

## FOCUS ARTICLE

**Revalorando la historia de los taxones en la reconstrucción biogeográfica**

Ana L. Silva-Galicia

La biogeografía estudia la distribución de los seres vivos a través del tiempo y el espacio (Bueno y Llorente 2000, Lomolino et al. 2006). Como es sabido, hay una división artificial en esta ciencia: la biogeografía ecológica y la histórica (Crisci 2001, Morrone 2007). Mientras la primera centra su estudio en escalas espacio-temporales cortas, la segunda se enfoca al análisis de patrones y procesos acontecidos en periodos de tiempo relativamente grandes y a escalas continentales o regionales.

Pero aún dentro de la biogeografía histórica falta integrar enfoques, especialmente aquellos que hacen referencia a la reconstrucción de la historia de un linaje y por otro lado, a los que se refieren a la reconstrucción de la historia de un lugar o un área (Hovenkamp 1997, 2001, Crisci 2001, Brown 2003, Lomolino et al. 2006).

La historia de un lugar es la historia de la Tierra en sí misma, es decir, los cambios que ha experimentado una área geográfica —características geológicas, ambientales, etc. — y sus relaciones con otras áreas, lo que en última instancia es la base que influye en el desarrollo de comunidades bióticas. Mientras que la historia de un linaje incluye tanto los cambios evolutivos que ocurren en las características intrínsecas de un taxón, como su distribución geográfica y los eventos históricos

que la han moldeado. Estos enfoques pueden y han sido investigados sin referencia uno de otro, sin embargo, es un reto importante descubrir las relaciones entre ambas historias y así poder complementarlas (Lomolino et al. 2006).

Este trabajo pretende analizar las contribuciones más importantes a lo largo de la historia de la biogeografía que han llevado a dar mayor énfasis al estudio de la historia de las áreas y, por el contrario, a la pérdida del interés en el enfoque de la historia de los taxones. También se busca destacar las cualidades que tendría un programa de investigación en el cual se incluya la perspectiva de la historia de los taxones. Finalmente se discuten algunas opciones ante la aparente falta de las bases para un programa unificado.

**ESTUDIO Y RECONSTRUCCIÓN DE LA HISTORIA DE LAS ÁREAS: RAÍCES HISTÓRICAS**

Los inicios de la biogeografía se remontan a narraciones judeocristianas de carácter dispersalista y referidas muchas veces a taxones en particular; según los cuales, lugares como el Edén bíblico sirvieron como centros de origen y punto de dispersión para los animales que actualmente poblan la Tierra. (Bueno et al. 1999, Bueno y Llorente 2000). Estas ideas permanecieron incluso hasta la época de Lin-

neo, quien concebía a la naturaleza como un acto divino (Bueno et al. 1999).

A mediados del siglo XVII, el dispersalismo estaba vigente pero ya no era asociado a causas divinas. En la última edición de *El origen de las especies*, Darwin atribuyó la distribución actual de las especies a eventos de migración ocurridos en el pasado. Por su parte, Wallace desarrollo y consolidó la misma idea de migración sobre una geografía estable y la selección natural como proceso causal (Bueno et al. 1999, Morrone 2007).

A mediados del siglo XX surgieron explicaciones alternas al dispersalismo, pero ninguno de los autores en oposición tuvo tanto eco como el que gozó L. Croizat (Morrone 2004a). Su aportación más importante fue la panbiogeografía (Croizat, 1964), según la cual las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas, por lo que la vicarianza cobra un papel muy importante. En su búsqueda de una metodología que refutara la explicación dispersalista, Croizat desarrolló el método de trazos, cuyo propósito es reconocer patrones de distribución de diferentes especies (Morrone 2004a).

La aportación de Croizat fue relevante porque permitió valorar el espacio geográfico (Craw et al. 1999) e incluir más de un taxón en su metodología. Sin embargo no fue bien recibida principalmente porque le restaba importancia a la dispersión, excluía el sustento filogenético y, quizá la razón principal, se expresaba de manera franca y brutal de aquellos que criticaban su obra

o aplicaban metodologías dispersalistas (Morrone 2002).

Un grupo conformado por D. Rosen, G. Nelson y N. Platnick, del American Museum of Natural History de Nueva York, intentó retomar y popularizar las ideas panbiogeográficas sin mucho éxito, debido en gran medida al temperamento de Croizat (Morrone 2004a). Una de las aportaciones más significativas fue el libro *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance* publicado en 1981 por Nelson y Platnick (Morrone 2004a). En éste se proponía la conjunción metodológica del análisis de trazos de Croizat, la sistemática filogenética de W. Hennig y el paradigma de la tectónica de placas de A. Wegener; todo bajo la perspectiva teórica de K. Popper. El enfoque fue denominado "biogeografía de la vicarianza". La publicación molestó mucho a Croizat quien, en un artículo de 1982, negó el hecho de que sus ideas convergieran con las de Hennig. De este modo, cortó la relación que durante casi diez años había mantenido con el grupo del American Museum (Morrone 2004a, Lomolino et al. 2006).

Actualmente tanto la panbiogeografía como la biogeografía cladística son programas vigentes y han sido integrados para conformar diferentes etapas de un análisis biogeográfico evolutivo; cuyos resultados son considerablemente más robustos (Morrone y Crisci 1995, Morrone 2007).

En esencia, ambas perspectivas intentan reconocer patrones de distribución y

reconstruir historias biogeográficas generales capaces de explicar los escenarios observados (Zunino y Zullini 2003). En otras palabras, ello remite a un solo elemento: reconstruir la historia de la Tierra (Hovenkamp 1997).

### **ESTUDIO Y RECONSTRUCCIÓN DE LA HISTORIA DE LOS TAXONES: RAÍCES HISTÓRICAS**

Como se señaló anteriormente, los inicios de la biogeografía fueron de carácter dispersalista. Los estudios de Darwin y Wallace tuvieron por objetivo el descubrimiento de los centros de origen. Presumiblemente, éstos fueron cuna de especies ancestrales desde donde se dispersaron atravesando barreras preestablecidas (Crisci 2001, Morrone 2002).

En el siglo XX la tradición dispersalista continuaba presente. El libro *Climate and evolution*, publicado en 1915 por W.D. Matthew, influyó profundamente en las ideas de diversos autores, entre ellos G. G. Simpson y E. Mayr (Nelson y Ladiges 2001, Morrone 2002). Matthew y sus seguidores postularon diferentes regiones del mundo como centros de origen; e incluso, basados en sus resultados, rechazaron abiertamente la teoría de la tectónica de placas (v. gr. Simpson 1953 en Nelson y Ladiges 2001).

En un sentido completamente diferente, Hennig propuso una metodología para estudiar la distribución geográfica de un grupo a la luz de su filogenia (Morrone 2002). Pero fue L. Brundin quien desarrolló ampliamente esta propuesta, conocida actualmente como biogeografía

filogenética (Lomolino et al. 2006).

Brundin publicó en 1965 uno de los primeros trabajos donde quedó manifiesta la importancia de las relaciones filogenéticas en conjunto con la distribución geográfica para entender la historia evolutiva de un grupo. Y si bien explicó parte de la distribución con argumentos dispersalistas, también fue de los primeros en discutir sus observaciones fundamentándose en la, entonces reciente, tectónica de placas (Lomolino et al. 2006).

Según reconocen Zunino y Zullini (2003), actualmente los análisis de biogeografía filogenética se distinguen por la adopción de dos criterios: la regla de progresión corológica y la vicarianza. La primera es la representación espacial de la “regla de desviación” de la cladística y la segunda refiere que, a pesar de postular eventos de dispersión, la biogeografía filogenética asume que la presencia de grupos hermanos en áreas separadas puede ser resultado de la fragmentación de biotas previamente unidas.

La biogeografía filogenética considera que rescatar la parte espacial es importante en la reconstrucción jerárquica de la historia de grupos monofiléticos. En última instancia esto permitiría el reconocimiento de los procesos causales que les dieron origen (Brundin 1972).

Hace poco más de veinte años surgió una disciplina cuyo interés se centra en la historia de los taxones y específicamente de sus relaciones intraespecíficas: la filogeografía (Vázquez-Domínguez et al. 2009). Ésta estudia la

distribución geográfica de linajes de genes dentro y entre especies cercanamente relacionadas (Avice 2000). Esta disciplina explica la distribución geográfica en referencia a una historia de la Tierra ya reconocida y también evoca términos como dispersión o colonización para explicar la presencia de los linajes en determinadas áreas.

Actualmente, la biogeografía filogenética, la filogeografía y en general el interés en la reconstrucción de la historia de los taxones, no gozan de mucho éxito a pesar de estar basados en sustentos filogenéticos sólidos, la tectónica de placas y la geología histórica cuya validez ha sido comprobada. La razón, según algunos autores, es que tiene fuertes cimientos dispersalistas (Crisci 2001, Morrone 2002).

### **¿DIFERENTES HISTORIAS O DIFERENTES PERSPECTIVAS?**

Lo reseñado en los apartados anteriores no corresponde a dos historias diferentes, sino a versiones complementarias de una misma historia en común: la historia de la vida en la Tierra (ver Brown 2003; p. 279 para una opinión contrastante).

De acuerdo con Hovenkamp (1997), la biogeografía histórica tiene dos propósitos: uno de ellos es reconocer la historia de la Tierra con base en evidencia biológica y el segundo es dilucidar la historia de uno o más organismos con base en el conocimiento que se tiene de la Tierra. Ambas perspectivas requieren datos y metodologías distintas.

Como fue anteriormente mencionado, para la reconstrucción de la historia de un área se requieren al menos dos taxones habitando la misma área; ello ayudará a encontrar patrones que remitan a la explicación de un solo elemento. En este sentido, la distribución geográfica de un solo taxón no se considera evidencia suficiente. Por otro lado, para reconstruir la historia de los taxones en el espacio lo primordial es conocer sus relaciones filogenéticas. Se reconocen primero los elementos que puedan explicarse de acuerdo con un marco de referencia previo (*i.e.* eventos vicariantes) y los restantes se podrán atribuir a eventos de dispersión, extinción o estasis (Hovenkamp 1997).

En otras palabras, el objetivo de descubrir la historia de un único taxón no es *per se* relatar la historia de los lugares donde este se distribuye; sino es encontrar — de ser posible — todos los eventos que actuaron para conformar la distribución que actualmente presenta. Aunque, a su vez, dicha información puede ser complementaria a la de un patrón ya conocido o quizá incluso abrir la pauta para el descubrimiento de uno nuevo. A continuación, un ejemplo.

Las zonas de transición entre la selva amazónica y los bosques andinos constituyen una serie de montañas y pequeñas cordilleras cuyo origen se remonta a orogenias secundarias y erosión posterior a la formación de los Andes (Sauer 1971 en Roberts et al. 2007). Específicamente en la región entre Tarapoto y Moyobamba, en Perú, la vegetación de la zona montañosa está caracterizada por bosque de

niebla y bosque de niebla premontano, mientras que la vegetación de los valles está representada por bosque tropical seco (Roberts et al. 2007). Esta zona posee numerosas especies de anfibios, particularmente ranas del género *Epipedobates* (Dendrobatidae) que se distribuyen también en zonas bajas (i.e. región Amazónica) (Roberts et al. 2006, 2007). Con base en estudios filogenéticos, se encontró que las poblaciones ancestrales se distribuían en el área Amazónica y que las especies de las tierras altas provienen de uno o unos cuantos eventos de dispersión desde las tierras bajas hacia una determinada área de la zona de transición, donde se dispersaron y posteriormente diversificaron por vicarianza (Roberts et al. 2006, 2007).

Las zonas de transición, como la antes mencionada, constituyen lo que W. Heald (1967) ha denominado como “islas de cielo” (McCormack et al. 2009). Estas áreas son hábitats situados a altas elevaciones rodeados por condiciones ambientalmente disímiles, que los mantienen parcialmente aislados de los hábitats adyacentes. Al igual que las islas oceánicas, las islas de cielo son generadoras de diversidad y representan un gran potencial para el estudio de procesos ecológicos y evolutivos (McCormack et al. 2009).

Las islas de cielo entre las regiones Amazónica y Andina también fueron escenario para la diversificación de una porción de la avifauna suramericana (Fjeldsa 1994). Esto podría constituir el inicio de una investigación para conocer qué otros grupos diversificaron ahí

y cuantas especies endémicas alberga esa zona o incluso se puede recurrir a la biogeografía cladística para conocer, por ejemplo, la relación de las áreas en las que se distribuyen los diferentes grupos.

### **RECONSIDERANDO LA HISTORIA DE LOS TAXONES EN LA RECONSTRUCCIÓN BIOGEOGRÁFICA**

Dado lo que se mencionó anteriormente, se ha sugerido una visión integral de la reconstrucción biogeográfica que esté basada en el reconocimiento y estudio de las biotas (Morrone y Crisci 1995, Morrone 2001, 2007). Para tal fin, estos autores sugirieron la unión de la panbiogeografía y la biogeografía cladística en una metodología equiparable a un análisis filogenético: el análisis biogeográfico evolutivo. Según éste, se reconocen homologías biogeográficas primarias ayudados con la panbiogeografía y se corroboran mediante la biogeografía cladística (Morrone y Crisci 1995, Morrone 2001, 2004b, 2007).

Esta perspectiva tiene grandes ventajas y expectativas (ver Morrone 2007). Pero a pesar del gran esfuerzo por difundir la idea de la reconstrucción de historias basadas en biotas, los estudios biogeográficos no siempre se realizan de esta manera. Hay autores que desean explorar la historia de la distribución de su grupo de estudio, i.e. la historia del taxón en el tiempo y el espacio. Ejemplo de ello son los sistemáticos que luego de conocer las relaciones filogenéticas de su taxón de interés, desean explorar la parte

biogeográfica y saber cómo han influido los sucesos históricos en la distribución: ¿La distribución geográfica actual de Bromeliaceae y Rapataceae entre América del Sur y África está debida a eventos vicariantes antiguos o episodios recientes de dispersión a larga distancia? (Givnish et al. 2004), ¿cuáles fueron los eventos geológicos y ecológicos que influyeron en la especiación de ranas del género *Pseudacris*? (Moriarty et al. 2007), ¿cuál es la historia evolutiva de lagartijas de los géneros *Pholidobolus* y *Macropholidus* en los Andes? (Torres-Carvajal y Mafla-Endara, 2013), entre otros ejemplos.

Según lo anterior, es válido cuestionarse ¿No es mejor seguir una metodología un tanto más consensuada para el estudio y reconstrucción de la historia de los taxones? Esta autora tiene la percepción, quizá errónea, de que hay muchos más investigadores estudiando sus propios grupos y trabajando “por su cuenta”, que aquellos que están integrando la información necesaria para los análisis biogeográficos tradicionales (*i.e.* panbiogeografía y/o biogeografía cladística). El contar con tal metodología permitiría generar mayor cantidad de información y en última instancia hacer comparaciones válidas para integrarlas a un marco general de referencia.

Si bien esto puede parecer una tarea casi imposible de realizar, puesto que la diversidad de organismos, sus adaptaciones y sus distribuciones geográficas así lo sugieren, existe un par de propuestas metodológicas –a

continuación reseñadas– que podrían aplicarse indistintamente del grupo estudiado y contando con requerimientos básicos.

La primera propuesta incluye un componente metodológico que sugiere rescatar la parte espacial, pero también plantea una visión teórica interesante. En un par de contribuciones, Hovenkamp (1997, 2001) hace hincapié en la distinción de la historia de los taxones y de las áreas, además plantea la reconsideración de algunos supuestos de la analogía entre la biogeografía y la sistemática filogenética. Sus cuestionamientos se enfocan en el tratamiento de las áreas como análogas de los taxones; los taxones como equivalentes a los caracteres y la evolución de las áreas. Según el primer planteamiento, Hovenkamp (1997) sugiere que la postulación de áreas de endemismo se debe hacer con base en un análisis riguroso. En cuanto a la segunda, argumenta que los taxones tienen mayor movilidad entre las áreas que los caracteres entre los taxones; por lo que la distinción entre sinapomorfía vs. homoplasia puede llegar a ser más lábil. Por último, el autor señala que el hecho de que “la historia de la Tierra influya en la historia de la vida y ésta sea divergente, no es necesariamente correcto? que la historia de la Tierra deba representarse en un cladograma (Hovenkamp 1997, p. 69)” es decir, que ésta también sea divergente.

Respecto a su aporte metodológico, Hovenkamp (1997, 2001) enfatiza la búsqueda y estudio de los eventos vicariantes más que la relación entre las áreas de endemismo.

Continuando con esta línea, Arias et al. (2011) desarrollaron una aplicación computacional llamada "Vicariance Inference Program (VIP)", que realiza un análisis espacial de vicarianza con la información filogenética de un clado en conjunto con la distribución espacial (i.e. coordenadas geográficas) de las especies para encontrar disyunciones entre taxones hermanos. Los autores reconocen que el VIP muestra las "barreras" a la distribución geográfica, más no los "eventos vicariantes", con ello asumen que las especies pueden haber estado afectadas por un evento vicariante o pudieron haber cruzado una barrera y especiado posteriormente (Arias 2011); en todo caso, el resultado geográfico es el mismo.

La segunda propuesta metodológica fue publicada por Struwe et al. (2011). Está basada en sustentos estadísticos y tiene un enfoque biogeográfico-ecológico, pues involucra el uso de información bioclimática y, de contar con ello, datos edafológicos, geológicos, de vegetación, entre otros. El método, denominado "Spatial evolutionary and ecological vicariance analysis (SEEVA)", tiene como premisa que los nodos en un cladograma representan eventos vicariantes geográficos y/o ecológicos que dividieron a los taxones involucrados, por lo que a cada evento de especiación corresponde uno de diversificación geográfica o ambiental. La prueba de hipótesis involucra un modelo nulo que supone que la divergencia, ya sea geográfica o ecológica, es independiente de la filogenética (Struwe et al. 2011, p. 1845).

Para evaluar la asociación ambiental con una división filogenética particular, Struwe et al. (2011) comparan perfiles ambientales (caracterización ambiental de todas las localidades en donde se distribuye un taxón). Las comparaciones comienzan en cada par de especies hermanas y prosiguen con los nodos internos. Al realizar éstas últimas, los autores suman los perfiles ambientales de las especies involucradas en la disyunción. Por ejemplo, si la especie A es filogenéticamente más cercana a la especie B y por otro lado, C está más relacionada con D, el SEEVA suma los perfiles ambientales y compara (A+B) contra (C+D). Quizá estadísticamente esto sea un procedimiento normal sin ninguna consecuencia más allá de una gran desviación estándar en el perfil de un nuevo grupo si es que ambas especies habitan ambientes disímiles; sin embargo, filogenéticamente esto tiene poco sentido, pues no se puede hablar de ambientes ancestrales empleando evidencias actuales. A continuación un ejemplo que aclara este punto: si la especie A se distribuye actualmente en un área con clima característico de tropical perennifolio y la especie B en climas más secos, como el de bosque tropical caducifolio, sus perfiles ambientales en conjunto serían estadísticamente muy dispares y más aún, con ello no tenemos la certeza saber si la suma de ambos perfiles representa el ambiente en el que vivía el ancestro de esas dos especies.

## CONCLUSIONES

La corriente dispersalista en muchas de sus metodologías no tiene la habilidad de develar patrones de distribución, en todo caso es preferible enmarcarse en un marco teórico vicariancista y emplear sus diferentes metodologías.

Por otro lado, no se debe perder de vista que la biogeografía histórica tiene dos grandes objetivos y si bien para algunos investigadores estos no son compatibles, la reunión de una mayor cantidad de información para integrar en un estudio comparativo puede evidenciar patrones a cierta escala.

La propuesta aquí sustentada no pretende ser la resurrección de una metodología para la búsqueda de áreas ancestrales o centros de origen. El objetivo es generar una reflexión acerca del papel que tendría la historia de los taxones en la reconstrucción biogeográfica tomando en cuenta las evidencias filogenéticas, tectónicas y principalmente geográficas; asumiendo que los taxones han protagonizado tanto eventos de dispersión como de vicarianza.

## REFERENCIAS

Arias JS. 2011. A primer in phylogenetic biogeography using the spatial analysis of vicariance. Retrieved from: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/vip/primer.pdf>

Arias JS, Szumik CA, P Goloboff. 2011. Spatial analysis of vicariance: A method for using direct geographical information in historical

biogeography. *Cladistics*. 27: 617-628.

Avice JC. 2000. *Phylogeography. The history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge. United Kingdom. 447 p.

Brown JH. 2003. *Macroecología*. Fondo de Cultura Económica México, D.F.

Brundin L. 1965. On the real nature of transantartic relationships. *Evolution*. 19: 496-505.

Brundin L. 1972. Evolution, causal biology and classification. *Zoologica scripta* 1: 107-120.

Bueno A, Llorente BJ. 2000. Una visión histórica de la biogeografía dispersionista con críticas a sus fundamentos. *Caldasia*. 22 (2): 161-184.

Bueno AA, Morrone JJ, Luna-Reyes MM, Pérez-Malvárez C. 1999. Raíces históricas del concepto de centro de origen en la biogeografía dispersionista: del Edén Bíblico al modelo de Darwin-Wallace. *Science and Technology Perspectives*. 3: 27-45.

Craw RC, Grehan JR, Heads MJ. 1999. *Panbiogeography: tracking the story of life*. Oxford Biogeography Series 11. Oxford University Press, New York. 229 p.

Crisci JV. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 157-168

Croizat L. 1964. *Space, time and form: the biological synthesis*. Published by the author. Caracas, 881 p.

Fjeldsa J. 1994. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for

- conservation priorities. *Biodiversity and conservation*. 3: 207-226.
- Givnish TJ, Millam KC, Evans TM, Hall JC, Pires JC, Berry PE, KJ Sytsma. 2004. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South America-African disjunctions in Rapataceae and Bromeliaceae based on ndhF sequence data. *International Journal of Plant Sciences*. 165 (4 suppl): S35-S54.
- Heald W. 1967. Sky island. Princeton, New Jersey. *Van Nostrand*. 114-126 p.
- Hovenkamp P. 1997. Vicariance events not areas should be used in biogeographical analysis. *Cladistics* 13: 67-79.
- Hovenkamp P. 2001. A direct method for the analysis of vicariance patterns. *Cladistics* 17: 260-265.
- Lomolino MV, Riddle BR, Brown JH. 2006. *Biogeography*. Sinauer Associates. Third edition. Massachusetts. 845 p.
- McCormack JE, Huang H, Knowles LL. 2009. Sky islands. In: Gillespie RG and DA Clague. (eds.), *Encyclopedia of Islands*. University of California Press. 839-843.
- Moriarty LE, Lemmon AR, Cannatella DC. 2007. Geological and climatic forces driving speciation in the continentally distributed trilling chorus frogs (*Pseudacris*). *Evolution*. 61(9): 2086-2103.
- Morrone JJ 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and distributions*. 7: 297-300.
- Morrone JJ 2002. El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. 61 (3-4): 1-14.
- Morrone JJ 2004a. *Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida*. Cuadernos del Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. P. 24-48.
- Morrone JJ 2004b. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología* 48(2): 1449-162
- Morrone JJ 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 509-520.
- Morrone JJ y JV Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 26: 373-401.
- Nelson G, Ladiges P. 2001. Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited. *Australian Journal of Botany*. 49: 389-409.
- Roberts JL, Brown JL, May R, Arizabal W, Schulte R, Summers K. 2006. Genetic divergence and speciation in lowland and montane Peruvian poison frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 41(1): 149-164.
- Roberts JL, Brown JL, Schulte R, Arizabal W, Summers K. 2007. Rapid diversification of colouration among populations of a poison frog isolated on sky peninsulas in the central cordilleras of Peru. *Journal of Biogeography*. 34: 417-426.
- Struwe L, Smouse PE, Heinberg E, Haag S,

- Lathrop RG. 2011. Spatial evolutionary and ecological vicariance analysis (SEEVA), a novel approach to biogeography and speciation research, with an example from Brazilian Gentianaceae. *Journal of Biogeography*. 38: 1841-1854.
- Torres-Carvajal O, Mafla-Endara P. 2013. Evolutionary history of Andean Pholidobolus and Macropholidus (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 68: 212-217.
- Vázquez-Domínguez E, Castañeda-Rico S, Garrido-Garduño T, Gutiérrez-García TA. 2009. Avances metodológicos para el estudio conjunto de la información genética, genealógica y geográfica en análisis evolutivos y de distribución. *Revista Chilena de Historia Natural*. 82: 577-297.
- Zunino M, Zullini A. 2003. *Biogeografía, la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica. P. 241-276.

---

**Ana L. Silva-Galicia**

Laboratorio de Recursos Naturales  
Unidad de Biotecnología y Prototipos  
Facultad de Estudios Superiores Iztacala  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Av. de los Barrios No. 1, Los Reyes Iztacala, 54090,  
Tlalnepantla de Baz, Estado de México, México.

silvagalicia.al@gmail.com