

BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LOS DESIERTOS CÁLIDOS DE NORTEAMÉRICA

BRETT R. RIDDLE¹ Y DAVID J. HAFNER²

¹ Department of Biological Sciences, University of Nevada, Las Vegas, 4505 Maryland Pkwy., Las Vegas, NV 89154, USA;

² New Mexico Museum of Natural History, 1801 Mountain Road NW, Albuquerque, NM 87104, USA,
correos: brett.riddle@unlv.edu, david.hafner@state.nm.us

Resumen-Los desiertos de Norteamérica han motivado esfuerzos diversos para explicar su origen y evolución. En este capítulo revisamos brevemente la historia de la investigación de la evolución y la filogeografía de estos desiertos; describimos también un acercamiento del cinco-pasos que hemos encontrado adecuado para la reconstrucción de la historia filogeográfica detallada de linajes específicos y para revelar las relaciones históricas entre áreas del endemismo dentro de los desiertos cálidos. Como se ha propuesto en estudios anteriores de porciones de esta biota, nuestros resultados (basados en 22 clados [74 taxa] de mamíferos, pájaros, reptiles, anfibios, y plantas) sugieren una historia biogeográfica compleja de esta región, aunque con gran apoyo sobre el efecto de varios eventos vicariantes importantes en la diversificación y el ensamblaje de la biota de las regiones áridas. Los resultados señalan cuatro áreas importantes de endemismo entre el biota de los desiertos cálidos: *Continental Este* (subregions de Trans-Pecos + Coahuila + Zacatecas); *Continental Oeste* (subregions de Sonora + Colorado); *Peninsular Sur* (subregions de Magdalena + San Lucas); y *Peninsular Norte* (= subregion de Cirios). Asimismo, apoyan fuertemente la distinción evolutiva del Desierto Peninsular de Baja California. Presentamos un resumen de eventos vicariantes propuestos entre las cuatro áreas de endemismo, así como un modelo del vicarianza histórica que asocia dichos eventos a los resultados de un Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA).

Palabras clave: biogeografía histórica, filogeografía, desiertos Norteamérica

Abstract-The North American deserts have invited diverse efforts to explain their origin and evolution. Herein we review briefly the history of investigation of the evolution and phylogeography of North American deserts, and outline a five-step approach that we have found successful in reconstructing the detailed phylogeographic history of specific lineages and revealing historical relationships among areas of endemism within the North American warm regional deserts. As has been suggested in previous studies of portions of this biota, our results (based on 22 clades [74 taxa] of mammals, birds, reptiles, amphibians, and plants) suggest a complex biogeographic history of this region, but with substantial support for the influence of several major vicariant events in the diversification and assembly of the aridlands biota. Four major areas of endemism among the warm-desert biotat are indicated: *Continental Este* (Trans-Pecos + Coahuila + Zacatecas subregions); *Continental Oeste* (Sonora + Colorado subregions); *Peninsular Sur* (Magdalena + San Lucas subregions); and *Peninsular Norte* (= Cirios subregion). The evolutionary distinctiveness of the Baja California Peninsular Desert is strongly supported. We present a summary of postulated vicariant events among the four areas of endemism, and a model of historical vicariance associating those events with the results of a Brooks Parsimony Analysis (BPA).

Key words: historical biogeography, phylogeography, North American deserts

INTRODUCCIÓN

Los desiertos de Norte América (noroeste de México y suroeste de Estados Unidos) han motivado diversos esfuerzos para explicar su origen y evolución. En su estudio pionero sobre la vegetación desértica de Norteamérica, Shreve (1942) enfatizó la existencia de formas de vida y especies dominantes de plantas adaptadas a ambientes áridos que mostraban una uniformidad relativa dentro de las regiones áridas, reconociendo un desierto frío (Great Basin) y tres cálidos (Chihuahuan, Mojave, Sonoran) (Fig. 1). Aunque Shreve (1942:211) específicamente señaló que estos desiertos son "... como cualquier otra región natural en cuanto a que no presentan fronteras definidas ..." y añadió (p. 215) que "no es posible aun establecer ... hasta qué punto las

diferencias [entre regiones] han sido determinadas por factores históricos," sí describió bordes específicos a regiones homogéneas, y sólo incluyó la sucesión de comunidades como un proceso histórico. A lo largo del tiempo, y en contra de la intención original de Shreve, las fronteras específicas de estas áreas supuestamente homogéneas se convirtieron en un dogma ampliamente aceptado.

En general, no es posible una demarcación exacta entre taxones o regiones desérticas y no desérticas, la cual depende en gran medida del grupo taxonómico del que se trate. Existe un alto grado de superposición en la distribución entre las regiones de desierto y los pastizales adyacentes, el chaparral, y las comunidades de matorral espinoso; asimismo, el punto de

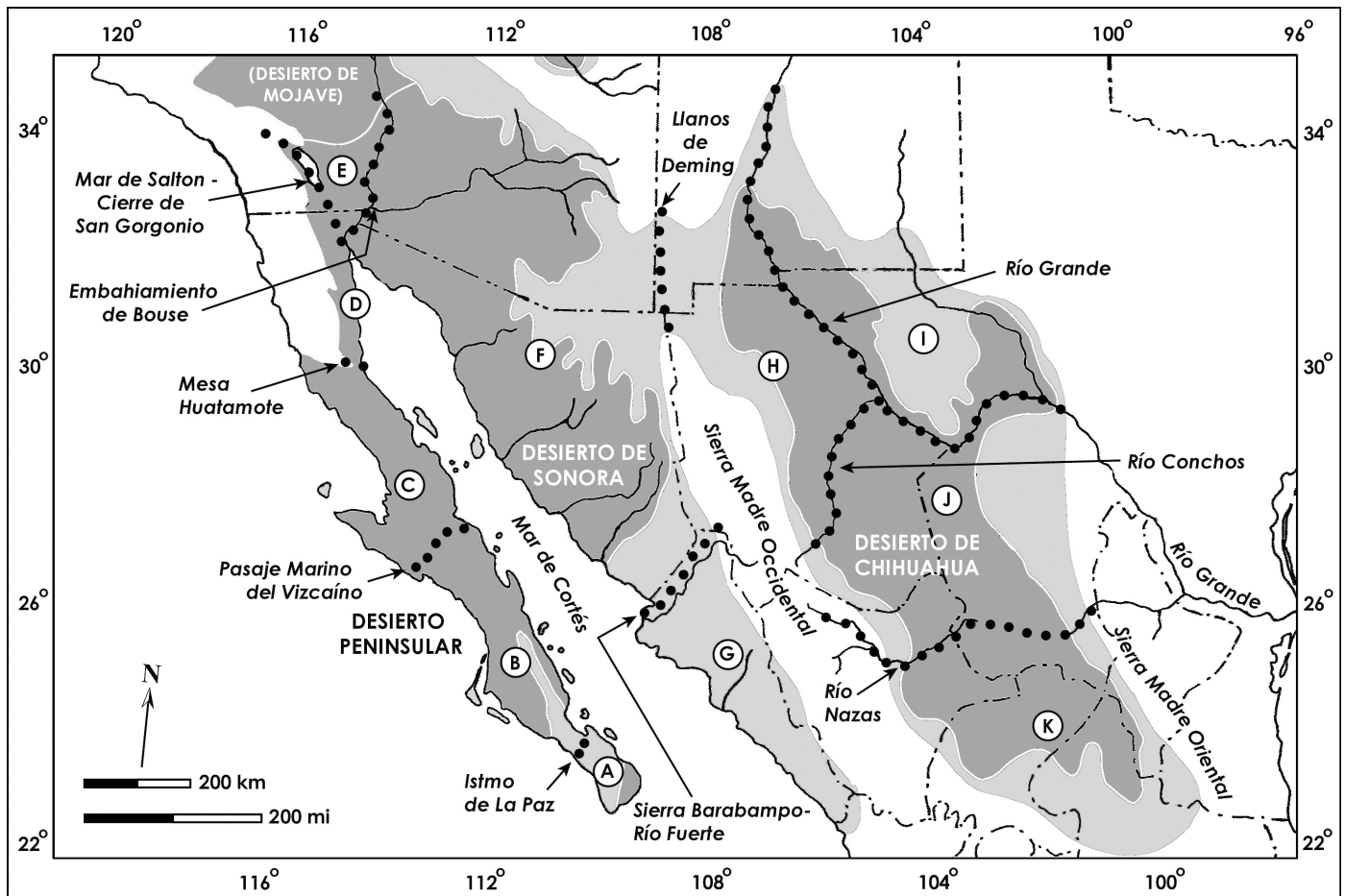


Figura 1. Desiertos cálidos regionales de Norte América delineados por Shreve (1942; sombreado oscuro), incluyendo actualizaciones recientemente sugeridas (sombreado claro). Se indican un Desierto Peninsular separado del de Sonora (Hafner y Riddle, 1997) y se añade la unidad de matorral espinoso de Sinaloa (Hafner y Riddle, 2005). Las letras A-K muestran áreas de distribución separadas por barreras históricas a la distribución ya sea conocidas o propuestas: A = San Lucas, B = Magdalena, C = Cirios, D = San Felipe, E = Colorado, F = Sonora, G = Sinaloa, H = Chihuahua, I = Trans-Pecos, J = Coahuila, K = Zacatecas.

contacto exacto entre taxones hermanos de regiones desérticas vecinas varía considerablemente, lo que refleja el carácter idiosincrático de la historia de cada taxón.

Brown (1995:191) planteó un reto para los filogeógrafos cuando expresó su escepticismo sobre que “sería muy difícil o imposible reconstruir el patrón espacial de la historia de un linaje” porque las “áreas geográficas de las especies en muchos grupos han probablemente experimentado grandes cambios desde los eventos de especiación.” Al mismo tiempo, sin embargo, señaló que era optimista respecto al potencial que tendría el combinar los enfoques filogeográfico y cladista con los de la paleontología y paleoecología.

Nuestros objetivos son dobles: revisar brevemente la historia de la investigación sobre la evolución y filogeografía de los desiertos de Norteamérica y describir cinco pasos metodológicos que hemos encontrado exitosos para la reconstrucción de la historia filogeográfica detallada de linajes específicos, así como para la descripción de las relaciones históricas entre áreas de endemismo dentro de los desiertos cálidos de Norteamérica. En Riddle y Hafner (en prensa) se muestra una explicación más detallada de estos cinco pasos, el origen de los datos, así como una demostración de las fuerzas (y debilidades) recíprocas de la filogeografía y la biogeografía filogenética para definir áreas de endemismo, analizando vicarianza y dispersión, considerando la pseudo-congruencia temporal y espacial.

ANTECEDENTES HISTÓRICOS

Considerando la definición de Shreve (1942) de los desiertos regionales de Norte América, Axelrod (1950, 1958) unificó diversos estudios paleobotánicos para evaluar la evolución de la vegetación desértica en el oeste de Norteamérica. Posteriormente, hizo énfasis sobre la antigüedad de algunos taxa (Axelrod 1979, 1983) que se incorporaron a desiertos regionales recientemente formados. Su modelo de la formación de desiertos imaginaba el desarrollo de floras desérticas en sitios localmente secos durante el periodo seco del Terciario, y ‘dibujaba’ especies adaptadas a condiciones áridas a partir de las estepas de arbustos boreales, pastizales de las grandes planicies, zonas altas de México, matorrales espinosos de Sinaloa, y chaparral de California.

Hubbard (1973) desarrolló un modelo vicariante del Pleistoceno tardío para explicar la evolución de la fauna de aves de zonas áridas, al imaginar una biota de zonas áridas del suroeste, distribuida ampliamente y de manera continua durante periodos interglaciares, seguida de una fragmentación en dos o tres refugios con poblaciones aisladas, las cuales posteriormente se diferenciaron unas de otras durante los periodos glaciales. Findley (1969) y Morafka (1977) mencionan el aislamiento y divergencia Pleistocénicos entre los desiertos de Chihuahua y Sonora para los mamíferos y la herpetofauna, respectivamente.

Van Devender y colaboradores (e.g., Van Devender y Spaulding 1979; Spaulding *et al.* 1983) han enfatizado repetidamente los eventos Pleistocénicos en el desarrollo de la vegetación de desierto de Norte América, particularmente sobre la del desierto de la Región Sonorense. Hafner y Riddle (1997) argumentan, con base en los mamíferos de la península de Baja California adaptados a condiciones áridas, que la península tiene una historia evolutiva distinta de la del desierto de Sonora (dentro de la cual tradicionalmente se le incluye) que retrocede hacia el Mioceno medio, y proponen que se reconozca como un desierto distinto de la Región Peninsular.

Murphy (1983), Grismer (1994), Upton y Murphy (1997), y Murphy y Aguirre-León (2002) ampliaron el rango temporal de la historia biogeográfica en los desiertos más orientales para incluir los eventos vicariantes del final del Mioceno y Plioceno propuestos para explicar la formación de la herpetofauna de la península de Baja California. Ciertos eventos específicos incluyen: (1) formación del Mar de Cortés (= Golfo de California) en el Mioceno tardío o Plioceno temprano debido a actividad orogénica y volcánica a lo largo del borde de las placas de Norteamérica y Pacífica; (2) la inundación en el Plioceno del Istmo de La Paz, entre la región de los Cabos y el resto de la península; (3) la transgresión hacia el norte de las aguas marinas en la entrada del Golfo hacia los desiertos de zonas bajas al norte del Lago Mojave (el Embahamiento de Bouse) y al noroeste de San Gorgonio (el Cierre de San Gorgonio) durante el Plioceno o Pleistoceno temprano; y (4) la creación, en el Pleistoceno medio, del Pasaje Marino del Vizcaino a través de la porción central de la península. Morafka (1977) y Riddle (1995) tomaron en cuenta evidencia de eventos vicariantes que van desde el Neógeno tardío hasta el Pleistoceno tardío, que separaron la herpetofauna y los roedores (respectivamente) de los desiertos continentales del oeste (Sonora, Sinaloa, y Mojave) y del este (Chihuahua) a lo largo de la Sierra Madre Occidental. Los eventos de aislamiento fueron asociados en un principio con el surgimiento de la Sierra Madre Occidental y Meseta Mexicana (Ortega-Gutiérrez y Guerrero-García 1982) y más tarde con los cambios climáticos del Pleistoceno y Holoceno asociados a la apertura y desaparición de la zona de contacto entre los desiertos del oeste y del este, a través de los llanos de Deming en el suroeste de Nuevo México.

Evolución de los Desiertos Regionales

Las zonas de semidesierto alcanzaron su máxima área durante el principio del Plioceno y disminuyeron de tamaño durante el Plioceno tardío, mucho más húmedo, y durante los intervalos pluviales del Pleistoceno. Los desiertos regionales se terminaron de formar durante los periodos interglaciares, y alcanzaron su máxima extensión después del periodo glacial Wisconsiniano, en el intervalo cálido conocido con diferentes nombres como altitermal, xerotérmico, hipsitermal, u óptimo climático. Así, taxa hermanos presentes en estos desiertos en épocas alternadas podrían compartir ancestría común en una o al menos dos etapas definidas de manera gruesa, cada una con base en una serie cualitativamente diferente de procesos potenciales de aislamiento: etapa del Mioceno tardío al Plioceno junto con eventos tectónicos que subyacen el desarrollo inicial de los desiertos regionales (e.g., levantamiento de montañas y planicies, deslizamientos a lo largo de sistemas de fallas); o una etapa del Pleistoceno junto con oscilaciones climáticas, donde hubo aislamiento en refugios desérticos separados durante periodos pluviales. Asimismo, filogrupos ampliamente distribuidos y que ocuparan dos o más desiertos regionales pudieron llegar a ocupar su actual distribución amplia a través de la expansión de su rango posterior al Pleistoceno, a partir de un último refugio desértico pluvial —escenario que ha sido propuesto más de una vez (e.g., Orr 1960,

Savage 1960, Findley 1969, Hubbard 1973, Tanner y Banta 1977, Schmidly *et al.* 1993).

Patrones Filogeográficos Repetidos

Un creciente número de estudios filogeográficos sobre taxa de vertebrados de los desiertos cálidos han mostrado la existencia de eventos históricos repetidos de fuerte divergencia, los cuales parecen ser consistentes más con los eventos vicariantes propuestos para el Mioceno al Pleistoceno temprano, que con los últimos modelos del Pleistoceno considerados previamente (e.g., Findley 1969, Hubbard 1973, Tanner y Banta 1977, Schmidly *et al.* 1993). Además, estos mismos estudios han mostrado patrones de divergencia no identificados previamente (crípticos) inmersos dentro de taxa y de áreas. Por ejemplo, taxones de reptiles repetidamente codistribuidos (Upton y Murphy 1997), aves (Zink *et al.* 2001), y mamíferos (Riddle *et al.* 2000c) muestran una interrupción filogeográfica muy pronunciada en la parte central de la península de Baja California, lo que sugiere la presencia de un evento vicariante previo, críptico, tal como un paso de agua marina que dividió la península en la zona del Vizcaino. Otro patrón repetido muestra filogrupos separados que ocupan desiertos peninsulares y continentales, consistentes con la propuesta de una barrera formada por la transgresión hacia el norte de corrientes marinas durante el Plioceno o Pleistoceno temprano (el “complejo vicariante Pliocénico del norte” de Grismer 1994). En conjunto, estos dos patrones apoyan el reconocimiento de un Desierto Peninsular distinto (Hafner y Riddle 1997, 2005). Un tercer patrón altamente repetido indica filogrupos separados que ocupan desiertos continentales del oeste y el este (las tierras bajas orientales y la Planicie Mexicana), consistentes con un aislamiento durante el Neógeno tardío, que se inició con el levantamiento de la Sierra Madre Occidental o más recientemente, asociada con ciclos climáticos del Pleistoceno.

Únicamente tres estudios han examinado tres o más clados de taxa codistribuidos de desiertos cálidos, primordialmente dentro de un contexto histórico biogeográfico formal: Zink *et al.* (2000a), Brooks y McLennan (2001), y Riddle y Hafner (en prensa). El trabajo de Riddle y Hafner (en prensa) representa una extensión de, e incluye datos de, la parte del grupo de aves previamente analizada, pero difiere de dichos estudios en más de una forma. Primero, nosotros utilizamos un grupo más incluyente de filogrupos codistribuidos, que incluye mamíferos, aves, reptiles, anfibios, y cactáceas. Segundo, empleamos un procedimiento de paso-a-paso que incorpora una serie de análisis secuenciales, yendo de escenarios filogeográficos a biogeográfico filogenéticos y de nuevo a filogeográficos. Tercero, en lugar de considerar referencias previas para delinear áreas de endemismo, iniciamos nuestros análisis con el procedimiento de análisis de parsimonia de endemismos (PAE) utilizados para evaluar patrones de distribución de filogrupos a través de un grupo previo de áreas de distribución (Fig. 1). Este procedimiento identifica un grupo inicial de áreas de endemismo de manera más objetiva respecto a como se había hecho en estudios previos de este sistema.

La escala espacial de interés en este estudio incluye el cuadrante suroeste de Norte América (Fig. 1) y la escala temporal va del Neógeno tardío, a lo largo del Pleistoceno medio, hasta el tardío. Evidencia empírica indica fuertemente que las escalas de análisis filogeográficos (filogrupos) son críticas para dilucidar la estructura geográfica asociada con el ensamblaje de esta biota del Neógeno tardío a lo largo del Pleistoceno (e.g., Riddle y Hafner 1999). Los cladogramas de los 22 taxones que cubren este criterio fueron generados ya sea en nuestro laboratorio u obtenidos de la literatura (Riddle y Hafner en prensa).

EL MÉTODO DE CINCO PASOS

Recientemente, Riddle y Hafner (2004) concluyeron que aunque la filogeografía ha sido significativamente exitosa en alcanzar el objetivo de enmarcar preguntas microevolutivas dentro de un contexto geográfico, hasta ahora ha sido menos exitosa para conjuntar las metas y métodos de la biogeografía histórica dentro de una esfera o área espacialmente más pequeña (e.g., intracontinental) y temporalmente más reciente (e.g., Pleistoceno).

Aquí sugerimos un esquema de 'paso a paso' que combina las ventajas de la filogeografía y la biogeografía filogenética, que provee un marco conceptual más riguroso para la filogeografía comparada e incrementa el poder para probar hipótesis dentro del dominio de la biogeografía filogenética. Como un ejemplo, para este capítulo resumimos los análisis que utilizamos para evaluar la historia biogeográfica de los desiertos cálidos de Norteamérica (Riddle y Hafner en prensa).

Paso Uno: Delinear la Biota de Interés, Unidades de Análisis, y Áreas de Distribución

Uno de los aspectos frecuentemente ignorados en la biogeografía histórica es la consideración explícita del marco temporal apropiado dentro del cual los eventos aplicables a la historia de la Tierra puedan ser asociados de manera causal con el ensamblaje de biotas específicas, unidades de análisis, y áreas de endemismo (Donoghue y Moore 2003). Varios estudios recientes de escala filogeográfica sobre la biota principal de los desiertos cálidos norteamericanos (e.g., Riddle *et al.* 2000a, 2000b, 2000c) han hipotetizado que los eventos de diversificación y dispersión preceden en tiempo al Pleistoceno tardío, postulando en la mayoría de los casos eventos en el Plioceno o Mioceno. Estos estudios comúnmente revelan separaciones filogenéticas profundas y geográficamente estructuradas entre filogrupos, inmersas dentro de especies taxonómicas de amplia distribución, lo que sugiere que el nivel de resolución que proveen estos estudios es necesario para evaluar la diversificación y ensamble de esta biota. De manera más general, siempre y cuando la extensión del muestreo incluya o delimite adecuadamente la distribución geográfica de los filogrupos, éstos pueden ser utilizados como OTUs en lugar de lo más tradicional que es usar especies, como en la biogeografía filogenética o cladística, sin que ello represente problemas conceptuales.

Tomando en cuenta los tiempos que comúnmente se señalan para la divergencia de filogrupos, deben considerarse como fuentes potenciales de diversificación de esta biota tanto eventos tectónicos en la historia terrestre, como las oscilaciones climáticas del Cuaternario. De hecho, nosotros hemos delineado deliberadamente esta biota particular dado nuestro interés *a priori* en la evolución de los desiertos y sus biota; por ello sugerimos que cualquier investigación sobre ensambles bióticos se beneficiaría si considera un esquema similar, explícitamente ecológico. Tal como ha sido discutido con toda lógica (Brown 1995), las barreras geográficas a la dispersión son factores ecológicos, por lo que si delineamos la biota de interés como un ensamble definido ecológicamente, la propuesta de barreras históricas potenciales se vuelve un ejercicio de interpretación de los atributos de un paisaje dentro del contexto de los atributos ecológicos de la biota de interés.

En este trabajo utilizamos un subgrupo de la biota de los desiertos cálidos de Norteamérica para el que teníamos información filogenética y de distribución, la cual consideramos adecuada para apoyar una inferencia robusta de presencia o ausencia de filogrupos discretos a lo largo de áreas de distribución (Fig. 1). La mayoría de las filogenias fueron generadas con datos

de secuencias moleculares (más frecuentemente genes codificantes de proteínas de ADN), a excepción de los datos de *Lophocereus* (Nason *et al.* 2002) que están basados en aloenzimas.

Paso Dos: Delinear un Grupo Inicial de Áreas de Endemismo

La delineación objetiva de áreas de endemismo es un aspecto difícil pero necesario en la biogeografía histórica (Crisci *et al.* 2003), las cuales deben reflejar el grado de resolución filogenética disponible en un grupo de datos. Aunque nosotros identificamos áreas de endemismo para los análisis, nuestra percepción de lo que constituye un área no requiere que exista un solapamiento sustancial entre taxa (Harold y Mooi 1994), pero sí que los taxa endémicos muestren separaciones ampliamente coincidentes en una zona de borde o frontera, tal como resultaría de uno o varios eventos históricos vicariantes (Hovenkamp 1997).

Dos de los estudios más completos que existen sobre la biota de desierto (Zink *et al.* 2000a, Brooks y McLennan 2001) analizan cinco clados de aves bajo los conceptos de biogeografía cladística y filogenética, pero difieren de lo planteado por Riddle y Hafner (en prensa) de forma tal que es imposible hacer una comparación clara de los resultados entre los tres estudios. Si aceptamos el estimado propuesto por Hubbard (1973) en lugar de hacer una delimitación objetiva de áreas de endemismo, los dos primeros estudios no pudieron reconocer las diferencias históricas importantes sobre el papel que jugaron las áreas Peninsular Sur y Peninsular Norte de la península de Baja California. Nuestra propuesta de cómo postular áreas de endemismo permitió delinear un grupo de áreas de endemismo, las cuales fueron apoyadas de manera robusta por la distribución de los filogrupos, lo que nos permitió distinguir entre áreas de distribución centrales y periféricas en una forma objetiva.

El análisis de parsimonia de endemidad (PAE; Rosen 1988) ha sido utilizado por un gran número de investigadores para inferir relaciones históricas de áreas, pero ha sido criticado cuando se usa bajo dicho contexto porque no emplea información de la filogenia del taxón y, por lo tanto, no se considera un método histórico (Humphries y Parenti 1999). Sin embargo, en un contexto más restrictivo, el PAE puede ser una herramienta efectiva para identificar áreas provisionales de endemismo, basadas en datos de presencia-ausencia del taxon de entre un grupo de áreas de distribución (Morrone 1994, Morrone y Crisci 1995) que, si es necesario, pueden ser modificadas posteriormente en lo que se obtiene información filogenética más detallada (Harold y Mooi 1994). Nosotros identificamos en un principio 11 áreas de distribución cálido-desérticas centrales, delineadas con base en la posibilidad de que varias características fisiográficas pudieran haber servido como barreras o filtros en el pasado (Fig. 1).

La matriz de datos inicial (Riddle y Hafner en prensa) incluía 74 taxa (31 mamíferos, 27 aves, 11 reptiles, 3 anfibios, 2 plantas) clasificadas como presente (1), ausente (0) o no-conocido (?), a lo largo de las áreas de distribución. Utilizando la metodología estándar del PAE, se incluyó un área ancestral hipotética que sólo tiene ceros y que se utilizó para enraizar. Seguimos las recomendaciones de Enghoff (2000) de utilizar caracteres irreversibles para evitar la posibilidad de obtener un apoyo falso para un área de endemismo basado en reversiones (extinción). Los árboles fueron construidos con máxima parsimonia y con el algoritmo de 'branch-and-bound' en PAUP* 4.0b8 (Swofford 2001) con las siguientes opciones: caracteres con pesos iguales; tipo = irrev.up; optimización DELTRAN de la transformación de caracteres. El soporte de las ramas se estimó con bootstrapping no paramétrico (branch-and-bound).

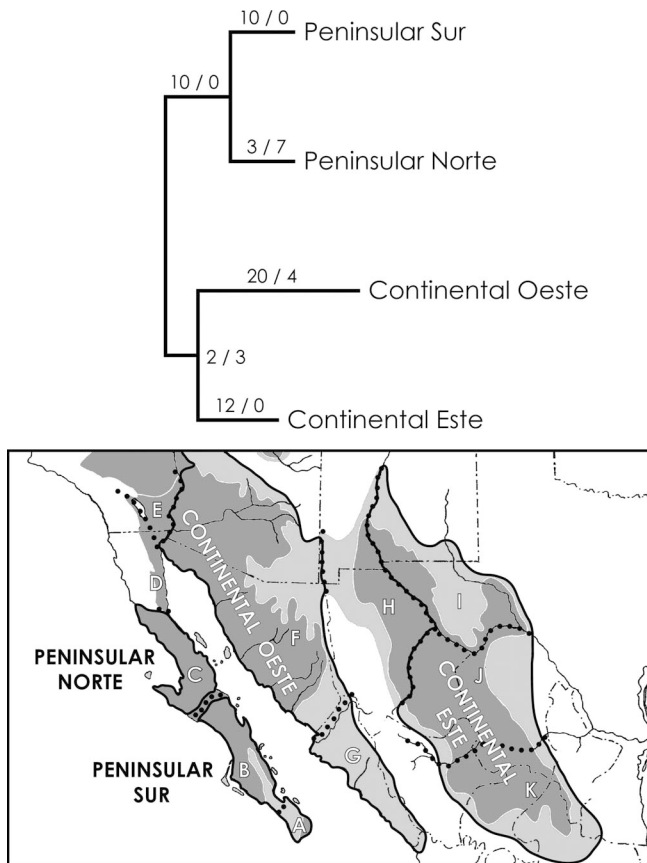


Figura 2. Árbol final de parsimonia de PAE (arriba) y áreas de endemismo propuestas formadas por una o más áreas de distribución (abajo). Los números indican los taxa endémicos/extendidos.

El árbol obtenido con PAE (Fig. 2; longitud = 71, CI = 0.73, RI = 0.68) demostró fuerte apoyo para cuatro áreas cálido-desérticas centrales: *Continental Este* (Trans-Pecos + Coahuila + Zacatecas); *Continental Oeste* (Sonora + Colorado); *Peninsular Sur* (Magdalena + San Lucas); y *Peninsular Norte* (= Cirios). Dado el nivel de resolución filogenética y filogeográfica disponible actualmente para una gran variedad de taxones, estas cuatro áreas representan una escala espacial de endemismo entre el grupo de áreas cálido-desérticas que es analíticamente detectable. Aún más, es factible que esta escala revele patrones y procesos históricos y biogeográficos que están asociados con eventos de la historia de la Tierra que son cruciales para entender el ensamble histórico de la biota cálido-desértica central.

Paso Tres: Determinar la Estructura General de Divergencia; y Paso Cuatro: Resolver las Diferencias Entre los Resultados de Divergencia Encontrados

Uno de los argumentos más fuertes para utilizar un método biogeográfico filogenético como el de Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA por sus siglas en inglés; Wiley 1988, Brooks *et al.* 2001) es el hecho de que comúnmente se espera que las historias biogeográficas sean más complejas que lo esperado bajo el modelo nulo de vicarianza. Este método fue originalmente criticado por su potencial de generar relaciones de áreas diferentes a las que apoyan los patrones originales de distribución (Humphries y Parenti 1999), pero este problema se eliminó por medio de la implementación de BPA primarios y secundarios (Brooks *et al.* 2001, Van Veller y Brooks 2001). Brevemente, un análisis de

parsimonia *BPA primario* se realiza con el propósito de recuperar un patrón general de relaciones de área, el cual normalmente presentará cierto nivel de incongruencia, u homoplasia, en los árboles. La homoplasia se elimina a través del análisis *BPA secundario*, el cual involucra la duplicación de áreas con homoplasias hasta que toda la homoplasia es eliminada (Van Veller y Brooks 2001). Posteriormente se hacen inferencias respecto a los dos tipos de relaciones de área representadas en un árbol BPA secundario totalmente resuelto: también aquellos que son representados en los árboles BPA primarios (que son la representación básica de la divergencia generalizada); y aquellos que son únicos al árbol BPA secundario. Así, el número de eventos biogeográficos y evolutivos posibles que pueden inferirse a partir de un árbol BPA secundario son inclusive más que los del árbol BPA primario, incluyendo vicarianza, dispersión geográfica, especiación de aislados periféricos, dispersión post-especiación, especiación simpátrica (o alopátrica inmersa), o falta de una divergencia detectable entre áreas (Brooks *et al.* 2001).

Pueden ocurrir problemas analíticos cuando un área de endemismo ya definida incorpora taxa sobrelapados con diversas afinidades filogenéticas a otras áreas (áreas reticuladas), pero el uso de BPA primarios y secundarios disminuye nuestra preocupación respecto a este problema porque está diseñado específicamente para lidiar con áreas reticuladas (Brooks 2004). Recientemente, Wojcicki y Brooks (2004, 2005) introdujeron un nuevo algoritmo, análisis filogenético para comparar árboles (PACT por sus siglas en inglés) que se construye sobre BPA y en teoría "representa todos los puntos fuertes y ninguno de los débiles de los métodos de biogeografía histórica hasta ahora propuestos." Estamos esperando ansiosamente que este algoritmo esté disponible en un paquete para computadora.

Nosotros utilizamos BPA primario y secundario para examinar la estructura biogeográfica de las áreas de endemismo inferidas con PAE. Los mismos taxa (filogrupos y especies) empleados en el PAE fueron usados en BPA, pero reclasificados con el objeto de obtener la estructura cladística al incorporar nodos interiores dentro de la matriz (Van Veller y Brooks 2001). La base de datos resultante (Riddle y Hafner en prensa) incluía 107 caracteres (65 taxa más nodos interiores) distribuidos en 22 cladogramas (9 mamíferos, 7 aves, 4 reptiles, 1 anfibio, y 1 planta). Los árboles se construyeron con máxima parsimonia con el algoritmo de branch-and-bound con PAUP* 4.0b8 (Swofford 2001) con las siguientes opciones: caracteres con el mismo peso; tipo = no-ordenado; optimización DELTRAN de transformación de caracteres.

Obtuvimos un árbol BPA más parsimonioso (Fig. 3; longitud = 120 CI = 0.70; RI = 0.58). El número relativamente alto de caracteres homólogos a lo largo de las ramas formados entre los clados continentales y los peninsulares sugiere una historia de

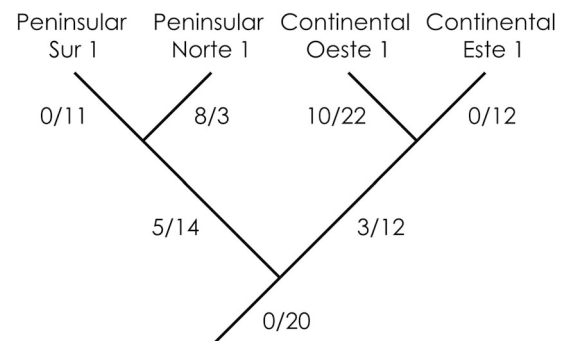


Figura 3. Árbol BPA primario más parsimonioso utilizando cuatro áreas de endemismo originales. Se señalan los caracteres homoplásicos/no-homoplásicos.

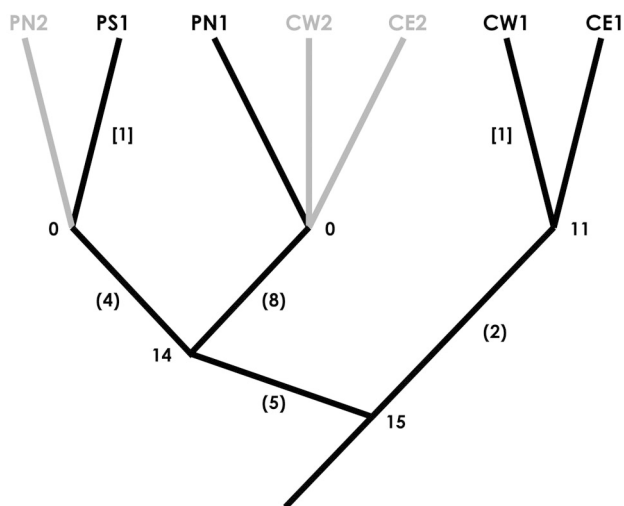


Figura 4. Árbol BPA secundario generado por medio de duplicaciones de área de árbol BPA primario (Fig. 3). Las ramas en negritas muestran el trazo del árbol BPA primario. Se indican el número de eventos de divergencia alopatrica (en nodos), especies de amplia distribución (en paréntesis), y eventos de divergencia simpátrica o alopatrica inmersa (en corchetes).

divergencia general entre áreas, mientras que el alto número de homoplasias indica que las áreas Continental Oeste y Peninsular Norte, ambas son altamente reticuladas al nivel de cuatro áreas de endemismo.

El análisis BPA secundario del árbol BPA primario resultó en un árbol con tres duplicaciones de área (Fig. 4). Los cambios de estado de carácter para los 65 taxa (cladogramas de 22 taxones) en el árbol BPA secundario incluyeron: 40 eventos de divergencia alopatrica a la escala de las áreas delineadas aquí; 19 taxa de amplia distribución (dispersión post-especiación o distribución amplia ancestral); y 2 casos de eventos de divergencia simpátrica o alopatrica inmersa. Entre los eventos históricos propuestos asociados con el árbol BPA secundario (Fig. 5), divergencia alopatrica –con probables explicaciones vicariantes– es señalado sólo para tres de los seis nodos posibles.

La asociación propuesta entre el cladograma de área y eventos históricos vicariantes (Fig. 5) intenta incorporar algo de la complejidad temporal de la historia de la Tierra en un modelo de historias de diversificación y dispersión para la biota de los desiertos cálidos centrales. En dicho intento, cada uno de los dos nodos está asociado con dos eventos: en cada caso un evento anterior y otro posterior. Creemos que esta descripción representa algo de la naturaleza progresiva de la evolución geológica, climática, y por lo tanto ecológica a lo largo del tiempo. En consecuencia, estos nodos muy probablemente incluyan mezclas de taxa que representan tiempos de más antiguos a más recientes de vicarianza, dispersión, y especiación.

El método de BPA nos ha proporcionado cierta idea sobre los orígenes de la naturaleza altamente reticulada de las áreas Continental Oeste y Peninsular Norte. Un número equivalente de eventos de diversificación involucran a la Continental Oeste y ya sea la Continental Este o una o las dos áreas peninsulares (Fig. 4). Ello explica en gran medida porque el árbol BPA primario tiene tal número de homoplasias. Zink *et al.* (2000a) argumentan que su área B (Desierto de Sonora) tuvo una profunda historia vicariante con la península de Baja California y una historia mucho menos fuerte de dispersión y cierta divergencia con el desierto de Chihuahua. Nuestros resultados difieren en mostrar un historia

igualmente profunda, y tal vez más profunda, de vicarianza entre Continental Oeste y Continental Este, como entre Continental Oeste y una o las dos áreas peninsulares (Fig. 6). Una hipótesis razonable para explicar este patrón es que Continental Oeste ha jugado un papel central en la diversificación entre zonas de diversificación geográficamente separadas pero contemporáneas: aquellas que involucran la evolución del Mar de Cortés al oeste y aquellas de la evolución de la Sierra Madre Occidental y la Planicie Mexicana al este.

Paso Cinco: Probar Hipótesis de las Historias Bióticas y de los Taxones Generadas en los Pasos Tres y Cuatro

De manera intencional mostramos las explicaciones causales de los patrones resumidos en el árbol BPA secundario y que son de naturaleza muy general. Es importante notar que el BPA secundario representa la asignación más parsimoniosa, *a posteriori*, de los taxones al árbol, y por lo tanto implica grupos de hipótesis de dispersión y vicarianza. Dado que estamos utilizando datos de escala filogeográfica y molecular, sólo podemos evaluar dichos patrones ya sea dentro del contexto filogeográfico o comparando niveles de divergencia molecular entre y dentro de clados. Específicamente, estas aproximaciones de nivel poblacional pueden emplearse para probar las diferentes hipótesis de dispersión y vicarianza generadas por medio del BPA secundario (o en el futuro próximo con PACT; Wojcicki y Brooks 2005).

Dispersión. Los taxa que están ampliamente distribuidos entre dos o más áreas ¿representan una distribución ancestral o una dispersión desde un área ancestral más pequeña, posterior a la erosión de la barrera entre áreas? En los casos donde más de un taxón comparten el mismo patrón de amplia distribución ¿ello

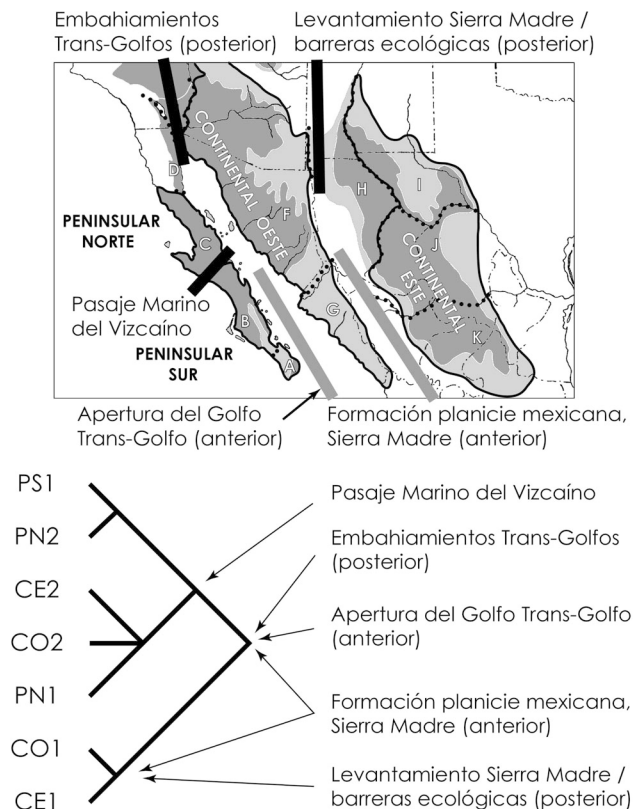


Figura 5. Descripción de eventos vicariantes propuestos (arriba) entre cuatro áreas de endemismo, y un modelo de vicarianza histórica tal como se asocian los eventos con el árbol BPA secundario (Fig. 4).

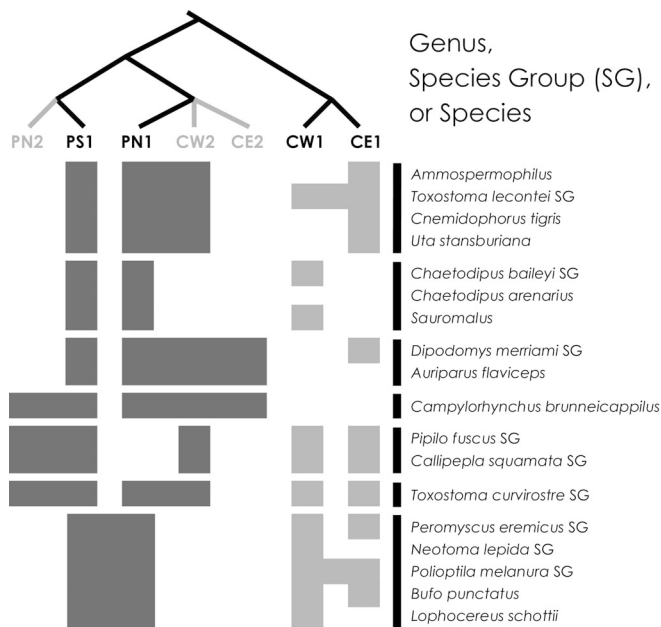


Figura 6. Resumen de la distribución del taxon mapeado en el árbol BPA secundario (Fig. 4), incluyendo sólo aquellos taxa con por lo menos un representante en el área de endemismo Peninsular Sur. Los cladogramas están agrupados en series de siete patrones diferentes de distribución del taxon entre las áreas Peninsular Sur, Peninsular Norte y Continental Oeste. Distribuciones más basales en las áreas Continental Oeste y Continental Este se muestran con sombreado más claro.

representa un mosaico de eventos de dispersión únicos y distribuciones ancestrales, o representa un ejemplo de dispersión sincrónica de la biota desde un área ancestral? Por ejemplo, si consideramos los cinco taxa inferiores en la Fig. 6, donde cada uno muestra una distribución continua a lo largo de las áreas primarias Peninsular norte y sur. Para cada taxón, esta distribución pudo haber resultado de una distribución ancestral amplia y de la falta de respuesta al evento vicariante (en este caso, el Pasaje Marino del Vizcaíno); dispersión desde el Sur al Norte (como se indica para cuatro taxa de aves en Fig. 6); o dispersión del Norte al Sur. Diversas predicciones filogeográficas asociadas con una señal de expansión del rango incluyen: (1) una distribución unimodal pareada no coincidente ('pair-wise mismatch'); (2) una estructuración significativa resultado de aislamiento por distancia; (3) disminución de la diversidad genética a lo largo del gradiente de expansión; y (4) un cladograma anidado en serie a lo largo del gradiente de expansión (revisión en Althoff y Pellmyr 2002, Knowles y Maddison 2002, Zink 2002). Hay dos estudios que apoyan la expansión reciente desde el área Peninsular Sur hacia la Peninsular Norte: Zink *et al.* (2000b) encontraron en *Poliophtila californica* la distribución no coincidente ('mismatch'), diversidad genética, y forma del cladograma predichos; y Nason *et al.* (2002) encontraron a su vez señales de aislamiento por distancia, diversidad genética, y forma del cladograma en *Lophocereus schottii*. Si una porción grande del resto de los taxa de amplia distribución muestran estructuras similares, ello podría representar una versión, en escala filogeográfica, del proceso identificado por Lieberman (2000, 2004) como el primer paso de un evento de geodispersión, así como de una transformación significativa reciente de ensamblajes ecológicos en el área Peninsular Norte (para discusión ver Zink 2002).

Vicarianza-Nosotros hemos mostrado un modelo de historia (Fig. 5) en el cual las historias bióticas encontradas en 22

clados estudiados parecen ser altamente consistente con un resumen general de la historia de la Tierra, la cual predice varios eventos vicariantes entre las cuatro áreas examinadas en este estudio. Esta interpretación de la historia explícitamente predice que las áreas habrían de haber estado involucradas en procesos de aislamiento y divergencia de las biotas de desiertos cálidos a lo largo de un continuo de escalas de tiempo, que puede interpretarse de varias maneras, como un evento vicariante único, progresivo, o como de pseudo-congruencia representando múltiples ciclos de aislamiento y divergencia.

Sin embargo, cada uno de los eventos vicariantes propuestos en estos árboles son potencialmente refutables dada evidencia contradictoria. Por ejemplo (Fig. 5), los eventos atribuidos al Pasaje Marino del Vizcaíno podrían también incluir otros que involucrarán una subdivisión peninsular vs. continental previa (el evento [posterior] Trans-Golfo), seguido por la extinción del clado peninsular en Peninsular Norte y a la subsecuente dispersión del clado del Continental Oeste hacia esa región. Las fuentes principales de información que podrían contribuir a evaluar estas alternativas vendrían de la comparación rigurosa de niveles de divergencia molecular, estimación de tiempos de aislamiento y arquitecturas de genética de poblaciones de todos los taxa mencionados aquí, como los que han estado aislados por el Paisaje Marino del Vizcaíno. La alternativa sobre el evento [posterior] Trans-Golfo se propone que haya ocurrido hace más o menos entre un millón a varios millones de años previo al evento del Vizcaíno, por lo que teóricamente es distinguible en aquellos taxa para los que se han podido calibrar sus tasas de evolución molecular. Los niveles de divergencia en al menos nueve de los clados con especies endémicas de Peninsular Sur (Riddle *et al.* 2000c, Zink *et al.* 2001) parecen ser consistentes con la hipótesis del evento del Vizcaíno. Pero hay que ser precavidos porque generalmente es difícil tener estimaciones precisas de los tiempos de divergencia, sobre todo dado la variedad de factores que reducen la certeza de estas estimaciones moleculares (e.g., tasa de heterogeneidad específica al linaje, la dependencia de los tiempos de coalescencia del tamaño y estructura poblacional, y la dificultad de tener fósiles con los cuales poder calibrar dichas tasas).

Finalmente, en este grupo de taxones podemos encontrar evidencia preliminar adicional sobre la posibilidad de aislamiento histórico y divergencia de poblaciones –tal vez en forma de otros eventos vicariantes (ver Fig. 1)– incluidas dentro de las áreas de endemismo evaluados aquí. Por ejemplo, un análisis de clados anidados de *Dipodomys merriami* (Alexander 2004) reveló divergencia estadísticamente significativa entre poblaciones de Peninsular Norte, Continental Oeste, y Continental Este, lo mismo que entre grupos de poblaciones del norte y sur inmersas dentro de Continental Este. Si existen estructuras inmersas similares escondidas dentro de *Auriparus flaviceps* y *Campylorhynchus brunneicapillus*, quienes presentan similitudes impresionantes en patrones de divergencia y distribución con *D. merriami* (Fig. 6), dicha congruencia proveería evidencia sobre eventos vicariantes temporalmente pequeños dentro y entre las cuatro áreas cálidas-desérticas objetivo del presente estudio.

Al coalescer todos los patrones de distribución en tan sólo cuatro áreas iniciales de endemismo, nosotros reconocemos que estaremos perdiendo detalles importantes sobre diferencias de distribución e históricas inmersas dentro de cada una de estas áreas. Pero a pesar de que nos estamos enfocando sólo a esta estructura, es gratificante encontrar varios estudios actuales que están evaluando nuestras hipótesis biogeográficas utilizando taxa alternativos (escorpiones: Gatenbein *et al.* 2001; cactus columnares: Nason *et al.* 2002; moscas de la fruta: Hurtado *et al.* 2004). Habrá avances en el futuro con la adición de un mayor número y variedad de taxa, análisis de estructura filogeográfica más detallados de

cualquiera de los taxa, así como con una mayor consideración de la contribución de atributos biológicos (e.g., mutualismos planta-hospedero, respuestas al cambio climático de plantas versus animales) a la geografía de la diversificación.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a nuestros colaboradores mexicanos, Fernando A. Cervantes y Sergio T. Álvarez-Castañeda, por su hospitalidad y por conseguir los permisos de colecta en México, y a Ella Vázquez por la invitación a participar en este trabajo y por la traducción de este manuscrito. También agradecemos a todos los estudiantes de la UNLV, la Universidad Nacional Autónoma de México, y el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, quienes contribuyeron en la compilación de los datos e información utilizados en este estudio. Los animales colectados para este proyecto fueron tratados humanitariamente bajo las condiciones aprobadas por la University of New Mexico y UNLV Institutional Animal Care and Use Committees siguiendo los lineamientos de la ASM (Animal Care and Use Committee 1998). Esta investigación ha recibido apoyo financiero de NSF (apoyos DEB-9629787 y 0237166 a B.R. Riddle y DEB-9629840 y 0236957 a D.J. Hafner).

LITERATURA CITADA

- Alexander, L.F. 2004. *Evolutionary and biogeographic histories in a North American rodent family (Heteromyidae)*. Unpublished Ph. D. dissertation, University of Nevada Las Vegas.
- Althoff, D.M., O. Pellmyr. 2002. Examining genetic structure in a bogus yucca moth: a sequential approach to phylogeography. *Evolution* 56: 1632-1643.
- Animal Care and Use Committee. 1998. Guidelines for the capture, handling, and care of mammals as approved by The American Society of Mammalogists. *Journal of Mammalogy* 79: 1416-1431.
- Axelrod, D.I. 1950. The evolution of desert vegetation in Western North America. *Carnegie Institute of Washington Publications* 590: 215-306.
- Axelrod, D.I. 1958. Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. *Botanical Review* 24: 433-509.
- Axelrod, D.I. 1979. Age and origin of Sonoran Desert vegetation. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 132: 1-74.
- Axelrod, D.I. 1983. Paleobotanical history of the western deserts. En: *Origin and evolution of deserts* (S.G. Wells, D.R. Haragan, eds.). Pp. 113-129. University of New Mexico Press, Albuquerque, Nuevo México.
- Brooks, D.R., 2004. Reticulations in historical biogeography: the triumph of time over space in evolution. En: *Frontiers in biogeography: new directions in the geography of nature* (M.V. Lomolino, L.R. Heaney, eds.). Pp. 125-144. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- Brooks, D.R., D.A. McLennan. 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 757-767.
- Brooks, D.R., M.G.P. Van Veller, D.A. McLennan. 2001. How to do BPA, really. *Journal of Biogeography* 28: 345-358.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Crisci, J.V., L. Katinas, P. Posadas. 2003. *Historical biogeography: an introduction*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Donoghue, M.J., B.R. Moore. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology* 43: 261-270.
- Engelhoff, H. 2000. Reversals as branch support in biogeographical Parsimony Analysis. *Vie et Milieu-Life and Environment* 50: 255-260.
- Findley, J.S. 1969. Biogeography of southwestern boreal and desert mammals. *University of Kansas Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History* 51: 113-128.
- Gatenbein, B., V. Fet, M.D. Barker. 2001. Mitochondrial DNA reveals a deep, divergent phylogeny in *Centruroides excrucians* (Wood, 1863) (Scorpiones: Buthidae). En: *Scorpions 2001. In memoriam Gary A. Polis* (V. Fet, P.A. Selden, eds.). Pp. 235-244. Burnham Beeches, Bucks: British Arachnological Society.
- Grismer, L.L. 1994. The origin and evolution of the peninsular herpetofauna of Baja California, Mexico. *Herpetological Natural History* 2: 51-106.
- Hafner, D.J., B.R. Riddle. 1997. Biogeography of Baja California Peninsular Desert mammals. En: *Life among the muses: papers in honor of James S. Findley* (T.L. Yates, W.L. Gannon, D.E. Wilson, eds.). Pp. 39-68. The Museum of Southwestern Biology, Albuquerque, Nuevo México.
- Hafner, D.J., B.R. Riddle. (2005). Mammalian phylogeography and evolutionary history of northern Mexico's deserts. En: *Biodiversity, ecosystems, and conservation in Northern Mexico* (J.L. Catron, G. Ceballos, R.S. Felger, eds.). Oxford University Press, Nueva York.
- Harold, A.S., R.D. Mooi. 1994. Areas of endemism - definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43: 261-266.
- Hovenkamp, P. 1997. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics* 13: 67-79.
- Hubbard, J.P. 1973. Avian evolution in the aridlands of North America. *Living Bird* 12: 155-196.
- Humphries, C.J., L.R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- Hurtado, L.A., T. Erez, S. Castrezana, T.A. Markow. 2004. Contrasting population genetic patterns and evolutionary histories among sympatric Sonoran Desert cactophilic *Drosophila*. *Molecular Ecology* 13: 1365-1375.
- Knowles, L.L., W.P. Maddison. 2002. Statistical phylogeography. *Molecular Ecology* 11: 2623-2635.
- Lieberman, B.S. 2000. Paleobiogeography: using fossils to study global changes, plate tectonics, and evolution. *Topics in Geobiology* 16: 1-208.
- Lieberman, B.S. 2004. Range expansion, extinction, and biogeographic congruence: a deep time perspective. En: *Frontiers in biogeography: new directions in the geography of nature* (M.V. Lomolino, L.R. Heaney, eds.). Pp. 111-124. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- Morafka, D.J. 1977. *A biogeographical analysis of the Chihuahuan desert through its herpetofauna*. Dr. W. Junk B.V., Publ., The Hague.
- Morrone, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone, J.J., J.V. Crisci. 1995. Historical biogeography - introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- Murphy, R.W. 1983. Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California herpetofauna. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 137: 1-48.
- Murphy, R.W., G. Aguirre-León. 2002. Nonavian reptiles; origins and evolution. En: *A new island biogeography of the Sea of Cortés* (T.J. Case, M.L. Cody, E. Ezcurra, eds.). Pp. 181-220. Oxford University Press, Nueva York.
- Nason, J.D., J.L. Hamrick, T.H. Fleming. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution* 56: 2214-2226.

- Orr, R.T. 1960. An analysis of the recent land mammals. *Systematic Zoology* 9: 171-179.
- Ortega-Gutiérrez, F., J.C. Guerrero-García. 1982. The geologic regions of Mexico. En: *Perspectives in regional geological synthesis* (A.R. Palmer, ed.). Pp. 99-104. Geological Society of America, Colorado.
- Riddle, B.R. 1995. Molecular biogeography in the pocket mice (*Perognathus* and *Chaetodipus*) and grasshopper mice (*Onychomys*): the Late Cenozoic development of a North American aridlands rodent guild. *Journal of Mammalogy* 76: 283-301.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner. 1999. Species as units of analysis in ecology and biogeography: time to take the blinders off. *Global Ecology and Biogeography* 8: 433-441.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner. 2004. The past and future roles of phylogeography in historical biogeography. En: *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature* (M.V. Lomolino, L.R. Heaney, eds.). Pp. 93-110. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner. En prensa. A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. *Journal of Arid Environments*.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander. 2000a. Phylogeography and systematics of the *Peromyscus eremicus* species group and the historical biogeography of North American warm regional deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 145-160.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander. 2000b. Comparative phylogeography of Baileys' pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* species group: historical vicariance of the Baja California Peninsular Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 161-172.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander, J.R. Jaeger. 2000c. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 14438-14443.
- Rosen, B.R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. En: *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (A.A. Myers, P.S. Giller, eds.). Pp. 437-481. Chapman and Hall, Londres.
- Savage, J.M. 1960. Evolution of a peninsular herpetofauna. *Systematic Zoology* 9: 184-212.
- Schmidly, D.J., K.T. Wilkins, J.N. Derr. 1993. Biogeography. En: *Biology of the Heteromyidae* (H.H. Genoways, J.H. Brown, eds.). Pp. 319-356. American Society of Mammalogists, Special Publication 10, USA.
- Shreve, F. 1942. The desert vegetation of North America. *Botanical Review* 8: 195-246.
- Spaulding, W.G., E.B. Leopold, T.R. Van Devender. 1983. Late Wisconsin Paleoeecology of the American Southwest. En: *Late Quaternary Environments of the United States. Volume 1. The Late Pleistocene*. (H.E. Wright, Jr., ed.). Pp. 259-293. University of Minnesota Press.
- Swofford, D.L. 2001. *PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony*. Version 4.0b8. Sinauer, Massachusetts.
- Tanner, W.W., B.H. Banta. 1977. The systematics of *Crotaphytus wislizeni*, the leopard lizards. Part III. The leopard lizards of the Great Basin and adjoining areas, with a description of a new subspecies from the Lahontan Basin. *Great Basin Naturalist* 37: 225-240.
- Upton, D.E., R.W. Murphy. 1997. Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) based on mtDNA sequences: support for a midpeninsular seaway in Baja California. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 8: 104-113.
- Van Devender, T.R., W.G. Spaulding. 1979. Development of vegetation and climate in the southwestern United States. *Science* 204: 701-710.
- Van Veller, M.G.P., D.R. Brooks. 2001. When simplicity is not parsimonious: a priori and a posteriori methods in historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 1-11.
- Wiley, E.O. 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Zoology* 37: 271-290.
- Wojcicki, M., D.R. Brooks. 2004. Escaping the matrix: a new algorithm for phylogenetic comparative studies of co-evolution. *Cladistics* 20: 341-361.
- Wojcicki, M., D.R. Brooks. 2005. PACT: an efficient and powerful algorithm for generating area cladograms. *Journal of Biogeography* 32: 755-774.
- Zink, R.M. 2002. Methods in comparative phylogeography, and their application to studying evolution in the North American aridlands. *Integrative and Comparative Biology* 42: 953-959.
- Zink, R.M., R.C. Blackwell-Rago, F. Ronquist. 2000a. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings Royal Society of London Series B* 267: 497-503.
- Zink, R.M., G.F. Barrowclough, J.L. Atwood, R.C. Blackwell-Rago. 2000b. Genetics, taxonomy, and conservation of the threatened California Gnatcatcher. *Conservation Biology* 14: 1394-1405.
- Zink, R.M., A.E. Kessen, T.V. Line, R.C. Blackwell-Rago. 2001. Comparative phylogeography of some aridland bird species. *Condor* 103: 1-10.

