

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS Y MACROECOLÓGICOS DE LA FAMILIA POECILIIDAE EN AMÉRICA

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN **CIENCIAS EN**
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN
DE ECOSISTEMAS TROPICALES

PRESENTA

RONI FERNANDO GÓMEZ MARTÍNEZ



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Febrero de 2023

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS Y MACROECOLÓGICOS DE LA FAMILIA POECILIIDAE EN AMÉRICA

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN
**CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS
TROPICALES**

PRESENTA

RONI FERNANDO GÓMEZ MARTÍNEZ

Director

DR. WILFREDO ANTONIO MATAMOROS ORTEGA
Instituto de Ciencias Biológicas. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Co-Director

ESTEBAN PINEDA DIEZ DE BONILLA
Instituto de Ciencias Biológicas. Universidad
de Ciencias y Artes de Chiapas

Asesor:

DR. JESÚS MANUEL LÓPEZ VILA
Instituto de Ciencias Biológicas. Universidad
de Ciencias y Artes de Chiapas.



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Febrero de 2023



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS
SECRETARÍA ACADÉMICA
DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas a 15 de febrero de 2023

Oficio No. SA/DIP/152/2023

Asunto: Autorización de Impresión de Tesis

C. Roni Fernando Gómez Martínez
CVU 1105848
Candidato al Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación de Ecosistemas Tropicales
Instituto de Ciencias Biológicas
UNICACH
Presente

Con fundamento en la **opinión favorable** emitida por escrito por la Comisión Revisora que analizó el trabajo terminal presentado por usted, denominado **Patrones biogeográficos y macroecológicos de la Familia Poecillidae en América** cuyo Director de tesis es el Dr. Wilfredo Antonio Matamoros Ortega (665651) quien avala el cumplimiento de los criterios metodológicos y de contenido; esta Dirección a mi cargo **autoriza** la impresión del documento en cita, para la defensa oral del mismo, en el examen que habrá de sustentar para obtener el **Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales**.

Es imprescindible observar las características normativas que debe guardar el documento impreso, así como realizar la entrega en esta Dirección de un ejemplar empastado.

Atentamente
"Por la Cultura de mi Raza"

Dra. Carolina Orantes García
Directora



**DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN
Y POSGRADO**

C.c.p. Mtro. Ricardo Hernández Sánchez, Director del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Dr. José Antonio De Fuentes Vicente, Coordinador del Posgrado, Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Archivo/minutario.

RJAG/COG/ecoligp/gtr

DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS

Mis agradecimientos principales son para mi familia. Ellos siempre están a mi lado, son firmes creyentes de mí y de lo que realizo. Agradezco su admiración y paciencia. De manera particular, agradezco a mi padre que me asesora en cada paso y me acompaña en mis proyectos. A mi madre que es mi sustento, mi alegría y mi sonrisa. Ella atesora mi felicidad y me cubre en mis tristezas. A mis hermanos que son mis principales admiradores y críticos de vida, les agradezco sus preocupaciones y su cercanía. Gracias sinceras, a ustedes, les dedico esta investigación.

Agradezco a mis comités por su atención y tiempo en las reuniones, coloquios y en este escrito. Agradezco en particular a Chus y al Dr. Esteban por sus comentarios y observaciones, fueron fundamentales para llevar a buen puerto esta investigación.

A mi director de tesis Wil, gracias por todo, desde tus sugerencias, aportaciones, hasta tus críticas. Por el interés y la presión cuando fue necesaria para culminar este trabajo.

A mis compañeros de laboratorio que, en su momento, por nuestras actividades y nuestras reuniones, me ayudaron con sus comentarios y me hicieron mejorar.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO I. Patrones biogeográficos de la diversidad y endemismo de la familia Poeciliidae de América.....	8
RESUMEN	8
INTRODUCCIÓN	9
MÉTODOS.....	11
Verificación de especies de la familia Poeciliidae	11
Recolección y curación de datos geográficos	12
<i>Recopilación de información geográfica</i>	<i>12</i>
<i>Curación de datos geográficos</i>	<i>12</i>
Construcción de polígonos de distribución	13
Filogenia.....	14
Biorregionalización	15
<i>Composición del ensamblaje para cada biorregión</i>	<i>16</i>
Patrones latitudinales de diversidad y endemismo.....	16
<i>Correlaciones de las medidas de diversidad</i>	<i>18</i>
Análisis categórico de neo y paleo-endemismo	18
RESULTADOS.....	20
Biorregionalización	20
<i>Composición del ensamblaje para cada biorregión</i>	<i>21</i>
Patrones de diversidad.....	25
Análisis categórico de neo y paleo-endemismo	29
DISCUSIÓN	32
CONCLUSIÓN	36
CAPÍTULO II. Variables que determinan la variación del tamaño del rango geográfico de especies de la familia Poeciliidae en el gradiente latitudinal.....	39
RESUMEN.....	39
INTRODUCCIÓN	40
MÉTODO	42

Efecto de Rapoport	44
Reconstrucción de carácter ancestral y señal filogenética	44
Coordenadas Principales de Estructura Filogenética	47
Aporte de las variables ambientales y evolutivas al tamaño de rango geográfico..	49
<i>Selección de variables ambientales</i>	49
<i>Selección de variables de la composición filogenética</i>	50
<i>Tratamiento para la autocorrelación espacial</i>	50
<i>Análisis de partición de la varianza</i>	50
RESULTADOS	51
Efecto de Rapoport	51
Reconstrucción del carácter ancestral y señal filogenética	54
Coordenadas Principales de Estructura Filogenética	57
Aporte de las variables ambientales y evolutivas al tamaño de rango geográfico..	57
DISCUSIÓN	61
CONCLUSIÓN	64
CONCLUSIÓN GENERAL	65
REFERENCIAS DOCUMENTALES	67
ANEXOS	85
Anexo 1.- Desglose de las aportaciones relativas por género de cada biorregión	85
Anexo 2.- Correlograma espacial para el tamaño de rango geográfico entre ensamblajes	86

ÍNDICE DE FIGURAS

INTRODUCCIÓN

Figura 1.- Biorregiones definidas por Wallace (1876)..... 4

CAPÍTULO I

Figura 2.- Biorregiones recuperadas del ensamblaje de la familia Poeciliidae. A) Dendrograma del resultado del UPGMA para ocho grupos. B) Mapa que muestra la localización de cada biorregión en América. Los colores coinciden entre ambas representaciones y el gradiente de colores en el dendrograma remarca los conjuntos de Norteamérica (azul) y Sudamérica (rojo)..... 21

Figura 3.- Contribución relativa de cada género a la riqueza de especies por biorregión. La categoría “Otros géneros” corresponde a géneros con una aportación relativa menor al 7.5%. (El anexo 1 presenta el desglose de los valores). 24

Figura 4. Gradientes de diversidad de pecílicos en América. A) Riqueza de especies. B) Diversidad filogenética. 26

Figura 5.- Gradientes de endemismo de pecílicos en América. A) Endemismo filogenético. B) Endemismo ponderado 27

Figura 6.- Correlaciones de los gradientes de diversidad. A) Riqueza de especies con Diversidad filogenética. B) Riqueza de especies con endemismo filogenético. C) Riqueza de especies con endemismo ponderado. D. Diversidad filogenética con endemismo filogenético 28

Figura 7.- Centros de endemismo de acuerdo con el análisis categórico de neo y paleo endemismo..... 31

CAPITULO II

Figura 8.- Curva de representación de señal filogenética hipotética. A) Procedimiento general. B) Interpretación de la curva PSR. Imágenes modificadas de Diniz Filho *et al.*, (2012) y Bini *et al.*, 2014)..... 46

Figura 9.- Gradiente latitudinal de la media del tamaño del rango geográfico de la familia Poeciliidae. 52

Figura 10.- Regresión lineal de la latitud vs. la media del tamaño del rango geográfico (la barra de colores representa la variación de los valores del tamaño de rango)..... 53

Figura 11.- Mapeo del tamaño de rango geográfico de los pecílidos en la filogenia [La barra de colores representa los valores en kilómetros cuadrados del rasgo y los nombres corresponde a algunos géneros mayor número de especies de Poeciliidae, con excepción de *Poecilia (sensu lato)*]. 55

Figura 12.- Señal filogenética basada en Curvas PSR. La curva roja denota la evolución del carácter en consideración al movimiento browniano, la curva gris representa un modelo nulo con valores aleatorios y la curva azul representa la evolución del tamaño de rango geográfico..... 56

Figura 13.- Principales ejes del análisis de coordenadas principales de la estructura filogenética. Los nombres de los vectores corresponden a los clados de Poeciliidae, detallados en el cuadro 2 y los valores de las celdas geográficas fueron omitidos. 58

Figura 14.- Diagrama de Venn que representa los aportes de los conjuntos de variables, sobre la variación de la media tamaño del rango geográfico. El aporte de los filtros espaciales con la estructura filogenética y las variables ambientales son negativas y no se representan..... 59

Figura 15.- Principales variables que aportan a la variación de la media del tamaño del rango geográfico. A) PCPS 1, B) Precipitación del mes más lluvioso 60

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO I

Cuadro 1.- Subgéneros de *Poecilia* (*sensu lato*) y su distribución general de acuerdo a Ho *et al.* (2016); Palacios *et al.* (2016); Reznick *et al.* (2017) y Fricke *et al.* (2021)..... 11

CAPITULO II

Cuadro 2. Hipótesis y métodos para definir los factores que describen el rango geográfico de los pecílidos..... 43

Cuadro 3. Composición de los clados para la interpretación del PCPS. Los clados que corresponden a un solo género monofilético conservaron sus nombres. *Especies de géneros monotípicos se escriben en forma binomial. ** Especies que corresponden a un grupo parafilético..... 48

Cuadro 4.-Valores de área calculado para las curvas PSR..... 54

INTRODUCCIÓN GENERAL

La biogeografía es una rama de la biología que tiene como labor documentar y comprender los patrones espaciales de la biodiversidad (Brown y Lomolino, 1998), por ende, provee información de la distribución geográfica de los organismos actuales y fósiles en el planeta (Mast, 2010). Además, reconoce el papel fundamental de la variación ambiental en la estructura biogeográfica de la biota, tanto para entender las regiones bióticas, así como también entender los gradientes geográficos (Steinbauer *et al.*, 2016). Otros procesos biológicos como la inmigración, extinción y en general la evolución de los organismos, tienen gran influencia en los patrones de distribución de la biodiversidad (Lomolino, 2016). Finalmente, pero no menos importante, los estudios biogeográficos, también incluyen las interacciones organismo-ambiente en el espacio y el tiempo (Mast, 2010), de tal manera que, integra el efecto antropogénico sobre los patrones biogeográficos del resto de la biota (Mast, 2010; Barnagaud *et al.*, 2017).

Considerando lo antes mencionado, la investigación biogeográfica intenta responder preguntas relacionadas con los patrones y procesos a diferentes escalas espacio-temporales (Pearse *et al.*, 2018). Para entender la distribución actual de los organismos, toma en cuenta: 1) las variables geográficas, que capturan las variaciones de los ensamblajes resultando en los patrones espaciales (Gaston *et al.*, 2008). Aunque hay que considerar que los patrones pueden ser distintos dependiendo de la extensión y la resolución del área geográfica, mostrando diferentes resultados considerando el aumento o disminución de estas características y de la escala espacial (Whittaker *et al.*, 2005). Por su parte, 2) las variables temporales pueden explicar los cambios del ensamblaje tomando en cuenta las fluctuaciones temporales por eventos estocásticos y los ciclos biológicos, pero en este caso, hay que considerar, que si no se tiene una profundidad adecuada (duración de tiempo relevante), las variaciones en la comunidad no serán significativas (Castillo-Escrivà *et al.*, 2020).

En relación a las consideraciones espacio-temporales, esta disciplina deriva en dos enfoques: la biogeografía histórica, que con el uso de la información filogenética y geológica permite inferir patrones a gran escala temporal. Mientras que, la biogeografía

ecológica considera los patrones de distribución de los organismos existentes en función de las condiciones modernas, por ejemplo, el clima. Tanto los enfoques históricos como ecológicos son relevantes para comprender la distribución de las especies y predecir potenciales cambios en el futuro (Jenkins y Ricklefs, 2011).

La macroecología, es una de las mayores subdisciplinas de la ecología (McGill, 2019), se ha establecido como una forma de estudiar las relaciones entre los organismos y su entorno, y tiene como precepto, explicar los patrones estadísticos de abundancia, distribución y diversidad, a una escala donde se intercepta con la biogeografía, la paleontología y la macroevolución (Blackburn y Gaston, 2002). McGill (2019) define a la macroecología como *“el estudio a nivel agregado de entidades ecológicas compuestas por un gran número de partículas en la búsqueda de la generalidad”*. Estableciendo como entidades “ecológicas agregadas” a ensamblajes de especies, comunidades o una especie en todo su rango geográfico, mientras que metafóricamente denomina como “partículas” a las especies o individuos. La macroecología, por ejemplo, permite medir las distribuciones de caracteres ecológicos como son: tamaño corporal, riqueza de especies y la distribución espacial de aspectos funcionales entre otras y establecer hipótesis sobre procesos que expliquen las distribuciones de los patrones.

Los objetivos de cada una de estas áreas de investigación, y bajo la primicia de que la biogeografía es una disciplina unificadora al permitir reunir aportes de diversos campos; incluyendo a la biología molecular, la ecología y la geología, entre otros, que permitan ayudar a comprender los patrones biogeográficos a todas las escalas (Avisé, 2004). Es importante reconocer que existe una estrecha relación entre la biogeografía y la macroecología (Blackburn y Gaston, 2002). Esta relación se basa en que ambas ramas convergen en el objetivo de la comprensión de los patrones observados de distribución de especies y la composición de las comunidades a través del espacio y el tiempo, así como los patrones espaciotemporales resultantes de la diversidad taxonómica, funcional y filogenética (Kent, 2005; Cabral *et al.*, 2017) entre otros.

Los estudios biogeográficos y macroecológicos son de gran importancia para la comprensión de eventos macroevolutivos (Stigall, 2008; McGill *et al.*, 2019). Van a la par, dado que la macroevolución debe tener en cuenta un surgimiento no aleatorio de la variación fenotípica y genética a diferentes escalas espaciales y temporales. Esta variación anisotrópica ocurre en múltiples niveles jerárquicos, y se manifiesta a lo largo de la historia de la vida de los organismos, así como en los procesos evolutivos de los mismos (Jablonski, 2017).

Por lo tanto, tener como referencia la estructura de la biodiversidad permite recuperar patrones que estarán asociados a las áreas geográficas (Steinbauer *et al.*, 2016). Ejemplo de estos patrones son: las biorregiones o áreas de endemismo, que son zonas de congruencia distribucional donde se asume que las especies responden a factores históricos o ambientales (Noguera-Urbano y Escalante, 2015), los centros de endemismo se definen como sitios con alta concentración de especies y que presentan áreas de distribución restringida (Crisp *et al.*, 2001), las barreras biogeográficas, que son barreras naturales que impiden la dispersión de las especies (Rahel, 2007) y las zonas de transición, que son áreas geográficas de superposición, con un gradiente de reemplazo y segregación parcial entre dos o más componentes bióticos (Ferro y Morrone, 2014).

Los patrones espaciales de las especies que con mayor frecuencia se describen son las biorregiones y los centros de endemismo (Zhao *et al.*, 2021). Las biorregiones se basan en un sistema jerárquico que clasifica las zonas geográficas en función de su biota endémica (de Candolle, 1805). La biorregionalización mundial más relevante fue determinada por (Sclater, 1858) y modificada por (Wallace, 1876), ambos recuperaron seis biorregiones en el mundo (figura 1). Estas biorregiones fueron determinadas de manera descriptiva y con limitada información, aunque no discrepa en gran medida con las biorregionalizaciones realizadas hoy en día. Por ejemplo, con redes bipartidas en peces dulceacuícolas se recuperaron siete biorregiones (Leroy *et al.*, 2019) y con un enfoque filogenético en anfibios, aves y mamíferos, se han recuperado once biorregiones (Holt *et al.*, 2013) aunque por un posible sesgo en los agrupamientos tres de ellas podrían interpretarse como zonas de transición (Kreft y Jetz, 2013).

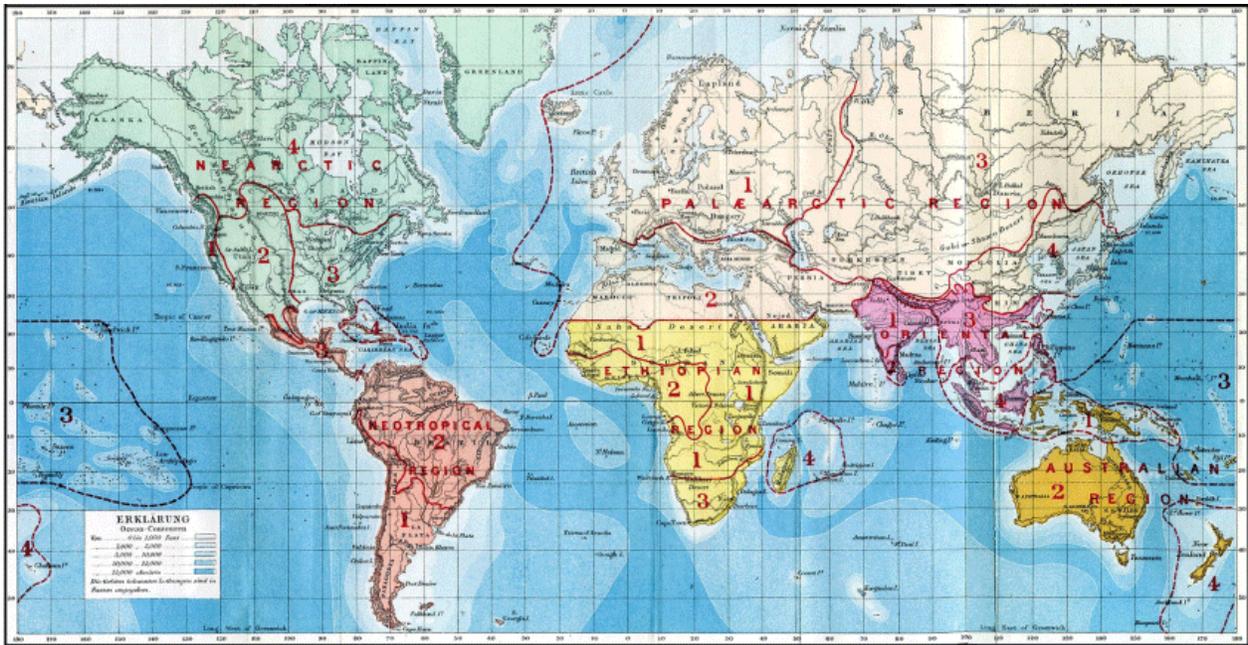


Figura 1.- Biorregiones definidas por Wallace (1876).

Los centros de endemismo son áreas que tienen una mayor riqueza de especies endémica que sus áreas vecinas (Crisp *et al.*, 2001; Linder, 2001) y se han interpretado como “hotspots” (Myers, 1988). Aunque la riqueza de especies no es un buen determinante de estas áreas por la pérdida de información sobre la biodiversidad (Mishler *et al.*, 2014; Dagallier *et al.*, 2020). Por ejemplo, regiones con eventos de dispersión aislados, la diversidad filogenética es alta pero la riqueza de especies es baja (Davies y Buckley, 2011). Por lo anterior, Rosauer *et al.* (2009) presentaron una medida para medir la restricción de la diversidad filogenética de las especies, el endemismo filogenético.

El endemismo filogenético es la diversidad filogenética de un conjunto ponderado por el rango de tamaño de los taxones (Rosauer *et al.*, 2009; Rosauer y Jetz, 2015). Posteriormente Mishler *et al.* (2014) propusieron el endemismo filogenético relativo, que simplemente es la proporción del endemismo filogenético real entre el endemismo filogenético de un árbol hipotético. Esta medida mediante un análisis categórico de neo y paleo endemismo determina regiones con alta diversificación y refugios de diversidad (Mishler *et al.*, 2014; Dagallier *et al.*, 2020; Nitta *et al.*, 2022). Este análisis es de utilidad para encontrar centros de endemismo a diferentes escalas. Por ejemplo, en la cuenca Murray-Darling del sureste de Australia con diferentes taxones de vertebrados (González-

Orozco *et al.*, 2015), a nivel de países con Angiospermas de Australia y Chile (Thornhill *et al.*, 2016; Scherson *et al.*, 2017) y a nivel continental con las plantas de África y Norteamérica (Dagallier *et al.*, 2020; Mishler *et al.*, 2020).

Dentro de esta perspectiva, la diversidad biológica no ha radiado de manera aleatoria (Jablonski, 2017), y su distribución espacial generalmente permite recuperar otros patrones denominados “reglas biogeográficas”, como el gradiente latitudinal de riqueza de especies, reconocido por primera vez por Humboldt (Mannion, 2020) y las denominadas reglas de Rapoport y Bergmann (Steinbauer *et al.*, 2016), entre otros. Por lo tanto, los gradientes espaciales, se pueden describir bajo dos perspectivas, 1) los gradientes derivados de los componentes de la diversidad, entre ellos; la riqueza de especies, la diversidad funcional, y la diversidad Beta, etc. y, 2) los gradientes derivados de los rasgos funcionales y características de la distribución de las especies, por ejemplo; la distribución espacial del tamaño del cuerpo o del tamaño del rango geográfico (áreas de distribución). En ambos enfoques se tiene como objetivo conocer que factores que impulsan dichos gradientes; para ello se suelen correlacionar dichas variables con factores de naturaleza climática como la temperatura y precipitación (ej. Fine, 2015; Szewczyk y McCain, 2016) o de naturaleza geográfica como la latitud, la elevación o la profundidad (ej. Rapoport, 1975; Stevens, 1989, 1992, 1996; Maestri *et al.*, 2016), entre otras variables ambientales.

Saber qué determina el tamaño del rango geográfico ayuda a reconocer el riesgo de extinción de las especies (Böhm *et al.*, 2017). La regla de Rapoport considera que a latitudes mayores, los rangos geográficos son más amplios (Stevens, 1989). Posteriormente, se demostró que el efecto era fuerte en el hemisferio norte y casi nulo en el hemisferio sur (Gaston *et al.*, 1998; Ruggiero y Werenkraut, 2007). Entonces, el efecto resultó estar influenciado por el tipo de método y los factores biogeográficos (Ruggiero y Werenkraut, 2007). La evaluación reciente es con modelos correlativos de la media del tamaño del rango geográfico en el espacio (Hawkins y Diniz Filho, 2006) y los factores determinantes cambian de acuerdo al taxón y las variables analizadas. Por ejemplo, los determinantes del tamaño del rango geográfico en aves de América son los

hábitats en paisajes topográficamente complejos (Hawkins y Diniz Filho, 2006), mientras que en familias de macrófitas son la cobertura del suelo agrícola y la velocidad del cambio climático a partir del cuaternario (Murphy *et al.*, 2020) y en serpientes continentales son la amplitud del hábitat, tamaño corporal y rango altitudinal (Böhm *et al.*, 2017).

La presente investigación se centró en la familia Poeciliidae, que actualmente se compone de 26 géneros y 274 especies validas (Fricke *et al.*, 2022). De acuerdo con su tolerancia fisiológica a la salinidad, se reconoce como una familia secundaria (Myers, 1949; Matamoros *et al.*, 2015). Debido a esta característica, sus miembros están presentes en una gran gama de ambientes dulceacuícolas y salobres (Rosen y Bailey, 1963); su distribución natural está restringida al continente americano (Bragança *et al.*, 2018), desde la parte media de la República de Argentina (límite más austral), hasta ríos en el estado de Illinois, Estados Unidos de América (límite más septentrional). En su rango de distribución natural llegan a cubrir ampliamente cuerpos de agua en Centroamérica, México y las Antillas Mayores y Menores (Miller *et al.*, 2005; Reznick *et al.*, 2017), siendo en estas regiones en donde se ha detectado las mayores tasas de diversidad y con alto grado de endemidad (Miller *et al.*, 2005; Matamoros *et al.*, 2015; Tagliacollo *et al.*, 2017; García-Andrade *et al.*, 2021).

Poeciliidae es una familia que ha sido de gran interés en estudios biogeográficos y evolutivos (ej. Parenti, 1981; Hrbek *et al.*, 2007; Reznick *et al.*, 2017) principalmente por su amplia distribución en el continente Americano, y porque su historia evolutiva y biogeográfica han sido estrechamente ligados a diferentes eventos geológicos (Reznick *et al.*, 2017). Los puntos clave de la diversificación de Poeciliidae, van desde sus niveles altos de endemidad entre sus linajes en diferentes regiones de América (Miller *et al.*, 2005; Figueiredo, 2008; Rodriguez-Silva *et al.*, 2020), así como, una amplia variabilidad morfológica; sobre todo en el desarrollo de rasgos particulares de reproducción, incluyendo la superfetación y la matrotrofia que se asocian con su alta capacidad de colonización (Pollux *et al.*, 2014).

En cuanto a la investigación biogeográfica y macroecológica reciente, los pecílidos se han utilizado como modelo biogeográfico para entender como la historia geológica de Norteamérica ha influenciado los procesos de dispersión y colonización (Tagliacollo *et al.*, 2017). También, se han evaluado los impulsores de la riqueza de especies a lo largo del gradiente latitudinal (García-Andrade *et al.*, 2021). Sin embargo, aún queda una gama de preguntas relacionadas a los patrones biogeográficos de esta familia que están sin contestar. Por ejemplo, cuáles son los patrones espaciales de la diversidad filogenética de la familia Poeciliidae, y el efecto de estos patrones en la delimitación de las biorregiones y centros de endemismo. Además, en este estudio también se planteó, definir si existe una relación entre la latitud y el tamaño de rango geográfico, un rasgo que es primordial para la biología de la conservación (Gaston, 1996).

Por lo anterior, en este estudio se propusieron dos objetivos: 1) regionalizar América con base en los peces de la familia Poeciliidae, así como, definir los patrones espaciales de la diversidad y el endemismo usando un enfoque filogenético, y establecer centros de endemismo; 2) Demostrar la existencia del efecto de Rapoport en el gradiente latitudinal del tamaño de rango de los peces pecílidos (a mayor latitud mayor tamaño de rango geográfico), y determinar si existen correlaciones de los factores ambientales y evolutivos con el patrón latitudinal del tamaño de rango geográfico.

CAPÍTULO I.

Patrones biogeográficos de la diversidad y endemismo de la familia Poeciliidae de América

RESUMEN

Los pecílidos son un modelo biológico relevante para América, dada su historia evolutiva y diversificación; que está ligada a procesos geológicos importantes, además, son altamente diversos y con un alto grado de endemismo en regiones como las Antillas Mayores, el sur de México y Centroamérica. Esta investigación se centró en recuperar los patrones biogeográficos de la familia Poeciliidae con base en un enfoque de filogenética espacial. Para lograr lo anterior, se construyó una matriz de presencia-ausencia con datos de presencia de especies y se usó una filogenia ya publicada. Estos materiales sirvieron para definir las biorregiones basadas en la distribución de los pecílidos. Adicionalmente, se definieron los patrones de diversidad taxonómica: la riqueza de especies (*RiqEsp*) y el endemismo ponderado (*EndPon*). Para la diversidad filogenética se calculó el índice de diversidad filogenética de Faith (*DivFil*) y el endemismo filogenético (*EndFil*). Además, se delimitaron los centros de endemismo utilizando un análisis categórico de neo y paleo endemismo. los resultados, se determinaron ocho biorregiones, que arrojaron dos patrones relevantes: una separación entre Norteamérica y Sudamérica, y una clara separación entre la vertiente del Atlántico (biorregiones 4 y 5) y el Pacífico (biorregión 7) en casi todo el continente. También se determinaron los patrones de diversidad y endemismo, concluyendo que no siguen el patrón de riqueza de especies. Las regiones con valores altos de diversidad y endemismo están en Centroamérica, el sur de México y las Antillas Mayores. Por último, los centros de endemismo, se encontraron en su mayoría en Norteamérica y Centroamérica; el neo-endemismo, corresponden a La Española, México, y el sur de Brasil; para el paleo-endemismo, corresponden a Guatemala, Chiapas, el sur de Centroamérica y el suroeste de Brasil, mientras que el endemismo mixto corresponde al centro-norte de México, el sur de Centroamérica, sur de Colombia y Ecuador, por último, el super-endemismo corresponde únicamente a una celda de Guatemala, con presencia de *Xenodexia ctenolepis* (clado basal), y clados endémicos de *Mollienesia* y *Pseudoxiphophorus*, entre

otros. A manera de conclusión, se infiere que, los patrones biogeográficos de la familia Poeciliidae están fuertemente influenciados por las colonizaciones pasadas de sus integrantes en Norteamérica, sumado a los eventos de diversificación *in situ*.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas del siglo pasado, se estableció el concepto de biodiversidad o diversidad biológica, que al principio se relacionó principalmente con la riqueza, abundancia y recambio de especies en áreas geográficas (Lovejoy, 1980; Williams y Gaston, 1994). Su construcción principal fue dada como respuesta a la “crisis de pérdida de diversidad biológica” que emergía en dicha época. Actualmente la definición más utilizada postula que la biodiversidad es: “*la variabilidad entre organismos vivos de todas las fuentes, incluidos, entre otros, los sistemas terrestres, marinos y otros sistemas acuáticos y los complejos ecológicos de los que forman parte; esto incluye la diversidad dentro de las especies, entre especies y de los ecosistemas*”. Dicho concepto fue acuñado en la convención de Río de Janeiro (United Nations, 1992), por lo tanto, se comprende que la biodiversidad no es una unidad definida por un número particular de especies en una región (Mishler *et al.*, 2014), sino una construcción multifacética, que comprende entre otros, componentes genéticos, taxonómicos, filogenéticos y ecológicos (Hillebrand *et al.*, 2018).

La diversidad taxonómica o riqueza de especies, la cual, se define como el número total de especies en un sitio y momento específico, y por lo tanto, es la forma más sencilla para observar, medir y describir la diversidad biológica (Gotelli y Colwell, 2001; Hillebrand *et al.*, 2018). Esta medida de diversidad ha sido usada comúnmente para establecer áreas de conservación y detectar los denominados “hotspot” de biodiversidad (Myers, 1988).

La diversidad taxonómica no necesariamente es la mejor medida de diversidad para la toma de decisiones en relación a esfuerzos de conservación, dado que la riqueza de especies tiene una tendencia a cambios sujetos a la temporalidad (Hillebrand *et al.*,

2018). La crítica principal hacia el uso de esta faceta como herramienta efectiva en programas de conservación, es que la diversidad biológica no es sólo el número de especies, sino que, constituye un conjunto de clados, que de acuerdo al nivel evolutivo, éstos son más pequeños o más grandes, por lo tanto la biodiversidad debería estudiarse en conjunto con otros enfoques, ser más inclusivos y considerar otros componentes como el de la diversidad filogenética y la diversidad funcional (Mishler *et al.*, 2014; Nitta *et al.*, 2022).

Debido a lo anterior, se postularon los patrones espaciales de diversidad filogenética y endemismo filogenético (Thornhill *et al.*, 2016; Nitta *et al.*, 2022). La diversidad filogenética en su definición simple es, la suma de la longitud total de las ramas que abarcan un conjunto de especies o taxa en un árbol filogenético (Faith, 1992), en un área dada. Desde su establecimiento ha sido de gran interés en estudios relacionados a biogeografía, evolución, ecología y conservación (Lozupone y Knight, 2006; Faith, 2018). El endemismo filogenético, es una medida que describe la restricción espacial de la diversidad filogenética (Rosauer *et al.*, 2009); es el producto de la suma de las proporciones de las longitudes de ramas de las especies y de los descendientes existentes (unión) en un área, dividido entre el rango geográfico total de las especies de cada especie y su unión (Rosauer y Jetz, 2015), y se reconoce su utilidad para identificar áreas de alta diversidad filogenética y por lo tanto, es una medida ampliamente utilizada en la planificación de la conservación de diferentes *taxa* (Rosauer *et al.*, 2009).

Por lo anteriormente expresado, el objetivo de este capítulo radica en recuperar patrones biogeográficos y macroecológicos de la familia Poeciliidae. En primer lugar, regionalizar América utilizando los datos de distribución y la filogenia de la familia Poeciliidae. Además de definir los patrones espaciales de la diversidad y endemismo en sus facetas taxonómica y filogenética. Por último, recuperar los centros de endemismo utilizando el endemismo filogenético relativo (Mishler *et al.*, 2014). Todo lo anterior, es relevante, dado que permite la toma de decisiones adecuadas en la conservación de ecosistemas dulceacuícolas (Faith, 2018, Kling *et al.*, 2019) y reconocer aspectos relevantes en los procesos históricos y ecológicos de los pecílidos.

MÉTODOS

Verificación de especies de la familia Poeciliidae

Con el objetivo de incluir la información taxonómica más actualizada, y evitar el uso de sinónimos o nombres inválidos, se ensambló una lista de verificación taxonómica para las especies de la familia Poeciliidae. Esta información fue capturada del catálogo de peces en línea de la Academia de Ciencias de California, proporcionado por Fricke *et al.* (2021). *Poecilia* (*sensu lato*) resultó ser uno de los géneros con problemas taxonómicos y sistemáticos dentro de Poeciliidae. Este género en muchos estudios filogenéticos resulta ser parafilético (ej. Ho *et al.*, 2016; Palacios *et al.*, 2016; Reznick *et al.*, 2017). Por lo tanto, se decidió usar la designación taxonomía basada en los subgéneros reconocidos por Ho *et al.* (2016); Palacios *et al.* (2016); Reznick *et al.* (2017) y Fricke *et al.*, (2021). Por consiguiente, y para efectos de este estudio, los subgéneros de *Poecilia* fueron elevados al nivel de género (cuadro 1), con excepción de *Allopoecilia* que es poco conocida y no se ha realizado un trabajo taxonómico para la elevación a nivel de género.

Cuadro 1.- Subgéneros de *Poecilia* (*sensu lato*) y su distribución general de acuerdo a Ho *et al.* (2016); Palacios *et al.* (2016); Reznick *et al.* (2017) y Fricke *et al.* (2021).

Subgéneros	Número de especies	Distribución
<i>Acanthophaeus</i>	3	Sudamérica
<i>Curtipenis</i>	1	Antillas Mayores
<i>Limia</i> *	23	Antillas Mayores y el norte de Sudamérica
<i>Micropoecilia</i>	7	Sudamérica
<i>Mollienesia</i>	30	Norteamérica y norte de Sudamérica
<i>Pamphorichthys</i>	7	Sudamérica
<i>Poecilia</i>	1	Sudamérica
<i>Psychropoecilia</i>	2	Antillas mayores
Total	74	

Recolección y curación de datos geográficos

Recopilación de información geográfica

Los datos de distribución de las especies de Poeciliidae se obtuvieron de: *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, 2020), Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México (CONABIO, 2021), *Specieslink Network* (speciesLink, 2021) y se complementaron con registros de la literatura científica.

Curación de datos geográficos

Los datos de distribución recopilados sumaron aproximadamente 100 000 registros, que fueron curados para obtener la mayor precisión de la distribución natural de cada una de las especies. De primera mano, en el repositorio global de la GBIF se filtraron los registros geográficos no pertenecientes a la distribución natural de la familia, limitando el área de distribución al continente americano. Además, se consideraron solamente ejemplares con coordenadas geográficas y sin problemas geoespaciales, posteriormente las bases de datos fueron tratadas de manera individual. En cuanto al repositorio de Specieslink, el único filtro considerado fue el de categoría taxonómica, es decir, familia= "Poeciliidae", dado que los datos de distribución se limitan a Sudamérica. Por último, la base mexicana del SNIB, incluyó las categorías taxonómicas hasta familia, considerando sólo ejemplares con coordenadas geográficas. Se eliminaron registros repetidos de las colecciones y se actualizó la nomenclatura usando como referencia el catálogo de peces de Eschmeyer (Fricke *et al.*, 2022).

Posteriormente, también se procedió a la eliminación de registros que presentaron incertidumbre, por ejemplo, aquellos que no contaban con el epíteto específico (ej. *Poecilia* sp. o Poeciliidae) o que pertenecían a híbridos (ej. *Gambusia affinis* x *Gambusia georgei*), además, se eliminaron registros de géneros no pertenecientes a la familia como *Fluviphylax*. De los datos restantes, se eliminaron para cada especie datos correspondientes a introducciones, translocaciones, cultivo o siembras. Las distribuciones fueron revisadas y fortalecidas por literatura científica (sobre todo enfocada

a la riqueza y estructura de ríos en diferentes partes de América). Finalmente, se emparejaron las bases de datos, en una sola matriz, además con los datos de las distribuciones se construyeron 274 mapas de distribución.

Construcción de polígonos de distribución

El rango de la distribución de las especies se estableció utilizando el método de polígonos de casco α -convexo. Este método ofrece una menor sobreestimación del rango de distribución de las especies en comparación con el método de casco convexo (Meyer *et al.*, 2017) y se ha utilizado anteriormente para estudios de diversidad a nivel global de peces dulceacuícolas (Pelayo-Villamil *et al.*, 2015), y para la familia Poeciliidae (García-Andrade *et al.*, 2021).

De acuerdo a Burgman y Fox (2003), los pasos para construir los polígonos son:

1. La realización de una triangulación de Delauney (Delaunay, 1934) a los puntos (coordenadas geográficas) en una muestra. La triangulación se crea dibujando líneas que unen los puntos, restringidas para que ninguna línea se cruce entre puntos. Se miden las longitudes de todas las líneas y se calcula la longitud promedio de las líneas.
2. Se eliminan todas las líneas que sean más largas que un múltiplo (alfa) de la longitud promedio de la línea (el valor de α se puede elegir teniendo en cuenta el nivel de resolución requerido). Cuanto menor sea el valor de alfa, más fina será la resolución del casco.
3. Se calcula el área del hábitat sumando las áreas de todos los triángulos restantes.

La creación de un casco α -convexo se define de manera generalizada bajo un número finito de puntos, sin embargo, dado que el algoritmo se ha basado en la triangulación de Delaunay, requieren al menos tres puntos no colineales.

La forma del polígono se reguló por el valor α , que entre más cercano este a 0, conserva los puntos similares al conjunto de puntos originales, mientras que, cuando α aumenta, podemos obtener un polígono de rango similar al típico casco convexo. En este caso, el valor de α fue 6, de acuerdo a lo recomendado por Pelayo-Villamil *et al.* (2015) para rangos geográficos de peces dulceacuícolas.

El proceso descrito anteriormente se realizó usando el paquete *alphahull* versión 2.4 (Pateiro-López y Rodríguez-Casal, 2010) y la función “ah2sp” modificada por Rabosky *et al.* (2016). Por último, los polígonos para cada especie se superpusieron a las cuencas hidrográficas HydroBASINS nivel 8 (Lehner y Grill, 2013). El procedimiento en general se realizó usando R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022).

Para las especies que no cuentan con tres o más datos geográficos no colineales, la distribución simplemente se estableció como su presencia en las subcuencas ocupadas como lo sugiere García-Andrade *et al.* (2021).

Se obtuvieron 274 mapas de distribución, aunque se usaron 261, específicamente de las especies que se están presentes en la filogenia. Con la información de la distribución se construyó la matriz del ensamblaje a una resolución espacial de $1^\circ \times 1^\circ$ (~111x111 km), con una extensión de longitud mínima = -114.5, longitud máxima= -34.5, latitud mínima = -38.5, latitud máxima= 41.5. Además, se omitieron celdas sin presencia de especies, obteniendo una cuadrícula geográfica de 1 643 celdas.

Filogenia

El árbol filogenético de Poeciliidae se recuperó del estudio realizado por Reznick *et al.*, (2017); se eliminaron especies que no corresponden a la familia Poeciliidae, obteniendo un árbol filogenético con 166 taxones. Como el número de taxones en esta filogenia no es igual al número de taxones de los cuales tenemos datos de distribución, posteriormente la filogenia de Reznick *et al.* (2017) se complementó utilizando un método de incorporación de clados en SUNPLIN (Martins *et al.*, 2013). SUNPLIN inserta un taxón con incertidumbre filogenética (PUT) dentro del clado de consenso más derivado (MDCC)

en el árbol. Este proceso se realizó por medio de 1 000 simulaciones, posteriormente se estableció el árbol consenso, obteniendo un árbol filogenético ultramétrico con 261 especies. Los procesos de poda y el árbol consenso se realizaron usando el paquete *phytools* versión 1.0-3 (Revell, 2012) en R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022).

Biorregionalización

La biorregionalización de América basada en peces pecílidos se realizó siguiendo el marco de trabajo definido por Kreft y Jetz (2010). Para obtener la matriz de disimilitud, se calcularon las diferencias por pares de ensamblajes en las celdas de la matriz utilizando la métrica de distancia, filo-jaccard (UniFrac; Lozupone y Knight, 2006):

$$Phylo - jaccard = 1 - \left(\frac{A}{A + b + c} \right)$$

donde *A* es la longitud de las ramas compartidas, mientras que, *b* y *c* son las longitudes de las ramas que se encuentran solo en los conjuntos vecinos 1 y 2.

A partir de los valores de la matriz de disimilitud, se realizó un análisis de agrupamiento de pares ponderados con media aritmética (UPGMA) para agrupar las celdas geográficas. El número de grupos óptimos se determinó aplicando la regla de “elbow” (codo), escogiendo el número de grupos con la mayor cantidad de varianza explicada (Zhao *et al.*, 2011). Este procedimiento se realizó utilizando el software Biodiverse versión 3.1 (Laffan *et al.*, 2010) y la regla de “elbow” se realizó utilizando la función “optimal_phyloregion” del paquete *phyloregion* versión 1.0.6 (Daru *et al.*, 2020), posteriormente el mapa final se representó en ArcMap versión 10.8 (Environmental Systems Research Institute, 2019).

Composición del ensamblaje para cada biorregión

Se redujo la matriz de presencia-ausencia, homogenizando las celdas en consideración a su biorregión correspondiente y para obtener la riqueza genérica se sumaron los datos de presencia de cada especie por género. La riqueza relativa (*RiqRel*) del ensamblaje de cada biorregión se determinó dividiendo la riqueza de especies de cada género entre el total de especies presentes en cada región biogeográfica. De este modo se obtuvo la contribución relativa de cada género a la riqueza de especies observada para las biorregiones (Smith y Bermingham, 2005; Narcia, 2020).

$$RiqRel = \left(\frac{A}{B}\right) \times 100$$

Dónde *A* es el número de especies de cada género y *B* es el número total de especies de una región.

Patrones latitudinales de diversidad y endemismo

Los gradientes espaciales se representaron en la cuadrícula geográfica de celdas de un 1°x1°. La riqueza de especies (*RiqEsp*) se consideró como el número total de especies presentes en cada celda (Mourelle y Ezcurra, 1996).

La diversidad filogenética (*DivFil*) se cuantificó como la suma de las longitudes de las ramas en la ruta que une un conjunto de taxones con la raíz del árbol, es decir, una proporción de la longitud total del árbol (Faith, 1992) en cada celda.

$$DivFil = \sum_{\{c \in C\}} L_c$$

Los símbolos de la formula se describen en el último párrafo de la sección, ya que son utilizados para las fórmulas de las métricas posteriores.

El endemismo filogenético (*EndFil*) es el resultado de la suma de las fracciones de longitudes de las ramas encontradas en una celda, más la longitud de la rama que une a los clados entre su rango geográfico (Rosauer *et al.*, 2009).

$$EndFil = \sum_{\{t \in T\}} \frac{L_c}{R_c}$$

El endemismo ponderado (*EndPon*) es la suma de la inversa del tamaño del rango de cada taxón en el conjunto (Rosauer *et al.*, 2009):

$$EndPon = \sum_{\{t \in T\}} \frac{1}{R_t}$$

En estas formulas, *C* es el conjunto de ramas en la ruta de extensión mínima que une los taxones a la raíz del árbol. *c* es una rama (un solo segmento entre dos nodos) en la ruta de expansión *C*; *L_c* es la longitud de la rama *c*, expresada aquí como proporción de la longitud total del árbol; *R_c* es el rango de clados, (la unión de los rangos combinados de los taxones descendientes de la filogenia de la rama *c*, de modo que las áreas superpuestas se consideren solo una vez). *T* es cualquier subconjunto de los taxones representados en el árbol filogenético, (ej. Un conjunto de especies que se encuentran en un área determinada), *t* es un taxón en *T* y *R_t* es el tamaño del rango del taxón *t*.

Estas medidas se calcularon usando Biodiverse versión 3.1 (Laffan *et al.*, 2010) y se proyectaron en mapas realizados con ArcMap versión 10.8 (Environmental Systems Research Institute, 2019).

Correlaciones de las medidas de diversidad

Se realizaron correlaciones entre la *RiqEsp* con *DivFil*, *EndPon* y *EndFil*, de igual manera se realizó la correlación entre *DivFil* y *EndFil*. Esto se llevó a cabo para corroborar su naturaleza correlativa (Mishler *et al.*, 2014). Las correlaciones se realizaron usando *stats* versión 3.6.2, paquete integrado en R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022).

Análisis categórico de neo y paleo-endemismo

El Análisis categórico de neo y paleo-endemismo (CANAPE), propuesto por Mishler *et al.* (2014) usa la métrica de endemismo filogenético relativo para establecer los centros de endemismo. El endemismo filogenético relativo (*EndFilRel*) es la proporción de los valores observados del árbol filogenético entre los valores simulados en un árbol filogenético alternativo que contiene ramas con la misma longitud.

$$EndFilRel = \frac{EndFil_o}{EndFil_a}$$

Donde *EndFil_o*, es el endemismo filogenético del árbol filogenético real, y *EndFil_a*, es el endemismo filogenético del árbol alternativo. El valor de la proporción es relevante, dado que permite asumir que tipo de endemismo hay en cada celda, de acuerdo al análisis de neo y paleo endemismo (CANAPE, Dagallier *et al.*, 2020).

El CANAPE es una prueba de dos pasos (Thornhill *et al.*, 2016), El primer paso de acuerdo a (Mishler *et al.*, 2014), consiste en determinar si la celda es un centro de endemismo significativamente alto. Para ello, se corrieron 999 ensayos de un modelo nulo de aleatorización y se compararon los valores obtenidos con los valores observados utilizando una prueba de una cola ($\alpha=0.05$). Las celdas que resultaron significantes en alguna de estas medidas se le realizó el segundo paso (Mishler *et al.*, 2014; Thornhill *et al.*, 2016).

El segundo paso fue categorizar las celdas significativas en consideración a una prueba de dos colas ($\alpha=0.05$). Las categorías del análisis de neo y paleo endemismo, son 4 (Mishler *et al.*, 2014). Estas categorías no se superponen y se basan en la significancia del *EndFilRel* observado, las condiciones para categorizar son descritas en los siguientes párrafos de acuerdo a Mishler *et al.* (2014); Thornhill *et al.* (2016) y Dagallier *et al.*, (2020).

Cuando el *EndFilRel* observado es significativo se establecen dos categorías:

1. Neo-endemismo; el valor de *EndFilRel* es menor de lo esperado, por lo tanto, la celda contiene significativamente más especies endémicas de ramificación corta, es decir especies de reciente diversificación.

2. Paleo-endemismo: el valor de *EndFilRel* es mayor de lo esperado, por lo tanto, la celda contiene significativamente más especies endémicas de ramificación larga, es decir especies antiguas.

Cuando el *EndFilRel* observado no es significativo se establecen dos categorías:

3. Endemismo mixto: los valores tanto de *EndFil_o* como *EndFil_a* son significativamente altos (prueba de una cola, $\alpha=0.05$), es decir, en la celda hay una mezcla de especies endémicas con ramas largas y cortas.

La cuarta categoría corresponde a una subdivisión del endemismo mixto (Mishler *et al.*, 2014):

4. Super-endemismo: es una celda de “endemismo mixto”, con la diferencia que *EndFil_o* como *EndFil_a* son altamente significativos (prueba de una cola, $\alpha=0.01$), es decir, hay concentración altamente significativa de especies endémicas con ramas largas y cortas.

Estas últimas dos categorías, las celdas no están significativamente dominadas por paleo-endemismo o neo-endemismo (Mishler *et al.*, 2014). Además, las celdas que no

pasaron la prueba de una cola, se les considera no significantes (Mishler *et al.*, 2014; Thornhill *et al.*, 2016), es decir, celdas no endémicas.

RESULTADOS

Biorregionalización

El resultado de biorregionalización detectó ocho bioregiones, de acuerdo con la regla de “elbow” realizada al análisis de conglomerados (UPGMA, figura 2A) y se encontró congruencia geográfica en las biorregiones identificadas. La estructura general de las biorregiones reconoce dos patrones relevantes. En primer patrón es una separación entre Sudamérica (biorregiones 1–3) y Norteamérica (biorregiones 4–7). El segundo patrón se presenta en Norteamérica, donde se aprecia que las biorregiones 4 y 5 corresponden a la vertiente del Atlántico y las Antillas Mayores, mientras que la región 7 corresponde a la vertiente del Pacífico (figura 2B), este patrón es limitado por la biorregión 6 que abarca el sur de Centroamérica, y cubre tanto el Atlántico como el Pacífico. También se reconoce que la biorregión 8 siendo sudamericana, se encuentra más relacionada con las regiones norteamericanas (figura 2A).

Existe congruencia geográfica en las biorregiones de Sudamérica, de acuerdo con el dendrograma (figura 2A), las biorregiones 1 y 2 están relacionadas. Estas biorregiones cubren casi todo el centro-norte del sur del continente. La biorregión 1 va desde el Valle del Cauca (Cordillera de los Andes), cubre la parte noroeste de Sudamérica en el Océano Atlántico, hasta la región de la Mata Atlántica en Brasil. Mientras que la biorregión 2 corresponde a Venezuela, Las Guayanas y parte del noroeste de Brasil. De igual manera, para Norteamérica, las biorregiones 5 y 6 corresponden a Centroamérica. Particularmente, la biorregión 5 se considera Centroamérica Nuclear más el Bloque Maya y la biorregión 6 el sur centroamericano (figura 2).

Composición del ensamblaje para cada biorregión

Cada biorregión fue representada por un conjunto de géneros. Las biorregiones 1–3, y 8 están mayormente representadas, por los géneros *Cnesterodon*, *Micropoecilia*, *Pamphorichthys*, *Phalloceros* y *Pseudopoecilia* (figura 3). Estos géneros son endémicos de Sudamérica.

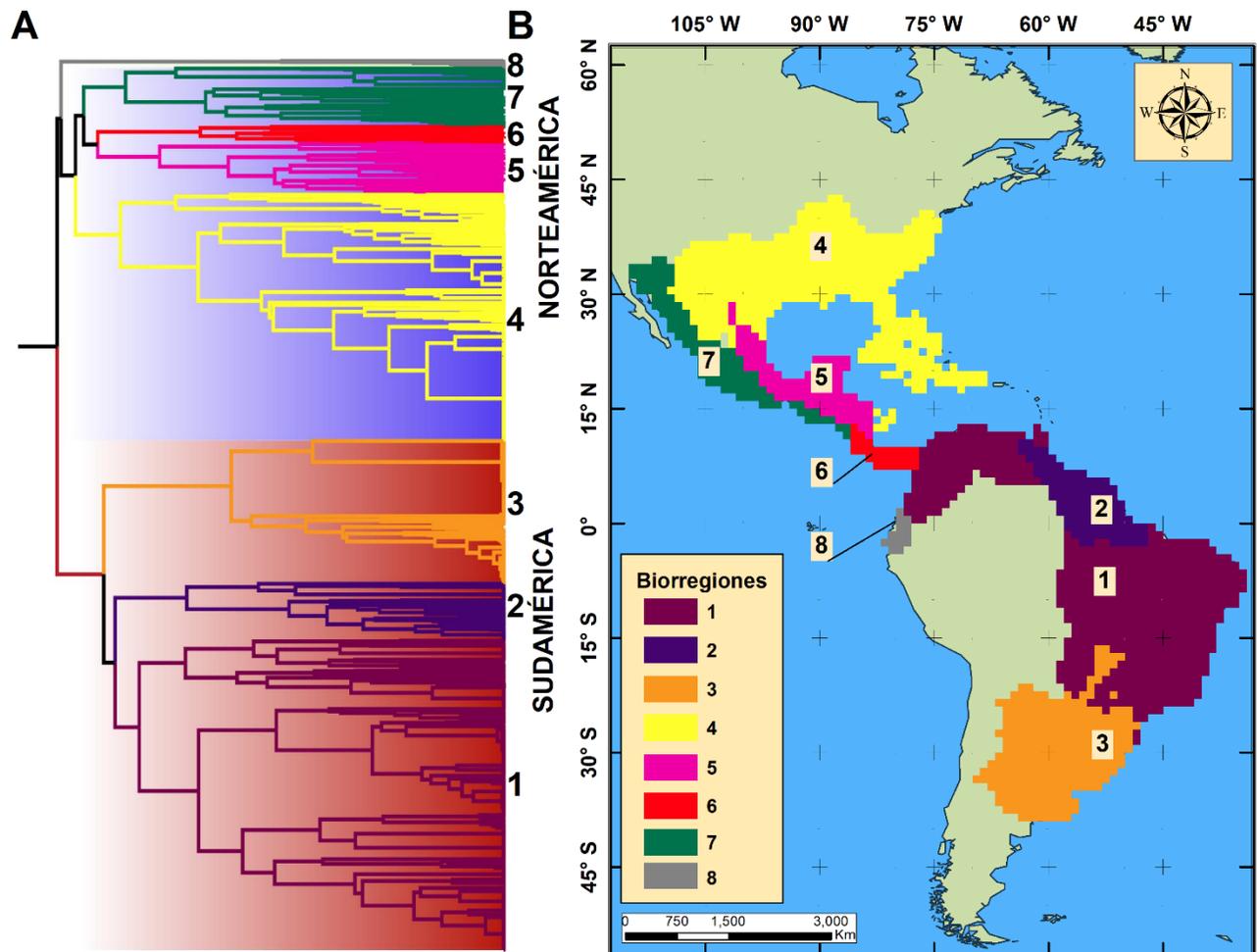


Figura 2.- Biorregiones recuperadas del ensamblaje de la familia Poeciliidae. A) Dendrograma del resultado del UPGMA para ocho grupos. B) Mapa que muestra la localización de cada biorregión en América. Los colores coinciden entre ambas representaciones y el gradiente de colores en el dendrograma remarca los conjuntos de Norteamérica (azul) y Sudamérica (rojo).

Las biorregiones 3–4 están representadas mayormente por los géneros *Brachyrhaphis*, *Gambusia*, *Limia*, *Mollienesia*, *Poeciliopsis* y *Xiphophorus*. La mayoría de estos géneros presenta gran endemismo en Norteamérica, teniendo pocas especies presentes en Sudamérica, entre ellas: *Limia heterandria*, *Gambusia lemaitrei* (no incluida en este estudio), *Mollienesia caucana*, *M. dauli*, *M. koperi*, *M. wandae*, y *Poeciliopsis turrubarensis*.

Para una mejor comprensión de la composición de cada una de las biorregiones (figura 2), se incluye una descripción de sus límites geográficos y composición de los géneros más representativos expresados en términos de riqueza relativa (figura 3).

1. Biorregión 1: Esta biorregión tiene su límite septentrional desde las cuencas del noroeste de Sudamérica, que son parte de la costa del Caribe, y se extiende hacia el occidente por el Pacífico de Colombia hasta la cuenca del río Patía, y hacia el oriente, por el Atlántico, cubre gran parte de la cuenca del Orinoco y del este de Brasil, hasta la cuenca del río Paraguay y Parapanema (afluente de la cuenca alta del río Paraná) como sus límites australes. Esta región se caracteriza por estar fragmentada por la biorregión 2 que cubre Venezuela, Guyana, Guyana Francesa, Surinam y noreste de Brasil. La biorregión 1 se caracteriza principalmente por el género *Phalloceros* (40.39% de la riqueza relativa) y en menor medida los géneros *Pamphorychthys* (13.46%) y *Mollienesia* (9.62%).

2. Biorregión 2: Esta biorregión tiene su límite septentrional en la cuenca de San Juan, en la costa del Caribe, Venezuela, cubre el delta del Orinoco, hasta las cuencas del delta del río Tocantins en el noreste de Brasil como su límite más austral. Está representada principalmente por el género *Micropoecilia* (40%) y en menor medida por *Pamphorychthys* (20%).

3. Biorregión 3: Esta región tiene su límite septentrional en la cuenca del “Alto Araguaia” en Brasil, su área se extiende a gran parte de la cuenca del Plata, hasta la cuenca del “Sauce chico” en Argentina como su límite austral. Esta biorregión está representada principalmente por miembros del género *Cnesterodon* (38.46%) y en menor medida por miembros del género *Phalloceros* (38.46%).

4. Biorregión 4: Esta región tiene su límite septentrional en la cuenca del río Mississippi en Illinois, Estados Unidos de América, se extiende hacia el occidente por el desierto chihuahuense, hasta el Eje Transversal Neo-Volcánico y la cuenca San José-Los Pilares en el centro de México y hacia el oriente, por el Atlántico, cubriendo la costa atlántica este de Estados Unidos y la península de Florida, además de, las Antillas Mayores, hasta el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Colombia, como su límite austral. Esta biorregión está representada principalmente por el género *Gambusia* (42.31 %), que sus miembros son muy comunes en cuencas que drenan al Golfo de México y en menor medida por el género *Limia* (28.21 %) que es prevalente en las Antillas Mayores.

5. Biorregión 5: Esta biorregión tiene su límite septentrional en una pequeña parte de la cuenca del río Bravo, se extiende por la vertiente del atlántico, desde la cuenca del río San Fernando, hacia el sur por las cuencas de sureste de México y Centroamérica hasta la cuenca del río Escondido en el Sureste de Nicaragua como límite austral. Esta biorregión está representada principalmente por el género *Xiphophorus* (25.24%) y en menor medida por el género *Mollienesia* (18.45%) y *Gambusia* (17.48 %).

6. Biorregión 6: Esta región tiene su límite septentrional en la cuenca de los lagos de Nicaragua, se extiende hacia el sur por las cuencas de Costa Rica y Panamá, hasta la cuenca del río Tuira como límite austral. Esta biorregión está representada principalmente por el género *Brachyrhaphis* (25%) y en menor medida por especies del género *Poeciliopsis* (16.67%) y *Mollienesia* (13.89%).

7. Biorregión 7: Esta región tiene su límite septentrional en la cuenca del río Verde, en Estados Unidos de América y se extiende por la vertiente del Pacífico, sobre México, hasta Centroamérica, en la cuenca del río Tamarindo sobre la depresión de Nicaragua. La biorregión está representada principalmente por el género *Poeciliopsis* (37%) y en menor medida por especies del género *Mollienesia* (18.51%) y *Gambusia* (11.11%).

8. Biorregión 8: Esta región tiene su límite septentrional en la cuenca del río Cayapas en el norte de Ecuador, se extiende por la costa del Pacífico hasta la cuenca Tumbes-Puyango en el norte de Perú como su límite más austral. Esta biorregión está representada por dos géneros, *Pseudopoecilia* (75%) y *Poeciliopsis* (25%).

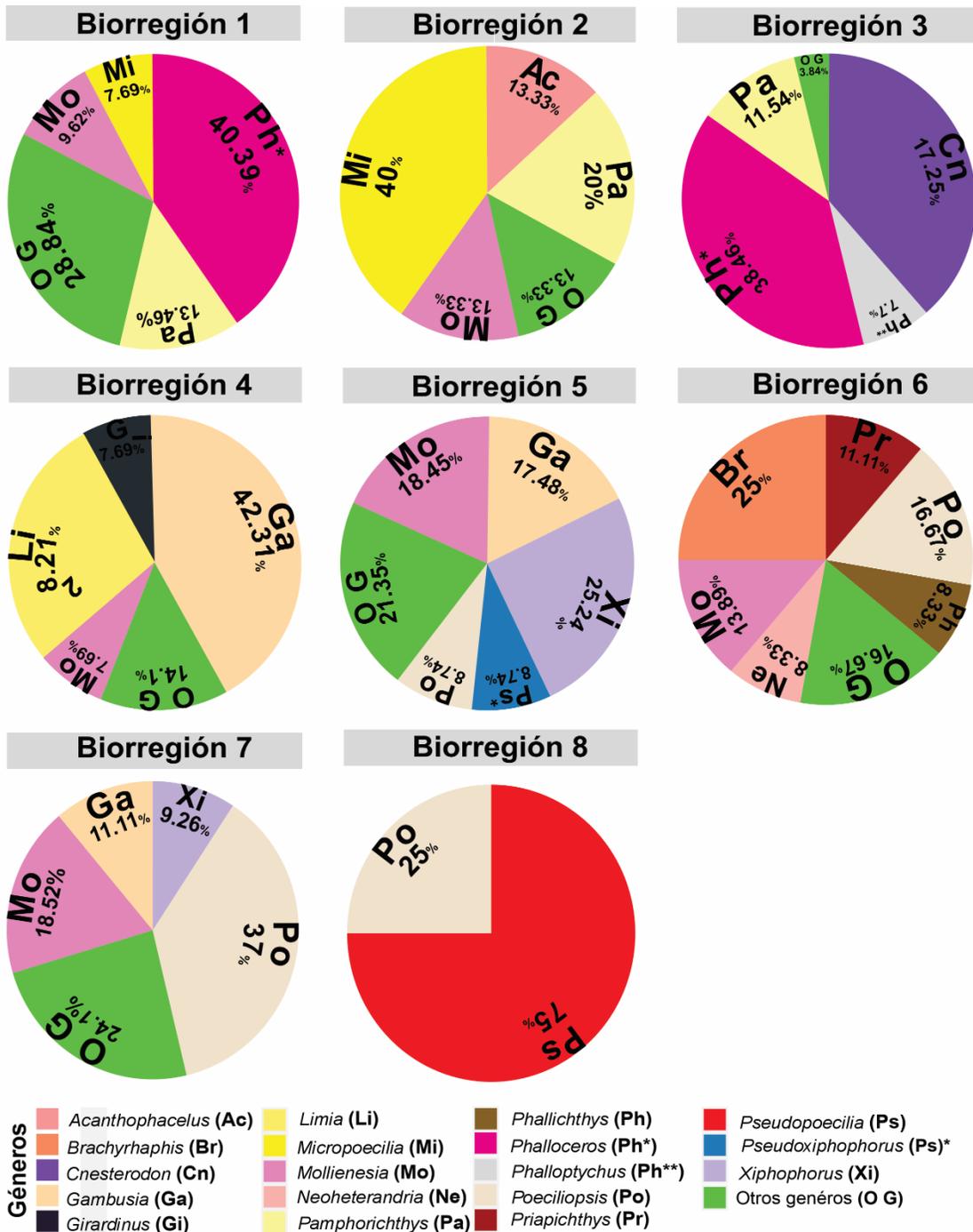


Figura 3.- Contribución relativa de cada género a la riqueza de especies por biorregión. La categoría “Otros géneros” corresponde a géneros con una aportación relativa menor al 7.5%. (El anexo 1 presenta el desglose de los valores).

Patrones de diversidad

Los patrones espaciales en el gradiente latitudinal permiten identificar que los pecílicos se han distribuido y diversificado mayormente en América del Norte, obteniendo los valores más altos de diversidad y endemismo en esta región (figuras 3 y 4). Cabe señalar que estos valores se concentran principalmente en el sur de México, Centroamérica y las Islas de Cuba y La Española (Haití y República Dominicana), aunque en América del Sur, las costas del sur de Brasil sobresalen con valores intermedios sobre todo en *RiqEsp*, *EndFil* y *EndPon* (figuras 3A y 4).

Las zonas con valores altos de *RiqEsp* y *DivFil* se concentran en el sur de México y Centroamérica, aunque difieren en los valores de Cuba y La Española (figura 4), donde la *RiqEsp* es alta, pero los valores de *DivFil* son intermedios y bajos. Además, en el sur de México y Centroamérica, no obstante, la *RiqEsp* y *DivFil* sean similarmente altas, los valores en las mismas celdas llegan a diferir (figura 4).

Las zonas con valores altos de *EndPon* y *EndFil* se concentran en el sur de México y Centroamérica, y en menor medida al centro-norte de México, Cuba, La Española, y la costa sur de Brasil (figura 5), aunque difieren al contrastar los valores entre zonas. Para la isla de La Española, tiene valores altos de *EndPon*, aunque los valores de *EndFil* son intermedios. Los demás valores altos de *EndPon* se encuentran en el sureste de México, igual que *EndFil*, aunque este último también presenta valores altos en el sur de Centroamérica (similar a la *DivFil*).

En cuanto a las correlaciones (figura 6), los resultados sugieren que: la *RiqEsp* está altamente correlacionada con la *DivFil*, ($R^2= 0.86$). Las correlaciones de la *RiqEsp* con el *EndFil* ($R^2= 0.64$), y *EndPon* ($R^2=0.61$) es moderada y relativamente menor a la correlación con la *DivFil*. También la correlación entre la *DivFil* y *EndFil* ($R^2= 0.63$) es moderada.

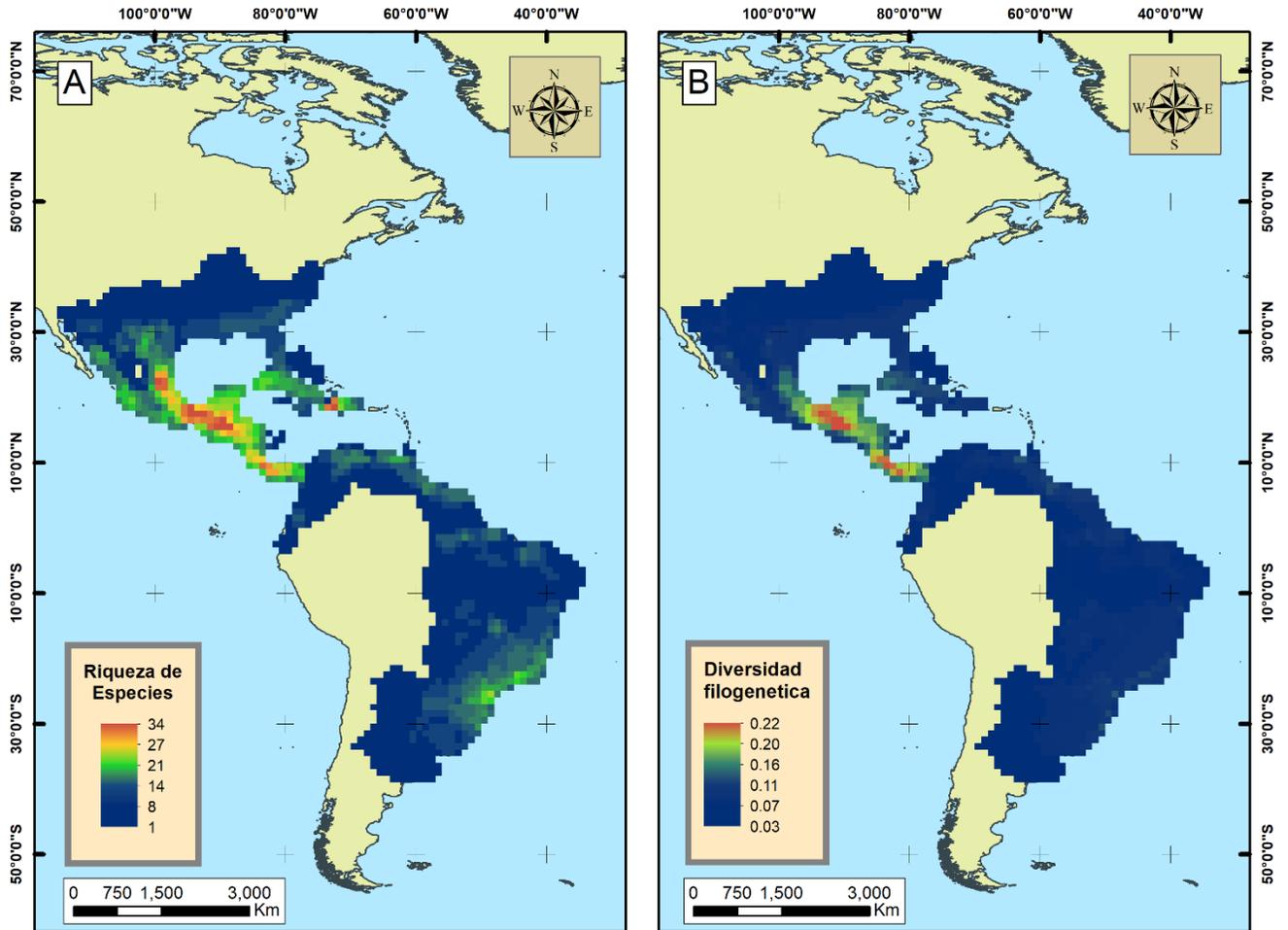


Figura 4. Gradientes de diversidad de pecílidos en América. A) Riqueza de especies. B) Diversidad filogenética.

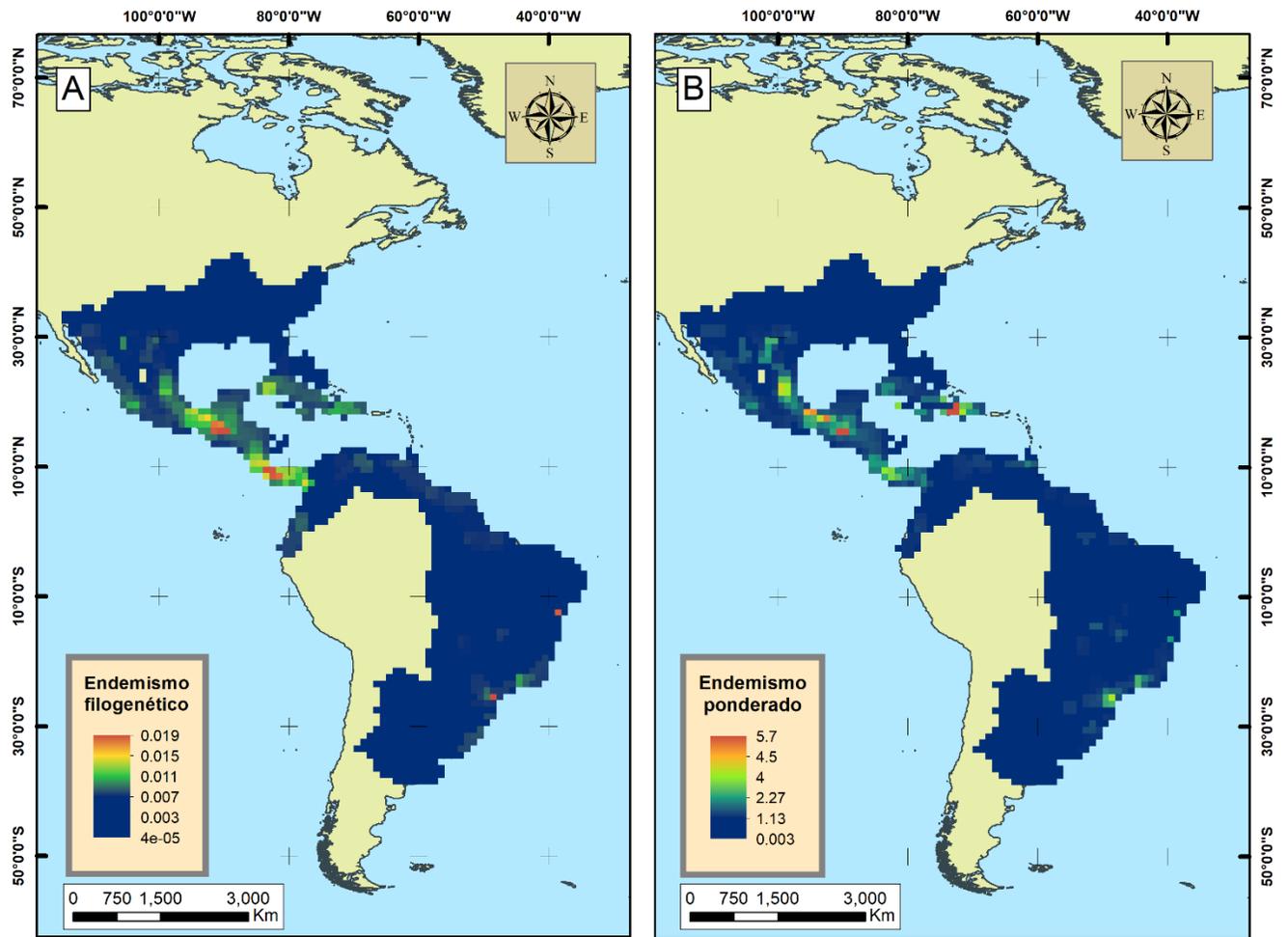


Figura 5.- Gradientes de endemismo de pecílicos en América. A) Endemismo filogenético. B) Endemismo ponderado

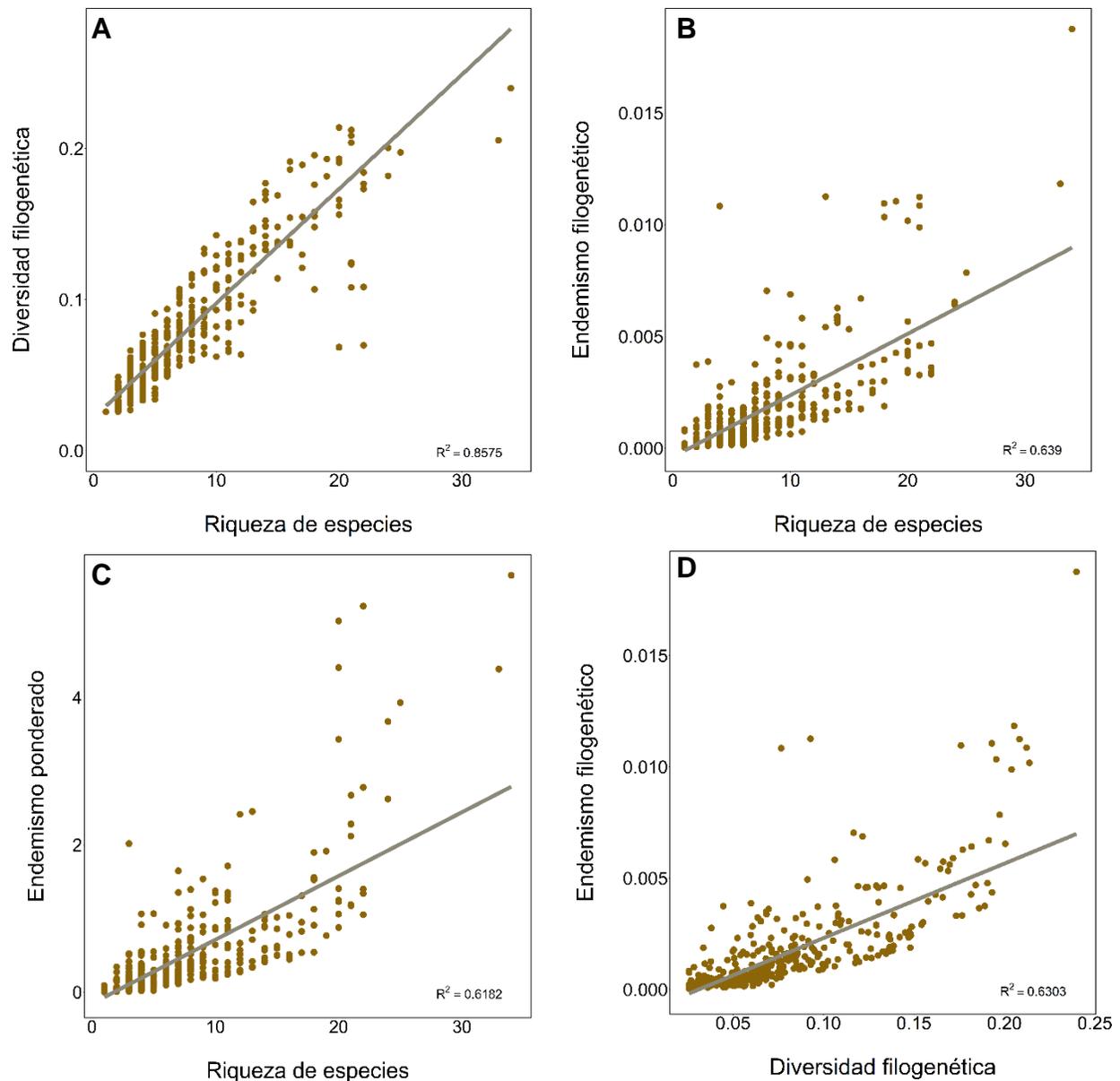


Figura 6.- Correlaciones de los gradientes de diversidad. A) Riqueza de especies con Diversidad filogenética. B) Riqueza de especies con endemismo filogenético. C) Riqueza de especies con endemismo ponderado. D. Diversidad filogenética con endemismo filogenético

Análisis categórico de neo y paleo-endemismo

Se estimó la extensión de los centros de endemismo, siendo la categoría de endemismo mixto el que tiene mayor área con 80 celdas, sucesivamente el neo-endemismo se presentó en 14 celdas y el paleo-endemismo en 12 celdas y de manera minoritaria, el super-endemismo con una celda. La mayoría de las celdas de neo-endemismo (13 celdas), paleo-endemismo (7 celdas) y endemismo mixto (62 celdas) corresponden a Norteamérica, y se ubican principalmente en México, Guatemala, en las Antillas Mayores y en Nicaragua, Costa Rica y Panamá en Centroamérica. Los centros de endemismo restantes se ubican en el norte de Perú, Ecuador y sur de Colombia, en el noroeste de Sudamérica y celdas dispersas en Venezuela y el sureste brasileño (figura 7).

Los centros de paleo-endemismo pueden interpretarse como "museos de la diversidad", donde los taxones han persistido en el tiempo (Dagallier *et al.*, 2020). Los centros de paleo-endemismo son relativamente pocos, en su mayoría se encuentran en Norteamérica y Centroamérica y algunos casos aislados en Sudamérica. Se encontraron centros de paleo-endemismo en el sur de México y Guatemala, los cuales están representados por los géneros *Gambusia* (4 spp.), *Mollienesia* (6 spp.), *Poeciliopsis* (5 spp.), *Pseudoxiphophorus* (2 spp.), *Xiphophorus* (3 spp.), y las especies *Belonesox belizanus* y *Xenodexia ctenolepis*, entre otras. Los otros centros de paleo-endemismo corresponden a Panamá y los géneros representativos son *Brachyrhaphis* (4 spp.), *Mollienesia* (3 spp.), *Neoheterandria* (3 spp.), *Phallichthys* (2 spp.), *Poeciliopsis* (4 spp.) y *Priapichthys* (4 spp.), tanto en extremo norte, como en el límite sur que comparte con Colombia. Por último, los centros de paleo-endemismo del sureste de Brasil corresponden a los géneros *Phalloceros* (10 spp.), *Phalloptychus* (2 spp.) y a las especies *Cnesterodon carnegiei*, *Pamphorichthys hollandi* y *Poecilia vivipara*

Los centros de neo-endemismo pueden interpretarse como "cunas de diversidad", es decir, regiones con altas tasas de especiación (Dagallier *et al.*, 2020). Los centros de neo-endemismo en su mayoría se encuentran en Norteamérica y algunos casos aislados en Sudamérica. Se encontraron centros de neo-endemismo en el centro-norte de México, los cuales están representados por especies de los géneros *Gambusia* (14 spp.),

Mollienesia (5 spp.), *Xiphophorus* (13 spp.) y la especie *Pseudoxiphophorus jonesii*. La otra región con centros de neo-endemismo corresponde al lago Miragaone en la isla La Española y las especies representativas son de los géneros *Limia* (18 spp.) y *Psychropoecilia* (2 spp.). Por último, en el centro del sureste de Brasil, corresponde al género *Phalloceros* (3 spp.) y las especies *Phamporichthys hollandi* y *Poecilia vivipara*.

Los centros de endemismo mixto son regiones que tienen tantos linajes antiguos como linajes que divergieron recientemente (Mishler *et al.*, 2014). Los centros de endemismo mixto están ubicados en regiones cercanas al paleo-endemismo y neo-endemismo con excepción del sureste de Brasil. En el noreste de Sudamérica coincide principalmente con la distribución de *Pseudopoecilia* (3 spp.), un género endémico del área. En el sur de Centroamérica y Guatemala, las regiones de endemismo mixto están ocupadas por una gran diversidad de géneros: *Alfaro* (2 spp.), *Brachyrhaphis* (9 spp.), *Carlhubbsia* (2 spp.), *Gambusia* (4 spp.), *Hiatirhaphis* (2 spp.), *Mollienesia* (10 spp.) *Neoheterandria* (2 spp.), *Phallichthys* (4 spp.), *Poeciliopsis* (5 spp.), *Scolichthys* (2 spp.) y *Xiphophorus* (5 spp.). En México, las especies que determinan el endemismo mixto corresponden a *Heterophallus* (3 spp.), *Gambusia* (20 spp.), *Mollienesia* (12 spp.), *Poeciliopsis* (13 spp.), *Priapella* (5 spp.), *Pseudoxiphophorus* (3 spp.) y *Xiphophorus* (18 spp.). En las Antillas mayores corresponden a *Gambusia* (12 spp.), *Girardinus* (6 spp.), *Limia* (12 spp.), *Psychropoecilia* (2 spp.), además de las especies *Curtipenis elegans* y *Quintana atrizona*. Aparte, el noreste de Sudamérica corresponde a *Acanthophaelus reticulata*, *Limia heterandria* y *Mollienesia caucana*.

El super-endemismo es una variante del endemismo mixto, con la diferencia de tener valores altamente significativos (Mishler *et al.*, 2014; Thornhill *et al.*, 2016). Este tipo de endemismo se presentó solo en una celda de Guatemala, donde su composición corresponde a especies de los géneros *Carlhubbsia* (2 spp.), *Gambusia* (3 spp.), *Mollienesia* (7 spp.), *Poeciliopsis* (3 spp.), *Scolichthys* (2 spp.), *Pseudoxiphophorus* (7 spp.), *Xiphophorus* (5 spp.) y la especie de distribución restringida *Xenodexia ctenolepis*. Esta última especie representa el clado más basal, junto con otros grupos de

diversificación reciente como *Poeciliopsis* y *Gambusia* en la cuenca alta del Usumacinta dan forma al super-endemismo.

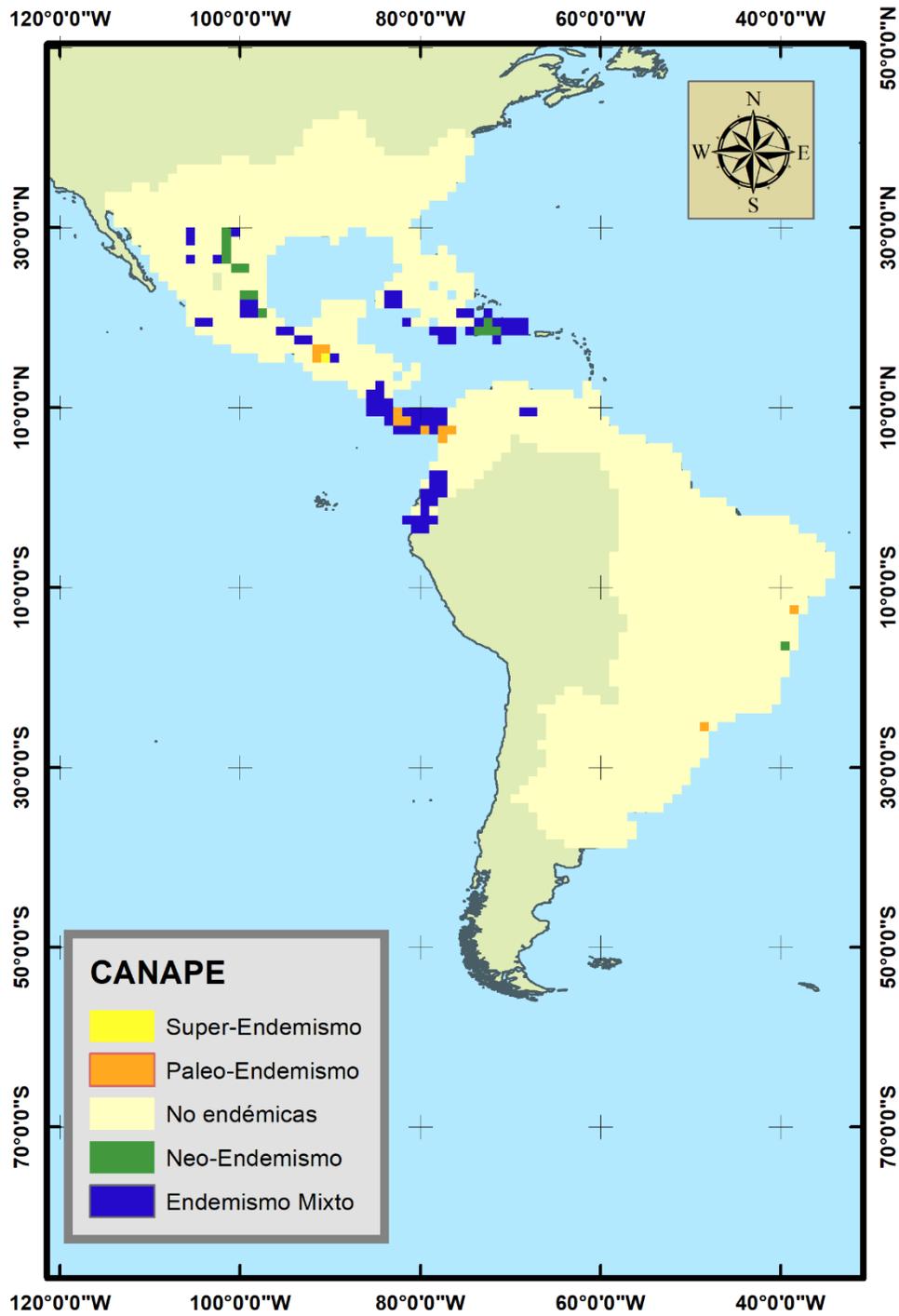


Figura 7.- Centros de endemismo de acuerdo con el análisis categórico de neo y paleo endemismo.

DISCUSIÓN

En este estudio se recuperaron ocho biorregiones (figura 2) en el continente americano, basados en peces pecílidos. Este tipo de estructura biogeográfica difiere sustancialmente a otros trabajos de regionalización con peces dulceacuícolas que se han propuesto para las regiones del continente. Por ejemplo, en México Miller *et al.* (2005); y Narcia (2020) detectaron 6 y 8 provincias ictiogeográficas respectivamente, cuando en este estudio solo se recuperaron tres biorregiones para México. Un caso similar es Centroamérica donde el número de provincias recuperadas por Miller (1966); Matamoros *et al.* (2015) y Larre-Campuzano (2022) fue 4, 10 y 5 respectivamente. Aunque cabe señalar que las diferencias en estos estudios, se pueden atribuir al hecho de que en ellos se utilizaron ensamblajes de peces dulceacuícolas, excepto en el estudio de Larre-Campuzano (2022), que realizó un análisis basado en peces cíclidos. Estos resultados sugieren dos cosas, que la estructura encontrada en los análisis de biorregionalización es independiente y responden al nivel de los clados y la escala espacial con que se está trabajando, y que estos resultados también variarán por la inclusión o exclusión de grupos taxonómicos o si se considera el ensamblaje completo.

Dos patrones relevantes se pueden observar en los resultados de la biorregionalización (figura 2), el primero es la división profunda entre Norteamérica con Sudamérica. Esto sugiere que hay dos conjuntos de biorregiones, uno norteamericano y otro sudamericano, exceptuando la biorregión 8 (figura 2A), que resultó relacionada a Norteamérica. Esto es congruente, considerando que *Pseudopoecilia* es un componente biótico con ancestría norteamericana, que probablemente se dispersó de Centroamérica a Sudamérica (Reznick *et al.*, 2017). Los dos conjuntos de biorregiones tienen marcadas diferencias en la composición de especies, Norteamérica, principalmente Centroamérica presentan una alta diversificación y endemismos de géneros como *Priapella*, *Brachyrhaphis*, *Xiphophorus*, *Pseudoxiphophorus* y otros géneros con distribución más amplia como *Mollienesia*, *Limia* y *Gambusia*, entre otros (figura 2, Miller, 1966; Matamoros *et al.*, 2015). Consecuentemente, los géneros de Sudamérica son distintos (Hrbek *et al.*, 2007; Reznick *et al.*, 2017). Principalmente esta región está compuesta por los géneros *Acanthophaelus*, *Cnesterodon*, *Phalloptychys*, *Phalloceros*, *Poecilia* (*sensu stricto*),

Micropoecilia, y *Tomeurus*. Siendo *Phalloceros* el género más rico en especies, con 22 (Thomaz *et al.*, 2019), seguido de *Micropoecilia* y *Pamporichthys* con 7 especies (Bragança *et al.*, 2011; Figueiredo y Moreira, 2018). Por lo tanto, se infiere que las biorregiones sudamericanas tienen menos estructura derivada de una baja diversificación.

El segundo patrón es el que divide a Norteamérica (figura 2B) en las vertientes Atlántica (biorregiones 4 y 5) y del Pacífico (la biorregión 7). Esta diferencia de composición ictiofaunística entre vertientes, ya ha sido observada sobre todo en Norteamérica por otros investigadores (ej. Miller *et al.*, 2005; Griffiths, 2018; Qian *et al.*, 2020). Esta diferencia se atribuye a la influencia de procesos tectónicos y morfológicos independientes de cada vertiente (Griffiths, 2022). Estos procesos al alterar el relieve topográfico y la estructura hidrológica de las cuencas (Griffiths, 2018), más los cambios climáticos como los cambios de aridez (Griffiths, 2022) y las temperaturas bajas (Qian *et al.*, 2020), influyen en la conexión entre vertientes, por ende, afectan los eventos de especiación, extinción y dispersión de los peces dulceacuícolas (Tagliacollo *et al.*, 2017; Griffiths, 2018, 2022).

Por otro lado, el fuerte intercambio de pecílidos en la biorregión 6 (sur de Centroamérica), podría estar afectando la diferenciación entre las vertientes (Miller, 1966) sumado a que la resolución (1°x1°) podría estar oscureciendo esta diferenciación, dado que es una región con una extensión territorial estrecha. Esto considerando que el patrón ha sido recuperado en otros estudios con ensamblajes de peces dulceacuícolas más amplios (ej. Smith y Bermingham, 2005; Matamoros *et al.*, 2015). No así para las biorregiones de Sudamérica, donde el patrón no fue similar. Esto puede deberse a que la riqueza es menor en el Pacífico sudamericano (García-Andrade *et al.*, 2021) y que los pecílidos no se distribuyen más allá del Perú (Rosen y Bailey, 1963), sumado a que *Mollienesia* se distribuye entre ambas vertientes.

En relación a los gradientes latitudinales de diversidad y endemismo (figuras 4 y 5), se destaca particularmente que los pecílidos no cumplen con el clásico patrón del “gradiente latitudinal de riqueza de especies”, donde la riqueza se concentra hacia el ecuador y

disminuye hacia los polos; esto ya ha sido reportado por García-Andrade *et al.* (2021). Aquí coincidimos en que las áreas con mayor concentración de especies se encuentran en el sur de México, las Antillas Mayores y Centroamérica, coincidiendo con los valores altos de *EndPon*, *DivFil*, y *EndFil* (gradientes no reportados anteriormente), aunque con ligeras incongruencias entre medidas, sobre todo en La Española, el sur de México y el sureste de Brasil (figuras 4 y 5). De acuerdo a los resultados, la región correspondiente a Sudamérica se ve empobrecida en los valores de diversidad y endemismo (figuras 3 y 4), lo que puede deberse a diferentes procesos que han afectado esta región (Albert *et al.*, 2020). Por su parte, los patrones de diversidad taxonómica y filogenética de los pecílidos en Norteamérica, son similares a los patrones reportados por Larre-Campuzano (2022) para ciclídeos heroinos con excepción de las Antillas Mayores.

Existe una alta correlación entre *RiqEsp* y *DivFil* (figura 6), esto es algo esperado, dado que, *RiqEsp* y *DivFil*, sus valores altos coinciden en regiones donde se han presentado eventos de dispersión aislados y diversificación *in situ*. Las regiones donde solo ha sucedido uno de los dos hechos, es decir, en lugares con especiación reciente, la diversidad filogenética es baja y sí se han presentado eventos de dispersión aislados, la diversidad filogenética es alta pero la riqueza de especies es baja (Davies y Buckley, 2011). En el caso de los pecílidos, regiones como América Central y México, son regiones asociadas a ambos eventos, recuperando dicha correlación (figura 4 y 5, Hrbek *et al.*, 2007; Matamoros *et al.*, 2015; Reznick *et al.*, 2017; Tagliacollo *et al.*, 2017; García-Andrade *et al.*, 2021).

Las correlaciones *RiqEsp* vs. *EndFil* y *RiqEsp* vs. *EndPond* y *DivFil* vs. *EndFil* fueron moderadas (figura 6), dado que corresponden a versiones de la riqueza de especies y diversidad filogenética ponderadas por el rango geográfico (Rosauer *et al.*, 2009; Guerin *et al.*, 2015) y por tanto estas correlaciones son positivas (Mishler *et al.*, 2014; Schmidt-Lebuhn *et al.*, 2015).

Los pecílidos se distribuyen entre las dos biorregiones generales de América, la Neártica y la Neotropical (*sensu* Leroy *et al.*, 2019). Esto es relevante, dado que los pecílidos son

un componente neotropical, de origen sudamericano (Reznick *et al.*, 2017), aunque de acuerdo a los resultados, tiene escasez de endemismo significativo (figura 7) en esa región, derivado de una baja diversidad filogenética (figura 4); siendo Norteamérica la zona con más centros de endemismo. Inusualmente se identificaron centros de neo-endemismo y endemismo mixto en la región Neártica (centro-norte de México) y centros de paleo-endemismo y endemismo mixto en Centroamérica (Guatemala, Costa Rica y Panamá), apoyando a la idea de eventos de dispersión en diferentes tiempos geológicos anteriores al Plioceno, que permitieron la diversificación de clados como *Mollienesia*, *Gambusia*, *Girardinus* y *Brachyrhaphis* (Hrbek *et al.*, 2007; Reznick *et al.*, 2017; Tagliacollo *et al.*, 2017)

En cuanto a los diferentes tipos de endemismos detectados por el CANAPE, en Centroamérica y las Antillas Mayores, hay una mayor concentración de celdas con endemismo mixto, (escasas de neo-endemismo y paleo-endemismo), y de acuerdo con Dagallier *et al.* (2020), éstas regiones corresponden a una “cuna” y “museo” (zonas donde hay una diversificación y persistencia de linajes antiguos). Lo anterior, es una relación con la metáfora de Stebbins (1974), donde un modelo de cuna (neo-endemismo) explica tasas de diversificación reciente que superan las tasas de extinción y un modelo de museo (paleo-endemismo) es cuando las tasas de extinción superan a las de diversificación, manteniendo taxones antiguos.

Tomando en cuenta lo anterior, los resultados de los patrones de endemismo de los pecílidos para Centroamérica y Las Antillas Mayores, difieren de lo propuesto por Albert *et al.* (2020), quienes consideran a esta región como una “cuna” de diversidad para la ictiofauna dulceacuícola. Se reconoce que los pecílidos, presentan un modelo parecido al de “cuna” y “museo”, similar al propuesto para peces dulceacuícolas en Sudamérica por Albert *et al.* (2011). Este resultado es coincidente con la propuesta de Jablonski *et al.* (2006) sobre la región tropical, que la considera tanto “cuna” y “museo”, sumando a los pecílidos como otro taxa, que presenta características de “museos y cunas”, dado que tienen diferentes tasas de especiación y extinción en sus historias evolutivas (Antonelli y Sanmartín, 2011).

Con respecto a los centros de endemismo del centro-norte de México (figura 7), aunque corresponden a la región neártica, los pecílidos son un componente neotropical que alcanzó expandirse a esa región (Miller *et al.*, 2005; Hrbek *et al.*, 2007; Reznick *et al.*, 2017; Tagliacollo *et al.*, 2017). Los centros de endemismo mixto son esperados, dado que algunos géneros de esta región se reconocen como relictos antiguos, pero al mismo tiempo, géneros como *Xiphophorus* y *Gambusia* han diversificado y dispersado en esta región, reconociendo el aporte del neo-endemismo en esa zona. Por último, la celda de super-endemismo es llamativa, dada su posición geográfica correspondiente a la cuenca Grijalva-Usumacinta, esta región ya ha sido evaluada y es reconocida por su alto grado de endemismo en peces dulceacuícolas (Miller *et al.*, 2005; Matamoros *et al.*, 2015). La celda corresponde a la parte alta del río Usumacinta; esta zona de acuerdo a Elías *et al.*, (2020) es un área de endemismo, con representantes mayoritariamente de Poeciliidae y Cichlidae, esto es congruente con los resultados obtenidos.

Muchos de los géneros de la familia Poeciliidae son altamente endémicos de Centroamérica (Matamoros *et al.*, 2015), solo comparable con la alta diversidad y endemismo de los cíclidos centroamericanos (Říčan *et al.*, 2013, 2016; Matamoros *et al.*, 2015). Sin embargo, hay que tener en cuenta que los centros de endemismo de las dos familias, no necesariamente serán iguales, dado que la familia Cichlidae es más diversa en especies, y por otro lado, los pecílidos presentan una mayor diversidad de taxones supra-específicos (Miller *et al.*, 2005).

CONCLUSIÓN

En este estudio se concluye con base en la distribución de la familia Poeciliidae, que existen ocho biorregiones en América. Estas biorregiones son geográficamente congruentes por los procesos de diversificación que enmarcan las diferencias en su composición de especies. Norteamérica y Centroamérica presentan géneros endémicos *Priapella*, *Brachyrhaphis*, *Xiphophorus*, *Pseudoxiphophorus* y otros géneros con distribución más amplia como *Mollienesia*, *Limia* y *Gambusia*, etc., y Sudamérica, a los

géneros *Acanthophaelus*, *Cnesterodon*, *Phalloptychys*, *Phalloceros*, *Poecilia* (*sensu stricto*), *Micropoecilia*, y *Tomeurus*.

La biorregión 1 se caracteriza por poseer miembros de *Phalloceros*, *Pamphorychthys*, y *Mollienesia*. La biorregión 2 de *Micropoecilia* y *Pamphorichthys*. La biorregión 3 de *Cnesterodon* y *Phalloceros*. La biorregión 4 de *Gambusia* y *Limia*. La biorregión 5 de *Xiphophorus*, *Mollienesia* y *Gambusia*. La biorregión 6 de *Brachyrhaphis*, *Poeciliopsis* y *Mollienesia*. La biorregión 7 de *Poeciliopsis*, *Mollienesia* y *Gambusia* y la biorregión 8 de *Pseudopoecilia* y *Poeciliopsis*.

La estructura de las biorregiones permitió recuperar dos patrones importantes. La diferencia entre la composición de especies de Norteamérica y Sudamérica, con una super-región que enmarca las regiones de Norteamérica y una segunda región que engloba la mayoría de las biorregiones sudamericanas. El segundo patrón, se refiere a la marcada diferencia entre las vertientes del Atlántico y del Pacífico en Norteamérica.

En cuanto a los gradientes latitudinales, el patrón del gradiente latitudinal de riqueza de especies, es decir, el aumento de la diversidad de especies desde los polos hasta el ecuador no se cumple para la familia Poeciliidae. Los valores más altos de *RiqEsp* se encuentran en regiones de Norteamérica. Congruentemente, la *DivFil*, *EndPon* y *EndFil* se concentran en Norte y Centro América (tomando en cuenta las Antillas Mayores), con ligeras diferencias, dependiendo la medida de diversidad y endemismo. Estos patrones en el gradiente latitudinal se atribuyen a diferentes eventos dispersión y diversificación *in situ* de los pecílidos en esta región del continente.

Los centros de endemismo en su mayoría son celdas de endemismo mixto en Centro y Norte de América y se componen por los géneros: *Alfaro*, *Brachyrhaphis*, *Carlhubbsia*, *Gambusia*, *Girardinus*, *Heterophallus*, *Hiatirhaphis*, *Limia*, *Mollienesia*, *Neoheterandria*, *Phallichthys*, *Poeciliopsis*, *Priapella*, *Pseudoxiphophorus*, *Psychropoecilia*, *Scolichthys*, *Xiphophorus* y las especies *Curtipenis elegans* y *Quintana atrizona*.

Los centros de paleo- y neo-endemismo, en su mayoría se encuentran en Centroamérica, México y la isla La Española. Los centros de paleo-endemismo en esta zona están compuestos por *Brachyrhaphis*, *Gambusia*, *Mollienesia*, *Neoheterandria*, *Phallichthys*, *Poeciliopsis*, *Pseudoxiphophorus*, *Priapichthys*, *Xiphophorus*, y las especies *Belonesox belizanus* y *Xenodexia ctenolepis*. Los centros de Neo-endemismo están compuestos por *Gambusia*, *Limia*, *Mollienesia*, *Psychropoecilia*, *Xiphophorus* y la especie *Pseudoxiphophorus jonesii*. Este patrón general de los endemismos distingue, la influencia de los procesos de dispersión y la posterior diversificación de los pecílidos en estas regiones, por lo que se recuperó un modelo de “cuna y museo” para Norteamérica. De igual manera, el resultado remarca regiones de en la conservación de los pecílidos de América.

CAPÍTULO II.

Variables que determinan la variación del tamaño del rango geográfico de especies de la familia Poeciliidae en el gradiente latitudinal

RESUMEN

La familia Poeciliidae es de gran importancia en las comunidades ictiológicas y ha sido estudiada bajo enfoques biogeográficos y evolutivos, denotando patrones de procesos relacionados a la historia geológica de América. Sin embargo, hay vacíos en el estudio de sus patrones de distribución. El rango geográfico es la unidad fundamental en biogeografía, macroecología y conservación. Se utiliza para explicar los patrones biogeográficos y ecológicos de los ensamblajes y estimar el riesgo de extinción de las especies. Por lo tanto, fue necesario evaluar los factores que determinan el tamaño del rango geográfico de los pecílidos. Por lo anterior, se evaluaron diferentes hipótesis, desde la correlación del tamaño del rango geográfico con la latitud (efecto de Rapoport); la hipótesis de variabilidad climática e hipótesis de carácter histórico como lo son el conservadurismo filogenético del rango geográfico y la hipótesis de comunidad filogenética. Esto se realizó probando el efecto de Rapoport con un modelo correlativo entre la latitud y el tamaño medio del rango geográfico. El conservadurismo filogenético del rango geográfico se evaluó con una reconstrucción de caracteres ancestrales y una prueba de señal filogenética. Aparte, para las hipótesis de comunidad filogenética y variabilidad climática, se utilizaron los patrones filogenéticos de la composición espacial de la comunidad (coordenadas principales de la estructura filogenética, PCPS) y se evaluaron en conjuntos independientes con variables ambientales mediante un análisis de partición de la varianza. Los resultados reconocieron que la familia Poeciliidae no presenta un efecto de Rapoport. Además, que los ancestros comunes más recientes de los pecílidos tenían rangos pequeños y que no hay señal filogenética sobre el rango geográfico. El PCPS 1 y 2 recuperaron un patrón de separación, entre especies norteamericanas y especies sudamericanas. Por último, la composición de comunidad filogenética (31 % de la varianza) es el principal factor explicativo del tamaño de rango geográfico, siendo el PCPS 1, patrón filogenético relacionados con más nodos terminales

como la variable individual más explicativa (30 % de la varianza). Por los resultados obtenidos, se concluye que el rango geográfico de los pecílicos está asociado a sus procesos de dispersión y a la especiación *in situ* que normalmente deja tamaños de rango pequeños.

INTRODUCCIÓN

El rango geográfico es el área que ocupa una especie en un espacio-tiempo determinado (Rapoport, 1982; Sheth *et al.*, 2020), es la unidad fundamental de investigación en áreas como la biogeografía, macroecología y biología de la conservación (MacArthur, 1972; Brown *et al.*, 1996; Diniz-Filho *et al.*, 2010; Whitton *et al.*, 2012). Se puede interpretar a este rasgo como una característica intrínseca de las especies y tiene diferentes propiedades como tamaño, límites y forma (Brown *et al.*, 1996) pero en sentido particular, la medición del tamaño del rango geográfico no es sencilla, porque no hay una forma específica para medir y la definición de los límites es complicada (Gaston y Fuller, 2009). Los métodos para medir el tamaño de rango geográfico se definen por los objetivos de la investigación (Gaston, 1994, 1996; Quinn *et al.*, 1996). Entre las diferentes maneras, Gaston (1991) definió dos tipos de medición del tamaño de rango geográfico: 1) la extensión de presencia (EOO, por sus siglas en inglés), que es el área dentro de una línea divisoria que encierra todos los sitios en los que se encuentra una especie y 2) el área de ocupación (AOO, por sus siglas en inglés) que en palabras simples, es el número de localidades o cuadros dentro de un mapa cuadrículado en los que se ha registrado una especie.

La relevancia del tamaño del rango geográfico surge al ser una característica básica a considerar en biogeografía, macroecología y conservación (Brown *et al.*, 1996; Orme *et al.*, 2006), se utiliza para evaluar la rareza de las especies (Rabinowitz, 1981). Un tamaño de rango pequeño, es un predictor principal del riesgo elevado de extinción (Schwartz *et al.*, 2006), mientras que, las especies de distribución amplia tienden a tener una alta capacidad de dispersión, amplias tolerancias ambientales (Jablonski y Roy, 2003) y un menor riesgo de extinción (Schwartz *et al.*, 2006; Böhm *et al.*, 2017; Comité de Estándares y Peticiones de la UICN, 2019).

Desde otro punto de vista, la superposición de rangos de especies a lo largo del espacio y el tiempo determinan la variación en la riqueza de especies (Carvajal-Quintero *et al.*, 2019). Esta faceta ha sido de gran interés para la investigación biogeográfica y macroecológica (Hillebrand *et al.*, 2018; García-Andrade *et al.*, 2021). Por lo tanto, la superposición de rangos de especies nos permite reconstruir los patrones de biodiversidad que usamos como fuente principal para definir regiones de alta importancia para la conservación (ej. Myers, 1988; Olson y Dinerstein, 2002). Además, el tamaño del rango geográfico se ha utilizado para la evaluación de problemas como el cambio climático, el riesgo de extinción de los ensamblajes de especies, rasgos de historia de vida y flujo de genes (Whitton *et al.*, 2012) y análisis relacionados con la fragmentación de hábitat (Barbarossa *et al.*, 2020).

La relevancia del estudio del tamaño del rango geográfico fue reconocido por Rapoport (1975), quien notó la relación entre el tamaño del rango geográfico y la latitud. A este efecto, se le denominó “regla de Rapoport” (Stevens, 1989). Aunque, años posteriores, se demostró que el patrón no era generalizado, reduciéndolo a un “efecto de Rapoport” dado que no todos los ensamblajes de especies cumplen con esta relación (Gaston *et al.*, 1998). Más allá del “efecto de Rapoport”, determinar cuáles son los factores ambientales y filogenéticos que definen el tamaño del rango geográfico de las especies, ha sido un reto para los macroecólogos y biogeógrafos, porque, hay diferentes factores que influyen sobre este atributo y no existe una integración de hipótesis entre diferentes grupos de organismo (Carvajal-Quintero *et al.*, 2019; Sheth *et al.*, 2020). Informar sobre, que está definiendo el tamaño de rango geográfico ayuda a la toma de las decisiones en conservación y el manejo de especies raras y no autóctonas debido a su relación con el riesgo de extinción, la rareza y la capacidad de invasión, también brinda información sobre procesos fundamentales como la dispersión y la adaptación (Sheth *et al.*, 2020).

El tamaño de rango geográfico ha sido evaluado bajo diferentes hipótesis (ej. Carvajal-Quintero *et al.*, 2019). En el caso de los peces dulceacuícolas, Stevens (1989) consideró que la estabilidad climática era fundamental para el tamaño del rango geográfico de las especies y Carvajal-Quintero *et al.* (2019) reconocieron que la conectividad histórica y la

posición de la red de drenaje de los ríos eran los principales impulsores principales de esta característica a nivel global. Desde otro enfoque se ha planteado que las especies relacionadas filogenéticamente presentan tamaños de rango similares (Jablonski, 1987). A este efecto se le conoce como conservadurismo del tamaño de rango geográfico (Webb y Gaston, 2003).

La familia Poeciliidae es endémica de América (Reznick *et al.*, 2017) y es una de las más diversas en América del Norte (Miller *et al.*, 2005) y tiene un alto grado de endemismo en muchas regiones del continente (Miller *et al.*, 2005; Figueiredo, 2008; Rodriguez-Silva *et al.*, 2020). Por lo tanto, ha sido de gran interés en investigaciones de carácter biogeográfico y evolutivo (Rosen y Bailey, 1963; Hrbek *et al.*, 2007; Reznick *et al.*, 2017; Tagliacollo *et al.*, 2017). Por lo anterior, y considerando que los pecílidos, en su mayoría tiene tamaños de rango geográfico pequeños, este capítulo tuvo como objetivo principal, evaluar los factores que impulsan el rango geográfico de la familia Poeciliidae. Para ello, se probaron cuatro hipótesis relacionadas al tamaño de rango geográfico: 1) El efecto de latitudes mayores sobre el incremento de los rangos geográficos (Stevens, 1989), 2) Si existe una heredabilidad de tamaño del rango geográfico entre los pecílidos, bajo la hipótesis de conservadurismo filogenético (Jablonski, 1987), basada en una reconstrucción de caracteres ancestrales y una curva de representación filogenética (Diniz Filho *et al.*, 2012), 3) Si hay un parentesco de rasgos entre especies de comunidades con una estructura filogenética similar y por último, 3) Si la inestabilidad climática promueve a la expansión de los tamaños de rango geográfic. Estas últimas dos hipótesis se probaron al evaluar un conjunto de variables históricas (PCPS, Duarte, 2011) y un conjunto de variables bioclimáticas (Fick y Hijmans, 2017) usando un análisis de partición de la varianza (Borcard *et al.*, 1992) para determinar las aportaciones de varianza total explicada sobre la media del tamaño de rango geográfico.

MÉTODO

Se definieron diferentes enfoques para evaluar las hipótesis propuestas para explicar la variación en el tamaño del rango geográfico de las especies de pecílidos (cuadro 2).

Cuadro 2. Hipótesis y métodos para definir los factores que describen el rango geográfico de los pecílicos

Factores	Hipótesis	Método
Latitud	-Existe una tendencia de los rangos geográficos de las especies a aumentar con la latitud (Stevens, 1989)	Análisis de celdas geográficas (Ruggiero y Werenkraut, 2007)
Variables ambientales	-La hipótesis de la variabilidad climática considera que las especies que habitan climas inestables desarrollen tolerancias amplias y adaptaciones fisiológicas. Esto permite que ocupen nichos y rangos más amplios que las especies en climas más estables (Stevens, 1989).	Partición de la varianza (ej. Maestri <i>et al.</i> , 2016)
Variables históricas	-La hipótesis de heredabilidad asume que las especies más relacionadas tienen áreas de distribución de tamaños similares (Jablonski, 1987), es decir, el tamaño promedio del rango geográfico de los clados debería disminuir a lo largo de los eventos de especiación (Jablonski y Roy, 2003), ya que el espacio disponible se divide por especies funcionalmente similares (Carvajal-Quintero <i>et al.</i> , 2019).	Reconstrucción del carácter ancestral, señal filogenética, coordenadas principales de estructura filogenética y análisis de partición de la varianza (ej. Diniz-Filho <i>et al.</i> , 2015; Maestri <i>et al.</i> , 2016)
	-Hipótesis de comunidad filogenética (Pillar y Duarte, 2010): Considera que las comunidades más similares en su estructura filogenética también son similares en sus valores promedio de rasgos.	

Efecto de Rapoport

La matriz de presencia-ausencia diseñada con la información de distribución corresponde a la utilizada en la investigación del capítulo anterior y se utilizó para calcular los tamaños de rango geográfico para cada una de las especies. El cálculo se llevó a cabo con la función “lets.rangesize”. Esta función calcula los tamaños de rango geográfico, los valores de salida corresponden a metros cuadrados, posteriormente, los valores fueron convertidos a kilómetros cuadrados.

Se calculó la media de tamaño del rango geográfico para cada una de las 1 643 celdas de la matriz de presencia-ausencia. Sumando los valores del tamaño de rango geográfico de cada especie presente en la celda entre el número de especies. Esto se llevó a cabo utilizando la función “lets.maplizer”. Los valores de salida corresponden a una matriz con los valores promedio para cada celda del rasgo de interés y un ráster. El ráster se utilizó para mapear el tamaño de rango geográfico en el plano continental. Tanto la función “lets.rangesize” como “lets.maplizer” pertenecen al paquete *letsR* versión 4.0 (Vilela y Villalobos, 2015) y fueron ejecutadas en R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022).

Para calcular el efecto de Rapoport, se utilizaron dos variables, la latitud, como variable independiente, que fue modificada a valores absolutos y los valores de la media del tamaño de rango geográfico por celda, finalmente, se realizó un modelo de regresión lineal para evaluar su correlación. La regresión lineal, se realizó con *stats* versión 3.6.2, paquete integrado en R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022).

Reconstrucción de carácter ancestral y señal filogenética

Se utilizó el árbol filogenético de la familia Poeciliidae modificado con SUNPLIN, como en el capítulo anterior de esta tesis. En primer lugar, se realizó una reconstrucción de carácter ancestral utilizando un método visual comparativo denominado “*Visualización de estimaciones ancestrales para rasgos continuos*” (Revell, 2013). Este método grafica los estados ancestrales reconstruidos en valores continuos a lo largo de los bordes y nodos de una filogenia. En primer lugar, se estimaron los caracteres ancestrales en los nodos

internos utilizando la máxima verosimilitud (ML, por sus siglas en inglés; Schluter *et al.*, 1997), para posteriormente interpolar los estados (crea la apariencia visual de un cambio de color continuo a lo largo de los bordes) a lo largo de cada borde usando la ecuación de Felsenstein (1985):

$$\hat{a} = \frac{X_i/v_i + X_j/v_j}{1/v_i + 1/v_j}$$

Donde, \hat{a} es una función de los estados observados o estimados por ML, X es el valor del carácter, i y j son los nodos subyacentes y por último, v_i y v_j son las distancias filogenéticas entre los nodos (ecuación recuperada de Revell, 2013). La reconstrucción de estados ancestrales del tamaño del rango geográfico en la filogenia fue realizado utilizando el paquete *phytools* (Revell, 2012) en R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022).

La señal filogenética se evaluó utilizando la curva de representación de señal filogenética, (curva PSR; Diniz Filho *et al.*, 2012, figura 8). La curva PSR se construye a partir del valor acumulado de los autovalores (λ) asociados a los autovectores filogenéticos ($\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$) frente a los R^2 ($R^2_1, R^2_2, \dots, R^2_n$) resultantes de la secuencia de regresiones múltiples entre el valor del rasgo de las especies (vector Y) y los autovectores (Bini *et al.*, 2014, figura 8A). De tal manera que si se obtiene una relación lineal (línea de 45°), es indicativo de que el rasgo evolucionó bajo un modelo de movimiento browniano; que es un modelo estocástico de evolución que asume que los rasgos biológicos evolucionan acumulando cambios incrementales extraídos de una distribución aleatoria (Elliot y Mooers, 2014). Si los valores superan la línea de 45°, la evolución del carácter es más rápida de lo esperado bajo el movimiento browniano, mientras que, si los valores están por debajo de la línea de 45°, se considera que, la evolución del carácter es más lenta de lo esperado bajo el modelo browniano. Si los valores son demasiado bajos, similar a un modelo nulo (un modelo generador de la aleatorización de datos ecológicos, Gotelli y Graves, 1996), se

considera que el carácter evoluciona de manera aleatoria, sugiriendo la ausencia de señal filogenética (Diniz Filho *et al.*, 2012; Bini *et al.*, 2014).

La forma de considerar el tipo de evolución del carácter evaluado, de acuerdo con la representación de señal filogenética es en consideración al área de la curva PSR (figura 8B), que es el área de un polígono formado por los valores de R^2 dentro de la regresión. Cuando los valores son altos, por encima de la línea de 45° , el valor del área de la curva PSR es positiva, mientras que si los valores caen por debajo de la línea de 45° , el valor del área se considera negativa (Diniz Filho *et al.*, 2012).

Se realizaron tres curvas PSR, la primera con los valores del tamaño geográfico de los pecílidos, la segunda con datos simulando el movimiento browniano y la tercera curva con valores aleatorios. Las curvas PSR se realizaron utilizando un script para R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022) publicados por Diniz-Filho *et al.*, (2015), que utilizan principalmente los paquetes *vegan* versión 2.5-7 (Oksanen *et al.*, 2022) y *ape* versión 5.5 (Paradis y Schliep, 2019).

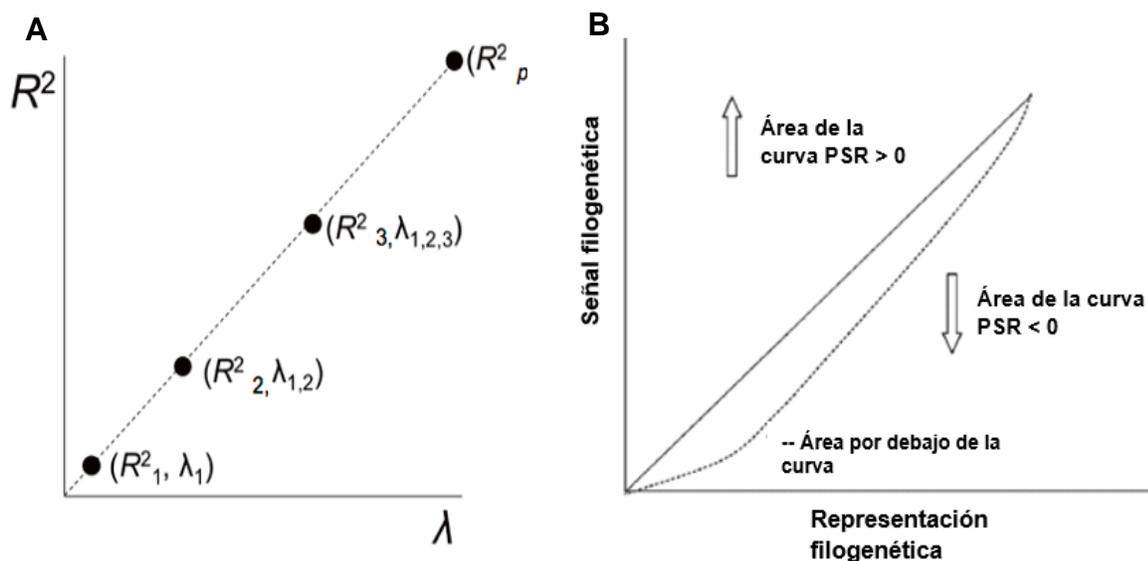


Figura 8.- Curva de representación de señal filogenética hipotética. A) Procedimiento general. B) Interpretación de la curva PSR. Imágenes modificadas de Diniz Filho *et al.*, (2012) y Bini *et al.*, 2014).

Coordenadas Principales de Estructura Filogenética

La estructura filogenética de una celda (también denominados "comunidades" por Duarte *et al.* 2016) es la composición de especies ponderada filogenéticamente; por lo tanto, en las celdas con estructura filogenética similar (especies emparentadas), también tendrán valores promedio similares de sus caracteres (Pillar y Duarte, 2010), como por ejemplo, rango geográfico, tamaño del cuerpo etc.

Para calcular las coordenadas principales de estructura filogenética, en primer lugar, se realizó un análisis de ponderación difusa filogenética (Pillar y Duarte, 2010). Este paso tiene como función describir la distribución de diferentes linajes filogenéticos en un conjunto celdas, el resultado de este primer paso son valores ponderados de la relación filogenética de conjuntos filogenéticos difusos (Matriz P), el segundo paso, es aplicar un análisis de coordenadas principales (PCoA) a la matriz P, para obtener los gradientes tanto de los sitios como de las especies y establecer la estructura filogenética (Duarte, 2011; Duarte *et al.*, 2016).

En el PCPS, los valores más altos describen patrones filogenéticos relacionados a nodos más basales en la filogenia, y a medida que disminuyen los valores propios, los PCPS correspondientes tienden a describir patrones filogenéticos relacionados con nodos terminales (Duarte *et al.*, 2012). Para una mejor interpretación, se homogenizaron los valores de las especies en clados, calculando el centroide de los puntajes (cuadro 3) y se omitieron los valores de las celdas geográficas del PCPS 1 y PCPS 2. El análisis PCPS fue realizado utilizando el paquete *PCPS* versión 1.07 (Debastiani y Duarte, 2014) en R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022).

Cuadro 3. Composición de los clados para la interpretación del PCPS. Los clados que corresponden a un solo género monofilético conservaron sus nombres. *Especies de géneros monotípicos se escriben en forma binomial. ** Especies que corresponden a un grupo parafilético.

Clados	Géneros
Clado A	<i>Gambusia, Heterophallus y Belonesox belizanus*</i>
Clado B	<i>Xiphophorus y Pseudoxiphophorus</i>
Clado P	<i>Priapella</i>
Clado C	<i>Carlhubbsia y Scolichthys</i>
Clado D	<i>Poeciliopsis y Neoheterandria</i>
Clado E	<i>Brachyrhaphis, Phallichthys, Hiatirhaphis, Priapichthys puetzi**,</i> <i>Priapichthys annectens**, Alfaro y Xenophallus umbratilis</i>
Clado F	<i>Heterandria formosa y Priapichthys panamensis**</i>
Clado G	<i>Pseudopoecilia y Priapichthys darienensis**</i>
Clado H	<i>Girardinus y Quintana atrizona**</i>
Poecilia	<i>Acanthophaelus, Curtipenis, Limia, Micropoecilia, Mollienesia,</i> <i>Pamphorichthys, Poecilia y Psychropoecilia</i>
Cnesterodon	<i>Cnesterodon</i>
Phalloceros	<i>Phalloceros</i>
Phalloptychus	<i>Phalloptychus</i>
Tomeurus	<i>Tomeurus gracilis*</i>
Xenodexia	<i>Xenodexia ctenolepis**</i>

Aporte de las variables ambientales y evolutivas al tamaño de rango geográfico.

Selección de variables ambientales

Se usaron las variables bioclimáticas de WorldClim 2 (Fick y Hijmans, 2017). Estas variables se remuestrearon por el método de interpolación bilineal, usando la función “resample” para hacer coincidir a la resolución y extensión espacial igual a la de la matriz de presencia-ausencia. La función “resample” es del paquete *raster* versión 3.6-14 (Hijmans, 2022) y fue ejecutada en R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022).

Las variables de WorldClim por su naturaleza suelen estar fuertemente correlacionadas. Para evitar los problemas de colinealidad, es decir, la fuerte correlación entre dos o más variables predictoras, se utilizaron dos formas de exclusión de variables. La primera consiste en evaluar la correlación en consideración al valor de la inflación de la varianza (VIF, por sus siglas en Ingles), donde se excluyeron las variables con valores VIF mayores a 10. Las variables que se encontraron con valores de VIF menores a 10, se les aplicó un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en ingles), con el resultado del PCA. Se escogieron sólo las variables que describen más del 60% de la variación en el espacio dimensional (PCA 1 y PCA 2). El análisis de la inflación de la varianza se llevo a cabo usando la función “vifstep” y el PCA con la función “prcomp”, de los paquetes *usdm* versión 1.1-18 (Naimi *et al.*, 2014) y *stats* versión 3.6.2 respectivamente. Ambos análisis fueron realizados usando R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022).

Se utilizaron cinco variables bioclimáticas como posibles predictores del tamaño de rango geográfico, que corresponden a la isothermalidad (bio 3), temperatura media del trimestre más húmedo (bio 9), precipitación del mes más lluvioso (bio 13), precipitación del mes más seco (bio 14) y estacionalidad de la precipitación (bio 15).

Selección de variables de la composición filogenética

Para la selección de variables de la composición filogenética, se utilizaron los primeros dos vectores del análisis PCPS que describen ~82% de la variación en la estructura filogenética. Los PCPS elegidos corresponden al PCPS 1 y PCPS 2.

Tratamiento para la autocorrelación espacial

Se comprobó que hay una autocorrelación espacial positiva de la latitud y los valores de la media del tamaño de rango geográfico mediante una prueba de la I de Moran (0.91, anexo 1). Para evitar los problemas estadísticos de la autocorrelación espacial (valores que no son independientes entre sí) se usó el método de coordenadas principales de las matrices de vecindad (PCNM, Legendre, 1993).

El resultado del PCNM recupera las variables PCNM o filtros espaciales (patrones locales independientes). Por último, se realizó un análisis de selección hacia adelante (“*forward selection*”) comprobar la posible correlación entre las variables PCNM con las variables históricas y las variables ambientales. Los PCNM se consideraron factores explicativos, mientras que los PCPS y las variables ambientales se consideraron variables de respuesta. Las variables PCNM no correlacionadas con PCPS y las variables ambientales se utilizaron como covariables en el análisis de partición de la varianza.

Análisis de partición de la varianza

Para reconocer el aporte de las variables sobre el tamaño de rango geográfico se realizó un análisis de partición de la varianza (Borcard *et al.*, 1992). La partición de la varianza funciona calculando la varianza explicada por variables en modelos parciales. Los modelos parciales son modelos que se crean utilizando un subconjunto de las variables predictoras en el modelo lineal completo RDA/CCA/múltiple (Legendre *et al.*, 2012). Así se obtiene la varianza explicada para la variable de respuesta (tamaño de rango geográfico) en dos, tres o cuatro conjuntos de datos explicativos (Legendre *et al.*, 2012). En relación a los resultados, Peres-Neto *et al.* (2006) demostró que el R^2 de los conjuntos

de las variables tiende a inflar la varianza explicada a medida de que se agregan más variables. Por lo tanto, se utiliza el R^2 ajustado.

En este caso se utilizaron tres conjuntos de datos: La composición filogenética del ensamblaje (PCPS), las variables bioclimáticas (WorldClim) o correlatos ambientales y las variables PCNM o filtros espaciales. Este análisis determina la contribución relativa de la varianza sobre la media del tamaño del rango geográfico. El análisis de partición de la varianza se realizó usando la función “varpar” del paquete *vegan* versión 2.5-7 (Oksanen *et al.*, 2022) para R versión 4.0.1 (R Core Team, 2022).

RESULTADOS

Efecto de Rapoport

De acuerdo con el mapeo de la media del tamaño de rango geográfico (figura 9) no se observó un patrón espacial claro a lo largo del gradiente latitudinal. Los valores de la media tamaño de rango geográfico son bajos, medianos y altos en Norteamérica, por encima de la latitud 30° N. Mientras que, los valores bajos son predominantes más al sur, en el centro-norte de México, Centroamérica, Las Antillas mayores y el norte de Sudamérica. Seguidamente, los valores son medianos en el sur y el sureste de Sudamérica, no se encontraron valores altos en esta zona (figura 9).

El resultado de la regresión lineal de la latitud versus los valores medios del tamaño del rango geográfico muestra la pendiente del modelo en un sentido positivo, pero en una correlación muy débil (figura 10). El valor de R^2 fue de tan sólo 0.16, es decir, que la latitud sólo explica el 16% de la variación de la media del tamaño del rango geográfico. La correlación muy débil entre el tamaño del rango geográfico y la latitud puede estar definida por valores auto correlativos. Se observaron que hay tanto valores grandes y pequeños sobre diferentes puntos en el gradiente de la latitud (figura 10). Este resultado demuestra que no hay un efecto de Rapoport, entre la media del tamaño de rango geográfico con la latitud en pecílidos.

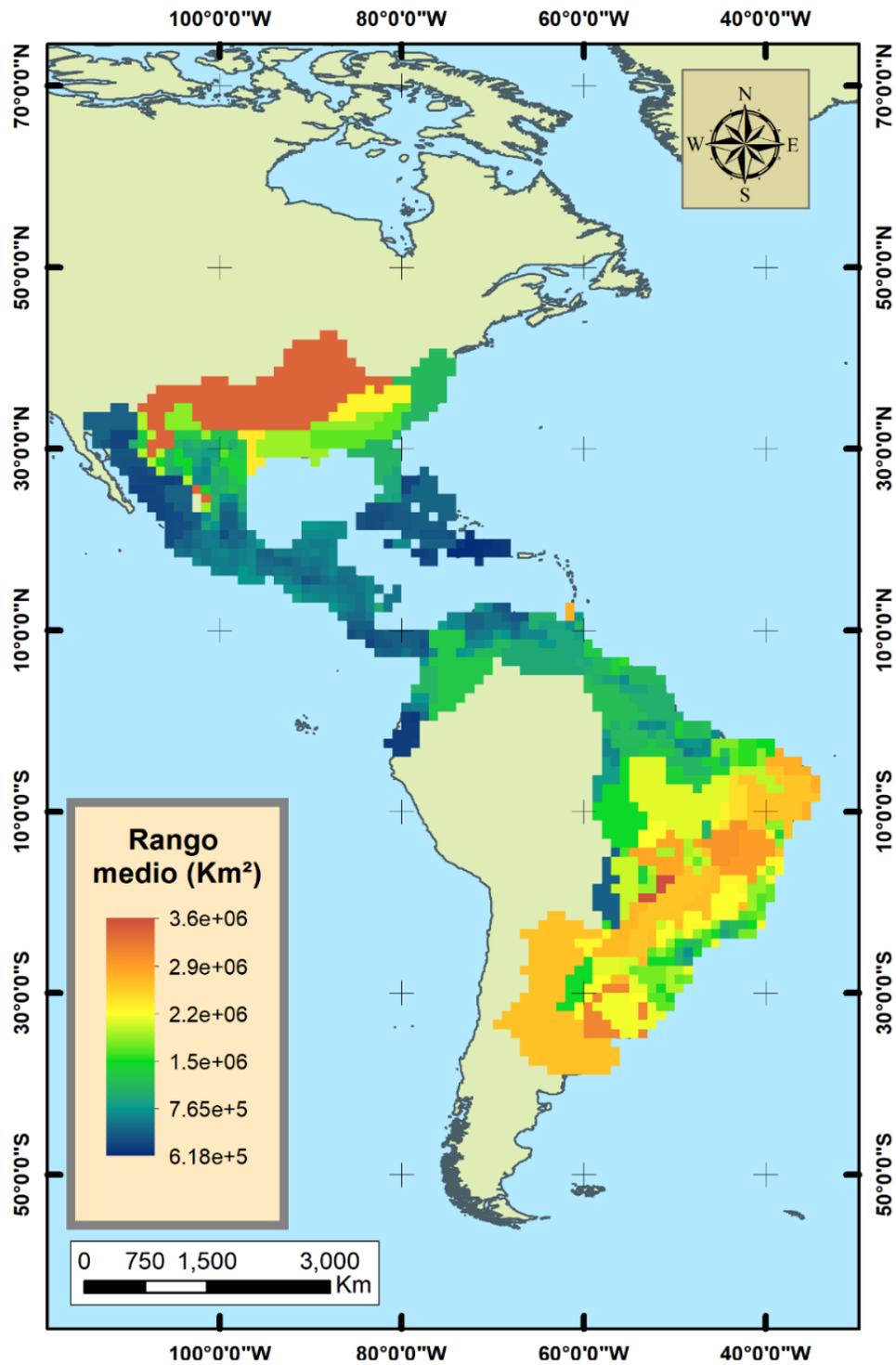


Figura 9.- Gradiente latitudinal de la media del tamaño del rango geográfico de la familia Poeciliidae.

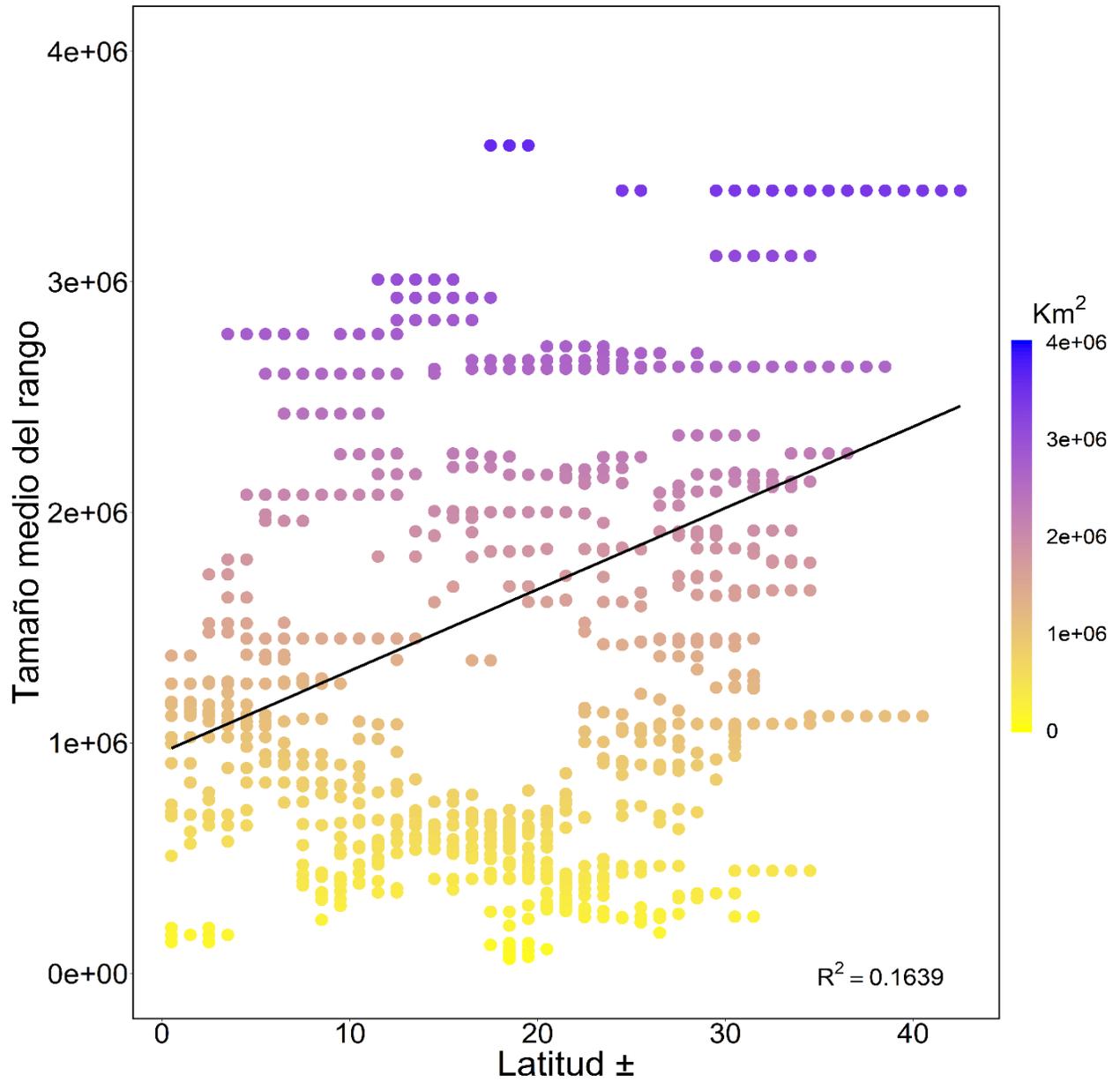


Figura 10.- Regresión lineal de la latitud vs. la media del tamaño del rango geográfico (la barra de colores representa la variación de los valores del tamaño de rango).

Reconstrucción del carácter ancestral y señal filogenética

La reconstrucción de caracteres ancestrales con el uso del tamaño del rango geográfico (figura 11) demostró que, los ancestros comunes más recientes de la familia Poeciliidae, presentaron rangos geográficos pequeños (27 000 a 600 000 km). Muy pocas especies o clados, como *Poecilia (sensu lato)* y *Gambusia* tuvieron ancestros comunes más recientes, con rangos de distribución en el rango de 900 000 a 2 000 000 km. Por lo anterior, el patrón general de las especies de la familia Poeciliidae son tamaños de rango geográfico pequeños (10 000 a 500 000 km), teniendo excepciones de especies con distribución más amplia (2 500 000 a 3 600 000 km), como es el caso en el norte de *Gambusia affinis*, *Gambusia hoolbroki* y en el sur de *Phalloceros caudimaculatus*, que sus distribuciones están alejadas del Ecuador.

En consideración a la evaluación de la señal filogenética sobre el tamaño de rango geográfico, la curva PSR (figura 12, curva azul) recuperó una área de la curva PSR de -0.323 (cuadro 4), que de acuerdo, a las hipótesis del modelo nulo y el modelo browniano (figura 12, curva gris y roja respectivamente), se rechaza que el rasgo evolucione bajo modelo browniano, mientras que la curva PSR observada (figura 12) es más semejante a la curva PSR del modelo aleatorio con un valor de área (-0.333), de tal manera, que no hay una señal filogenética en el tamaño de rango geográfico de la familia Poeciliidae.

Cuadro 4.-Valores de área calculado para las curvas PSR.

Curva PSR	Área
Modelo nulo	-0.333
Modelo browniano	0
Curva observada	-0.323

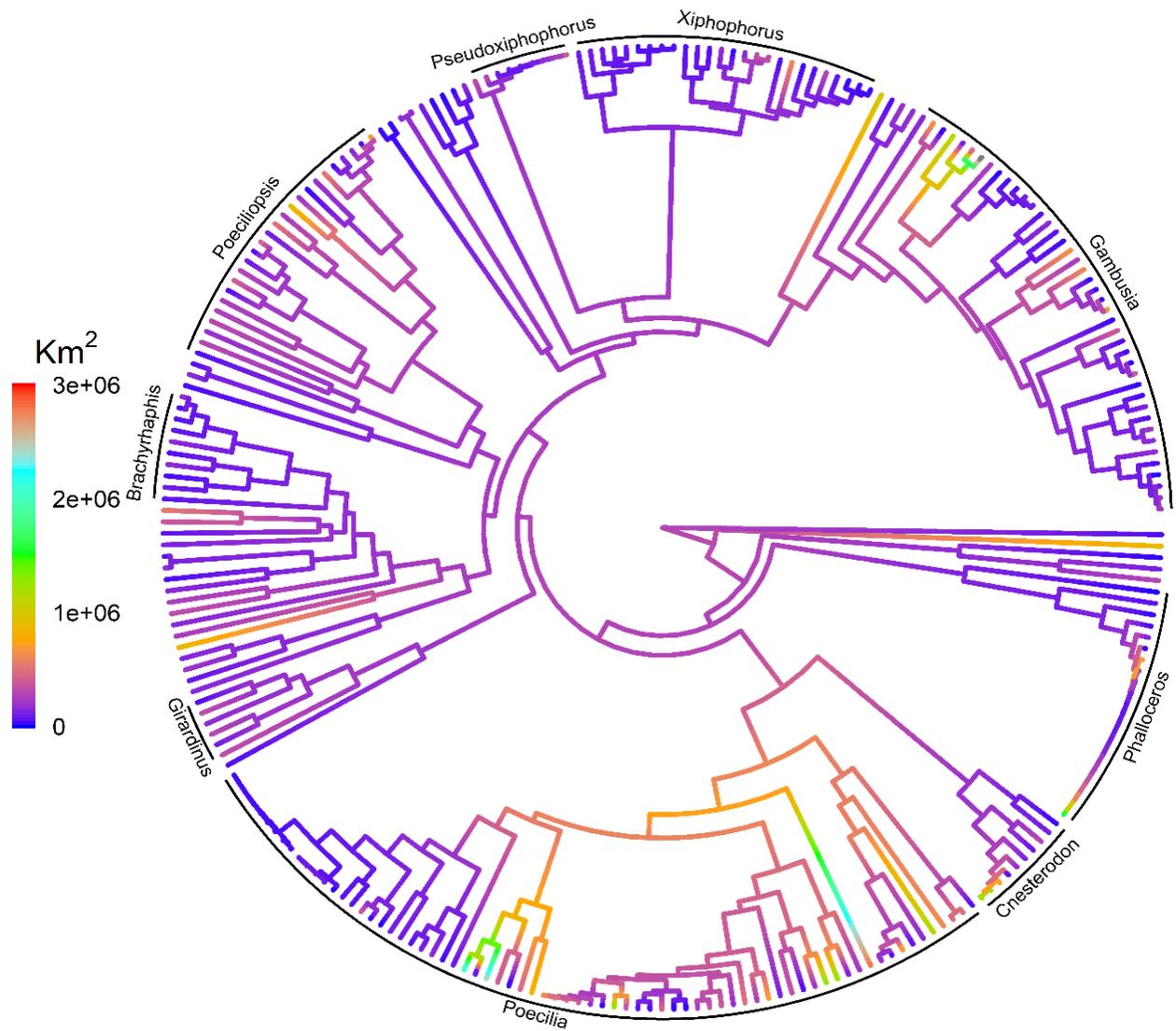


Figura 11.- Mapeo del tamaño de rango geográfico de los pecílidos en la filogenia [La barra de colores representa los valores en kilómetros cuadrados del rasgo y los nombres corresponde a algunos géneros mayor número de especies de Poeciliidae, con excepción de *Poecilia* (*sensu lato*)].

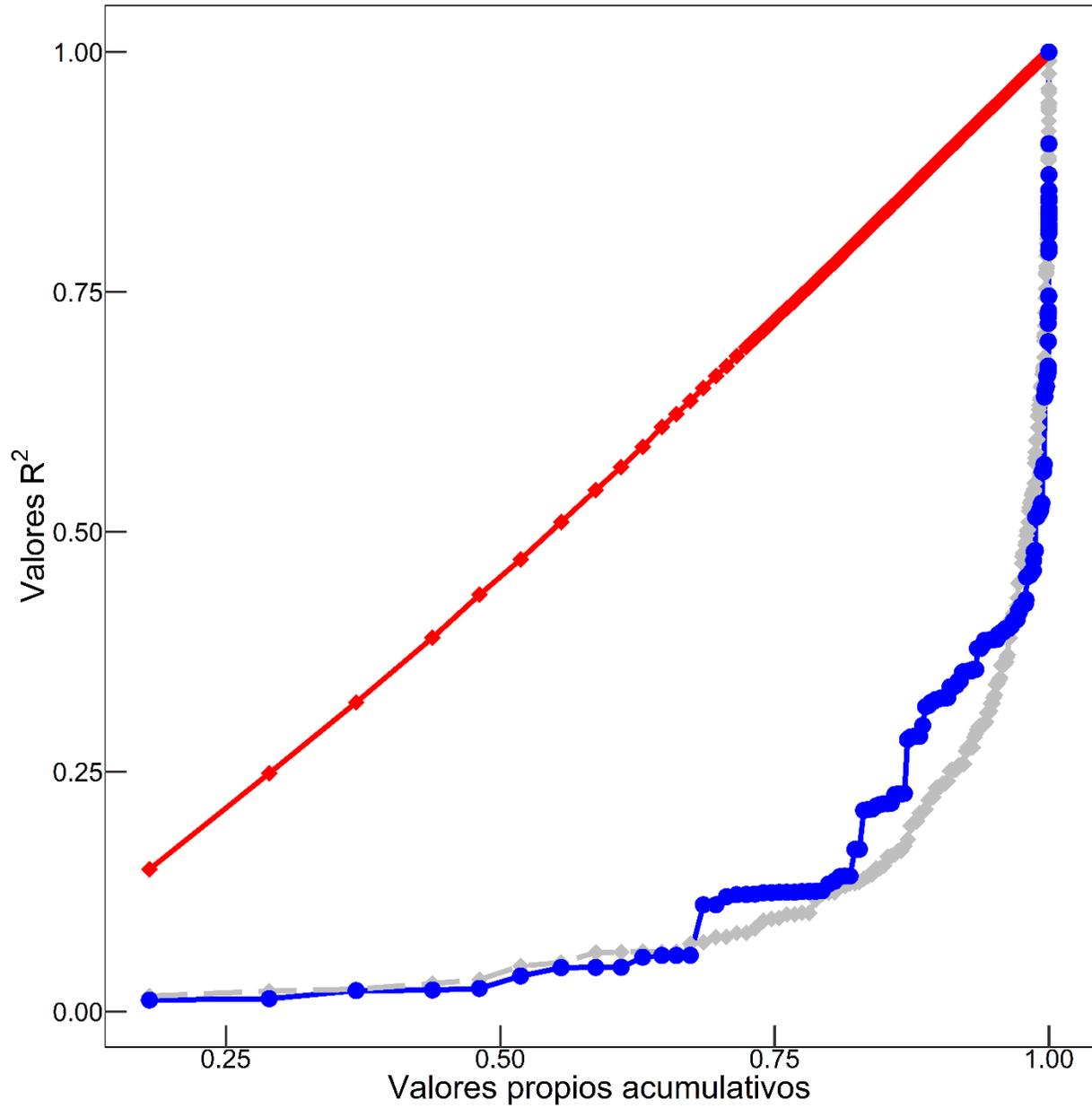


Figura 12.- Señal filogenética basada en Curvas PSR. La curva roja denota la evolución del carácter en consideración al movimiento browniano, la curva gris representa un modelo nulo con valores aleatorios y la curva azul representa la evolución del tamaño de rango geográfico.

Coordenadas Principales de Estructura Filogenética

El análisis de coordenadas principales de la estructura filogenética permite explorar la distribución de clados de manera espacial (Duarte *et al.*, 2016). El análisis recuperó 441 PCPS, de los cuales, el PCPS 1 (58.40% de la varianza explicada) y PCPS 2 (22.42% de la varianza explicada) describen la mayor cantidad de la varianza explicada de la estructura filogenética de la comunidad (80.82% de la varianza acumulada, figura 13). Dentro de los principales ejes de los PCPS (figura 13) se reveló una disimilitud, acorde a su distribución. La composición filogenética de los clados norteamericanos, como A, B, C, D, E, F, G, H, así como el género *Priapella* y la especie *Xenodexia ctenolepis* está mejor descrita por el PCPS 1 (correlación positiva). Además, que los clados sudamericanos como *Phalloptychus*, *Phalloceros*, *Cnesterodon* y *Tomeurus gracilis* aparecen agrupados en el lado positivo del PCPS 2 (correlación positiva). De manera particular, *Poecilia (sensu lato)* se correlaciona negativamente con el PCPS 1.

Aporte de las variables ambientales y evolutivas al tamaño de rango geográfico.

El análisis de partición de la varianza (figura 14) reveló que la composición filogenética de las comunidades (celdas), explica la mayor variación en la media del tamaño del rango geográfico ($R^2 = 31\%$). Mientras que, las variables ambientales (hipótesis ambiental), solo explicaron el 8% de la varianza. Así mismo, los filtros espaciales (PCNM), solo explicaron el 15% de la varianza. Además, en conjunto, la composición filogenética y las variables ambientales, el efecto compartido es bajo y sólo explican el 9% la varianza explicada.

Dentro de los conjuntos de datos, el PCPS 1 resultó ser el principal descriptor de la variación el 30% (figura 15A) y está relacionado con los clados que diversificaron en América del Norte (figura 11). Mientras que la “precipitación del mes más lluvioso” (bio 13, figura 15B) explicó el 7% de la varianza en el tamaño del rango geográfico.

El PCPS 1 (figura 15A) muestra la composición filogenética de los sitios representados. En Estados Unidos y suroeste de América del Sur los sitios tienen un patrón filogenético de clados basales. Esto correspondiente a una composición distintiva, definida por

Gambusia con *Poeciliopsis* y *Phalloceros* con *Cnesterodon* respectivamente. Mientras que los valores del centro-norte de México, Centroamérica y el norte de Sudamérica son muy bajos, es decir, el patrón filogenético corresponde a clados terminales.

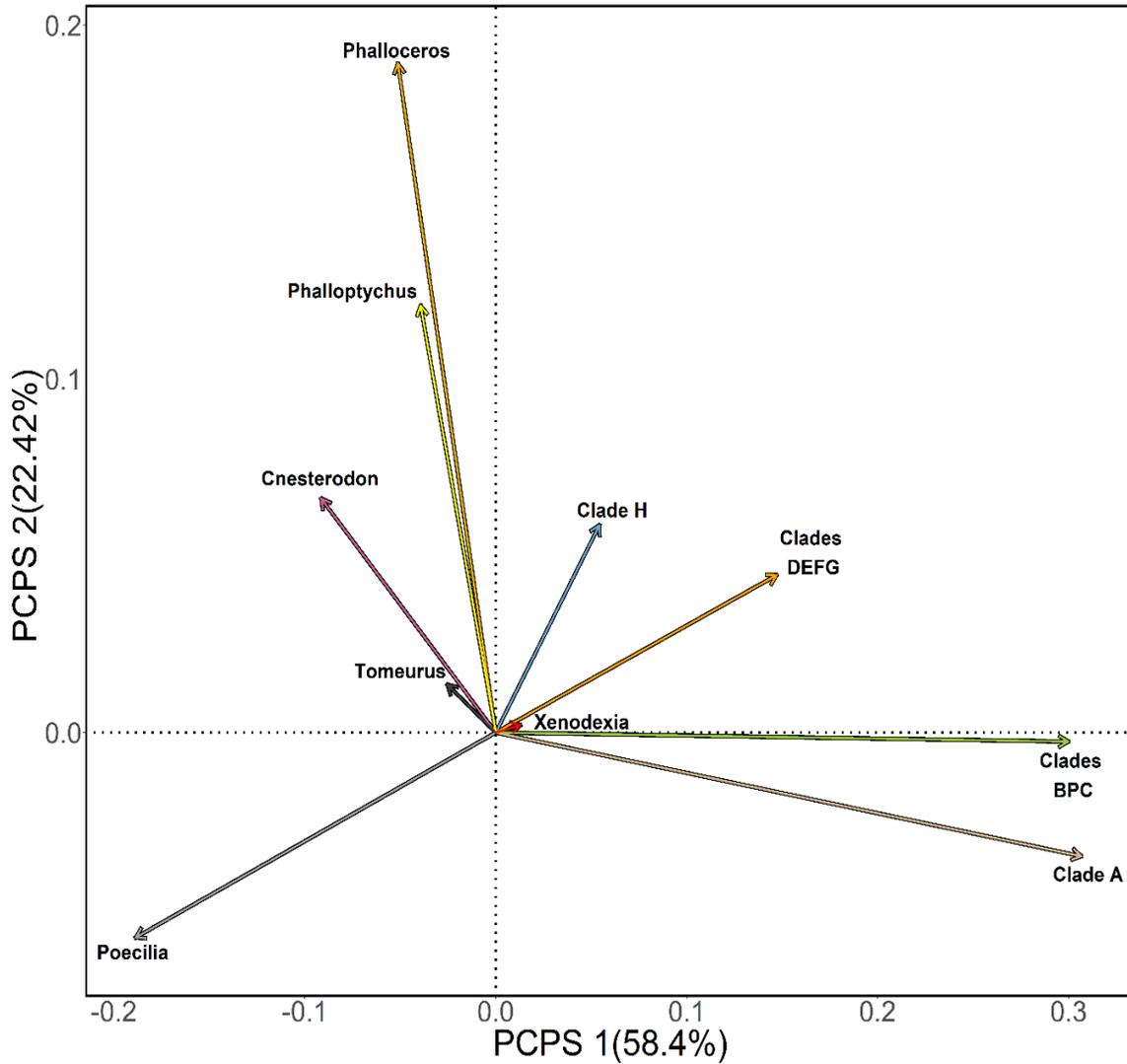


Figura 13.- Principales ejes del análisis de coordenadas principales de la estructura filogenética. Los nombres de los vectores corresponden a los clados de Poeciliidae, detallados en el cuadro 2 y los valores de las celdas geográficas fueron omitidos.

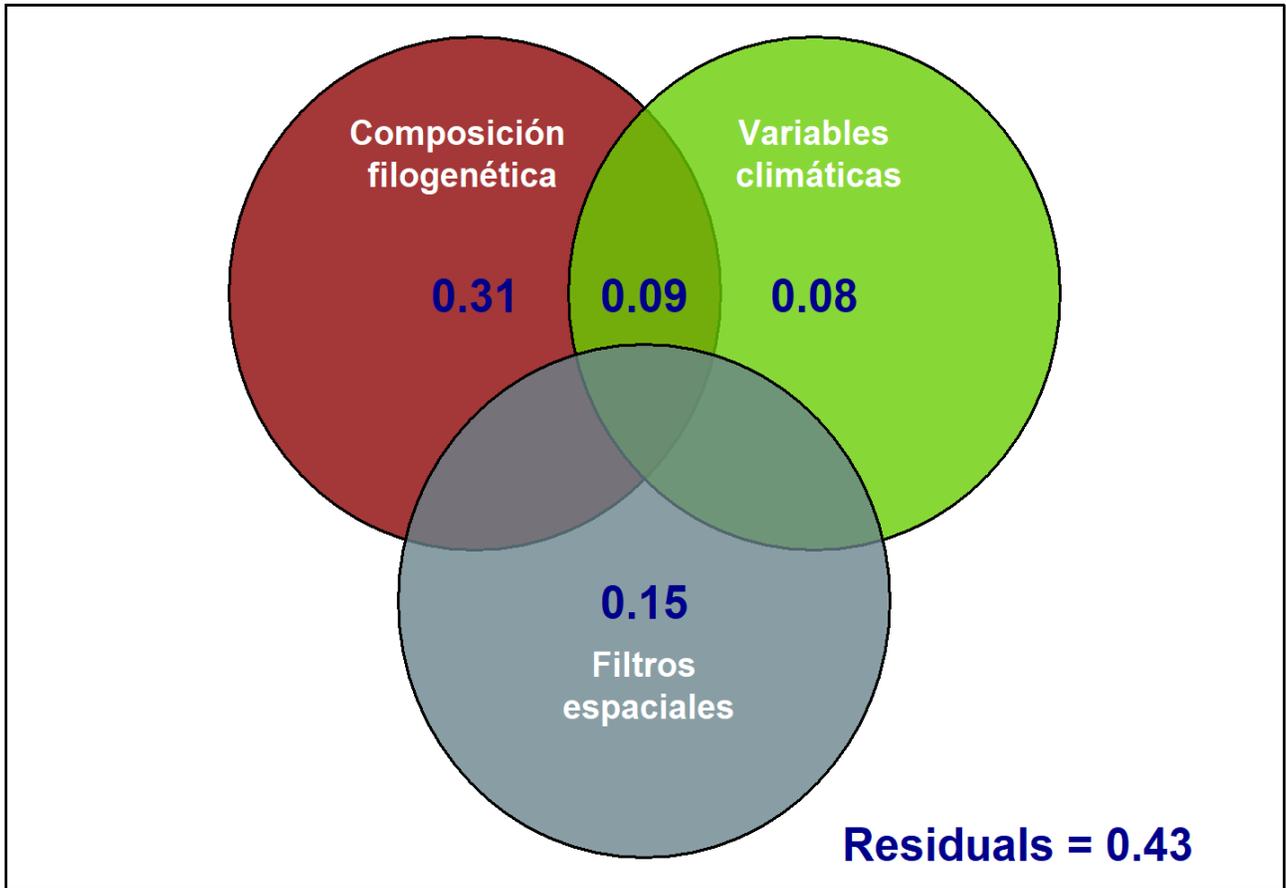


Figura 14.- Diagrama de Venn que representa los aportes de los conjuntos de variables, sobre la variación de la media tamaño del rango geográfico. El aporte de los filtros espaciales con la estructura filogenética y las variables ambientales son negativas y no se representan.

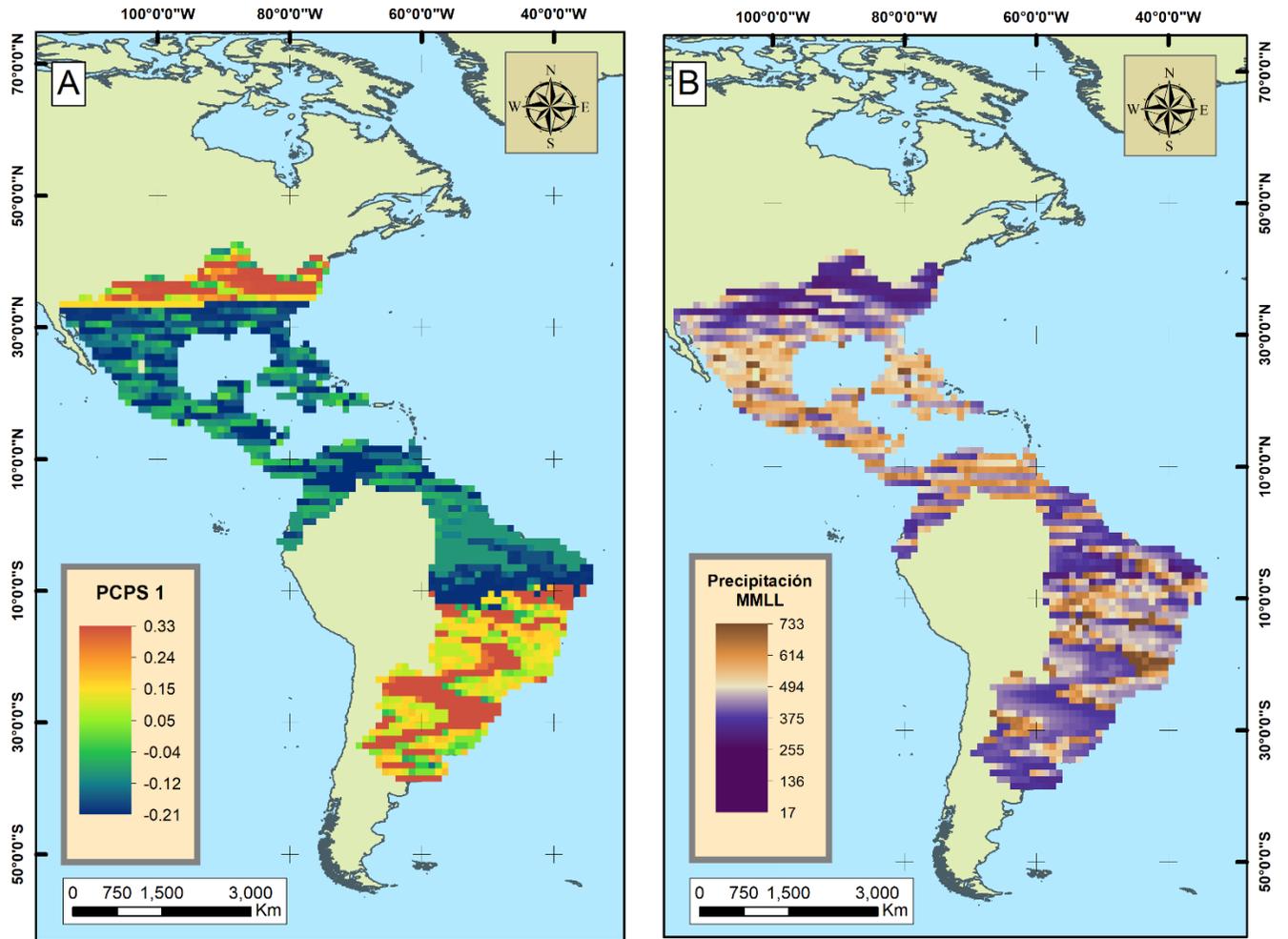


Figura 15.- Principales variables que aportan a la variación de la media del tamaño del rango geográfico. A) PCPS 1, B) Precipitación del mes más lluvioso

DISCUSIÓN

Se ha establecido que el efecto de Rapoport es un efecto local del hemisferio norte (Gaston *et al.*, 1998). En consideración a los resultados obtenidos en la regresión lineal y el mapeo de la media del tamaño de rango geográfico (figura 9 y 10) se reconoce que la familia Poeciliidae no presentó un efecto de Rapoport (la correlación es no significativa). De acuerdo al metaanálisis realizado por Ruggiero y Werenkraut (2007), este es un resultado constante en investigaciones de diferentes grupos taxonómicos en América y Australia.

En Sudamérica el área continental disminuye en relación a latitudes más cercanas al polo Sur, por lo tanto, el efecto es menor en esta región (Mourelle y Ezcurra, 1997). De manera general, la ausencia del efecto de Rapoport en el continente americano también se ha documentado en otros *taxa*. Las libélulas del nuevo mundo presentan un efecto de Rapoport inverso (Outomuro y Johansson, 2019). Mientras que para los pájaros carpinteros (Husak y Husak, 2003) y las aves en general (Blackburn y Gaston, 1996), los tamaños de rango más pequeños se concentran entre las latitudes 17° y 20° y no en el ecuador. Además de que no hay un incremento constante en el gradiente con la relación a la altitud. Este último hecho es similar al del resultado con los pecílidos, donde el incremento de los rangos no sucede de manera proporcional, sino que también hay valores intermedios y bajos en latitudes muy altas (figura 10).

En peces neotropicales no se ha evaluado el efecto de Rapoport, las investigaciones más cercanas, corresponden a Rohde *et al.* (1993) quienes recuperaron el efecto de Rapoport por encima de los 40° N en Norteamérica, e investigaciones más recientes como Griffiths (2010) y Jacquemin y Doll (2015) reportaron dicho efecto para peces dulceacuícolas norteamericanos y la familia Catostomidae respectivamente. La relación débil de la media del tamaño de rango geográfico y la latitud en pecílidos se vincula a la composición de las especies, es decir, especies con rangos geográficos pequeños, por ejemplo, *Gambusia clarkhubbsi* y *Gambusia zarskei*, en latitudes alejadas del Ecuador y la presencia de especies con rangos grandes en latitudes cercanas al Ecuador como *Mollienesia caucana* y *Pamphorichthys araguaensis*.

La reconstrucción ancestral del tamaño de rango geográfico en la filogenia (figura 11), determinó que los pecílidos tienen ancestros comunes con tamaños de rango geográfico pequeños. En consecuencia, se debería inferir que existe conservadurismo del tamaño de rango geográfico, es decir, una heredabilidad entre especies emparentadas filogenéticamente (Webb y Gaston, 2003). Aunque si existe la heredabilidad para los pecílidos, está ligada a relaciones más profundas que las presentadas a nivel de especie.

La curva PSR se asemejó a un modelo aleatorio (figura 12), lo que sugiere que el tamaño de rango geográfico en los pecílidos no presenta señal filogenética que valide el conservadurismo entre especies. No hay una fuerte diferenciación temprana seguida de relativa estabilidad en la divergencia entre especies, por lo tanto la curva PSR no presenta valores por encima de la relación lineal (Bini *et al.*, 2014), conservando valores más allá de especies hermanas. Esto es plausible, dado que, el tamaño de rango geográfico de las especies puede estar afectado por diferentes factores intrínsecos y extrínsecos, entre ellos, la capacidad de dispersión de las especies, ligada a la conservación de características físicas como la poca variación entre tallas que impiden la colonización de otros hábitats; la tolerancia ecológica; la competencia interespecífica y características ambientales y barreras físicas. Por lo tanto, el tamaño del rango geográfico de las especies se conservará mejor en un linaje si la transmisión de caracteres biológicos está asociada con una estabilidad espacio-temporal de las condiciones ambientales (Maestri *et al.*, 2016; Zacaï *et al.*, 2017).

El resultado del análisis de coordenadas principales de la estructura filogenética (figura 13) de la comunidad, reconoció la estructura de los clados ligados a su distribución geográfica. Para el eje de coordenadas principales de la estructura filogenética, el PCPS 1, corresponde a los clados en Norteamérica. Mientras que los clados sudamericanos se ven representados por el PCPS 2 (figura 13). Es notoria, las diferencias en las comunidades de pecílidos en América y sus relaciones históricas han sido bien definidas (Hrbek *et al.*, 2007; Reznick *et al.*, 2017).

Los estudios macroecológicos, además de enfocarse en recuperar la correlación entre la latitud y el tamaño de rango geográfico, también explican los factores que impulsan el este atributo a nivel global (Carvajal-Quintero *et al.*, 2019). El análisis de partición de la varianza (figura 14) permitió reconocer la aportación relativa de las variables ambientales e históricas. Las variables ambientales en este caso tuvieron poca relación con el tamaño de rango geográfico; además, la interacción de las variables ambientales con las variables históricas tienen poco peso con la variación del tamaño de rango geográfico, esta correlación débil, también ha sido demostrada a nivel global para peces dulceacuícolas (Carvajal-Quintero *et al.*, 2019).

La precipitación del mes más lluvioso (figura 15B) resultó ser la variable más explicativa en este conjunto de variables climáticas; el efecto se puede relacionar con las inundaciones sobre todo en ríos de zonas bajas que permiten la expansión de rango basado en movimientos laterales sobre las cuencas, a diferencia de ríos de zonas altas donde la conexión entre la red hídrica se complica por el tamaño y la topografía de las regiones (Lima y Ribeiro, 2011). Además, los ríos de tierras bajas tienen más nutrientes orgánicos e inorgánicos que se filtran en las aguas de inundación dentro de un hábitat muy expandido y aumentan la producción primaria y secundaria (Lucas y Baras, 2001), lo que permite la supervivencia y la extensión del rango geográfico.

De la evaluación sobre las hipótesis de variabilidad climática y variables históricas (composición filogenética de la comunidad) se reconoció un débil efecto de las variables climáticas sobre el tamaño de rango geográfico. Mientras que la composición filogenética de la comunidad (PCPS 1) explicó una cantidad importante de la varianza del tamaño rango geográfico (31%). Esto apoya fuertemente la hipótesis de la comunidad filogenética, donde, las especies que comparten espacios geográficos (celdas) presentan atributos o rasgos similares (Pillar y Duarte, 2010), en este caso, el rango geográfico. Los valores del PCPS 1 son bajos en el gradiente latitudinal. Por lo tanto, se asevera que están asociados a eventos de clados terminales (Duarte *et al.*, 2016), probablemente a los procesos de diversificación de los pecílidos (Hrbek *et al.*, 2007; Reznick *et al.*, 2017;

Tagliacollo *et al.*, 2017) que dieron como resultado la actual distribución de la familia Poeciliidae en América.

CONCLUSIÓN

En primer lugar, se reconoce que el “efecto de Rapoport” sobre el tamaño del rango geográfico de la familia Poeciliidae es débil. La falta del efecto abre pautas a profundizar sobre el estudio de los impulsores del tamaño de rango geográfico en la familia Poeciliidae porque los rangos pequeños no necesariamente se restringen a latitudes cercanas al Ecuador.

En consideración a la hipótesis de heredabilidad o conservadurismo de rango geográfico, la estructura filogenética del ensamblaje no recupera patrones de “heredabilidad” del rasgo entre especies, es decir no hay señal filogenética. Aunque, tomando en cuenta la reconstrucción de carácter ancestral se demostró que los rangos geográficos de los ancestros de los pecílidos eran pequeños.

Al evaluar las hipótesis de variabilidad climática se reconoció un débil efecto de las variables climáticas sobre el tamaño de rango geográfico.

Por último, los resultados del PCPS y su uso como variables históricas promueven fuertemente la hipótesis de composición filogenética de la comunidad (PCPS 1) ya que explican una cantidad importante de la varianza del tamaño del rango geográfico. Los eventos de dispersión, diversificación *in situ* y la distribución relictiva de especies antiguas de los pecílidos aportan en gran medida a que el tamaño de las áreas de distribución de los pecílidos sean pequeños de los pecílidos, definiendo así la actual distribución de la familia Poeciliidae en América.

CONCLUSIÓN GENERAL

Con la presente investigación se obtuvieron patrones biogeográficos y macroecológicos asociados a procesos históricos, que anteriormente han sido planteados. Se identificaron 8 biorregiones con una estructura geográficamente congruente, dado que presentaron diferencias entre Norteamérica-Centroamérica y Sudamérica. Dicha diferencia es respaldada por géneros endémicos de Norteamérica-Centroamérica como *Priapella*, *Brachyrhaphis*, *Xiphophorus*, *Pseudoxiphophorus* entre otros géneros con distribución más amplia como *Mollienesia* y *Gambusia*, mientras que Sudamérica tiene sus propios géneros endémicos como *Acanthophaelus*, *Cnesterodon*, *Phalloptychys*, *Phalloceros*, *Poecilia* (*sensu stricto*), *Micropoecilia*, y *Tomeurus*.

Otro patrón derivado de la biorregionalización fue la diferenciación entre las vertientes del Pacífico y del Atlántico de Norteamérica, que desaparece en el sur centroamericano por el intercambio fuerte de especies de pecílidos en la biorregión 6. Además, se reconoció, una congruencia aceptable entre los patrones de diversidad y endemismo, similar a los “hostpots” reconocidos para la familia Poeciliidae en Las Antillas mayores, México y Centroamérica. En cuestión de los centros de endemismos, Norteamérica-Centroamérica comprende la zona con mayor cantidad de centros de endemismo en sus diferentes categorías.

Los centros de endemismo de Norteamérica de acuerdo al CANAPE se componen por diferentes géneros. El endemismo mixto corresponde a los géneros: *Alfaro*, *Brachyrhaphis*, *Carlhubbsia*, *Gambusia*, *Girardinus*, *Heterophallus*, *Hiatirhaphis*, *Limia*, *Mollienesia*, *Neoheterandria*, *Phallichthys*, *Poeciliopsis*, *Priapella*, *Pseudoxiphophorus*, *Psychropoecilia*, *Scolichthys*, *Xiphophorus* y las especies *Curtipenis elegans* y *Quintana atrizona*. Los centros de paleo-endemismo en esta zona están compuestos por *Brachyrhaphis*, *Gambusia*, *Mollienesia*, *Neoheterandria*, *Phallichthys*, *Poeciliopsis*, *Pseudoxiphophorus*, *Priapichthys*, *Xiphophorus*, y las especies *Belonesox belizanus* y *Xenodexia ctenolepis* y los centros de Neo-endemismo están compuestos por *Gambusia*, *Limia*, *Mollienesia*, *Psychropoecilia*, *Xiphophorus* y la especie *Pseudoxiphophorus jonesii*.

Los tamaños de rango geográfico de los pecílidos no son influenciados bajo el “efecto de Rapoport”. Además de que no presentan heredabilidad entre especies. Aunque si se reconoció que los ancestros comunes recientes de esta familia presentaban rangos geográficos pequeños (27 000 a 600 000 km) con excepción de ancestros de algunos géneros como *Poecilia (sensu lato)* y *Gambusia* que tuvieron rangos de distribución relativamente medianos (900 000 a 2 000 000 km). Por lo anterior, el patrón actual del tamaño de rango geográfico de Poeciliidae este marcado por especies con rangos pequeños (10 000 a 500 000 km), teniendo excepciones claras de especies con distribución más amplia (2 500 000 a 3 600 000 km), como es el caso en el norte de *Gambusia affinis*, *Gambusia hoolbroki* y en el sur de *Phalloceros caudimaculatus*.

Desde el punto de vista filogenético y ambiental, se reconoce que la hipótesis de variabilidad climática no aplica para pecílidos, pero desde un enfoque de la composición filogenética de la comunidad, la hipótesis de comunidad filogenética es fuertemente aceptada, Por lo tanto, se reconoce que los procesos de diversificación y extinción de los clados está definiendo el tamaño de rango geográfico, sobre todo en regiones de Norteamérica y Centroamérica, donde los pecílidos son altamente endémicos y diversos.

En un marco general, esta investigación aporta información relevante entorno a los patrones y procesos de la distribución y estructura de la diversidad de la familia Poeciliidae, además, permitió reconocer factores que influyen al tamaño de rango geográfico, que es uno de los principales atributos relacionados a la conservación biológica. La investigación aquí realizada abre pauta a explorar más patrones y procesos dentro de la macroecológica y biogeográfica de la familia Poeciliidae, como la caracterización de la diversidad funcional y la comprensión de otros rasgos funcionales, por ejemplo, el tamaño de cuerpo o bien el impacto del cambio climático sobre los atributos de diversidad.

REFERENCIAS DOCUMENTALES

- Albert, J.S., Petry, P. y Reis, R.E. 2011. Major Biogeographic and Phylogenetic Patterns, en J.S. Albert, y R.E. Reis (eds.) *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press. <https://doi.org/10.1525/california/9780520268685.003.0002>.
- Albert, J.S., Tagliacollo, V.A. y Dagosta, F. 2020. Diversification of Neotropical Freshwater Fishes, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, pp. 27–53. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011620-031032>.
- Antonelli, A. y Sanmartín, I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics?, *Taxon*, 60(2), pp. 403–414. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/tax.602010>.
- Avise, J.C. 2004. What is the field of biogeography, and where is it going?, *Taxon*, 53(4), pp. 893–898. <https://doi.org/10.2307/25065345>.
- Barbarossa, V., Schmitt, R.J.P., Huijbregts, M.A.J., Zarfl, C., King, H. y Schipper, A.M. 2020. Impacts of current and future large dams on the geographic range connectivity of freshwater fish worldwide, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(7), pp. 3648–3655. <https://doi.org/10.1073/pnas.1912776117>.
- Barnagaud, J.-Y., Kissling, W.D., Tsirogianis, C., Fisikopoulos, V., Villéger, S., Sekercioglu, C.H. y Svenning, J.-C. 2017. Biogeographical, environmental and anthropogenic determinants of global patterns in bird taxonomic and trait turnover, *Global Ecology and Biogeography*, 26(10), pp. 1190–1200. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/geb.12629>.
- Bini, L.M., Villalobos, F. y Diniz-Filho, J.A.F. 2014. Explorando patrones en rasgos macroecológicos utilizando regresión secuencial de autovectores filogenéticos, *Ecosistemas*, 23(1), pp. 21–26. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-1.04>.
- Blackburn, T.M. y Gaston, K.J. 1996. Spatial Patterns in the Geographic Range Sizes of Bird Species in the New World, *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 351(1342), pp. 897–912.
- Blackburn, T.M. y Gaston, K.J. 2002. Macroecology is distinct from biogeography, *Nature*, 418(6899), p. 723. <https://doi.org/10.1038/418723b>.
- Böhm, M., Kemp, R., Williams, R., Davidson, A.D., Garcia, A., McMillan, K.M., Bramhall,

- H.R. y Collen, B. 2017. Rapoport's rule and determinants of species range size in snakes, *Diversity and Distributions*, 23(12), pp. 1472–1481. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ddi.12632>.
- Borcard, D., Legendre, P. y Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation, *Ecology*, 73, pp. 1045–1055. <https://doi.org/10.2307/1940179>.
- Bragança, P.H.N., Amorim, P.F. y Costa, W.J.E.M. 2018. Pantanodontidae (Teleostei, Cyprinodontiformes), the sister group to all other cyprinodontoid killifishes as inferred by molecular data, *Zoosystematics and Evolution*, 94(1), pp. 137–145. <https://doi.org/10.3897/zse.94.22173>.
- Bragança, P.H.N., Costa, W.J.E.M. y Gama, C.S. 2011. Poecilia waiapi, a new poeciliid from the Jari river drainage, northern Brazil (Cyprinodontiformes: Cyprinodontoidei), *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 22(4), pp. 337–343.
- Brown, J.H. y Lomolino, M. V. 1998. *Biogeography*. 2nd editio. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. <https://doi.org/10.4324/9781315841236>.
- Brown, J.H., Stevens, G.C. y Kaufman, D.M. 1996. The Geographic Range: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, pp. 597–623.
- Burgman, M.A. y Fox, J.C. 2003. Bias in species range estimates from minimum convex polygons: Implications for conservation and options for improved planning, *Animal Conservation*, 6(1), pp. 19–28. <https://doi.org/10.1017/S1367943003003044>.
- Cabral, J.S., Valente, L. y Hartig, F. 2017. Mechanistic simulation models in macroecology and biogeography: state-of-art and prospects, *Ecography*, 40(2), pp. 267–280. <https://doi.org/10.1111/ecog.02480>.
- de Candolle, A.-P. 1805. Explication de la carte Botanique de la France, en *Flore française, ou descriptions succinctes de toutes les plantes qui croissent naturellement en France, disposées selon une nouvelle méthode d'analyse, et précédées par un exposé des principes élémentaires de la botanique*. Desray Paris, pp. v–xii.
- Carvajal-Quintero, J., Villalobos, F., Oberdorff, T., Grenouillet, G., Brosse, S., Hugueny, B., Jézéquel, C. y Tedesco, P.A. 2019. Drainage network position and historical connectivity explain global patterns in freshwater fishes' range size, *Proceedings*

- of the National Academy of Sciences, 116(27), pp. 13434–13439. <https://doi.org/10.1073/pnas.1902484116>.
- Castillo-Escrivà, A., Mesquita-Joanes, F. y Rueda, J. 2020. Effects of the Temporal Scale of Observation on the Analysis of Aquatic Invertebrate Metacommunities, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(October), pp. 1–12. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.561838>.
- Comité de Estándares y Peticiones de la UICN 2019. *Directrices de uso de las Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN*. Versión 14.
- CONABIO 2021. *Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. Registros de ejemplares. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*. Disponible en: <https://www.snib.mx/ejemplares/descarga/> (Consultado: el 2 de febrero de 2021).
- Crisp, M.D., Laffan, S., Linder, H.P. y Monro, A. 2001. Endemism in the Australian flora, *Journal of Biogeography*, 28(2), pp. 183–198. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00524.x>.
- Dagallier, L.P.M.J., Janssens, S.B., Dauby, G., Blach-Overgaard, A., Mackinder, B.A., Droissart, V., Svenning, J.C., Sosef, M.S.M., Stévant, T., Harris, D.J., Sonké, B., Wieringa, J.J., Hardy, O.J. y Couvreur, T.L.P. 2020. Cradles and museums of generic plant diversity across tropical Africa, *New Phytologist*, 225(5), pp. 2196–2213. <https://doi.org/10.1111/nph.16293>.
- Daru, B.H., Karunaratne, P. y Schliep, K. 2020. phyloregion: R package for biogeographical regionalization and macroecology, *Methods in Ecology and Evolution*, 11(11), pp. 1483–1491. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13478>.
- Davies, T.J. y Buckley, L.B. 2011. Phylogenetic diversity as a window into the evolutionary and biogeographic histories of present-day richness gradients for mammals., *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 366(1576), pp. 2414–2425. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0058>.
- Debastiani, V.J. y Duarte, L.D.S. 2014. PCPS – an R-package for exploring phylogenetic eigenvectors across metacommunities, *Frontiers of Biogeography*, 6(3). <https://doi.org/10.21425/f5fbg22943>.
- Delaunay, B. 1934. Sur la sphère vide, *Bulletin de l'Académie des Sciences de l'URSS*.

- Classe des sciences mathématiques et na*, (6), pp. 793–800.
- Diniz-Filho, J.A.F., Alves, D.M.C.C., Villalobos, F., Sakamoto, M., Brusatte, S.L. y Bini, L.M. 2015. Phylogenetic eigenvectors and nonstationarity in the evolution of theropod dinosaur skulls, *Journal of Evolutionary Biology*, 28(7), pp. 1410–1416. <https://doi.org/10.1111/jeb.12660>.
- Diniz-Filho, J.A.F., De Marco Jr., P. y Hawkins, B.A. 2010. Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography, *Insect Conservation and Diversity*, 3(3), pp. 172–179. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00091.x>.
- Diniz Filho, J.A.F., Rangel, T.F., Santos, T. y Mauricio Bini, L. 2012. Exploring patterns of interspecific variation in quantitative traits using sequential phylogenetic eigenvector regressions, *Evolution*, 66(4), pp. 1079–1090. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01499.x>.
- Duarte, L. da S. 2011. Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands, *Oikos*, 120(2), pp. 208–215. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18898.x>.
- Duarte, L.D.S., Debastiani, V.J., Freitas, A.V.L. y Pillar, V.D. 2016. Dissecting phylogenetic fuzzy weighting: theory and application in metacommunity phylogenetics, *Methods in Ecology and Evolution*, 7(8), pp. 937–946. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/2041-210X.12547>.
- Duarte, L.D.S., Prieto, P. V y Pillar, V.D. 2012. Assessing spatial and environmental drivers of phylogenetic structure in Brazilian Araucaria forests, *Ecography*, 35(10), pp. 952–960. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07193.x>.
- Elías, D.J., McMahan, C.D., Matamoros, W.A., Gómez-González, A.E., Piller, K.R. y Chakrabarty, P. 2020. Scale(s) matter: Deconstructing an area of endemism for Middle American freshwater fishes, *Journal of Biogeography*, 00(June), pp. 1–19. <https://doi.org/10.1111/jbi.13941>.
- Elliot, M.G. y Mooers, A.Ø. 2014. Inferring ancestral states without assuming neutrality or gradualism using a stable model of continuous character evolution, *BMC Evolutionary Biology*, 14(1), p. 226. <https://doi.org/10.1186/s12862-014-0226-8>.
- Environmental Systems Research Institute 2019. ArcGIS Desktop: Release 10.8.

- Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity, *Biological Conservation*, 61(1), pp. 1–10. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3).
- Faith, D.P. 2018. Phylogenetic Diversity and Conservation Evaluation: Perspectives on Multiple Values, Indices, and Scales of Application, en *Phylogenetic Diversity: Applications and Challenges in Biodiversity Science*. Springer, Cham, pp. 1–26. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93145-6_1.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the Comparative Method, *The American Naturalist*, 125(1), pp. 1–15.
- Ferro, I. y Morrone, J.J. 2014. Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis, *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(1), pp. 1–12. <https://doi.org/10.1111/bij.12333>.
- Fick, S.E. y Hijmans, R.J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas, *International Journal of Climatology*, 37(12), pp. 4302–4315. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/joc.5086>.
- Figueiredo, C.A. 2008. A new Pamphorichthys (Cyprinodontiformes: Poeciliidae: Poeciliini) from central Brazil, *Zootaxa*, (1918), pp. 59–69. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1918.1.6>.
- Figueiredo, C.A. y Moreira, C.R. 2018. Poecilia (Pamphorichthys) akroa, a new poeciliid species (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) from the Rio Tocantins basin, Brazil, *Zootaxa*, 4461(3), pp. 438–444. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4464.3.9>.
- Fine, P.V.A. 2015. Ecological and Evolutionary Drivers of Geographic Variation in Species Diversity, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(October), pp. 369–392. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054102>.
- Fricke, R., Eschmeyer, W.N. y Van der Laan, R. 2022. *Eschmeyer's Catalog of Fishes*: Disponible en: <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> (Consultado: el 21 de marzo de 2022).
- García-Andrade, A.B., Carvajal-Quintero, J.D., Tedesco, P.A. y Villalobos, F. 2021. Evolutionary and environmental drivers of species richness in poeciliid fishes across the Americas, *Global Ecology and Biogeography*, 30(6), pp. 1245–1257.

- <https://doi.org/10.1111/geb.13299>.
- Gaston, K.J. 1991. How Large Is a Species' Geographic Range?, *Oikos*, 61(3), pp. 434–438. <https://doi.org/10.2307/3545251>.
- Gaston, K.J. 1994. *Rarity*. 1st Editio. Cornwall: Springer Science & Business Media (Population and Community Biology Series).
- Gaston, K.J. 1996. Species-range-size distributions: Patterns, mechanisms and implications, *Trends in Ecology and Evolution*, 11(5), pp. 197–201. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10027-6](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10027-6).
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M. y Spicer, J.I. 1998. Rapoport's rule: time for an epitaph?, *Trends in Ecology & Evolution*, 13(2), pp. 70–74. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01236-6](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01236-6).
- Gaston, K.J., Chown, S.L. y Evans, K.L. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis, *Journal of Biogeography*, 35(3), pp. 483–500. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01772.x>.
- Gaston, K.J. y Fuller, R.A. 2009. The sizes of species' geographic ranges, *Journal of Applied Ecology*, 46(1), pp. 1–9. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01596.x>.
- Global Biodiversity Information Facility(GBIF) 2020. *Occurrence download*. The Global Biodiversity Information Facility. <https://doi.org/10.15468/DL.FZ7AUA>.
- González-Orozco, C.E., Mishler, B.D., Miller, J.T., Laffan, S.W., Knerr, N., Unmack, P., Georges, A., Thornhill, A.H., Rosauer, D.F. y Gruber, B. 2015. Assessing biodiversity and endemism using phylogenetic methods across multiple taxonomic groups, *Ecology and Evolution*, 5(22), pp. 5177–5192. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ece3.1747>.
- Gotelli, N.J. y Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness, *Ecology Letters*, 4(4), pp. 379–391. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>.
- Gotelli, N.J. y Graves, G.R. 1996. *Null models in ecology*, *Null Models in Ecology*. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Griffiths, D. 2010. Pattern and process in the distribution of North American freshwater fish, *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(1), pp. 46–61.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01404.x>.

Griffiths, D. 2018. Why does freshwater fish species richness differ between Pacific and Atlantic drainages of the Americas?, *Journal of Biogeography*, 45(4), pp. 784–792. <https://doi.org/10.1111/jbi.13167>.

Griffiths, D. 2022. Do the drivers and levels of isolation in fish faunas differ across Atlantic and Pacific drainages in the Americas?, *Journal of Biogeography*, 49(5), pp. 930–941. <https://doi.org/10.1111/jbi.14358>.

Guerin, G.R., Ruokolainen, L. y Lowe, A.J. 2015. A georeferenced implementation of weighted endemism, *Methods in Ecology and Evolution*, 6(7), pp. 845–852. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/2041-210X.12361>.

Hawkins, B.A. y Diniz Filho, J.A.F. 2006. Beyond Rapoport's rule: evaluating range size patterns of New World birds in a two-dimensional framework, *Global Ecology and Biogeography*, 15(5), pp. 461–469. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00243.x>.

Hijmans, R.J. 2022. raster: Geographic Data Analysis and Modeling.

Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E.T., Chase, J.M., Downing, J.A., Eriksson, B.K., Filstrup, C.T., Harpole, W.S., Hodapp, D., Larsen, S., Lewandowska, A.M., Seabloom, E.W., de Waal, D.B. y Ryabov, A.B. 2018. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring, *Journal of Applied Ecology*, 55(1), pp. 169–184. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>.

Ho, A.L.F.C., Pruetz, C.L. y Lin, J. 2016. Phylogeny and biogeography of Poecilia (Cyprinodontiformes: Poeciliinae) across Central and South America based on mitochondrial and nuclear DNA markers, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 101, pp. 32–45. <https://doi.org/10.1016/J.YMPEV.2016.04.032>.

Holt, B.G., Lessard, J.P., Borregaard, M.K., Fritz, S.A., Araújo, M.B., Dimitrov, D., Fabre, P.H., Graham, C.H., Graves, G.R., Jønsson, K.A., Nogués-Bravo, D., Wang, Z., Whittaker, R.J., Fjeldså, J. y Rahbek, C. 2013. *An update of Wallace's zoogeographic regions of the world*, *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1228282>.

Hrbek, T., Seckinger, J. y Meyer, A. 2007. A phylogenetic and biogeographic perspective

- on the evolution of poeciliid fishes, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(3), pp. 986–998. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.06.009>.
- Husak, M.S. y Husak, A.L. 2003. Latitudinal Patterns in Range Sizes of New World Woodpeckers, *The Southwestern Naturalist*, 48(1), pp. 61–69.
- Jablonski, D. 1987. Heritability at the Species Level: Analysis of Geographic Ranges of Cretaceous Mollusks, *Science*, 238(4825), pp. 360–363. <https://doi.org/10.1126/science.238.4825.360>.
- Jablonski, D. 2017. Approaches to Macroevolution: 1. General Concepts and Origin of Variation, *Evolutionary Biology*, 44(4), pp. 427–450. <https://doi.org/10.1007/s11692-017-9420-0>.
- Jablonski, D., Kaustuv, R. y Valentine, J.W. 2006. Out of the Tropics : Evolutionary Diversity Gradient, *Science*, 314(October), pp. 102–106.
- Jablonski, D. y Roy, K. 2003. Geographical range and speciation in fossil and living molluscs., *Proceedings. Biological sciences*, 270(1513), pp. 401–406. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2243>.
- Jacquemin, S.J. y Doll, J.C. 2015. Macroecology of North American suckers (Catostomidae): tests of Bergmann’s and Rapoport’s rules, *Ecology and Evolution*, 5(18), pp. 3895–3904. <https://doi.org/10.1002/ECE3.1637>.
- Jenkins, D.G. y Ricklefs, R.E. 2011. Biogeography and ecology: two views of one world., *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, pp. 2331–2335. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0064>.
- Kent, M. 2005. Biogeography and macroecology I The evolution of macroecology, *Progress in Physical Geography*, 2, pp. 256–264.
- Kreft, H. y Jetz, W. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions, *Journal of Biogeography*, 37(11), pp. 2029–2053. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02375.x>.
- Kreft, H. y Jetz, W. 2013. Comment on “An update of Wallace’s zoogeographic regions of the world”, *Science*, 341(6144), pp. 9–10. <https://doi.org/10.1126/science.1237471>.
- Laffan, S.W., Lubarsky, E. y Rosauer, D.F. 2010. Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity, *Ecography*, 33(4), pp. 643–647.

- Larre-Campuzano, S. 2022. *Gradientes geográficos en la diversidad de peces de la tribu Heroini (Teleostei: Cichlidae)*. Universida de Ciencias y Artes de Chiapas.
- Legendre, P. 1993. Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm?, *Ecological Society of America*, 74(6), pp. 1659–1673. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1939924>.
- Legendre, P., Borcard, D. y Roberts, D.W. 2012. Variation partitioning involving orthogonal spatial eigenfunction submodels, *Ecology*, 93(5), pp. 1234–1240. <https://doi.org/10.1890/11-2028.1>.
- Lehner, B. y Grill, G. 2013. Global river hydrography and network routing: Baseline data and new approaches to study the world's large river systems, *Hydrological Processes*, 27(15), pp. 2171–2186. <https://doi.org/10.1002/hyp.9740>.
- Leroy, B., Dias, M.S., Giraud, E., Hugueny, B., Jézéquel, C., Leprieur, F., Oberdorff, T. y Tedesco, P.A. 2019. Global biogeographical regions of freshwater fish species, *Journal of Biogeography*, 46(11), pp. 2407–2419. <https://doi.org/10.1111/jbi.13674>.
- Lima, F. y Ribeiro, A. 2011. Continental-Scale Tectonic Controls of Biogeography and Ecology, en J.S. Albert, y R.E. Reis (eds.) *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. Berkeley: University California Press, pp. 145–164. <https://doi.org/10.1525/california/9780520268685.003.0009>.
- Linder, H.P. 2001. Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa, *Journal of Biogeography*, 28(2), pp. 169–182. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00527.x>.
- Lomolino, M. V. 2016. The unifying, fundamental principles of biogeography: Understanding Island Life, *Frontiers of Biogeography*, 8(2), pp. 1–27. <https://doi.org/10.21425/f5fbg29920>.
- Lovejoy, T.E. 1980. Changes in biological diversity, en G.O. Barney (ed.) *The global 2000 report to the president of the U.S V.II: The technical report*. 1st editio. New York. U.S.A: Pergamon Press, pp. 327–332.
- Lozupone, C. y Knight, R. 2006. UniFrac: a New Phylogenetic Method for Comparing Microbial Communities, *Applied and environmental microbiology*, 71, pp. 8228–8235. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.12.8228-8235.2005>.
- Lucas, M.C. y Baras, E. 2001. *Migration of Freshwater Fishes*. Oxford: Blackwell Science

Ltd.

- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. 1st editio. New York: Harper & Row.
- Maestri, R., Luza, A.L., de Barros, L.D., Hartz, S.M., Ferrari, A., de Freitas, T.R.O. y Duarte, L.D.S. 2016. Geographical variation of body size in sigmodontine rodents depends on both environment and phylogenetic composition of communities, *Journal of Biogeography*, 43(6), pp. 1192–1202. <https://doi.org/10.1111/jbi.12718>.
- Mannion, P.D. 2020. A deep-time perspective on the latitudinal diversity gradient, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(30), pp. 17479–17481. <https://doi.org/10.1073/pnas.2011997117>.
- Martins, W.S., Carmo, W.C., Longo, H.J., Rosa, T.C. y Rangel, T.F. 2013. SUNPLIN: Simulation with Uncertainty for Phylogenetic Investigations, *BMC Bioinformatics*, 14(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2105-14-324>.
- Mast, J. 2010. Biogeography, en B. Warf (ed.) *Encyclopedia of Geography*. 1a ed, pp. 1208–1214.
- Matamoros, W.A., McMahan, C.D., Chakrabarty, P., Albert, J.S. y Schaefer, J.F. 2015. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America revisited: Myers's hypothesis in the twenty-first century, *Cladistics*, 31(2), pp. 177–188. <https://doi.org/10.1111/cla.12081>.
- McGill, B.J. 2019. The what, how and why of doing macroecology, *Global Ecology and Biogeography*, 28(1), pp. 6–17. <https://doi.org/10.1111/geb.12855>.
- McGill, B.J., Chase, J. M., Hortal, J., Overcast, I., Rominger, A. J., Rosindell, J., Borges, P. A. V., Emerson, B. C., Etienne, R., Hickerson, M.J., Mahler, D. L., Masso, F., McGaughan, A., Neves, P., Parent, C., Patiño, J., Ruffley, M., Wagner, C.E. y Gillespie, R. 2019. Unifying macroecology and macroevolution to answer fundamental questions about biodiversity, *Global Ecology and Biogeography*, 28(12), pp. 1925–1936. <https://doi.org/10.1111/geb.13020>.
- Meyer, L., Diniz-Filho, J.A.F. y Lohmann, L.G. 2017. A comparison of hull methods for estimating species ranges and richness maps, *Plant Ecology and Diversity*, 10(5–6), pp. 389–401. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1425505>.
- Miller, R.R. 1966. Geographical Distribution of Central American Freshwater Fishes,

- Copeia*, 4, pp. 773–802.
- Miller, R.R., Minckley, W.L. y Norris, S. 2005. *Freshwater fishes of México*. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Mishler, B.D., Guralnick, R., Soltis, P.S., Smith, S.A., Soltis, D.E., Barve, N., Allen, J.M. y Laffan, S.W. 2020. Spatial phylogenetics of the North American flora, *Journal of Systematics and Evolution*, 58(4), pp. 393–405. <https://doi.org/10.1111/jse.12590>.
- Mishler, B.D., Knerr, N., González-Orozco, C.E., Thornhill, A.H., Laffan, S.W. y Miller, J.T. 2014. Phylogenetic measures of biodiversity and neo-and paleo-endemism in Australian acacia, *Nature Communications*, 5. <https://doi.org/10.1038/ncomms5473>.
- Mourelle, C. y Ezcurra, E. 1996. Species richness of Argentine cacti: A test of biogeographic hypotheses, *Journal of Vegetation Science*, 7(5), pp. 667–680. <https://doi.org/10.2307/3236378>.
- Mourelle, C. y Ezcurra, E. 1997. Rapoport's rule: A comparative analysis between south and north American columnar cacti, *American Naturalist*, 150(1), pp. 131–142. <https://doi.org/10.1086/286060>.
- Murphy, K., Carvalho, P., Efremov, A., Tapia Grimaldo, J., Molina-Navarro, E., Davidson, T.A. y Thomaz, S.M. 2020. Latitudinal variation in global range-size of aquatic macrophyte species shows evidence for a Rapoport effect, *Freshwater Biology*, 65(9), pp. 1622–1640. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/fwb.13528>.
- Myers, G.S. 1949. Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems, *Bijdragen tot de Dierkunde*, 28, pp. 315–322.
- Myers, N. 1988. Threatened biotas: "Hot spots" in tropical forests, *Environmentalist*, 8(3), pp. 187–208. <https://doi.org/10.1007/BF02240252>.
- Naimi, B., a.s. Hamm, N., Groen, T.A., Skidmore, A.K. y Toxopeus, A.G. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling, *Ecography*, 37, pp. 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>.
- Narcia, C. de J. 2020. *Efecto de las barreras biogeográficas en la biorregionalización del norte de América Media, basado en peces dlceacuícolas*. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.
- Nitta, J.H., Mishler, B.D., Iwasaki, W. y Ebihara, A. 2022. Spatial phylogenetics of

- Japanese ferns: Patterns, processes, and implications for conservation, *American Journal of Botany*, n/a(n/a). <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ajb2.1848>.
- Noguera-Urbano, E.A. y Escalante, T. 2015. Áreas De Endemismo De Los Mamíferos (Mammalia) Neotropicales, *Acta Biológica Colombiana*, 20(3), pp. 47–65. <https://doi.org/10.15446/abc.v20n3.46179>.
- Oksanen, J. *et al.* 2022. vegan: Community Ecology Package.
- Olson, D.M. y Dinerstein, E. 2002. The Global 200: Priority Ecoregions for Global Conservation, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89(2), pp. 199–224. <https://doi.org/10.2307/3298564>.
- Orme, C.D.L., Davies, R.G., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T.-S., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., Stattersfield, A.J., Bennett, P.M., Owens, I.P.F., Blackburn, T.M. y Gaston, K.J. 2006. Global Patterns of Geographic Range Size in Birds, *PLOS Biology*, 4(7), p. null. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040208>.
- Outomuro, D. y Johansson, F. 2019. Wing morphology and migration status, but not body size, habitat or Rapoport's rule predict range size in North-American dragonflies (Odonata: Libellulidae), *Ecography*, 42(2), pp. 309–320. <https://doi.org/10.1111/ecog.03757>.
- Palacios, M., Voelker, G., Arias Rodriguez, L., Mateos, M. y Tobler, M. 2016. Phylogenetic analyses of the subgenus *Mollienesia* (Poecilia, Poeciliidae, Teleostei) reveal taxonomic inconsistencies, cryptic biodiversity, and spatio-temporal aspects of diversification in Middle America, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 103, pp. 230–244. <https://doi.org/10.1016/J.YMPEV.2016.07.025>.
- Paradis, E. y Schliep, K. 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in {R}, *Bioinformatics*, 35, pp. 526–528.
- Parenti, L.R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha), *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 168(4), pp. 335–357.
- Pateiro-López, B. y Rodríguez-Casal, A. 2010. Generalizing the Convex Hull of a Sample: The R Package alphahull, *Journal of Statistical Software*, 34, pp. 1–28. <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i05>.
- Pearse, W.D., Barbosa, A.M., Fritz, S.A., Keith, S.A., Harmon, L.J., Harte, J., Silvestro,

- D., Xiao, X. y Davies, T.J. 2018. Building up biogeography: Pattern to process, *Journal of Biogeography*, 45(6), pp. 1223–1230. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jbi.13242>.
- Pelayo-Villamil, P., Guisande, C., Vari, R.P., Manjarrés-Hernández, A., García-Roselló, E., González-Dacosta, J., Heine, J., González Vilas, L., Patti, B., Quinci, E.M., Jiménez, L.F., Granado-Lorencio, C., Tedesco, P.A. y Lobo, J.M. 2015. Global diversity patterns of freshwater fishes – potential victims of their own success, *Diversity and Distributions*, 21(3), pp. 345–356. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ddi.12271>.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. y Borcard, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions, *Ecology*, 87(10), pp. 2614–2625. [https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2614:VPOSDM\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2614:VPOSDM]2.0.CO;2).
- Pillar, V.D. y Duarte, L. d. S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure, *Ecology Letters*, 13(5), pp. 587–596. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01456.x>.
- Pollux, B.J.A., Meredith, R.W., Springer, M.S., Garland, T. y Reznick, D.N. 2014. The evolution of the placenta drives a shift in sexual selection in livebearing fish, *Nature*, 513(7517), pp. 233–236. <https://doi.org/10.1038/nature13451>.
- Qian, H., Cao, Y., Li, D., Chu, C., Sandel, B. y Wang, X. 2020. Geographic patterns and environmental correlates of phylogenetic relatedness and diversity for freshwater fish assemblages in North America, *Ecography*, 43(12), pp. 1814–1824. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ecog.05280>.
- Quinn, R.M., Gaston, K.J. y Arnold, H.R. 1996. Relative measures of geographic range size: empirical comparisons, *Oecologia*, 107(2), pp. 179–188. <https://doi.org/10.1007/BF00327901>.
- R Core Team 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity, en H. Synge (ed.) *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd., pp. 205–217.
- Rabosky, A.R.D., Cox, C.L., Rabosky, D.L., Title, P.O., Holmes, I.A., Feldman, A. y

- McGuire, J.A. 2016. Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes, *Nature Communications*, 7, p. 11484.
- Rahel, F.J. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: It's a small world after all, *Freshwater Biology*, 52(4), pp. 696–710. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01708.x>.
- Rapoport, E. 1975. *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica (Obras de ciencia y tecnología).
- Rapoport, E.H. 1982. *Areography. Geographical Strategies of Species*. 1st editio. Oxford: Pergamon Press.
- Revell, L.J. 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things)., *Methods in Ecology and Evolution*, 3, pp. 217–223.
- Revell, L.J. 2013. Two new graphical methods for mapping trait evolution on phylogenies, *Methods in Ecology and Evolution*, 4(8), pp. 754–759. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12066>.
- Reznick, D.N., Furness, A.I., Meredith, R.W. y Springer, M.S. 2017. The origin and biogeographic diversification of fishes in the family Poeciliidae, *Plos One*, 12(3), pp. 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172546>.
- Řičan, O., Piálek, L., Dragová, K. y Novák, J. 2016. Oldřich Řičan , Lubomír Piálek , Klára Dragová & Jindřich Novák, 66(1), pp. 1–102.
- Řičan, O., Piálek, L., Zardoya, R., Doadrio, I. y Zrzavý, J. 2013. Biogeography of the Mesoamerican Cichlidae (Teleostei: Heroini): Colonization through the GAARlandia land bridge and early diversification, *Journal of Biogeography*, 40(3), pp. 579–593. <https://doi.org/10.1111/jbi.12023>.
- Rodriguez-Silva, R., Torres-Pineda, P. y Josaphat, J. 2020. *Limia mandibularis*, a new livebearing fish (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) from Lake Miragoane, Haiti, *Zootaxa*, 4768(3), pp. 395–404. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4768.3.6>.
- Rohde, K., Heap, M. y Heap, D. 1993. Rapoport's rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness, *American Naturalist*, 142(1), pp. 1–16. <https://doi.org/10.1086/285526>.
- Rosauer, D., Laffan, S.W., Crisp, M.D., Donnellan, S.C. y Cook, L.G. 2009. Phylogenetic endemism: A new approach for identifying geographical concentrations of

- evolutionary history, *Molecular Ecology*, 18(19), pp. 4061–4072.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04311.x>.
- Rosauer, D.F. y Jetz, W. 2015. Phylogenetic endemism in terrestrial mammals, *Global Ecology and Biogeography*, 24(2), pp. 168–179.
<https://doi.org/10.1111/geb.12237>.
- Rosen, D.E. y Bailey, R.M. 1963. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes): their structure, zoogeography, and systematics, *Bulletin of the American museum of natural history*, 126, pp. 1–179.
- Ruggiero, A. y Werenkraut, V. 2007. One-dimensional analyses of Rapoport's rule reviewed through meta-analysis, *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), pp. 401–414. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00303.x>.
- Scherson, R.A., Thornhill, A.H., Urbina-Casanova, R., Freyman, W.A., Pliscoff, P.A. y Mishler, B.D. 2017. Spatial phylogenetics of the vascular flora of Chile, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 112, pp. 88–95.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.04.021>.
- Schluter, D., Price, T., Mooers, A. O y Ludwi0, D. 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation., *Evolution*, 51(6), pp. 1699–1711.
- Schmidt-Lebuhn, A.N., Knerr, N.J., Miller, J.T. y Mishler, B.D. 2015. Phylogenetic diversity and endemism of Australian daisies (Asteraceae), *Journal of Biogeography*, 42(6), pp. 1114–1122. <https://doi.org/10.1111/jbi.12488>.
- Schwartz, M.W., Iverson, L.R., Prasad, A.M., Matthews, S.N. y O'Connor, R.J. 2006. Predicting extinctions as a result of climate change, *Ecology*, 87(7), pp. 1611–1615.
[https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1611:PEAARO\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1611:PEAARO]2.0.CO;2).
- Sclater, P.L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2(7), pp. 130–136.
- Sheth, S.N., Morueta-Holme, N. y Angert, A.L. 2020. Determinants of geographic range size in plants, *New Phytologist*, 226(3), pp. 650–665.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.16406>.
- Smith, S.A. y Bermingham, E. 2005. The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes, *Journal of Biogeography*, 32(10), pp. 1835–1854.

- <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01317.x>.
- speciesLink 2021. *speciesLink network*. Disponible en: <https://specieslink.net/search/> (Consultado: el 2 de febrero de 2021).
- Stebbins, G.L. 1974. *Flowering Plants Evolution above the Species Level*. Cambridge, Massachusetts: Flowering Plants Evolution above the Species Level G. Ledyard Stebbins The Belknap Press of Harvard University Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.4159/harvard.9780674864856>.
- Steinbauer, M.J., Schweiger, A.H. y Irl, S.D.H. 2016. Biogeography, Patterns in, *Encyclopedia of Evolutionary Biology*, (December), pp. 221–230. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800049-6.00110-4>.
- Stevens, G.C. 1989. The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics, *The American Naturalist*, 133(2), pp. 240–256.
- Stevens, G.C. 1992. The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude, *The American Naturalist*, 140(6), pp. 893–911.
- Stevens, G.C. 1996. Extending Rapoport's Rule to Pacific Marine Fishes, *Journal of Biogeography*, 23(2), pp. 149–154.
- Stigall, A.L. 2008. Tracking Species in Space and Time: Assessing the Relationships Between Paleobiogeography, Paleoecology, and Macroevolution, *The Paleontological Society Papers*, 14, pp. 233–248. <https://doi.org/10.1017/s1089332600001704>.
- Szewczyk, T. y McCain, C.M. 2016. A systematic review of global drivers of ant elevational diversity, *PLoS ONE*, 11(5), pp. 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155404>.
- Tagliacollo, V.A., Duke-Sylvester, S.M., Matamoros, W.A., Chakrabarty, P. y Albert, J.S. 2017. Coordinated dispersal and pre-isthmian assembly of the central American ichthyofauna, *Systematic Biology*, 66(2), pp. 183–196. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv064>.
- Thomaz, A.T., Carvalho, T.P., Malabarba, L.R. y Knowles, L.L. 2019. Geographic distributions, phenotypes, and phylogenetic relationships of Phalloceros (Cyprinodontiformes: Poeciliidae): Insights about diversification among sympatric

- species pools, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 132, pp. 265–274. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.008>.
- Thornhill, A.H., Mishler, B.D., Knerr, N.J., González-Orozco, C.E., Costion, C.M., Crayn, D.M., Laffan, S.W. y Miller, J.T. 2016. Continental-scale spatial phylogenetics of Australian angiosperms provides insights into ecology, evolution and conservation, *Journal of Biogeography*, 43(11), pp. 2085–2098. <https://doi.org/10.1111/jbi.12797>.
- United Nations 1992. Convention on Biological Diversity, *United Nations* [Preprint]. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00418-4>.
- Vilela, B. y Villalobos, F. 2015. letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology, *Methods in Ecology and Evolution* [Preprint].
- Wallace, A.R. 1876. *The geographical distribution of animals. With a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface*. New York, Harper and brothers, 1876.
- Webb, T.J. y Gaston, K.J. 2003. On the heritability of geographic range sizes., *The American naturalist*, 161(4), pp. 553–566. <https://doi.org/10.1086/368296>.
- Whittaker, R.J., Araújo, M.B., Jepson, P., Ladle, R.J., Watson, J.E.M. y Willis, K.J. 2005. Conservation biogeography: Assessment and prospect, *Diversity and Distributions*, 11(1), pp. 3–23. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>.
- Whitton, F.J.S., Purvis, A., Orme, C.D.L. y Olalla-Tárraga, M.Á. 2012. Understanding global patterns in amphibian geographic range size: does Rapoport rule?, *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), pp. 179–190. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00660.x>.
- Williams, P.H. y Gaston, K.J. 1994. Measuring more of biodiversity: Can higher-taxon richness predict wholesale species richness?, *Biological Conservation*, 67(3), pp. 211–217. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90612-2](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90612-2).
- Zacai, A., Fara, E., Brayard, A., Laffont, R., Dommergues, J.L. y Meister, C. 2017. Phylogenetic conservatism of species range size is the combined outcome of phylogeny and environmental stability, *Journal of Biogeography*, 44(11), pp. 2451–2462. <https://doi.org/10.1111/jbi.13043>.
- Zhao, X., Valen, E., Parker, B.J. y Sandelin, A. 2011. Systematic clustering of transcription start site landscapes., *PloS one*, 6(8), p. e23409.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023409>.

Zhao, Z., Yang, Lin, Long, J., Chang, Z., Zhou, Z., Zhi, Y., Yang, Liangjing, Li, H., Sui, Y., Gong, N., Wang, X. y Chen, X. 2021. Endemism Patterns of Planthoppers (Fulgoroidea) in China, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.683722>.

ANEXOS

Anexo 1.- Desglose de las aportaciones relativas por género de cada biorregión

Biorregiones	Géneros	Riqueza (%)	Biorregiones	Géneros	Riqueza (%)
Biorregión 1	<i>Acanthophaelus</i>	5.77	Biorregión 4	<i>Girardinus</i>	7.69
Biorregión 1	<i>Cnesterodon</i>	5.77	Biorregión 4	<i>Heterandria</i>	1.28
Biorregión 1	<i>Limia</i>	1.92	Biorregión 4	<i>Limia</i>	28.21
Biorregión 1	<i>Micropoecilia</i>	7.69	Biorregión 4	<i>Mollienesia</i>	7.69
Biorregión 1	<i>Mollienesia</i>	9.62	Biorregión 4	<i>Poeciliopsis</i>	3.85
Biorregión 1	<i>Neoheterandria</i>	1.92	Biorregión 4	<i>Psychropoecilia</i>	2.56
Biorregión 1	<i>Pamphorichthys</i>	13.46	Biorregión 4	<i>Quintana</i>	1.28
Biorregión 1	<i>Phalloceros</i>	40.39	Biorregión 4	<i>Xiphophorus</i>	2.56
Biorregión 1	<i>Phalloptychus</i>	5.77	Biorregión 5	<i>Alfaro</i>	1.94
Biorregión 1	<i>Poecilia</i>	1.92	Biorregión 5	<i>Belonesox</i>	0.97
Biorregión 1	<i>Poeciliopsis</i>	1.92	Biorregión 5	<i>Brachyrhaphis</i>	1.94
Biorregión 1	<i>Pseudopoecilia</i>	3.85	Biorregión 5	<i>Carlhubbsia</i>	1.94
Biorregión 2	<i>Acanthophaelus</i>	13.33	Biorregión 5	<i>Gambusia</i>	17.48
Biorregión 2	<i>Micropoecilia</i>	40	Biorregión 5	<i>Heterophallus</i>	2.91
Biorregión 2	<i>Mollienesia</i>	13.33	Biorregión 5	<i>Mollienesia</i>	18.45
Biorregión 2	<i>Pamphorichthys</i>	20	Biorregión 5	<i>Phallichthys</i>	2.92
Biorregión 2	<i>Poecilia</i>	6.67	Biorregión 5	<i>Poeciliopsis</i>	8.74
Biorregión 2	<i>Tomeurus</i>	6.67	Biorregión 5	<i>Priapella</i>	4.85
Biorregión 3	<i>Cnesterodon</i>	38.46	Biorregión 5	<i>Pseudoxiphophorus</i>	8.74
Biorregión 3	<i>Pamphorichthys</i>	11.54	Biorregión 5	<i>Scolichthys</i>	1.94
Biorregión 3	<i>Phalloceros</i>	38.46	Biorregión 5	<i>Xenodexia</i>	0.97
Biorregión 3	<i>Phalloptychus</i>	7.7	Biorregión 5	<i>Xenophallus</i>	0.97
Biorregión 3	<i>Poecilia</i>	3.84	Biorregión 5	<i>Xiphophorus</i>	25.24
Biorregión 4	<i>Belonesox</i>	1.28	Biorregión 6	<i>Alfaro</i>	2.78
Biorregión 4	<i>Curtipenis</i>	1.28	Biorregión 6	<i>Belonesox</i>	2.78
Biorregión 4	<i>Gambusia</i>	42.31	Biorregión 6	<i>Brachyrhaphis</i>	25

Anexo 1. Continuación

Biorregiones	Géneros	Riqueza	
		a (%)	Biorregiones
Biorregión 6	<i>Gambusia</i>	2.78	Biorregión 7
Biorregión 6	<i>Hiatirhaphis</i>	5.5	Biorregión 7
Biorregión 6	<i>Mollienesia</i>	13.89	Biorregión 7
Biorregión 6	<i>Neoheterandria</i>	8.33	Biorregión 7
Biorregión 6	<i>Phallichthys</i>	8.33	Biorregión 7
			<i>Pseudoxiphophoru</i>
Biorregión 6	<i>Poeciliopsis</i>	16.67	Biorregión 7
Biorregión 6	<i>Priapichthys</i>	11.11	Biorregión 7
Biorregión 6	<i>Xenophallus</i>	2.78	Biorregión 7
Biorregión 7	<i>Alfaro</i>	3.7	Biorregión 8
Biorregión 7	<i>Belonesox</i>	1.85	Biorregión 8
Biorregión 7	<i>Brachyrhaphis</i>	3.7	

Anexo 2.- Correlograma espacial para el tamaño de rango geográfico entre ensamblajes

