crisci J. V. 1995b. El cladismo y la transformación de las estrategias biogeográficas históricas. *Innovación y Ciencia*. 4 (1): 88-94.
- Nelson G. & Ladiges P. Y. 1991. Three-area statements: Standard assumptions for biogeographic analysis. *Systematic Zoology* 40: 470-485.
- Nelson G. & Platnick N. I. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia Univ. Press. 567 pp.
- Nelson G. and Ladiges P. Y. 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *American Museum Novitates*, 3167: 1-58
- Page R. D. M. 1994. Maps between trees and cladistics analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology* 43: 58-77
- Ronquist F. 1997. Dispersal-Vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46(1): 195-203.
- Rosen D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 24: 431-464
- Wiley E. O. 1980. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Systematic Botany* 5: 194-20
- Wiley E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley Interscience, New York