



¿Es posible reconocer una unidad biótica entre América del Norte y del Sur?

Is it possible to recognize a biotic unit between North and South America?

César A. Ríos-Muñoz✉

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Universidad 3000, Coyoacán, 04510 México, D. F., México.

✉ rmunoz98@ciencias.unam.mx

Resumen. Existen discrepancias al delimitar y reconocer bióticamente la parte central del continente americano, principalmente el área comprendida entre el sur de México y el norte de América del Sur. La delimitación de esta zona se ve dificultada al observar características propias, producto de los patrones de distribución de las especies y en establecer criterios en los que se base su reconocimiento. Este trabajo presenta diferentes argumentos sobre la existencia de esa región por medio de su conocimiento biogeográfico, con el fin de proponer una "Mesoamérica biótica" que pueda ser reconocida y diferenciada de las zonas adyacentes por gradientes bióticos. Se plantean criterios que deben ser considerados y los problemas que se presentan en el entendimiento de la región.

Palabras clave: biogeografía, delimitación, Neotrópico, patrones biogeográficos, México, Centroamérica.

Abstract. There are differences in the biotic delimitation and recognition of the central part of the Americas, specifically from southern Mexico to northern South America. The delimitation of this area has been difficult when typical characteristics, product of patterns of distribution of the species, and diagnostic criteria are considered in its identification. This study present different arguments about the existence of a "biotic Mesoamerica" trough the biogeographical knowledge, which can help in its recognition and its differences from neighboring areas by biotic gradients. Some criteria have been considered and the problems present in the understanding of the region have been discussed.

Key words: biogeography, delimitation, Neotropics, biogeographic patterns, Mexico, Central America.

Introducción

En 1943, Paul Kirchoff acuñó el término Mesoamérica para referirse a un conjunto de pueblos precolombinos que presentaban caracteres culturales en común; incluso los delimitó geográficamente, al norte coincidiendo con los límites tropicales en México y al sur hasta el occidente de Costa Rica (Kirchoff, 1943, Fig. 1). Resulta interesante observar que estos límites coinciden de manera aproximada con los límites geográficos de la distribución de muchas especies de plantas y animales (Vivó, 1943), por lo que podemos encontrar, al igual que con las culturas prehispánicas, elementos característicos, compartidos o ausentes en esta región. La similitud entre rasgos culturales y bióticos también se ha discutido en regiones geográficas más amplias como Latinoamérica y el Neotrópico; donde, a pesar de la congruencia geográfica entre ambos, es posible asociar cada concepto con características culturales y

bióticas respectivamente, estableciendo definiciones para propósitos diferentes (Simpson, 1964). Aunque resulta complicado admitir que exista una unidad biótica que se encuentre limitada por aspectos culturales, es claro que al igual que con las culturas, existen elementos biológicos que difieren de forma significativa de las zonas adyacentes en las que se ubican (Wallace, 1876). Indudablemente existe un factor común a esta congruencia, ya que tanto los límites de las especies como los de las culturas se han visto influenciados por factores ambientales (de Mendizábal, 1946; Simpson, 1964).

Recientemente, Winker (2011) opinó sobre el término biogeográfico adecuado para definir la región que se encuentra entre América del Norte y del Sur, haciendo referencia a que el término América Media o América Central (Middle America), que incluye desde el sur de los Estados Unidos hasta el istmo del Darién, Panamá, incluyendo las Antillas, con excepción de Trinidad y Tobago (Baird, 1864-1872: 1) "tiene una mayor exactitud geográfica y biogeográfica en su definición" (Winker 2011: 5). Además, propuso que el término debe ser

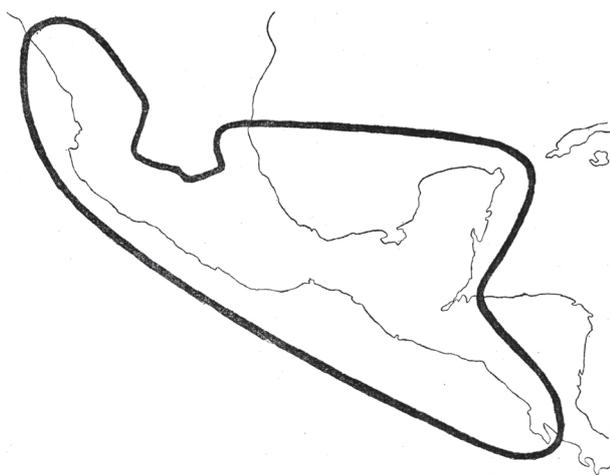


Figura 1. Delimitación geográfica de Mesoamérica propuesta por Kirchhoff (1943).

oficialmente reconocido, ya que se utilizó por primera vez en la literatura científica en 1864 (Baird, 1864-1872: 1). Sin embargo, esta afirmación carece de un contexto histórico y un conocimiento biogeográfico completo de la región que permita discernir si es adecuada o no, pues el término *América Media* también se ha utilizado en un contexto geopolítico más que biológico (Lasserre, 1976). En la literatura biológica no existe consenso sobre la definición biótica de Mesoamérica, pues para algunos autores incluye todo México y Centroamérica (Flores y Gerez, 1994; Arroyo-Cabrales et al., 2007), para otros del sureste de México hasta Panamá (Navarro et al., 2001; Ford, 2005) o desde la península de Yucatán hasta Panamá (Comisión centroamericana de ambiente y desarrollo [Ccad], 2002; Cavers et al., 2003), lo que provoca un concepto vago y sin el rigor necesario para poder establecer una unidad reconocible. Además, los conceptos bióticos de Mesoamérica y *América Media* no deben ser considerados como sinónimos, pues se refieren a áreas con diferente extensión geográfica, dado que en todas las definiciones anteriores Mesoamérica se encuentra dentro de *América Media* excluyendo el sur de los Estados Unidos y las Antillas (Winker, 2011; Baird 1864-1872).

Por estos motivos, el presente trabajo pretende dar a conocer una visión general del panorama biogeográfico de la parte central del continente americano, de manera tal que pueda contarse con la información necesaria para establecer los límites, conocer los factores que han jugado un papel en la historia biótica de la región y sobre todo, que sea posible reconocer la existencia biótica de Mesoamérica, si fuera el caso, aun sin Mesoamérica, parafraseando el trabajo de Wilkerson (2000).

Elementos bióticos y sus afinidades en la región

Varios trabajos biogeográficos se han centrado en la explicación del origen de la biota en México y Centroamérica. Los trabajos de Savage (1966, 1982) con herpetofauna; Halffter (1961, 1964a, 1976, 1978) con insectos y Delgadillo (1979, 1986) con musgos, presentan elementos en común, lo que demuestra historias biogeográficas compartidas caracterizadas por distintas afinidades. Si bien estas propuestas están basadas en la dispersión para explicar el origen de la biota, es interesante notar que los 3 autores sugieren la existencia de un elemento mesoamericano, de un origen relativamente reciente, que hace evidente la identificación de una parte de la biota restringida a esta zona. Además, coinciden también en la presencia de un elemento sudamericano que hace innegable la dispersión de elementos del sur hacia el norte. Un elemento destacado es el componente proveniente del norte (nortño antiguo [Savage, 1966; 1982] o paleoamericano/Neártico [Halffter, 1964b, 1976]) con mayores afinidades neárticas y que para algunos autores está dado por patrones de dispersión norte-sur (Savage, 1966, 1982), aunque hay quienes sugieren que se trata de un elemento autóctono del norte de México (Flores, 1991; Rzedowski, 1991a). Los elementos antes mencionados fueron sintetizados por Savage (1966, 1982) como explicación biogeográfica para la herpetofauna del sureste de México y Centroamérica, reconociendo 4 patrones que constituyen la herpetofauna mesoamericana: 1) mesoamericano, básicamente compuesto por géneros endémicos de México y Centroamérica; 2) septentrional antiguo, con géneros extratropicales de Europa y América del Norte; 3) sudamericano, géneros sudamericanos llegados recientemente a Mesoamérica; y 4) septentrional reciente, géneros extratropicales de la zona árida de México y América del Norte. A partir de éstos, los procesos que explican la historia biogeográfica están basados en eventos de dispersión seguidos por vicarianza: dispersión de América del Sur en el Cretácico tardío seguida de aislamiento antes de la formación del istmo de Panamá, dispersión norteamericana antes del Eoceno seguida por la fragmentación de las biotas en Norte y Centroamérica en el Oligoceno, y dispersión reciente desde América del Sur con el cierre del istmo de Panamá en el Plioceno (Savage, 1982). Esta explicación ha tenido influencia en las interpretaciones biogeográficas para la diversificación de la herpetofauna mexicana (Flores, 1991) y algunos elementos han sido considerados como parte importante en el reconocimiento de los patrones biogeográficos actuales con mamíferos (Webb, 2006; Ceballos et al., 2010; Ferrusquía-Villafranca et al., 2010).

El resultado de la mezcla de los elementos bióticos mencionados, aunado a factores geológicos y ambientales,

ha producido una elevada riqueza de especies y una alta tasa de diferenciación *in situ*, dando como resultado una cantidad importante de endemismos (Rzedowski, 1991a; Flores-Villela y Navarro, 1993; Flores y Gerez, 1994; Peterson y Navarro, 2000) que forman parte del elemento que es característico entre América del Norte y del Sur. Se estima que en la región comprendida por México y Centroamérica existen unas 2 500 especies de vertebrados endémicos (Flores y Gerez, 1994), aproximadamente el 64% de las especies de fanerógamas para México y norte de Centroamérica (Rzedowski, 1991b), y grupos como copéodos presentan hasta un 41% de especies endémicas tan solo en la península de Yucatán (Suárez-Morales y Reid, 2003).

Estas altas concentraciones de especies endémicas se encuentran asociadas principalmente con zonas montanas (Gutiérrez, 2009), dominadas por bosques densos con valores altos de humedad (Watson y Peterson, 1999), representadas por bosques de encinos, coníferas, mesófilos (Rzedowski, 1978) y matorrales subalpinos (Gutiérrez, 2009), y en las tierras bajas las áreas dominadas por bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios (Rzedowski, 1978; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012). En estos últimos, es posible encontrar que hasta el 60% de las plantas que componen este tipo de vegetación tienen una distribución restringida sólo a México (Lott y Atkinson, 2010), y en el caso de los vertebrados terrestres, más del 50% de las aves de la zona tropical de México y Centroamérica (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012) y una tercera parte de la mastofauna y herpetofauna de México (García, 2006).

Identificación de la región como zona de transición

Aunque pudiera establecerse el límite latitudinal de los trópicos como la delimitación entre las regiones Neártica y Neotropical en el centro de México, es difícil trazar una única línea, ya que depende de los grupos taxonómicos

que se utilicen como forma de evaluación (Escalante et al., 1998). Por esta razón, varios autores han reconocido la existencia de una zona de transición más que un límite, donde es posible encontrar una mezcla de elementos bióticos que pueden pertenecer a ambas regiones (Townsend, 1895; Vivó, 1943; Halffter, 1964a, b, 1976, 1978, 1987; Ortega y Arita, 1998; Morrone, 2004a).

Las zonas de transición se localizan en los límites de las regiones biogeográficas y representan una mezcla de elementos bióticos que es promovida por cambios históricos y ecológicos (Morrone, 2004a). De manera general, se pueden encontrar varias propuestas que cubren los aspectos generales en la descripción de una zona de transición; entre ellas se encuentran las de Vivó (1943), basadas en la distribución de la flora y posteriormente contrastadas con la fauna que presenta la Zona de Transición Mexicana-Centroamericana, que tiene una extensión geográfica coincidente con la Mesoamérica de Kirchoff (1943) y otra zona de contacto antillana que incluye parte de las Antillas Mayores y el sur de la Florida (Fig. 2). Otra propuesta, la más conocida y difundida, fue realizada por Halffter (1964a, b, 1976, 1978, 1987) llamada Zona de Transición Mexicana (ZTM), que está descrita a partir de la entomofauna, principalmente la asociada a zonas montanas y se extiende desde el suroeste de Estados Unidos hasta Nicaragua, aunque nunca muestra un mapa para apreciar la delimitación completa (Fig. 3). Una tercera, ha sido establecida por Ortega y Arita (1998), quienes con base en la distribución de los murciélagos han establecido que existe una zona transicional que comprende zonas montanas y bajas, extendiéndose desde Sonora y Tamaulipas (en los extremos este y oeste), abarcando la Faja Volcánica Transmexicana (en el centro) hasta las tierras altas de Oaxaca y Chiapas (Fig. 4). La evidencia de que la región comprendida entre América del Norte y del Sur es una zona de transición que ha sido

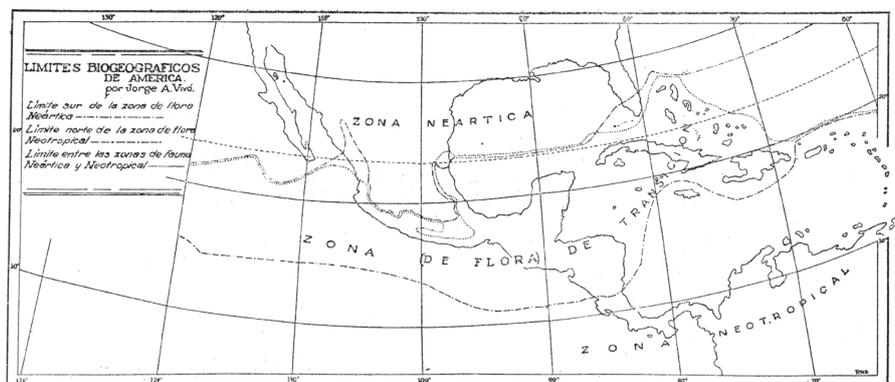


Figura 2. Zona de transición propuesta por Vivó (1943), entre las zonas Neártica y Neotropical, con base en su flora.

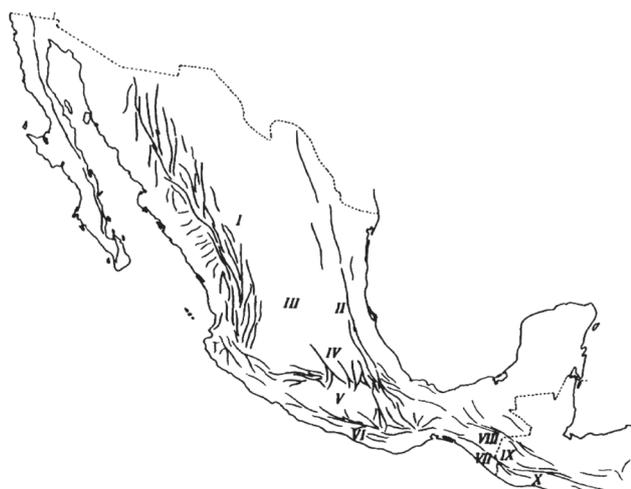


Figura 3. Zona de Transición Mexicana propuesta por Halffter (1987), con base en la entomofauna y sus sistemas orográficos: I, Sierra Madre Occidental, II, Sierra Madre Oriental; III, Altiplano Mexicano; IV, Eje Volcánico Transmexicano; V, Cuenca del Balsas; VI, Sierra Madre del Sur; VII, Sierra Madre de Chiapas; VIII, Macizo Central de Chiapas; IX y X, Núcleo Centroamericano.



Figura 4. Zona de transición propuesta por Ortega y Arita (1998), con base en la distribución de murciélagos.

reconocida también a través de taxones acuáticos como copépodos (Suárez-Morales, 2003; Suárez-Morales et al., 2004a) y peces (Miller, 1966), aunque no establecen una delimitación geográfica. Todas las propuestas coinciden en que se trata de una zona compleja, donde existe una diversidad alta, que es más bien una característica inusual que la identifica (Morrone, 2004a) y geográficamente

todas incluyen parte de las zonas tropicales de México y Centroamérica.

Reconocimiento del área como unidad biogeográfica. Se han reconocido las diferencias bióticas entre las regiones Neártica y Neotropical y se ha establecido su límite en el centro de México, sur de Florida y las Antillas (Morrone, 2001; Morrone y Escalante, 2009). Algunos autores han identificado el norte del Neotrópico como un área reconocible y la han propuesto como una o varias zonas biogeográficas. Por ejemplo, Wallace (1876) reconoció la región Tropical Norteamericana o región Mexicana (que incluye las vertientes oriental y occidental de México hasta el Darién, Panamá) y una región Antillana (restringida a las Antillas con excepción de Trinidad y Tobago, Fig. 5). Por otro lado, Morrone (2001, 2006) reconoce estos elementos en una subregión Caribeña en la que se encuentran los dominios Mesoamericano, Antillano y del noroeste de América del Sur (Fig. 6), algo muy similar a lo propuesto recientemente por Holt et al. (2013).

Es importante señalar que hay quienes piensan que las Antillas no deben ser consideradas del todo como una mezcla de las biotas de América del Norte y del Sur, pues los taxones que ahí habitan han derivado completamente de América del Sur (Savage, 1974) o como zona de transición, no posee las mismas proporciones que se presentan en la parte continental (Vivó, 1943). Sin embargo, existen modelos biogeográficos en donde se ha considerado la composición biótica de las Antillas estrechamente relacionada con la biota centroamericana (Rosen, 1975), e incluso con el norte de América del Sur (Croizat, 1976). Esto puede ser relacionado directamente con los procesos geológicos de la formación de las Antillas y Centroamérica, los que sugieren un origen Pacífico de la placa Caribe (Pindell et al., 2006).

Hasta el momento ningún trabajo ha establecido las relaciones entre los elementos que se encuentran al norte del Neotrópico. Sin embargo, es posible identificar patrones diferenciales entre los dominios (*sensu* Morrone, 2006) de acuerdo con su composición biótica, definiéndolos como elementos independientes estrechamente relacionados (Morrone, 2001).

Debido a que las explicaciones biogeográficas han sido adecuadas únicamente a ciertos grupos taxonómicos, al igual que la descripción de provincias biogeográficas; p. ej. plantas (Rzedowski, 1978), peces (Miller, 1966), herpetofauna (Smith, 1940, 1949), mamíferos (Goldman y Moore, 1945; Ryan 1953), no ha sido posible obtener un patrón general aplicable a la biota de la región. Por lo tanto, el desarrollo de modelos de consenso para el establecimiento de provincias biogeográficas (Stuart, 1964; Cabrera y Willink, 1980; Morrone, 2001, 2002, 2006) y el desarrollo de métodos que identifiquen la homología



Figura 5. Extracto de la región Neotropical propuesta por Wallace (1876), en las que se numeran las subregiones 2, Brasileña; 3, Mexicana y 4, Antillana.

biogeográfica (Morrone, 2004b), han creado un mejor entendimiento del área intentando establecer sus límites en los que varios trabajos han destacado la complejidad biogeográfica de la zona.

Homología y entendimiento de las relaciones biogeográficas

Establecer jerárquicamente las relaciones entre las áreas de endemismo es parte del reconocimiento de patrones de homología biogeográfica primaria (Morrone, 2004b). De esta forma se han reconocido 5 provincias en la Zona de Transición Mexicana (Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Transmexicano, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur), 5 provincias para el dominio Mesoamericano (Costa Pacífica Mexicana, Golfo de México, Chiapas, este de Centroamérica, Oeste del Istmo de Panamá) y la Península de Yucatán, como la única área continental agrupada dentro del dominio Antillano (Morrone, 2001, 2002; Fig. 6). Sin embargo, el reconocimiento de las relaciones entre las áreas está dado por homología secundaria (Morrone, 2004b), la cual se establece a partir de patrones dados por vicarianza, lo que permite reconocer no sólo los componentes bióticos, sino contar con métodos que permitan la reconstrucción de las relaciones entre las áreas de endemismo con base en las filogenias de los taxones que las habitan (Humphries y Parenti, 1999).

Los trabajos con base en este fundamento tuvieron

especial interés en la parte norte del Neotrópico (Rosen, 1978; Liebherr, 1991, 1994; Marshall y Liebherr, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2001), ya que incluso el primer ejemplo del establecimiento de procesos vicariantes y métodos en biogeografía cladística se realizó en esta zona (Rosen, 1978; Platnick, 1981). Además, se reconocieron los patrones mesoamericanos y se describieron las relaciones entre las áreas de distribución. Sin embargo, no existe un consenso entre las relaciones que guardan las diferentes áreas (Morrone, 2001), por lo que se considera que sigue en una etapa descriptiva.

Uno de los problemas han sido las relaciones biogeográficas de la península de Yucatán, la cual se ha relacionado directamente con las Antillas (Morrone, 2001; Suárez-Morales y Reid, 2003) o con la parte continental (Morrone et al., 1999; Marshall y Liebher, 2000; Ramírez-Barahona et al, 2009), aunque no se ha considerado si esta aparente incongruencia es producto de que se estén analizando 2 historias biogeográficas producidas por una diferencia temporal, una asociándola con las Antillas (Suárez-Morales y Reid, 2003) por su relación geológica desde el Paleoceno y una más reciente que se estableció a partir del cierre del istmo Centroamericano a finales del Plioceno.

Otro problema que se presenta es la definición de la región hacia su límite sur. Aunque se ha propuesto que hay una continuidad biogeográfica hasta la región del istmo



Figura 6. Provincias biogeográficas propuestas por Morrone (2001, 2006) en la región Caribe. Zona de Transición Mexicana: 1, Sierra Madre Occidental; 2, Sierra Madre Oriental; 3, Eje Volcánico Transmexicano; 4, Cuenca del Balsas; 5, Sierra Madre del Sur. Dominio Mesoamericano: 6, Costa Pacífica Mexicana; 7, Golfo de México; 8, Chiapas; 9, Este de Centroamérica; 10, Oeste del Istmo de Panamá. Dominio Antillano: 11, Península de Yucatán; 12, Bahamas; 13, Cuba; 14, Islas Caimán; 15, Jamaica; 16, Española; 17, Puerto Rico; 18, Antillas Menores. Dominio Noroeste de América del Sur: 19, Chocó; 20, Maracaibo; 21, Costa de Venezuela; 22, Trinidad y Tobago; 23, Magdalena; 24, Llanos venezolanos; 25, Cauca; 26, Islas Galápagos; 27, Occidente de Ecuador; 28, Ecuador árido; 29., Tumbes-Piura (Modificada de Morrone, 2001).

de Panamá (Morrone, 2001) y no sólo hasta los límites de las zonas de transición propuestas (Vivó, 1943; Halfpter, 1987; Ortega y Arita, 1998), no existe un consenso que permita definir un límite como sucede en la parte norte, el cual lo marca la zona tropical (Wallace, 1876; Vivó, 1943; Halfpter, 1987; Morrone, 2006).

Hacia el reconocimiento biótico entre México y Centroamérica

La identificación de los patrones biogeográficos y ecológicos podría ser, sin duda, uno de los criterios para la delimitación geográfica de la región, ya que pueden presentarse límites marcados por gradientes ecológicos que podrían llevar a un reconocimiento biogeográfico incluyente con respecto a la historia y la ecología, debido a que se ha demostrado que no son excluyentes (Kreft y Jetz, 2010). El nombre “Mesoamérica” por sí solo puede resultar carente de contexto biológico. Sin embargo, el definir un concepto a nivel biótico sería útil para denotar una región rica y de una historia biológica compleja,

incluso llegando a ser propuesta como una zona importante para la protección de la biodiversidad a nivel mundial (Myers et al., 2000). Por esta razón, es necesario definir una “Mesoamérica biótica” que pueda ser diferenciable de la “Mesoamérica antropológica” y de los distintos criterios utilizados para definirla y delimitarla (Kirchhoff, 1943; Romero-Contreras y Ávila-Ramos, 1999).

Sin duda, para poder llegar a una definición biótica es necesario considerar los aspectos discutidos previamente. Considerar las relaciones bióticas no es tarea sencilla, la alta tasa de dispersión es un proceso innegable dentro de la configuración biótica del área, el cual modificó considerablemente la estructura biótica desde el cierre del istmo Centroamericano (Stehli y Webb, 1985; Webb, 2006) y ha producido diferencias entre la historia geológica y los patrones generales de distribución de la biota actual (Coates y Obando, 1996; Coates, 1997; Morrone, 2001). Además, existen factores temporales que no han sido incluidos en las propuestas biogeográficas que complican el establecimiento de límites biogeográficos, debido a que pueden modificarse con el tiempo (Zunino y Zullini, 2003). También la presencia de especies con áreas de distribución restringida propias de la región (Williams et al., 2010) demuestra procesos de especiación *in situ* producidos por vicarianza que podrían ser considerados como recientes (Navarro et al., 2001) y que deben ser incluidos.

Considerando todos estos elementos podría reconocerse una “Mesoamérica biótica” en la que no existen límites fijos, sino gradientes de intercambio con zonas aledañas; al norte, en la división Neártico - Neotrópico a nivel continental (Wallace, 1876; Cabrera y Willink, 1980; Morrone, 2001), al este, la península de Yucatán donde sin duda existe una mezcla de elementos tanto continentales como antillanos (Suárez-Morales y Reid, 2003; Morrone, 2001; Vázquez-Miranda et al., 2007; Ramírez-Barahona et al., 2009) y al sur, desde la depresión de Nicaragua hasta el noroeste de América del Sur (Wallace, 1876; Vivó, 1943; Halfpter, 1987; Morrone, 2001, 2006; Holt et al., 2013) que incluye las propuestas que han sido planteadas y que podrían ser integradas e interpretadas como consenso de la información biótica que ahí se encuentra. A través del reconocimiento de la región es posible uniformizar criterios y poder concentrar esfuerzos en continuar con el conocimiento en esta importante y amenazada región (Myers et al., 2000), la cual es sin duda, una de las regiones más polémicas y aún poco conocidas del mundo.

Agradecimientos

A J. J. Morrone, D. V. Espinosa-Martínez y a 2 revisores anónimos por sus importantes comentarios en versiones previas del manuscrito. A O. Flores-Villela, D.

V. Espinosa-Martínez y N. Cortés-Rodríguez por su ayuda para localizar parte de la bibliografía utilizada en el presente trabajo. Al Conacyt y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por la beca de estudios de posgrado.

Literatura citada

- Arroyo-Cabrales, J., O. J. Polaco, C. Laurito, E. Johnson, M. T. Alberdi y A. L. Valerio-Zamora. 2007. The proboscideans (Mammalia) from Mesoamerica. *Quaternary International* 169-170:17-23.
- Baird, S. F. 1864-1872. Review of American birds in the museum of the Smithsonian Institution. Part I. North and Middle America. Smithsonian Institution, Washington, D. C. 478 p.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington, D. C. 122 p.
- Cavers, S., C. Navarro y A. J. Lowe. 2003. Chloroplast DNA phylogeography reveals colonization history of a Neotropical tree, *Cedrela odorata* L., in Mesoamerica. *Molecular Ecology* 12:1451-1460.
- Ccad (Comisión centroamericana de ambiente y desarrollo). 2002. El corredor biológico mesoamericano: una plataforma para el desarrollo sostenible regional. CBM-CCAD, Serie Técnica 01, Managua. 24 p.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y E. Ponce. 2010. Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Research* 73:464-473.
- Coates, A. G. 1997. The forging of Central America. *In* Central America. A natural and cultural history, A. G. Coates (ed.). Yale University Press, New Haven, Connecticut. p. 1-37.
- Coates, A. G. y J. A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus. *In* Evolution and environment of Tropical America, J. B. C. Jackson, A. Budd y A. G. Coates (eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois. p. 21-56.
- Croizat, L. 1976. Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas. Tomo II. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales 16:456-890.
- de Mendizábal, M. O. 1946. Influencia de la sal en la distribución geográfica de los grupos indígenas de México. *In* Obras completas, M. O. de Mendizábal (ed.). Carmen H. Vda. de Mendizábal, México, D. F. 224 p.
- Delgadillo, C. 1979. Mosses and phytogeography of the *Liquidambar* forest of Mexico. *The Bryologist* 82:432-449.
- Delgadillo, C. 1986. The Meso-American element in the moss flora of Mexico. *Lindbergia* 12:121-124.
- Escalante, P., A. G. Navarro y A. T. Peterson. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México. *In* Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 279-303.
- Ferrusquía-Villafranca, I., J. Arroyo-Cabrales, E. Martínez-Hernández, J. Gama-Castro, J. Ruiz-González, O. J. Polaco y E. Johnson. 2010. Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International* 217:23-104.
- Flores, O. A. 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna de México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 269 p.
- Flores, O. A. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Universidad Nacional Autónoma de México, Conabio, México, D. F. 439 p.
- Flores-Villela, O. y A. G. Navarro. 1993. Un análisis de los vertebrados terrestres endémicos de Mesoamérica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, Volumen Especial* 44:387-395.
- Flores-Villela, O. A. e I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. *In* Mesoamerican Herpetology. Systematics, zoogeography, and conservation, J. D. Johnson y R. G. Webb (eds.). Centennial Museum Special Publication No. 1. University of Texas at El Paso, El Paso, Texas. p. 171-181.
- Ford, S. M. 2005. The biogeographic history of Mesoamerican primates. *In* New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior, and conservation, A. Estrada, P. A. Garber, M. S. M. Pavelka y L. Luecke (eds.). Springer, New York. p. 81-114.
- García, A. 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation* 130:25-46.
- Goldman, E. A. y R. T. Moore. 1945. The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* 26:347-360.
- Gutiérrez, C. 2009. Patrones biogeográficos de la mastofauna de las zonas montañas de Mesoamérica. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 78 p.
- Halffter, G. 1961. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* 5:1-17.
- Halffter, G. 1964a. Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su entomofauna. *Anais do II Congresso Latino-Americano de Zoologia, São Paulo* 1:51-61.
- Halffter, G. 1964b. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana* 6:1-107.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35:1-64.
- Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomológica Mexicana* 39-40:219-222.

- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32:95-114.
- Holt, B. G., J. P. Lessard, M. K. Borregaard, S. A. Fritz, M. B. Araújo, D. Dimitrov, P. H. Fabre, C. H. Graham, G. R. Graves, K. A. Jönsson, D. Nogués-Bravo, Z. Wang, R. J. Whittaker, J. Fjeldså y C. Rahbek. 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science* 339:74-78.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti. 1999. Cladistic biogeography. Interpreting patterns of plant and animal distributions, second edition. Oxford University Press, New York. p. 187.
- Kirchhoff, P. 1943. Mesoamérica. *Acta Americana* 1:92-107.
- Kreft, H. y W. Jetz. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography* 37:2029-2053.
- Lasserre, G. 1976. América Media. Editorial Ariel, Barcelona, España. 430 p.
- Liebherr, J. K. 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, J. K. 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *The Canadian Entomologist* 126:841-860.
- Lott, E. J. y T. H. Atkinson. 2010. Diversidad florística. In *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica-Conabio, México, D. F. p. 63-76.
- Marshall, C. J. y J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27:203-216.
- Miller, R. R. 1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia* 4:773-802.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T-Maunuales & Tesis SEA, vol. 3, Zaragoza, España. 148 p.
- Morrone, J. J. 2002. Presentación sintética de un nuevo esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe. *PRIBES*: p. 267-275.
- Morrone, J. J. 2004a. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48:149-162.
- Morrone, J. J. 2004b. Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos 37. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 199 p.
- Morrone, J. J. 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.
- Morrone, J. J. y T. Escalante. 2009. *Diccionario de biogeografía*. Las prensas de Ciencias. México, D. F. 230 p.
- Morrone, J. J., D. Espinoza, C. Aguilar y J. Lorente. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist* 44:507-514.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano y H. Benítez. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. *Wilson Bulletin* 113:363-372.
- Ortega, J. y H. T. Arita. 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. *Journal of Mammalogy* 79:772-781.
- Peterson, A. T. y A. G. Navarro. 2000. Western Mexico: a significant centre of avian endemism and challenge for conservation action. *Cotinga* 14:42-46.
- Pindell, J., L. Kennan, K. P. Stanek, M. V. Maresch y G. Draper. 2006. Foundations of Gulf of Mexico and Caribbean evolution: eight controversies resolved. *Geologica Acta* 4:303-341.
- Platnick, N. I. 1981. Widespread taxa and biogeographic congruence. In *Advances in cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*. New York Botanical Garden, V. A. Funk y D. R. Brooks (eds.). Willi Hennig Society, New York. p. 223-227.
- Ramírez-Barahona, S., A. Torres-Miranda, M. Palacios-Ríos e I. Luna-Vega. 2009. Historical biogeography of the Yucatan Peninsula, Mexico: a perspective from ferns (Monilophyta) and lycophods (Lycophyta). *Biological Journal of the Linnean Society* 98:775-786.
- Ríos-Muñoz, C. A. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2012. Patterns of species richness and biogeographic regionalization of the avifaunas of the seasonally dry tropical forest in Mesoamerica. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 47:171-182.
- Romero-Contreras, T. y L. Ávila-Ramos. 1999. Mesoamérica: Historia y reconsideración del concepto. *Ciencia ergo sum* 6:233-242.
- Rosen, D. E. 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology* 24:431-464.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* 27:159-188.
- Ryan, R. M. 1953. The biotic provinces of Central America as included by mammalian distribution. *Acta Zoológica Mexicana* 6:1-55.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1991a. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana* 15:47-64.
- Rzedowski, J. 1991b. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14:3-21.
- Smith, H. M. 1940. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 2:103-110.

- Smith, H. M. 1949. Herpetogeny in Mexico and Guatemala. *Annals of the Association of American Geographers* 39:219-238.
- Stehli, F. G. y S. D. Webb. 1985. A kaleidoscope of plates, faunal and floral dispersals, and sea level changes. *In* The great American biotic interchange, F. G. Stehli y D. Webb (eds.). Plenum Press, New York. p. 3-16.
- Stuart, L. C. 1964. Fauna of Middle America. *In* Handbook of Middle American Indians. Vol. 1, R. C. West (ed.). University of Texas Press, Austin, Texas. p. 316-363.
- Suárez-Morales, E. y J. W. Reid. 2003. An updated checklist of the continental copepod fauna of the Yucatan Peninsula, Mexico, with notes on its regional associations. *Crustaceana* 76:977-991.
- Suárez-Morales, E., J. W. Reid, F. Fiers y T. M. Iliffe. 2004. Historical biogeography and distribution of the freshwater cyclopine copepods (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopinae) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Biogeography* 31:1051-1063.
- Savage, J. M. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 4:719-766.
- Savage, J. M. 1974. The isthmian link and the evolution of Neotropical mammals. *Contributions in Science, Los Angeles County Natural History Museum* 260:1-51
- Savage, J. M. 1982. The enigma of the Central America Herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:464-547.
- Simpson, G. G. 1964. *Evolución y geografía: historia de la fauna de América Latina*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires. 86 p.
- Townsend, C. H. T. 1895. On the bio-geography of Mexico, Texas, New Mexico, and Arizona with special reference to the limits of the life areas, and a provisional synopsis of the bio-geographic divisions of America. *Transactions of the Texas Academy of Science* 1:71-96.
- Vázquez-Miranda, H., A. G. Navarro y J. J. Morrone. 2007. Biogeographical patterns of the avifaunas of the Caribbean basin islands: a parsimony perspective. *Cladistics* 22:1-21.
- Vivó, J. A. 1943. Los límites biogeográficos en América y la zona cultural mesoamericana. *Revista Geográfica* 3:109-131.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals*. Vol. 2. Harper & Brothers Publishers, New York. 607 p.
- Watson, D. M. y A. T. Peterson. 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. *Ecography* 22:582-589.
- Webb, S. D. 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:245-257.
- Wilkerson, S. J. 2000. Mesoamérica aun sin Mesoamérica. *Dimensión Antropológica* 19:153-166.
- Williams, J. N., J. H. Viers y M. W. Schwartz. 2010. Tropical dry forest trees and the relationship between local abundance and geographic range. *Journal of Biogeography* 37:951-959.
- Winker, K. 2011. Middle America, not Mesoamerica, is the accurate term for biogeography. *The Condor* 113:5-6.
- Zunino, M. y A. Zullini. 2003. *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica. México D. F. 359 p.