

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ
VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y TECNOLOGÍA
PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

“BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA EN SERPIENTES DE LAS FAMILIAS COLUBRIDAE Y
DIPSADIDAE EN CENTROAMÉRICA”

POR:

ÁNGEL JOEL SOSA BARTUANO

TESIS PRESENTADA COMO UNO DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER EL
GRADO DE MAGÍSTER EN CIENCIAS BIOLÓGICAS CON ORIENTACIÓN EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

PANAMÁ, REPÚBLICA DE PANAMÁ

2024



BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA EN SERPIENTES DE LAS FAMILIAS COLUBRIDAE Y
DIPSADIDAE EN CENTROAMÉRICA

TESIS

Sometida para optar al título de Maestría en Ciencias Biológicas con orientación en
Biodiversidad y Conservación
Vicerrectoría de Investigación y Posgrado

Aprobación por:

Daniel Emmen PhD

Presidente

Juan J. Morrone L. PhD

Miembro

Oscar Flores Villela PhD

Miembro

Fecha: 5 de diciembre de 2024

DEDICATORIA

En memoria de la profesora y entomóloga Dora Quirós (q.e.p.d.) por contribuir notablemente en mi formación y la de varias generaciones de biólogos, así como por todos los aportes que hizo a la ciencia, especialmente en el campo de la entomología.

Al herpetólogo panameño Fernando Arosemena (q.e.p.d.), cuya contribución al crecimiento de las colecciones herpetológicas en Panamá fue significativa. Su labor en la Asociación Nacional para la Conservación de la Naturaleza aportó valiosos conocimientos y promovió la conservación de la herpetofauna panameña.

AGRADECIMIENTOS

Especial agradecimiento a mis profesores asesores Daniel Emmen, Dora Quirós (q.e.p.d.), Juan Morrone y Oscar Flores Villela por la ayuda y paciencia para la culminación de esta tesis.

Al profesor Ricardo Pérez e Idis Batista por permitir el acceso a la colección de herpetología y los laboratorios del Museo de Vertebrados de la Universidad de Panamá.

A la Vicerrectoría de Investigación y Posgrado de la Universidad de Panamá por otorgar los fondos para el desarrollo de esta tesis.

A los Doctores Juan Pascale y Anayansi Valderrama por permitirme el acceso a la Colección Zoológica Dr. Eustorgio Méndez del Instituto Conmemorativo Gorgas de Estudios de la Salud.

A Edgardo Griffith, Milton Salazar y Alejandro Solórzano por facilitar información de localidades de algunas especies de serpientes.

A Cristopher Antunez por proporcionar literatura de la herpetofauna hondureña.

A Joshua Mata por brindar información de especímenes depositados en el Field Museum of Natural History de Chicago, Estados Unidos.

A Mario Cavalcanti por ayudarme en el uso del programa Croizat.

A Alexandra Elbakyan creadora de la página Sci-Hub por facilitarme el acceso a literatura científica de forma gratuita.

INDICE GENERAL

DEDICATORIA..... iii

AGRADECIMIENTOS iv

ÍNDICE DE FIGURAS vii

INDICE DE CUADROS x

ABREVIATURAS Y ACRÓNIMOS..... xi

RESUMEN..... 1

SUMMARY 2

INTRODUCCIÓN..... 3

Objetivo General..... 5

Objetivos Específicos..... 5

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA 6

Análisis Panbiogeográfico 6

Análisis de Parsimonia de Endemismos..... 7

Biogeografía cladística 9

Las serpientes como herramienta de la biogeografía histórica..... 10

MATERIALES Y MÉTODOS 12

Colecta de datos..... 12

Clasificación de las unidades de análisis 12

Análisis Panbiogeográfico 16

Análisis de Parsimonia de Endemismos..... 16

Análisis de Parsimonia de Brooks 17

RESULTADOS..... 18

Análisis Panbiogeográfico 20

Análisis de Parsimonia de Endemismos..... 21

Cuadrículas..... 21

<i>Provincias biogeográficas.....</i>	23
<i>Ensamblés herpetofaunísticos.....</i>	24
<i>Análisis de Parsimonia de Brooks</i>	26
DISCUSIÓN.....	38
<i>Análisis Panbiogeográfico</i>	38
<i>Análisis de Parsimonia de Endemismos utilizando cuadrantes de 1/2°x1/2° latitud-longitud.....</i>	41
<i>Análisis de Parsimonia de Endemismos utilizando provincias biogeográficas.....</i>	41
<i>Análisis de Parsimonia de Endemismos utilizando ensambles herpetofaunísticos.....</i>	43
<i>Análisis de Parsimonia de Brooks de los cuadrantes de 1/2°x1/2° latitud-longitud.....</i>	44
<i>Análisis de Parsimonia de Brooks de las provincias biogeográficas</i>	45
<i>Análisis de Parsimonia de Brooks de los ensambles herpetofaunísticos</i>	46
CONCLUSIONES.....	48
RECOMENDACIONES	50
LITERATURA CITADA.....	51
ANEXO	67

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cuadrícula 1/2°x1/2° latitud-longitud con 248 cuadrantes numerados (Morrone, 1994).....	14
Figura 2. Provincias biogeográficas en Centroamérica (Morrone, 2002, 2004).....	15
Figura 3. Ensamblajes herpetofaunísticos de Centroamérica (Savage, 1982).....	15
Figura 4. Mapa de los registros obtenidos de la literatura, colecciones científicas y base de datos digitales.....	18
Figura 5. Registros de las serpientes endémicas de Centroamérica pertenecientes a la familia Colubridae usadas en los análisis biogeográficos.....	19
Figura 6. Registros de las serpientes endémicas de Centroamérica perteneciente a la familia Dipsadidae usadas en los análisis biogeográficos.....	19
Figura 7. Trazos individuales calculados a partir del análisis de distribución de serpientes de las familias Colubridae y Dipsadidae endémicas de Centroamérica.....	20
Figura 8. Trazo generalizado calculado a partir del análisis de distribución de serpientes de las familias Colubridae y Dipsadidae endémicas de Centroamérica.....	21
Figura 9. Cladograma de consenso estricto sin áreas de endemismo, basado en la cuadrícula con 113 cuadrantes informativos.....	22
Figura 10. Cladograma de consenso estricto con dos áreas de endemismo (A1 y A2) utilizando las provincias biogeográficas (Morrone, 2014a; Morrone <i>et al.</i> , 2022): Tierras Bajas del Pacífico, Veracruzana, Tierras Altas de Chiapas, Mosquito, Guatuso-Talamanca, Puntarenas-Chiriquí y Chocó-Darién. La raíz utilizada es un área hipotética con todos los taxones ausentes.....	23
Figura 11. Áreas de endemismos obtenidas con el PAE de provincias biogeográficas. Área 1 delineada en rojo, conformada por las provincias Mosquito, Tierras Altas de	

Chiapas, Puntarenas-Chiriquí y Guatuso-Talamanca; y dentro de ella el Área 2 en verde claro, conformada por las provincias de Puntarenas-Chiriquí y Guatuso-Talamanca.....	24
Figura 12. Cladograma de consenso estricto con un área endémica (A5) aplicando los ensambles herpetofaunísticos propuestos por Savage (1982): TAG (Tierras Altas de Guatemala), TBO (Tierras Bajas Occidentales), Pa (Panamá), Cho (Chocó), TBOO (Tierras Bajas Orientales y Occidentales) y Tal (Talamanca). La raíz utilizada es un área hipotética con todos los taxones ausentes.....	25
Figura 13. Área de endemismo obtenida con el PAE de ensambles herpetofaunísticos. Área 3 resaltada en color rojo, conformada por los ensambles de Talamanca y Tierras Bajas Orientales y Occidentales.....	25
Figura 14. Relación filogenética de cinco especies de serpientes endémicas de Centroamérica de acuerdo a Vidal et al. 2007, 2010 y Grazziotin et al., 2012.....	26
Figura 15. Relación filogenética de siete especies de serpientes endémicas de Centroamérica de acuerdo a Pyron et al., 2011; Figueroa et al., 2016 y Zaher et al., 2019.....	27
Figura 16. Relación filogenética de siete especies de serpientes endémicas de Centroamérica de acuerdo a Pyron et al., 2013.....	27
Figura 17. Cladograma de áreas con cuadrantes resaltando los nodos para la obtención de la matriz del BPA basado en las filogenias de Vidal et al., 2007, 2010 y Grazziotin et al., 2012.....	28
Figura 18. Cladograma de áreas con cuadrantes señalando los nodos para la obtención de la matriz del BPA basado en las filogenias de Pyron et al., 2011; Figueroa et al. 2016 y Zaher et al., 2019.....	29
Figura 19. Cladograma de áreas con cuadrantes mostrando los nodos para la obtención de la matriz del BPA basado en la filogenia de Pyron et al., 2013.....	30

Figura 20. Cladograma de área con provincias biogeográficas resaltando los nodos para la obtención de la matriz basado en las filogenias de Vidal <i>et al.</i> 2007, 2010 y Grazziotin <i>et al.</i> , 2012.....	31
Figura 21. Cladograma de área con provincias biogeográficas señalando los nodos para la obtención de la matriz basado en las filogenias de Pyron <i>et al.</i> , 2011; Figueroa <i>et al.</i> , 2016 y Zaher <i>et al.</i> , 2019.....	32
Figura 22. Cladograma de área con provincias biogeográficas mostrando los nodos para la obtención de la matriz basado en la filogenia de Pyron <i>et al.</i> , 2013.....	32
Figura 23. Cladograma de área con ensambles herpetofaunísticos resaltando los nodos para la obtención de la matriz basado en las filogenias de Vidal <i>et al.</i> , 2007, 2010 y Grazziotin <i>et al.</i> , 2012.....	33
Figura 24. Cladograma de área con ensambles herpetofaunísticos señalando los nodos para la obtención de la matriz basado en las filogenias de Pyron <i>et al.</i> , 2011; Figueroa <i>et al.</i> 2016 y Zaher <i>et al.</i> , 2019.....	34
Figura 25. Cladograma de área con ensambles herpetofaunísticos mostrando los nodos para la obtención de la matriz basado en la filogenia de Pyron <i>et al.</i> , 2013.....	34
Figura 26. Cladograma general de área derivado del BPA, considerando cinco especies de serpientes. Cada terminal representa un cuadrante.....	35
Figura 27. Relación entre cuadrantes obtenida del BPA.....	36
Figura 28. Cladograma general de área derivado del BPA, considerando siete especies de serpientes y seis provincias biogeográficas de Centroamérica.....	36
Figura 29. Cladograma general de área derivado del BPA, considerando siete especies de serpientes y cuatro ensambles herpetofaunísticos de Centroamérica.....	37

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Lista de especies incluidas en las matrices de datos.....	67
Cuadro 2. Matriz de datos (presencia/ausencia) de las especies de serpientes de la Colubridae y Dipsadidae endémicas en Centroamérica por cuadrante de 1/2°x1/2° latitud-longitud.....	73
Cuadro 3. Matriz de datos (presencia/ausencia) de las especies de serpientes de la Colubridae y Dipsadidae endémicas en Centroamérica por provincias biogeográficas...	78
Cuadro 4. Matriz de datos (presencia/ausencia) de las especies de serpientes de la Colubridae y Dipsadidae endémicas en Centroamérica por ensambles herpetofaunísticos.....	78
Cuadro 5. Áreas correspondientes a las especies de Colubridae y Dipsadidae endémicas de Centroamérica representadas en filogenias publicadas.....	79
Cuadro 6. Cladogramas en formato Newick basados en las siguientes filogenias: A. Vidal <i>et al.</i> 2007, 2010; Grazziotin <i>et al.</i> , 2012. B. Pyron <i>et al.</i> , 2011; Figueroa <i>et al.</i> 2016 y Zaher <i>et al.</i> 2019 y C. Pyron <i>et al.</i> , 2013.....	80
Cuadro 7. Matriz de datos (presencia/ausencia) de cuadrantes por nodos en el cladograma.....	81
Cuadro 8. Matriz de datos (presencia/ausencia) de provincias biogeográficas por nodos en el cladograma.....	82
Cuadro 9. Matriz de datos (presencia/ausencia) de ensambles herpetofaunísticos por nodos en el cladograma.....	82

ABREVIATURAS Y ACRÓNIMOS

GBIF: Global Biodiversity Information Facility.

PAE: Análisis de Parsimonia de Endemismos.

BPA: Análisis de Parsimonia de Brooks.

MVUP: Museo de Vertebrados de la Universidad de Panamá.

COZEM: Colección Zoológica Dr. Eustorgio Méndez del Instituto Conmemorativo Gorgas de Estudios de la Salud.

CH: Círculo Herpetológico de Panamá.

FMP: falla Motagua-Polochic.

Mos: Mosquito.

TBP: Tierras Bajas del Pacífico.

Ver: Veracruzana.

TAChi: Tierras Altas de Chiapas.

Gua-Tal: Guatuso-Talamanca.

Pun-Chi: Puntarenas-Chiriquí.

Cho-Dar: Chocó-Darién.

TAG: Tierras Altas de Guatemala.

TBOO: Tierras Bajas Orientales y Occidentales.

TBO: Tierras Bajas Occidentales.

Tal: Talamanca.

Pa: Panamá.

Cho: Chocó.

RESUMEN

La biogeografía cladística emplea información sobre las relaciones filogenéticas entre organismos y su distribución geográfica para proponer hipótesis sobre las relaciones entre áreas de endemismo. En este trabajo se aplicó este enfoque para describir la historia de las áreas de endemismo en Centroamérica a partir de la relación filogenética y distribución de serpientes endémicas de las familias Colubridae y Dipsadidae. Se definieron áreas de endemismo utilizando cuadrantes de $1/2^\circ \times 1/2^\circ$ latitud-longitud, provincias biogeográficas y ensambles herpetofaunísticos. Se hizo un análisis con 581 registros de Colubridae y 1141 de Dipsadidae aplicando análisis de trazos (panbiogeografía), parsimonia de endemismos (PAE) y parsimonia de Brooks (BPA). Se obtuvo un trazo generalizado compuesto por la superposición de los trazos individuales de *Dendrophidion rufiterminorum*, *Drymobius melanotropis*, *Leptodrymus pulcherrimus*, *Ninia espinali*, *Ninia pavimentata*, *Rhadinella lysiae* y *Tantilla taeniata*. Este trazo generalizado coincide con trazos generalizados previos registrados y se ubica sobre la falla Motagua-Polochic, una importante barrera biogeográfica en la región. El PAE de cuadrantes no arrojó áreas de endemismo, pero el PAE de provincias biogeográficas mostró un patrón de endemismo sucesivamente anidado, con un área de endemismo compuesta por Guatuso-Talamanca y Puntarenas-Chiriquí, anidada dentro de otra área de endemismo que incluye Tierras Altas de Chiapas y Mosquito. El PAE de ensambles herpetofaunísticos identificó un área de endemismo conformada por los ensambles de Talamanca y Tierras Bajas Orientales y Occidentales. El BPA de cuadrantes propone que las áreas del Pacífico de Nicaragua, Honduras, El Salvador y Costa Rica son áreas hermanas. A nivel de provincias biogeográficas, el BPA indica que Tierras Altas de Chiapas es el área basal, mientras que Puntarenas-Chiriquí y Guatuso-Talamanca son áreas hermanas, al igual que Mosquito y Chocó-Darién. El BPA de ensambles herpetofaunísticos propone que el ensamble de Tierras Bajas Orientales y Occidentales es el área basal, con Tierras Bajas Occidentales y Panamá como las áreas más derivadas. El levantamiento del Istmo de Panamá jugó un papel importante en este proceso.

SUMMARY

Cladistic biogeography uses information about the phylogenetic relationships between organisms and their geographic distribution to propose hypotheses about the relationships between areas of endemism. In this study, this approach was applied to describe the history of areas of endemism in Central America based on the phylogenetic relationship and distribution of endemic snakes of the families Colubridae and Dipsadidae. Areas of endemism were defined using $1/2^\circ \times 1/2^\circ$ latitude-longitude quadrants, biogeographic provinces, and herpetofaunal assemblages. An analysis was made with 581 records of Colubridae and 1141 of Dipsadidae applying track analysis (panbiogeography), parsimony analysis of endemism (PAE), and Brooks parsimony analysis (BPA). A generalized track was obtained based on the overlap of individual tracks of *Dendrophidion rufiterminorum*, *Drymobius melanotropis*, *Leptodrymus pulcherrimus*, *Ninia espinali*, *Ninia pavimentata*, *Rhadinella lysiae* and *Tantilla taeniata*. This generalized track coincides with previously reported generalized tracks and is located on the Motagua-Polochic fault, an important biogeographic barrier in the region. The PAE of quadrants did not generate areas of endemism, but the PAE of biogeographic provinces showed a pattern of successively nested endemism, with an area composed of the provinces Guatuso-Talamanca and Puntarenas-Chiriquí, nested within another area that includes the provinces Highlands of Chiapas and Mosquito. The PAE of herpetofaunal assemblages indicated an area of endemism formed by the Talamanca Highlands assemblage and the Eastern and Western Lowlands assemblage. The BPA of quadrants proposes that the Pacific areas of Nicaragua, Honduras, El Salvador, and Costa Rica are sister areas. At the biogeographic provinces level, the BPA indicates that Chiapas Highlands is the basal area, while Puntarenas-Chiriquí and Guatuso-Talamanca are sister areas, as are Mosquito and Choco-Darien. The BPA of herpetofaunal assemblages proposes that the Eastern and Western Lowlands assemblage is the basal area, with Western Lowlands and Panama being the most derived areas. The emergence of the Isthmus of Panama played an important role in this process.

INTRODUCCIÓN

La biogeografía estudia la distribución de los organismos en el espacio y a través del tiempo (Vargas, 1992; Morrone *et al.*, 1996; Morrone, 2000). Su objetivo principal es describir y analizar los patrones de distribución geográfica de las especies y taxones supraespecíficos (Morrone, 2000). Esta disciplina se divide en dos ramas principales: biogeografía histórica y biogeografía ecológica (Myers y Giller, 1988; Morrone *et al.*, 1996). La biogeografía histórica analiza patrones a escalas espaciales y temporales mayores, mientras que la biogeografía ecológica generalmente analiza patrones a escalas espaciales y temporales pequeñas (Morrone, 2007).

La biogeografía histórica cuenta con nueve enfoques básicos, cada uno con métodos específicos que se adaptan al tipo de pregunta planteada (Crisci, 2001). Entre los más destacados se encuentran:

- Panbiogeografía: utiliza trazos generalizados (coincidencias significativas de trazos individuales) como indicadores de biotas hermanas fragmentadas por eventos tectónicos o geológicos (Crisci y Morrone, 1992; Morrone, 2013).
- Análisis de parsimonia de endemismos (PAE): clasifica áreas según los taxones compartidos, considerados como caracteres, mediante la solución más parsimoniosa, estableciendo una analogía con la sistemática filogenética (Escalante Espinosa y Morrone, 2015).
- Biogeografía cladística: emplea información cladística y de distribución geográfica de taxones para postular hipótesis sobre sus relaciones, asumiendo que los patrones compartidos entre taxones evidencian una historia común (Morrone, 2013).

Un enfoque integrador sugiere el uso secuencial de estos métodos: en primer lugar, la panbiogeografía y el PAE delimitan los componentes bióticos; y posteriormente, la biogeografía cladística, a partir de cladogramas resueltos de áreas de diferentes taxones, deriva cladogramas generales de áreas que expresan la historia común de los taxones (Morrone, 1997, 2013).

Los análisis panbiogeográficos y filogenias publicados para las familias Colubridae y Dipsadidae (Savage, 2002; Vidal *et al.*, 2007; Zaher *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2010; Pyron *et al.*, 2011; Grazziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013; Zaher *et al.*, 2019) resultan valiosos para la comparación y el desarrollo de análisis biogeográficos. En este contexto, el uso de localidades georreferenciadas disponibles en publicaciones revisadas por pares, museos de historia natural y bases de datos digitales se presenta como una herramienta práctica y económica en biogeografía histórica (Graham *et al.*, 2004). Ambas familias, Colubridae y Dipsadidae, cuentan con una amplia representación en Centroamérica, región que constituye un centro de diversidad para géneros como *Geophis*, *Ninia* y *Tantilla* (Savage, 2002).

Los estudios biogeográficos en Mesoamérica, región que abarca México y Centroamérica, han priorizado el entendimiento de su papel como corredor biótico entre América del Norte y del Sur, a menudo relegando el análisis de los patrones de endemismo de su rica biodiversidad (Stehli y Webb, 1985; Hafner, 1991; Webb, 1997). Esta vasta biodiversidad centroamericana es producto de su compleja topografía, historia geológica, fluctuaciones climáticas y ubicación estratégica entre las regiones Neártica y Neotropical (Morrone 2006; Webb, 2006; Bagley y Johnson, 2014). Extendiéndose 1500 km desde el sureste de México hasta el este de Panamá (Savage, 1982), la región se caracteriza por un elevado endemismo y alta riqueza de especies (Savage, 1982; Campbell, 1999; Köhler, 2008; Köhler, 2011; Obando y Herrera, 2010). Los reptiles, con 559 especies de crocodílidos, escamosos y tortugas (Johnson *et al.*, 2015), representan el 4.6% de los reptiles conocidos a nivel mundial (Uetz *et al.*, 2024) y ejemplifican esta diversidad. Dentro de este grupo, las serpientes tienen una presencia particularmente notable en Centroamérica (Johnson *et al.*, 2015).

Objetivo General

Describir la historia de las áreas de endemismo en Centroamérica a partir de la distribución y las filogenias de las serpientes endémicas de las familias Colubridae y Dipsadidae utilizando biogeografía cladística.

Objetivos Específicos

- Identificar trazos generalizados utilizando localidades de colúbridos y dipsádidos endémicos en Centroamérica.
- Definir áreas de endemismo para colúbridos y dipsádidos endémicos de Centroamérica aplicando el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) y aplicarlas como unidades históricas en el análisis de parsimonia de Brooks (BPA).
- Describir las relaciones hipotéticas entre las áreas de endemismo en Centroamérica utilizando el análisis de parsimonia de Brooks (BPA).

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

El desarrollo de un análisis biogeográfico histórico comprende varias etapas. La primera consiste en obtener la distribución geográfica de los taxones de interés, recurriendo a ejemplares en colecciones científicas, literatura especializada o bases de datos públicas (Morrone y Ruggiero, 2000). Posteriormente, esta información se integra en un enfoque biogeográfico para abordar diversos problemas, como el reconocimiento de homología espacial (Panbiogeografía), la identificación de áreas de endemismo por parsimonia (PAE) y la formulación de hipótesis sobre relaciones entre áreas (Biogeografía Cladística) (Morrone y Crisci, 1995; Contreras-Medina, 2006).

Análisis Panbiogeográfico

El método panbiogeográfico fue establecido por el botánico italiano Léon Croizat en 1958, y plantea que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas (Morrone, 2000). Este método permite postular hipótesis de homología biogeográfica primaria mediante la comparación de trazos individuales de diferentes taxones para detectar trazos generalizados o componentes bióticos. La homología biogeográfica primaria se refiere a la suposición de una historia biogeográfica común, donde diferentes taxones, a pesar de tener distintos medios de dispersión, se integran espacio-temporalmente en un mismo componente biótico (Morrone, 2001).

El análisis panbiogeográfico se basa en la representación de localidades de recolecta o áreas de distribución de un taxón (especie, grupo de especies, género o familia) en mapas (Contreras-Medina, 2006). Las localidades se conectan con sus vecinas más cercanas mediante líneas llamadas trazos individuales (Croizat, 1958; Page, 1987). La coincidencia de numerosos trazos individuales de taxones o grupos no relacionados da lugar al trazo generalizado (Craw, 1988; Page, 1987), que proporciona un criterio espacial de homología biogeográfica (Grehan, 1988).

El análisis panbiogeográfico ha sido aplicado en Centroamérica con diversos taxones. Por ejemplo:

- Herrera-Vásquez *et al.* (2008) lo utilizaron en Costa Rica para analizar la distribución de peces de agua dulce, identificando dos áreas de endemismo (Atlántico y Pacífico) y 14 trazos generalizados igualmente probables. A partir de estos, construyeron un trazo generalizado que divide el país en dos zonas, Atlántico y Pacífico, y concluyeron que ambos análisis muestran la división entre las dos vertientes, y que los trazos sugieren la influencia de los elementos de migración antiguo y nuevo del sur.
- Morrone y Márquez (2001) compararon 134 trazos individuales de diferentes taxones de escarabajos en la subregión del Caribe (México, Centroamérica, noroeste de América del Sur y las Indias Occidentales). Encontraron dos trazos generalizados: uno norte (provincias de Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur) y otro sur (provincias de Chiapas, Golfo de México, Costa del Pacífico Mexicano y Occidente del Istmo de Panamá).
- Escalante *et al.* (2011) realizaron un análisis panbiogeográfico del nematodo *Vexillata* y sus huéspedes roedores, obteniendo tres trazos generalizados en la costa norte de Venezuela, Centroamérica y el Neártico. Propusieron la existencia de dos nodos biogeográficos: uno en Colombia, en el límite con Panamá, y otro en la zona central de México.

Análisis de Parsimonia de Endemismos

Este método fue propuesto por Brian Rosen (1988) para estudiar la información espacial de los fósiles a escala geográfica y es uno de los más utilizados para identificar y clasificar áreas de endemismo (Morrone, 2014b). Un área de endemismo se define como una zona de congruencia distributiva no aleatoria entre diferentes taxones (Morrone, 1994). El PAE implica la construcción de cladogramas basados en análisis cladístico de matrices de presencia-ausencia de especies y taxones supraespecíficos (Morrone, 2009). Estos cladogramas permiten identificar componentes bióticos (biotas históricas, ensamblajes biogeográficos, ensamblajes taxonómicos, conjuntos de especies) y sus relaciones hipotéticas, representados gráficamente como áreas de endemismo

(Morrone, 2009). Además, estos cladogramas predicen la presencia de barreras físicas que fragmentaron biotas hermanas, el número mínimo de especies extintas o no observadas, y la edad mínima de eventos vicariantes (Morrone, 1997).

El análisis de parsimonia de endemismos (PAE) ha sido poco utilizado en estudios que abarcan Centroamérica, ya sea de forma total o parcial. Algunos ejemplos son:

- Sigrist y de Carvalho (2008) utilizaron el PAE con cuadrantes para definir áreas de endemismo con 19 taxones no relacionados en la región Neotropical y el dominio del bosque Atlántico. Encontraron áreas de endemismo en Panamá, la región norte andina y el bosque atlántico, este último dividido en dos componentes.
- Echeverry y Morrone (2010) analizaron 148 especies de plantas vasculares para demostrar que el PAE puede implementar el enfoque panbiogeográfico. Obtuvieron seis trazos generalizados a partir del PAE de áreas por trazos individuales, y un trazo generalizado del PAE de áreas por localidades de muestra única, anidado dentro de los anteriores. Concluyeron que el PAE funciona como herramienta panbiogeográfica si se basa en áreas por trazos individuales.
- Quijano-Abril *et al.* (2014) usaron información de 1152 especies de *Piper* del Neotrópico para aplicar un PAE y realizar un análisis de compatibilidad de trazos, con el objetivo de establecer áreas de endemismo y definir patrones de distribución. El PAE arrojó 104 áreas endémicas, 80 en las subregiones Caribe, Amazónica y Paranensis de la región Neotropical, y 24 en la subregión Páramo-Punan de la región Andina. El análisis de compatibilidad de trazos reveló 26 trazos generalizados. Concluyeron que dos tipos de eventos (preandinos y posandinos) podrían explicar gran parte de la distribución de *Piper* con distribución andino-amazónica.

Biogeografía cladística

La biogeografía cladística, desarrollada originalmente por Donn Rosen, Gareth Nelson y Norman Platnick (Nelson, 1973, 1974; Rosen, 1975; Nelson y Platnick, 1981), es un enfoque de la biogeografía histórica que emplea información sobre relaciones filogenéticas entre organismos y su distribución geográfica para proponer hipótesis sobre las relaciones entre áreas de endemismo (Llorente y Espinosa, 1991). Requiere la identificación previa de áreas de endemismo y su objetivo es obtener cladogramas generales de áreas para reconstruir la secuencia de fragmentación de estas áreas o su historia (Morrone, 1997). Diversos métodos utilizan algoritmos de parsimonia para obtener cladogramas generales de áreas (Goyenechea *et al.*, 2001). Uno de los métodos recomendados (Warren y Crother, 2001) es el análisis de parsimonia de Brooks (BPA), propuesto por Wiley (1987) y basado en las ideas de Brooks (1985, 1990) para ecología histórica. El BPA consiste en un análisis de parsimonia de cladogramas taxonómicos de áreas, codificados como variables multiestado y analizados como caracteres (Wiley, 1987; Goyenechea *et al.*, 2001).

Este método se ha empleado con múltiples grupos taxonómicos en Centroamérica. Algunos ejemplos son:

- Flores-Villela y Goyenechea (2001) obtuvieron seis posibles hipótesis de relaciones de áreas a partir de 16 cladogramas taxonómicos de anfibios y reptiles, abarcando 13 áreas de endemismo en México y Centroamérica.
- Roman-Valencia y Vanegas-Ríos (2009) emplearon información de peces de agua dulce del género *Bryconamericus*, aplicando análisis de parsimonia de Brooks y análisis de dispersión-vicarianza. Comprobaron que la hipótesis biogeográfica para estas especies se relaciona con un proceso de dispersión desde el noroeste de América del Sur hacia la baja Centroamérica.
- Miguez-Gutiérrez *et al.* (2013) aplicaron un análisis biogeográfico cladístico utilizando árboles reconciliados basados en filogenias de 10 géneros de coleópteros, gimnospermas, serpientes y lagartijas. Obtuvieron siete

cladogramas generales de áreas, mostrando dos grupos: uno de afinidad neártica y otro de afinidad neotropical.

- Castro Torreblanca *et al.* (2023) analizaron las relaciones históricas de nueve áreas de endemismo de los bosques nubosos montanos tropicales (TMCF) con un enfoque biogeográfico cladístico, utilizando 29 cladogramas de taxones terrestres. Determinaron que en el Mioceno y Plioceno, el Istmo de Tehuantepec actuó como barrera geográfica, fragmentando los TMCF en dos partes: al oeste y al este del Istmo. En el Pleistoceno, los TMCF se dividieron en dos segmentos, uno de afinidad neotropical y otro de afinidad neártica.

Las serpientes como herramienta de la biogeografía histórica

Las serpientes, tanto individualmente como en conjunto con otros reptiles, han sido reconocidas como organismos idóneos para el desarrollo de hipótesis en biogeografía histórica (Savage, 1966, 1982, 2002; Chen, 2009; Flores-Villela y Martínez-Salazar, 2009; Montiel-Canales *et al.*, 2016; Hernández-Salinas *et al.*, 2017). Este grupo, ampliamente representado en el Neotrópico, presenta un alto grado de endemismo (Johnson *et al.*, 2015; Guedes *et al.*, 2017; da Motta Portillo *et al.*, 2024).

Dentro de este suborden, las familias Colubridae y Dipsadidae agrupan 1490 especies, lo que equivale al 37% de las serpientes conocidas (Leenders, 2019). La familia Colubridae, con cerca de 793 especies, cuenta con 24 géneros y 74 especies en Centroamérica (26 endémicas) (Johnson *et al.*, 2015; Uetz *et al.*, 2024). Esta familia, distribuida prácticamente en todo el mundo, destaca por su diversidad en especies, formas, tamaños, hábitos alimenticios, preferencias de hábitat y patrones de actividad (Leenders, 2019).

Por su parte, la familia Dipsadidae, con aproximadamente 845 especies, se distribuye principalmente en América, incluyendo las islas del Caribe, y también exhibe una gran diversidad en diversos aspectos de su biología (Zaher *et al.*, 2009; Leenders, 2019; Solórzano, 2022; Uetz *et al.*, 2024). Esta familia cuenta con cerca de 35 géneros y 144 especies en Centroamérica (78 endémicas) (Wilson *et al.*, 2013a, 2013b; Johnson *et al.*, 2015).

La historia taxonómica de ambas familias ha sido objeto de debate y confusión, lo que ha motivado diversos estudios filogenéticos que buscan resolver esta problemática (Townsend *et al.*, 2004; Vidal y Hedges, 2005; Lee *et al.*, 2007; Vidal *et al.*, 2007, 2010; Pyron *et al.*, 2011, 2013; Figueroa *et al.*, 2016; Zaher *et al.*, 2019). La controversia persiste, y algunos autores consideran a Dipsadidae como una subfamilia de Colubridae (Zaher *et al.*, 2009; Pyron *et al.*, 2011, 2013). Ambas familias comparten características morfológicas, como nueve escamas simétricas agrandadas en la parte superior de la cabeza, pupilas redondas o verticales, y escamas lisas o quilladas, lo que dificulta su diferenciación basándose únicamente en la morfología externa (Leenders, 2019).

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de datos

Se utilizó la lista de Johnson *et al.* (2015) sobre herpetofauna de Centroamérica, complementada con especies descritas hasta junio de 2024. Para cada especie de las familias Colubridae y Dipsadidae registrada en Centroamérica, se elaboró un listado de localidades de colecta u observación. Se consultaron bases de datos de colecciones herpetológicas de Panamá en el Museo de Vertebrados de la Universidad de Panamá (MVUP), la Colección Zoológica Dr. Eustorgio Méndez (COZEM) del Instituto Conmemorativo Gorgas de Estudios de la Salud y el Círculo Herpetológico de Panamá (CH) del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. También se recopiló información de artículos científicos y bases de datos de museos, colecciones y ciencia ciudadana a nivel mundial (GBIF, VertNet, iNaturalist). Se revisó especímenes, directa o fotográficamente, para verificar y descartar información dudosa. La información geográfica se registró en grados decimales WGS84, transformando coordenadas de NAD27 a WGS84 y de grados, minutos y segundos a grados decimales mediante convertidores en línea. La comparación de diferentes fuentes permitió depurar los datos, eliminando información redundante y completando la faltante, para obtener un listado actualizado de localidades de estas especies. El criterio taxonómico utilizado fue el de la Junta Taxonómica de Herpetología Mesoamericana, que publica la lista actualizada de anfibios y reptiles de Mesoamérica en su sitio web (www.mesoamericanherpetology.com), basado en el concepto biológico de especie.

Clasificación de las unidades de análisis

El área de estudio se definió con el programa Quantum GIS versión 3.32.0, aplicando los siguientes criterios:

1. Cuadrantes de $1/2^{\circ} \times 1/2^{\circ}$ latitud-longitud (55 x 55 km), delimitados arbitrariamente por una cuadrícula sobre el mapa de Centroamérica (Morrone, 1994; Andrade-Díaz *et al.*, 2017) (Fig. 1). Morrone (1994) propuso la definición de áreas de endemismo con cuadrantes como unidades operacionales y el uso de conjuntos de cuadrantes como base para seleccionar las especies a cartografiar.

2. Las provincias biogeográficas de la región Neotropical, correspondientes a Centroamérica, según el esquema biogeográfico propuesto por Morrone (2014a) y Morrone *et al.* (2022) para América Latina y el Caribe (Fig. 2).

- Tierras Bajas del Pacífico: Comprende la franja estrecha en la costa del Pacífico de México (estados de Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca y Sinaloa), El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Guatemala, incluyendo también el archipiélago Revillagigedo. En este trabajo solo se utilizó sección ubicada dentro de Centroamérica.
- Tierras Altas de Chiapas: Sur de México, Guatemala, Honduras, El Salvador y Nicaragua. Corresponde básicamente a la Sierra Madre de Chiapas, de 500 a 2000 m de altitud. En forma similar a las Tierras Bajas del Pacífico, solo se utilizó la parte que se ubica dentro de Centroamérica.
- Mosquito: Este de Centroamérica, entre el este de Guatemala y el sureste de Nicaragua.
- Guatuso-Talamanca: Este de Centroamérica, entre el sureste de Nicaragua y el este de Panamá.
- Puntarenas-Chiriquí: Centroamérica occidental, desde Costa Rica hasta el oeste de Panamá.
- Chocó-Darién: costa pacífica del norte de Ecuador, Colombia y Panamá. En este caso, solo se utilizó la porción ubicada dentro de Panamá.

3. Los ensambles herpetofaunísticos reconocidos para Mesoamérica por Savage (1982) (Fig. 3):

- Tierras Altas de Guatemala: Cubre las zonas montañosas de Chiapas y Guatemala.

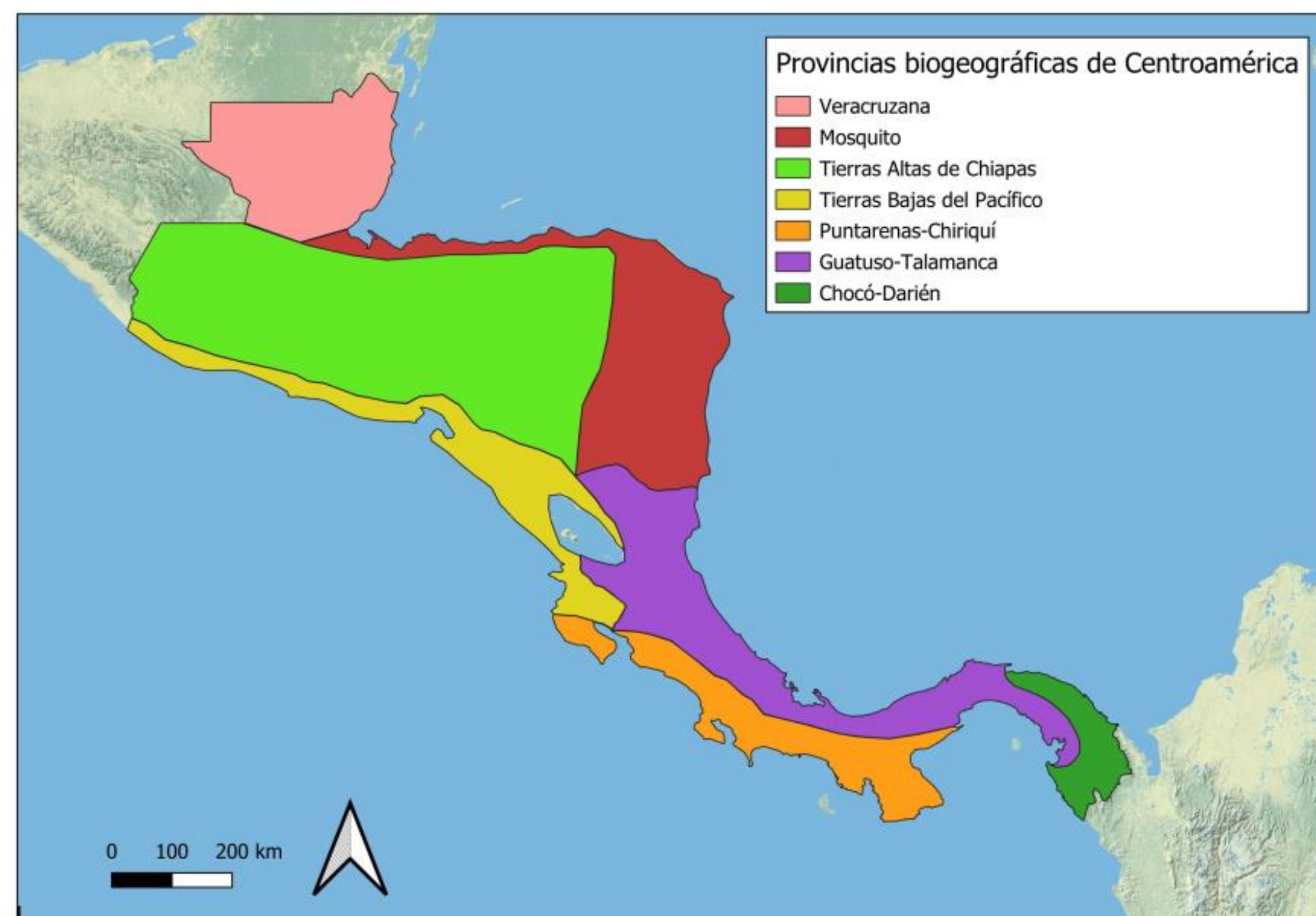


Figura 2. Provincias biogeográficas de Centroamérica (Morrone, 2014, Morrone et al. 2022).

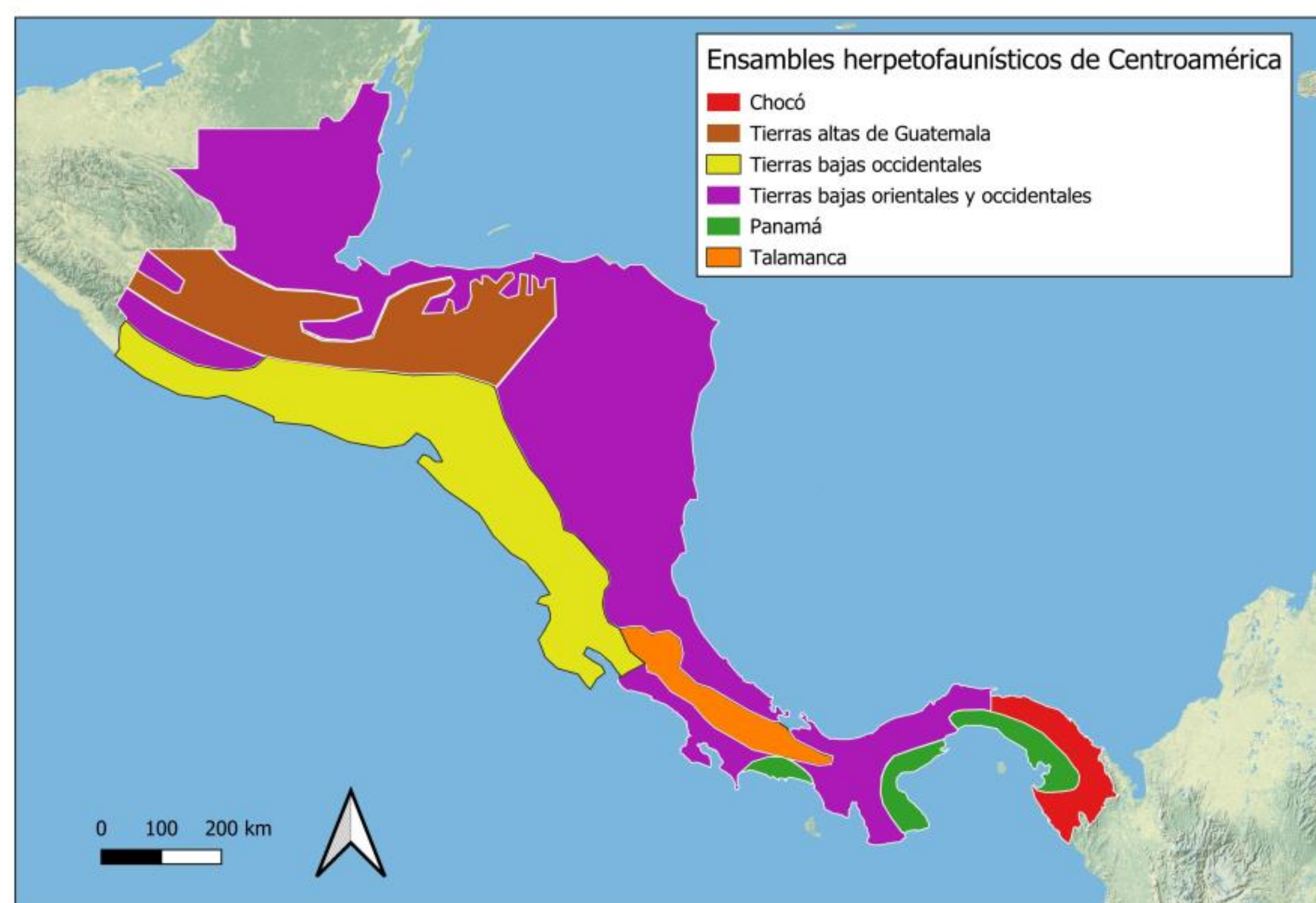


Figura 3. Ensamblajes herpetofaunísticos de Centroamérica.

Análisis Panbiogeográfico

Se hizo un archivo Excel exclusivo para cada especie con cuatro columnas tituladas: nombre científico, localidad, longitud y latitud. Se cambió los archivos al formato .csv y se guardó en la carpeta “samples” del programa Croizat versión 2.0 (Cavalcanti, 2009). Para la construcción de los trazos individuales se utilizó especies con registros de cuatro o más localidades, las especies con tres o menos localidades no fueron utilizadas, por ser el mínimo de localidades necesario para establecer un trazo individual informativo (Velásquez *et al.*, 2012). Los trazos individuales y generalizados se calcularon a través de la extensión Martitracks (Echeverría Londoño y Miranda Esquivel, 2011) en el programa Croizat versión 2.0. Se exportaron los trazos para visualizarlos en Google Earth Pro versión 7.3 y Quantum GIS versión 3.32.0.

Análisis de Parsimonia de Endemismos

Se superpuso una cuadrícula con cuadrantes de $1/2^{\circ} \times 1/2^{\circ}$ (55 x 55 km) latitud-longitud al mapa de distribución para generar una matriz (r x c) de presencia/ausencia, donde las filas (r) representan las áreas y las columnas (c) representan las especies. Las presencias (1) se interpretan como caracteres de estado derivados y las ausencias (0) como caracteres de estado primitivos. Para enraizar el o los cladogramas, se añadió un grupo externo o raíz codificado con “0” (Morrone, 1994; Escalante Espinosa y Morrone, 2003) (Apéndice 2, 3 y 4). Los taxones confinados a una sola localidad fueron considerados autapomorfias y fueron desestimados al establecer relaciones entre las localidades muestreadas por no ser informativos (Luna Vega y Alcántara Ayala, 2003). Los cuadrantes sin registro de taxones se eliminaron del análisis. La matriz resultante, se sometió a un análisis filogenético con el programa NONA 2.0 (Goloboff, 1993), donde se efectuó una búsqueda heurística, guardando todos los árboles igualmente parsimoniosos y se obtuvo la solución que reflejó la relación más parsimoniosa de áreas a partir de las localidades estudiadas. Consecutivamente se estimó el árbol de consenso estricto, la distribución de los caracteres (especies) sobre el árbol de consenso y la longitud en pasos con el programa Winclada1.0 (Nixon, 2002).

Análisis de Parsimonia de Brooks

Este método aborda los problemas de taxones ampliamente distribuidos, distribuciones redundantes y áreas ausentes mediante el supuesto “0”. Considera las especies endémicas de las áreas como análogas a caracteres derivados (sinapomorfías) en sistemática filogenética, indicando una historia biótica compartida entre áreas (Zandee y Roos, 1987). Es importante mencionar que este método, de acuerdo a Contreras-Medina (2006), enfrenta limitaciones como la necesidad de múltiples cladogramas, lo que puede ser difícil si faltan estudios filogenéticos. Además, taxones con amplia distribución y áreas faltantes en cladogramas complican el análisis, requiriendo supuestos que introducen subjetividad. Finalmente, áreas con poca representación tienden a ocupar posiciones basales, reflejando potencialmente la falta de información más que las relaciones históricas reales.

El método fue aplicado siguiendo a Morrone (2000):

1. Se construyeron cladogramas taxonómicos de áreas con los programas iTOL versión 6.9.1. y Fig Tree versión 1.4.3 a partir de la filogenia de serpientes endémicas de las familias Colubridae y Dipsadidae en Centroamérica obtenidas de Vidal *et al.* 2007; Zaher *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2010; Pyron *et al.*, 2011; Grazziotin *et al.*, 2012; Zaher *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013; Figueroa *et al.* 2016 y Zaher *et al.*, 2019.
2. Se numeraron los nodos de los cladogramas y se creó una matriz de datos (0 = ausencia, 1 = presencia), donde las áreas son filas y los nodos son columnas. Se agregó una fila con todos los taxones ausentes “0” para enraizar el cladograma (área hipotética).
3. Se aplicó un algoritmo de parsimonia a la matriz de datos utilizando el programa Winclada 1.0 para obtener el cladograma general de áreas.

RESULTADOS

Para los análisis se obtuvieron 581 registros de Colubridae y 1141 de Dipsadidae endémicas de Centroamérica, exceptuando una localidad de *Dendrophidion rufiterminorum* y *Atractus depressiocellus*, con parte de su distribución en la península de Yucatán y el Chocó colombiano, respectivamente (Fig. 4). Se elaboró una lista (Cuadro 1) y un mapa por familia (Fig. 5 y 6), con las 111 especies descritas hasta junio de 2024.

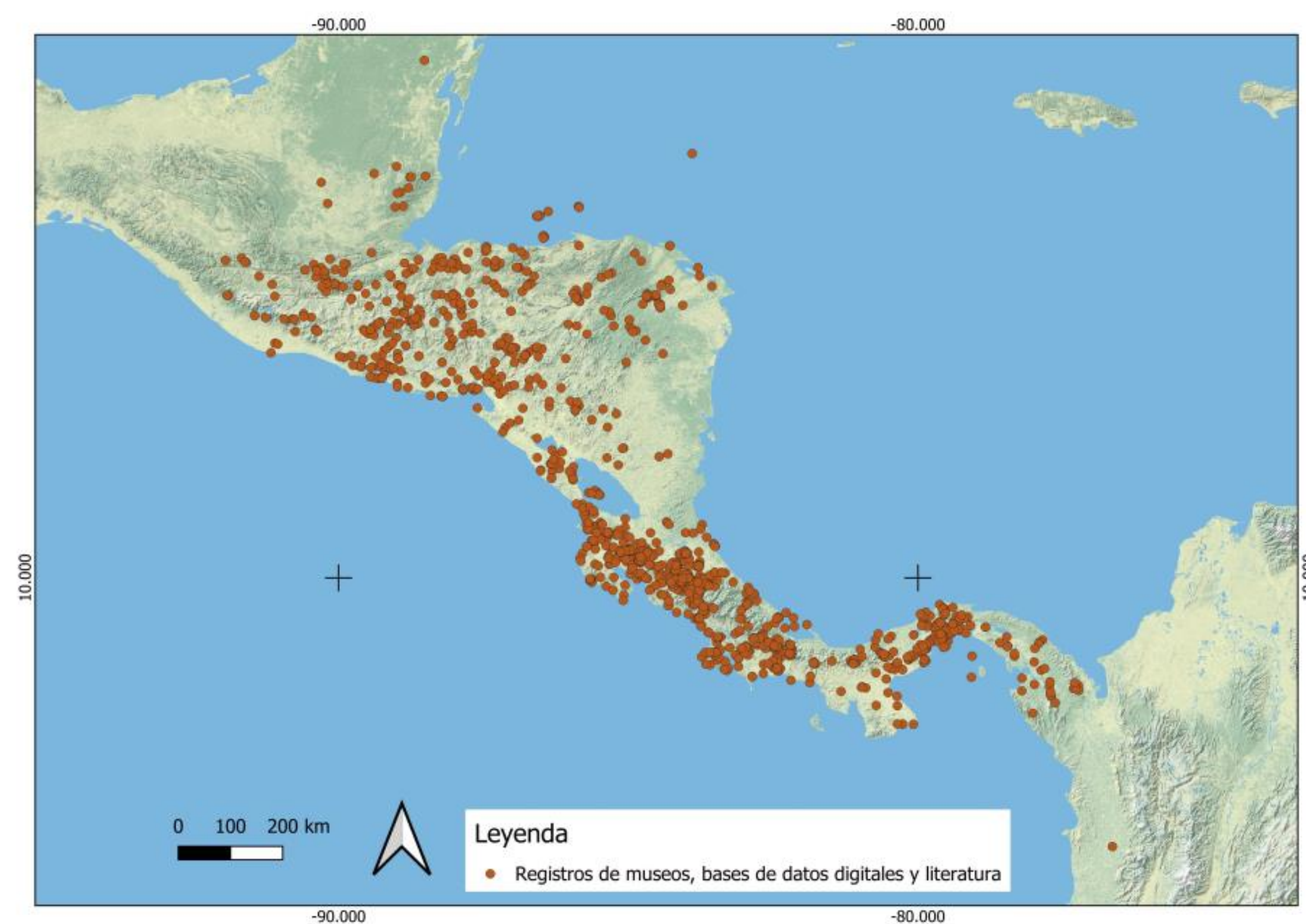


Figura 4. Mapa de los registros obtenidos de la literatura, colecciones científicas y base de datos digitales.

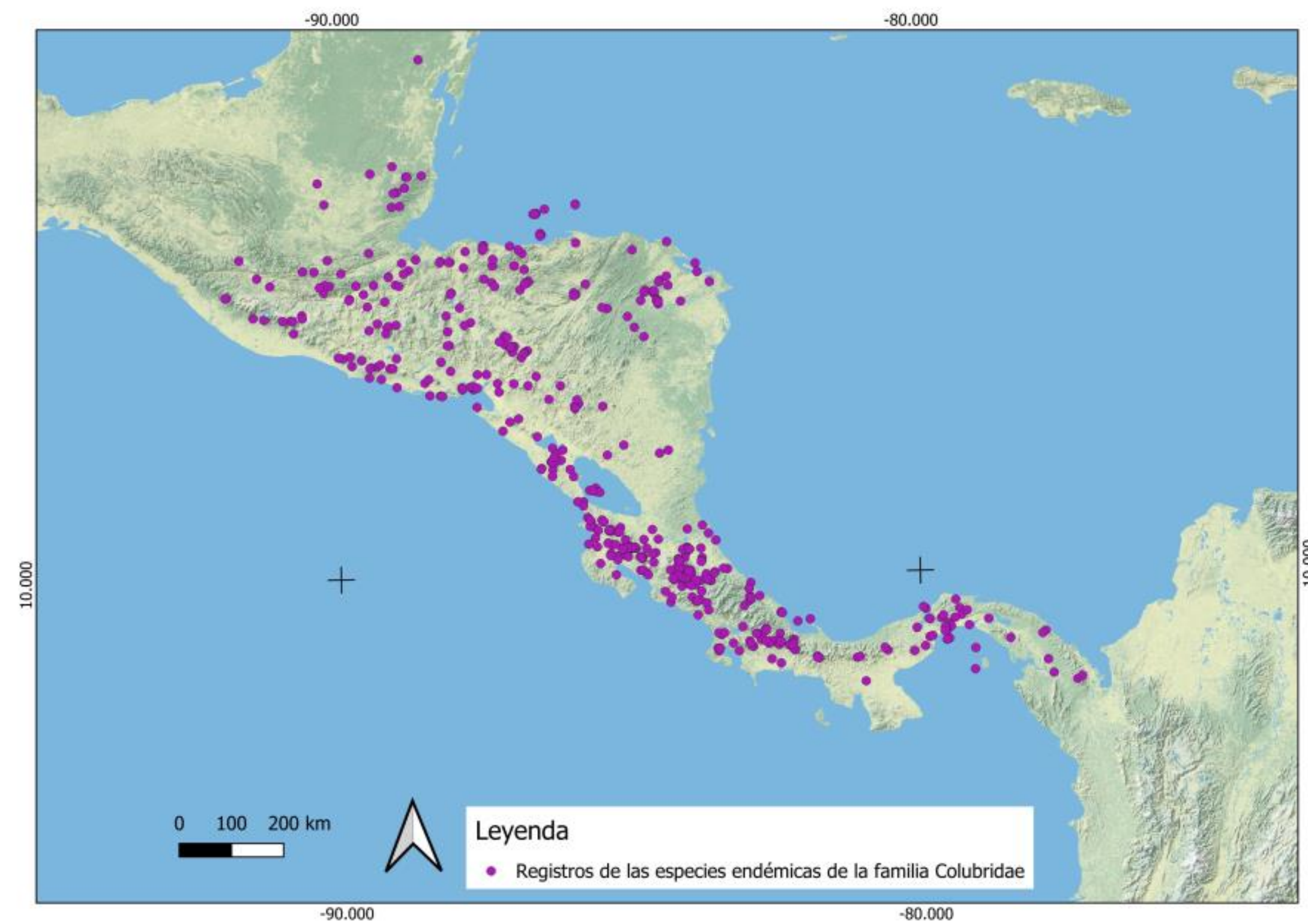


Figura 5. Registros de las serpientes endémicas de Centroamérica pertenecientes a la familia Colubridae usadas en los análisis biogeográficos.

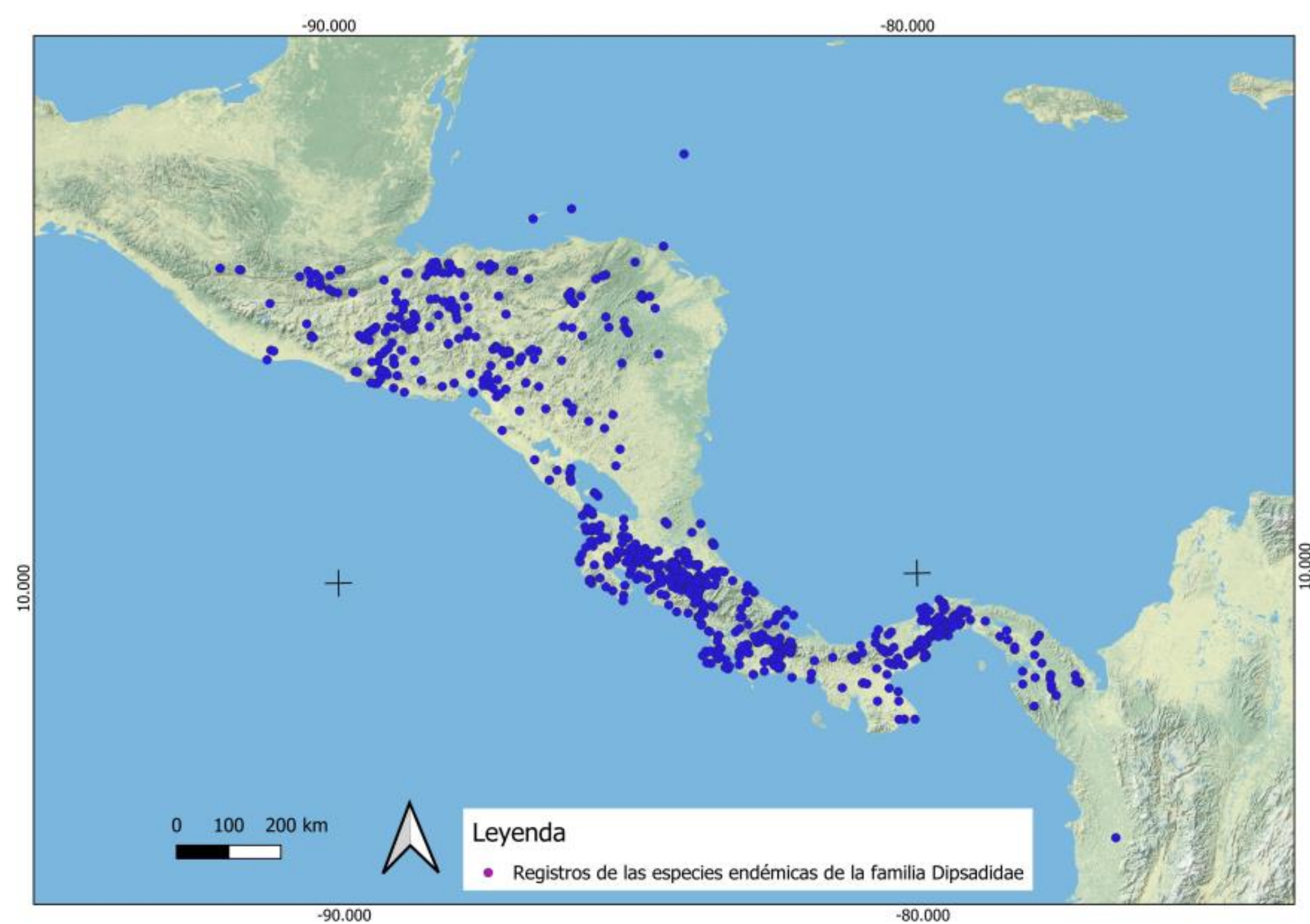


Figura 6. Registros de las serpientes endémicas de Centroamérica perteneciente a la familia Dipsadidae usadas en los análisis biogeográficos.

Análisis Panbiogeográfico

De las 111 serpientes registradas en la base de datos, se obtuvieron 65 con más de cuatro localidades de colecta. Las 46 especies restantes no fueron incluidas en el análisis por no contribuir a la resolución de los trazos generalizados, requisito mínimo para el programa. Algunas de estas especies con tres localidades de colecta o menos fueron: *Adephicos daryi*, *Atractus darienensis*, *Coniophanes joanae*, *Cubophis brooksi*, *Enulius roatanensis*, *Geophis dunni*, *Hydromorphus dunni*, *Omodiphas aurula*, *Rhadinella anacoreta*, *Rhadinella xerophylla*, *Sibon perissostichon*, *Tantilla tecta* y *Trimetopon viquezi*. Se obtuvo un trazo generalizado, a partir de los 65 trazos individuales incluidos en el análisis (Fig. 7). El trazo generalizado obtenido quedó conformado por la superposición de los trazos individuales de siete especies: *Ninia pavimentata*, *Ninia espinali*, *Dendrophidion rufiterminorum*, *Drymobius melanotropis*, *Leptodrymus pulcherrimus*, *Rhadinella lysiae* y *Tantilla taeniata* los cuales formaron un patrón congruente (Fig. 8). El trazo se localizó en el este de El Salvador, noroeste de Honduras, oeste de Guatemala hasta al sur de Belice, e incorpora las provincias biogeográficas Tierras Bajas del Pacífico, Tierras Altas de Chiapas, Mosquito y Veracruzana (Morrone, 2014a, Morrone *et al.*, 2022). Se ubicó también sobre los ensambles herpefaunísticos de Tierras Bajas Occidentales, Tierras Altas de Guatemala y Tierras Bajas Orientales y Occidentales (Savage, 1982).

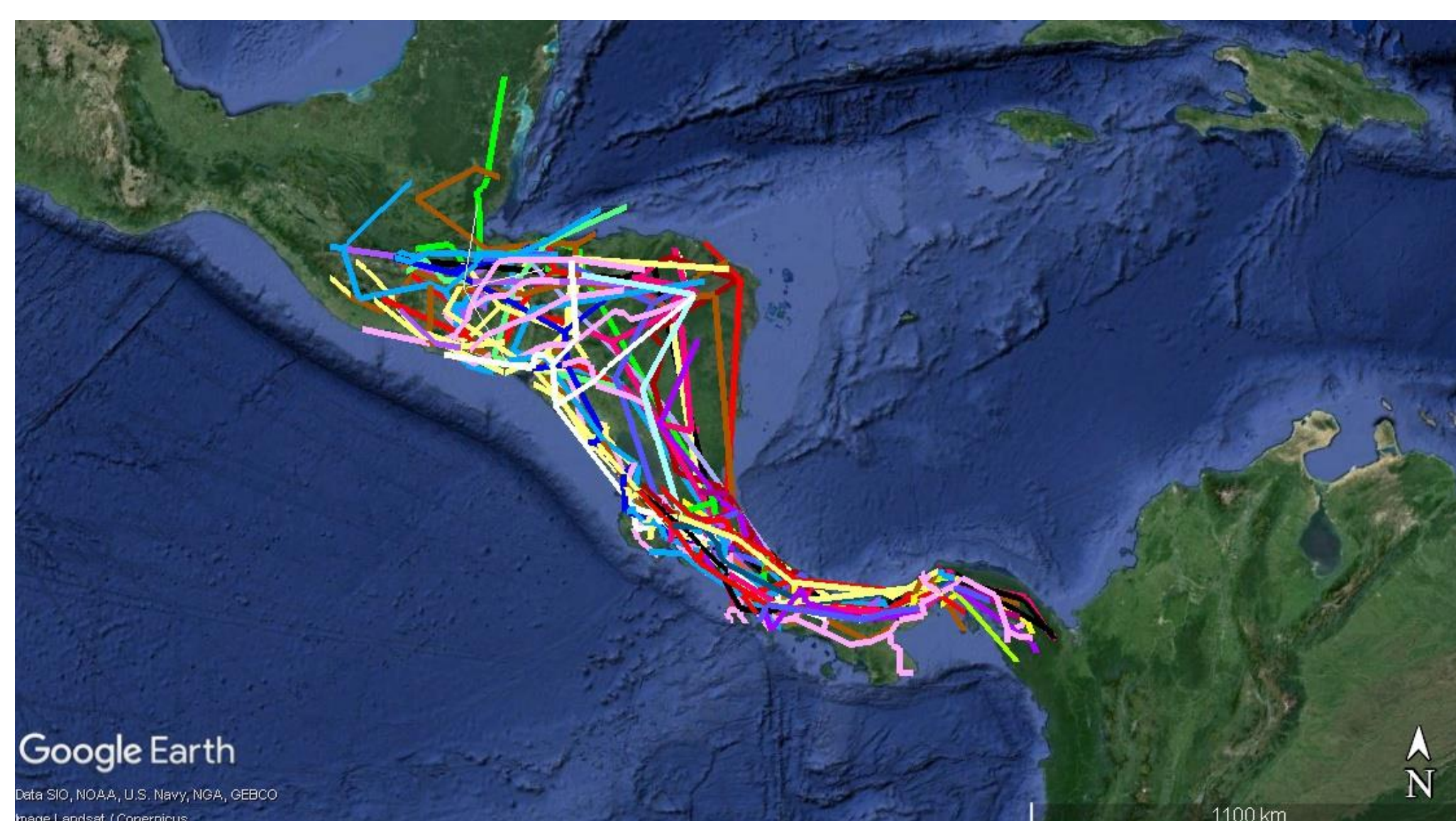


Figura 7. Trazos individuales calculados a partir del análisis de distribución de serpientes de las familias Colubridae y Dipsadidae endémicas de Centroamérica.



Figura 8. Trazo generalizado calculado a partir del análisis de distribución de serpientes de las familias Colubridae y Dipsadidae endémicas de Centroamérica.

Análisis de Parsimonia de Endemismos

Cuadrículas

Se obtuvo una matriz de datos de presencia/ausencia de especies por cada cuadrante, (Cuadro 2). En la cuadrícula de $1/2^\circ \times 1/2^\circ$ latitud-longitud se reconoció 113 cuadrantes informativos. Se incluyó 111 especies divididas en 33 especies de la familia Colubridae y 78 especies de la familia Dipsadidae. De la matriz de datos se obtuvieron 100 cladogramas igualmente parsimoniosos con una longitud de 331 pasos. Luego se calculó un cladograma de consenso estricto con una longitud de 449 pasos, $Ci=23$ y $Ri=31$ (Fig. 9). Se encontró 74 politomías basales sin áreas de endemismo.

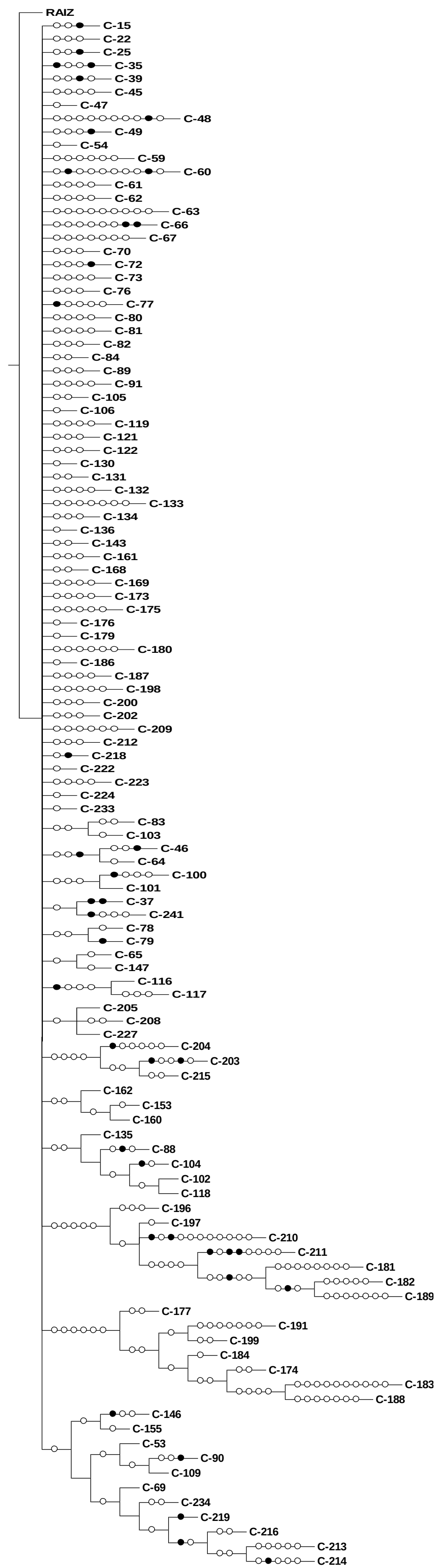


Figura 9. Cladograma de consenso estricto sin áreas de endemismo, basado en la cuadrícula con 113 cuadrantes informativos.

Provincias biogeográficas

A partir de una matriz con 111 especies de serpientes (Cuadro 3), se generó un cladograma con una longitud de 136 pasos. Se calculó el árbol de consenso estricto, con 143 pasos ($Ci=75$, $Ri=38$), y se identificaron dos áreas de endemismo: A1 y A2 (Fig. 10 y 11). Estas áreas forman un patrón denominado endemismo sucesivamente anidado (Espinosa Organista *et al.*, 2001), donde el área A2, compuesta por las provincias Guatuso-Talamanca y Puntarenas-Chiriquí, se encuentra anidada dentro del área A1 conformada por las provincias de Tierras Altas de Chiapas y Mosquito.

El área de endemismo A1 se sustenta en las especies *Drymobius melanotropis*, *Sibon longifrenis* y *Tantilla armillata*. El área A2 se apoya en *Geophis brachycephalus*, *Geophis godmani*, *Ninia pavimentata*, *Trimetopon barbouri*, *Trimetopon gracile* y *Trimetopon pliolepis*.

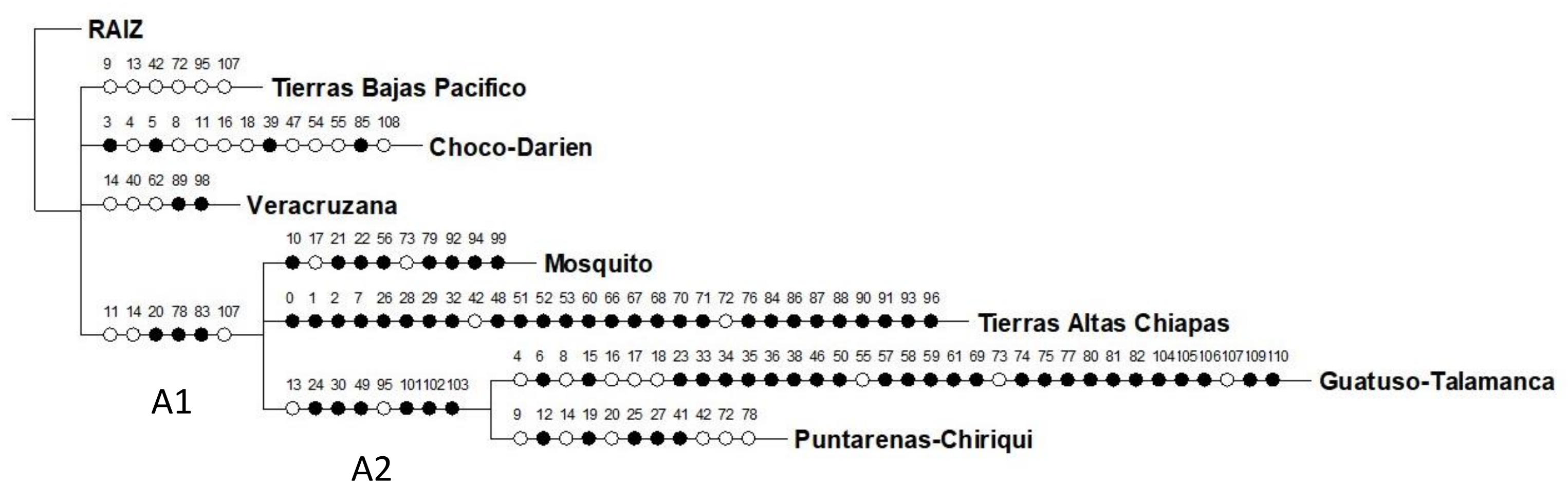


Figura 10. Cladograma de consenso estricto con dos áreas de endemismo (A1 y A2) utilizando las provincias biogeográficas (Morrone, 2014a; Morrone *et al.*, 2022): Tierras Bajas del Pacífico, Veracruzana, Tierras Altas de Chiapas, Mosquito, Guatuso-Talamanca, Puntarenas-Chiriquí y Chocó-Darién. La raíz utilizada es un área hipotética con todos los taxones ausentes.

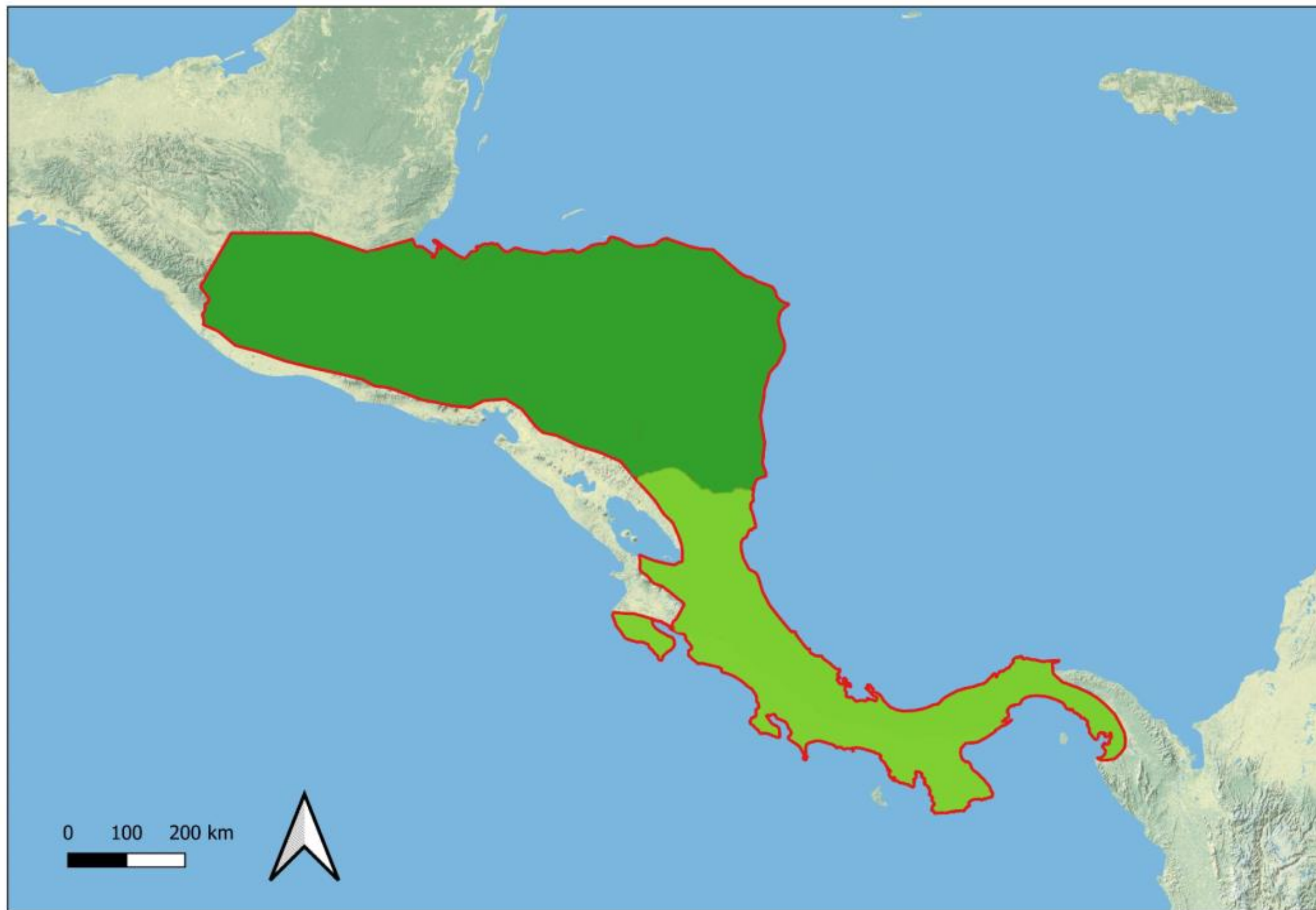


Figura 11. Áreas de endemismos obtenidas con el PAE de provincias biogeográficas. Área 1 delineada en rojo, conformada por las provincias Mosquito, Tierras Altas de Chiapas, Puntarenas-Chiriquí y Guatuso-Talamanca; y dentro de ella el Área 2 en verde claro, conformada por las provincias de Puntarenas-Chiriquí y Guatuso-Talamanca.

Ensamblajes herpetofaunísticos

A partir de una matriz con 111 especies de serpientes (Cuadro 4), se obtuvieron cuatro cladogramas con una longitud de 138 pasos. Posteriormente, se estimó el árbol de consenso estricto con 149 pasos de longitud ($Ci=74$, $Ri=24$) y se definió un área endémica A3 respaldada por 9 sinapomorfias (Fig. 12 y 13). Esta área está conformada por los ensambles herpetofaunísticos de Talamanca y Tierras Bajas Orientales y Occidentales. Las especies que sustentan esta área son: *Dendrophidion rufiterminorum*, *Dipsas articulata*, *Geophis brachycephalus*, *Geophis tectus*, *Leptophis nebulosus*, *Ninia celata*, *Trimetopon gracile*, *Trimetopon pliolepis* y *Urotheca myersi*.

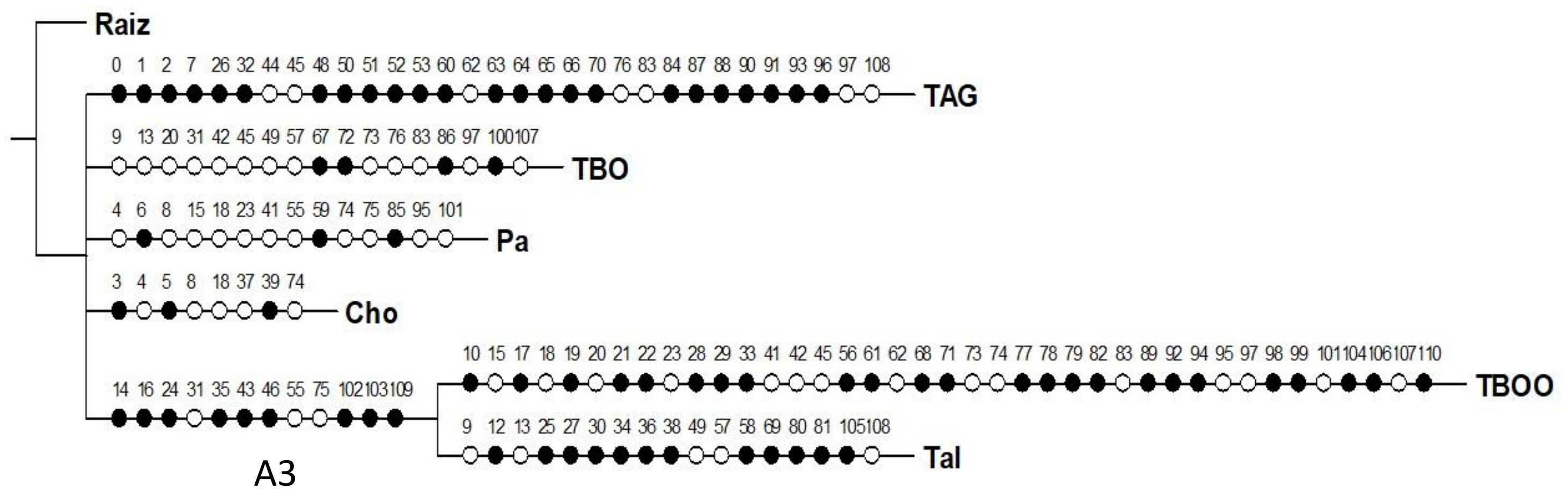


Figura 12. Cladograma de consenso estricto con un área endémica (A5) aplicando los ensambles herpetofaunísticos propuestos por Savage (1982): TAG (Tierras Altas de Guatemala), TBO (Tierras Bajas Occidentales), Pa (Panamá), Cho (Chocó), TBOO (Tierras Bajas Orientales y Occidentales) y Tal (Talamanca). La raíz utilizada es un área hipotética con todos los taxones ausentes.

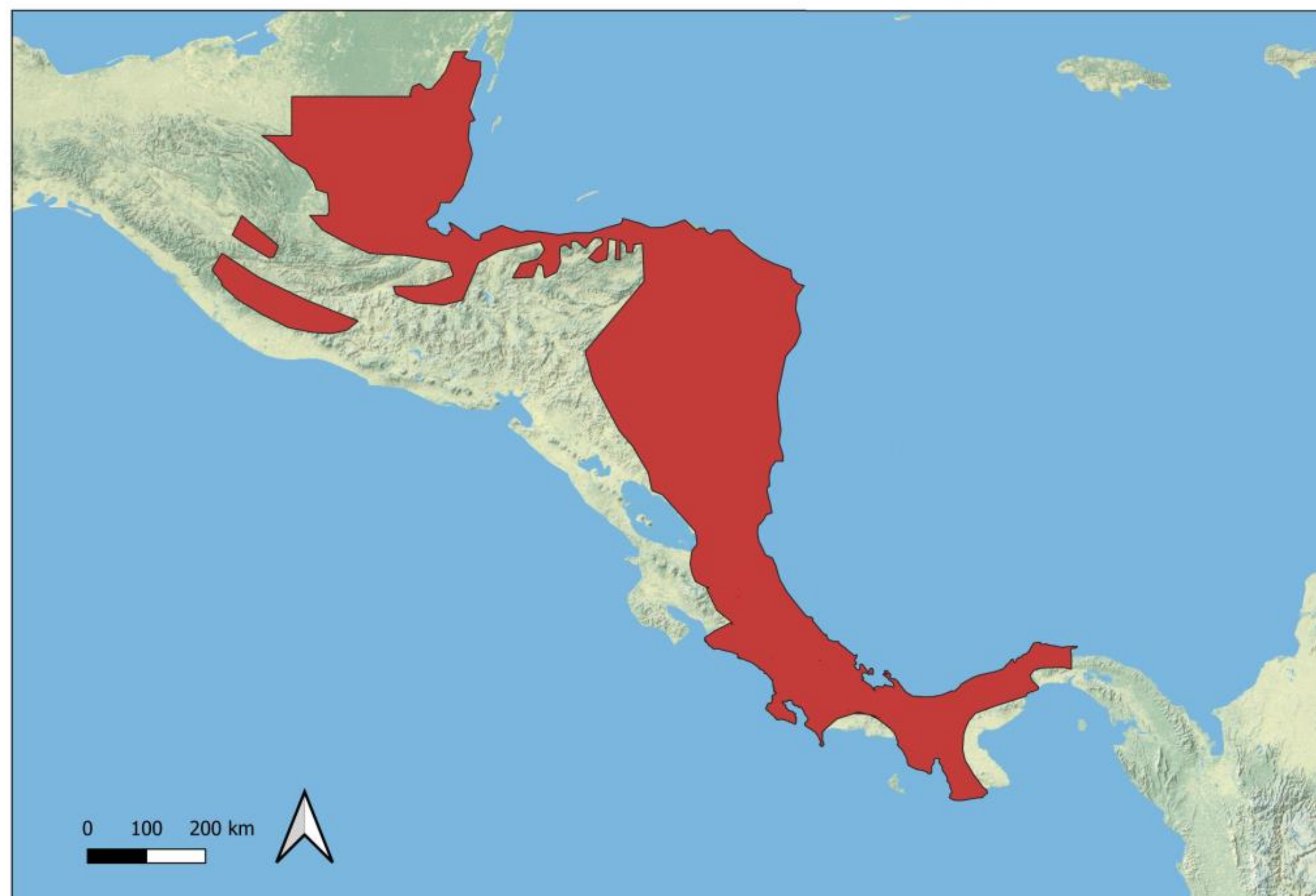


Figura 13. Área de endemismo obtenida con el PAE de ensambles herpetofaunísticos. Área 3 en rojo, conformada por los ensambles de Talamanca y Tierras Bajas Orientales y Occidentales.

Análisis de Parsimonia de Brooks

De la literatura se obtuvieron tres cladogramas con topologías diferentes. El primer cladograma está basado en los trabajos de Vidal *et al.*, 2007, 2010 y Grazziotin *et al.*, 2012 (Fig. 14). El segundo cladograma utilizó como referencias las filogenias de Pyron *et al.*, 2011; Figueroa *et al.* 2016 y Zaher *et al.*, 2019 (Fig. 15). El tercero se basó en el trabajo de Pyron *et al.*, 2013 (Fig. 16).

Los tres cladogramas señalan la relaciones evolutivas entre nuevas especies: *Crisantophis nevermanni*, *Dipsas articulata*, *Geophis godmani*, *Hydromorphus concolor*, *Leptodeira rubricata*, *Sibon annulatus*, *Sibon noalamina*, *Tantilla ruficeps* y *Trimetopon gracile* (Cuadro 5). Los cladogramas filogenéticos, de áreas y generales de áreas obtenidos fueron transformados a formato Newick para editarlos con los programas iTOL versión 6.9.1 y Fig Tree versión 1.4.3 (Cuadro 6).

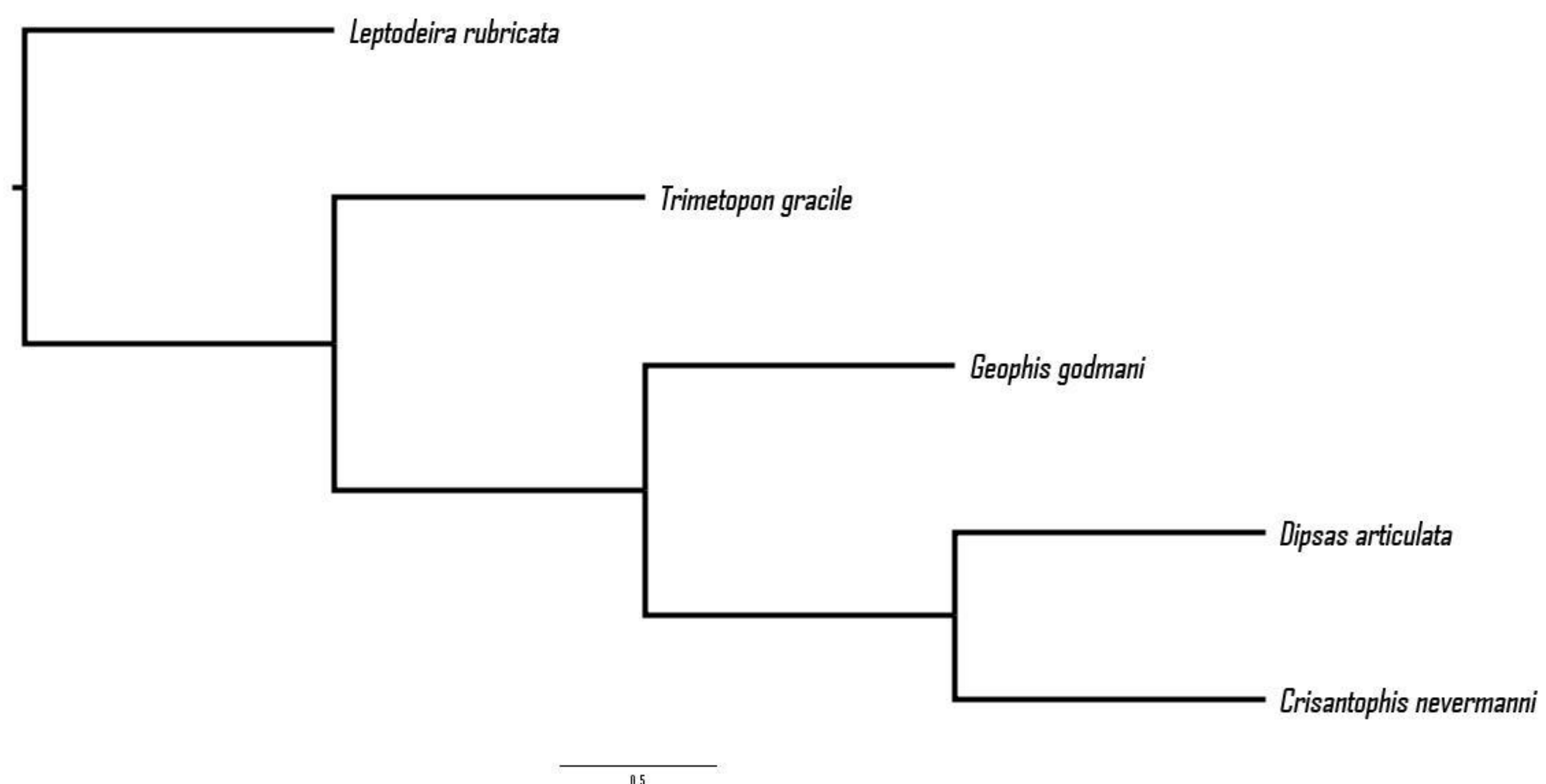


Figura 14. Relación filogenética de cinco especies de serpientes endémicas de Centroamérica de acuerdo a Vidal *et al.* 2007, 2010 y Grazziotin *et al.*, 2012.

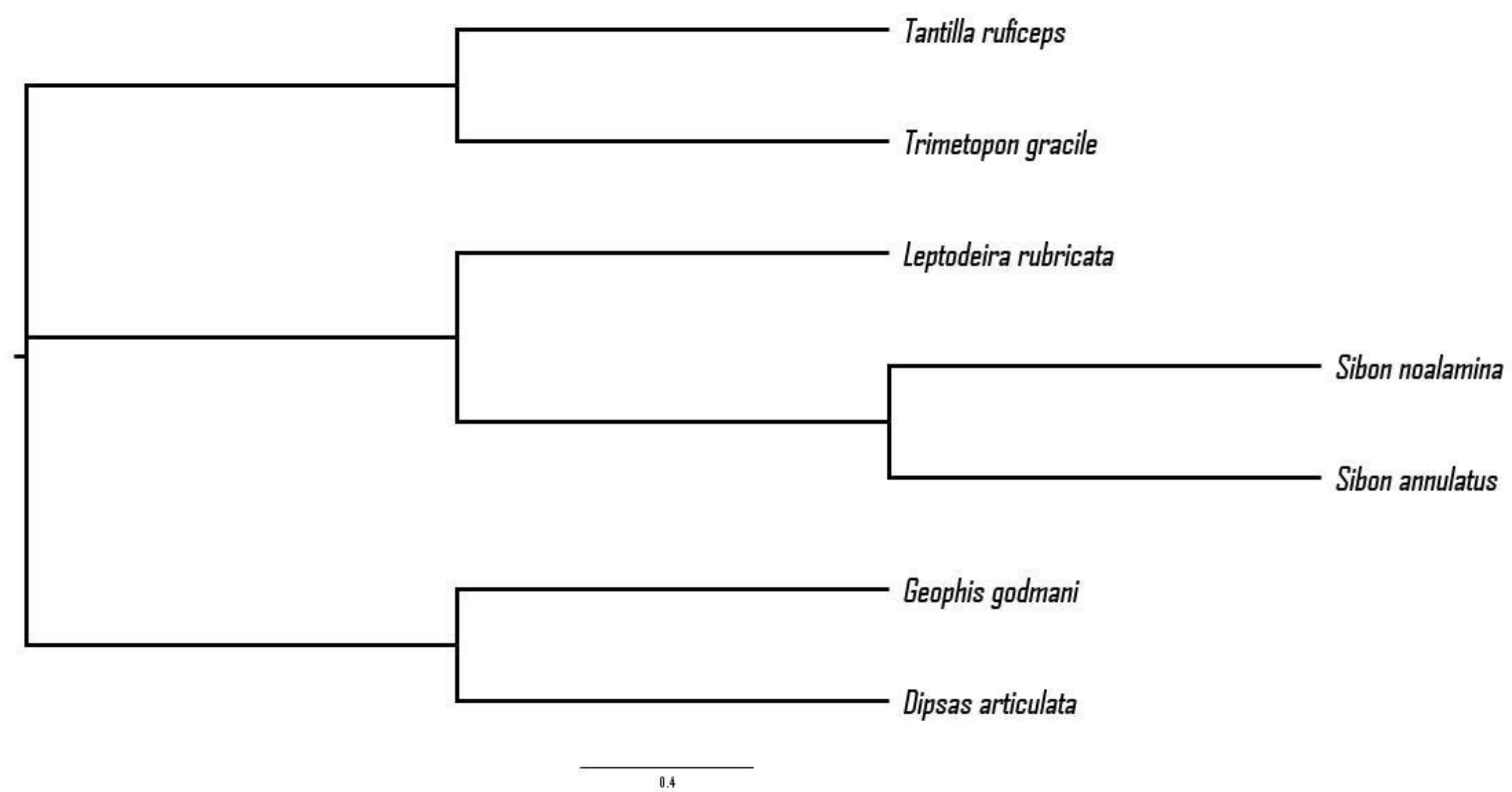


Figura 15. Relación filogenética de siete especies de serpientes endémicas de Centroamérica de acuerdo a Pyron *et al.*, 2011; Figueroa *et al.*, 2016 y Zaher *et al.*, 2019.

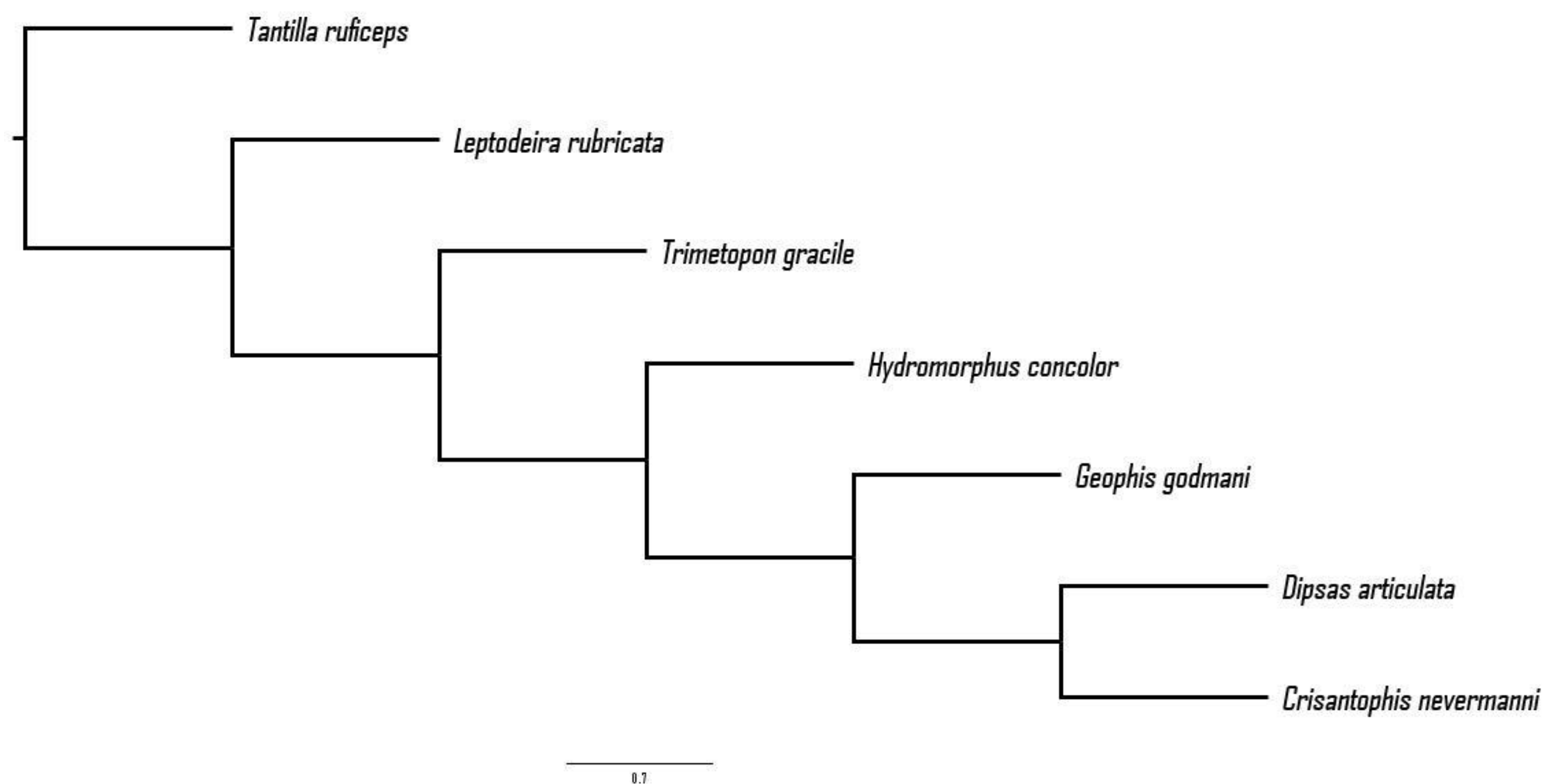


Figura 16. Relación filogenética de siete especies de serpientes endémicas de Centroamérica de acuerdo a Pyron *et al.*, 2013.

Los cladogramas de áreas obtenidos con los cuadrantes de $1/2^\circ \times 1/2^\circ$ presentaron 9, 13 y 13 nodos respectivamente (Fig. 17, 18 y 19). Con estos datos se generó la matriz del Cuadro 7 para obtener el cladograma general de área.

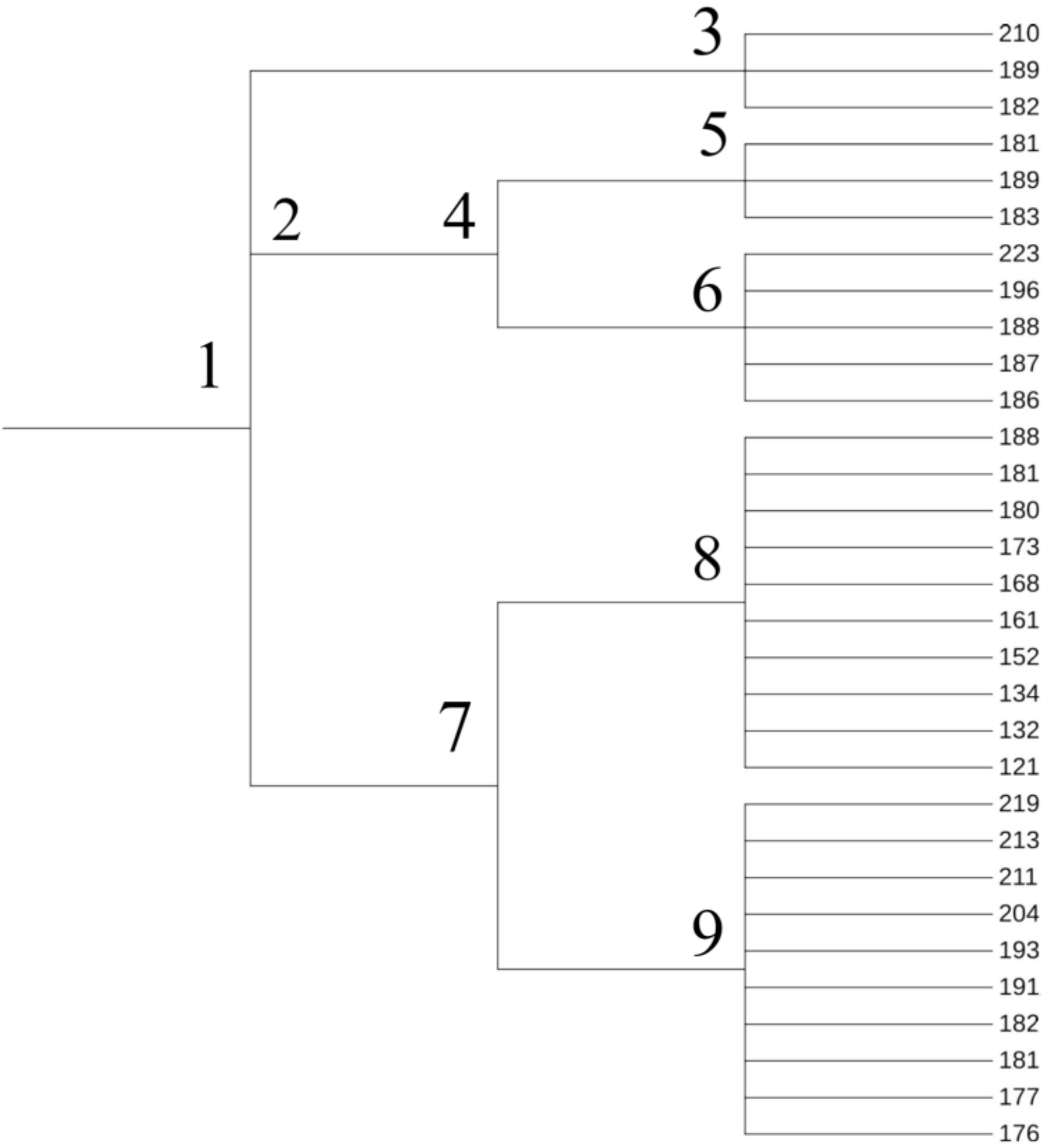


Figura 17. Cladograma de áreas con cuadrantes resaltando los nodos para la obtención de la matriz del BPA basado en las filogenias de Vidal *et al.*, 2007, 2010 y Grazziotin *et al.*, 2012.

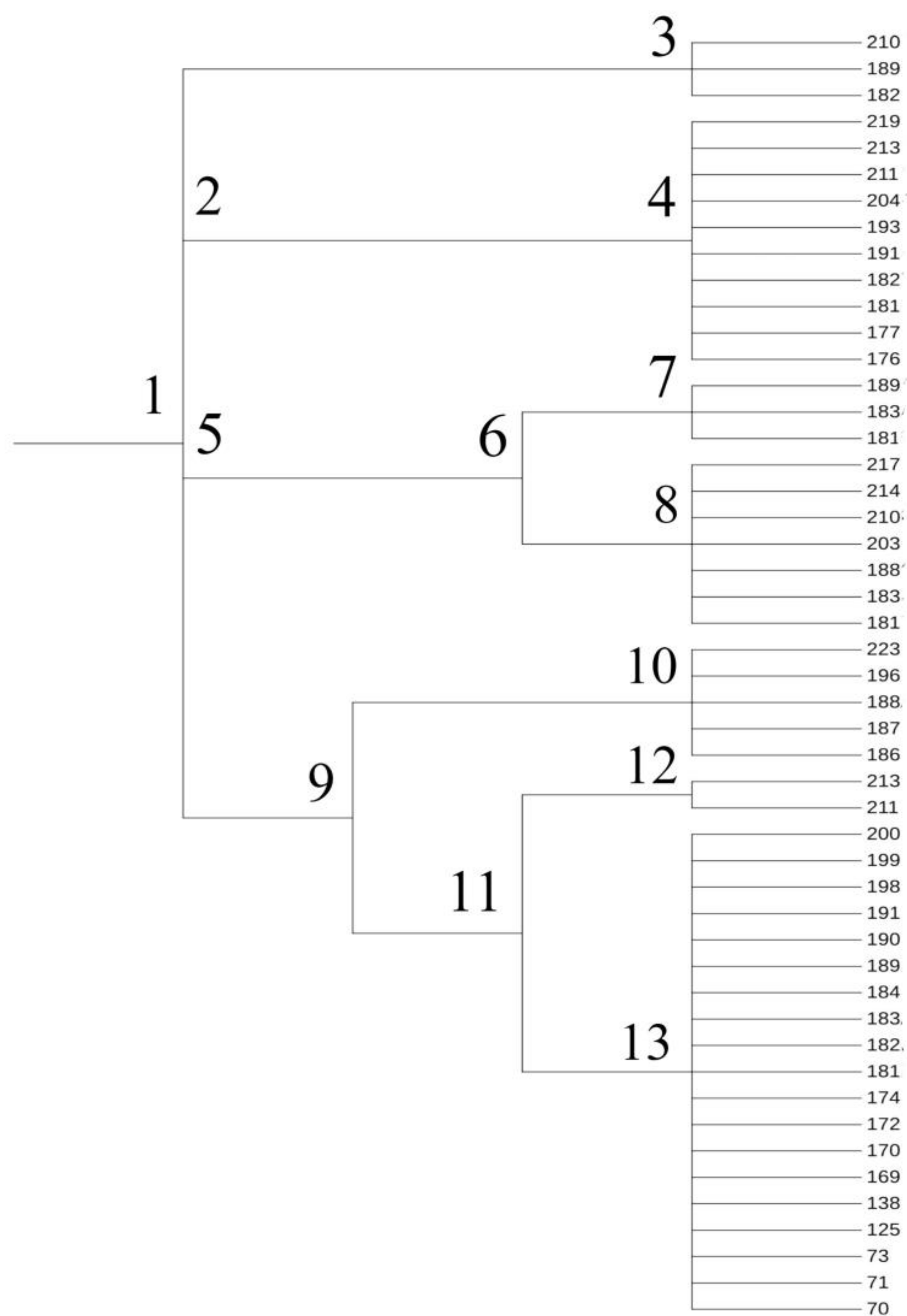


Figura 18. Cladograma de áreas con cuadrantes señalando los nodos para la obtención de la matriz del BPA basado en las filogenias de Pyron *et al.*, 2011; Figueroa *et al.* 2016 y Zaher *et al.*, 2019.

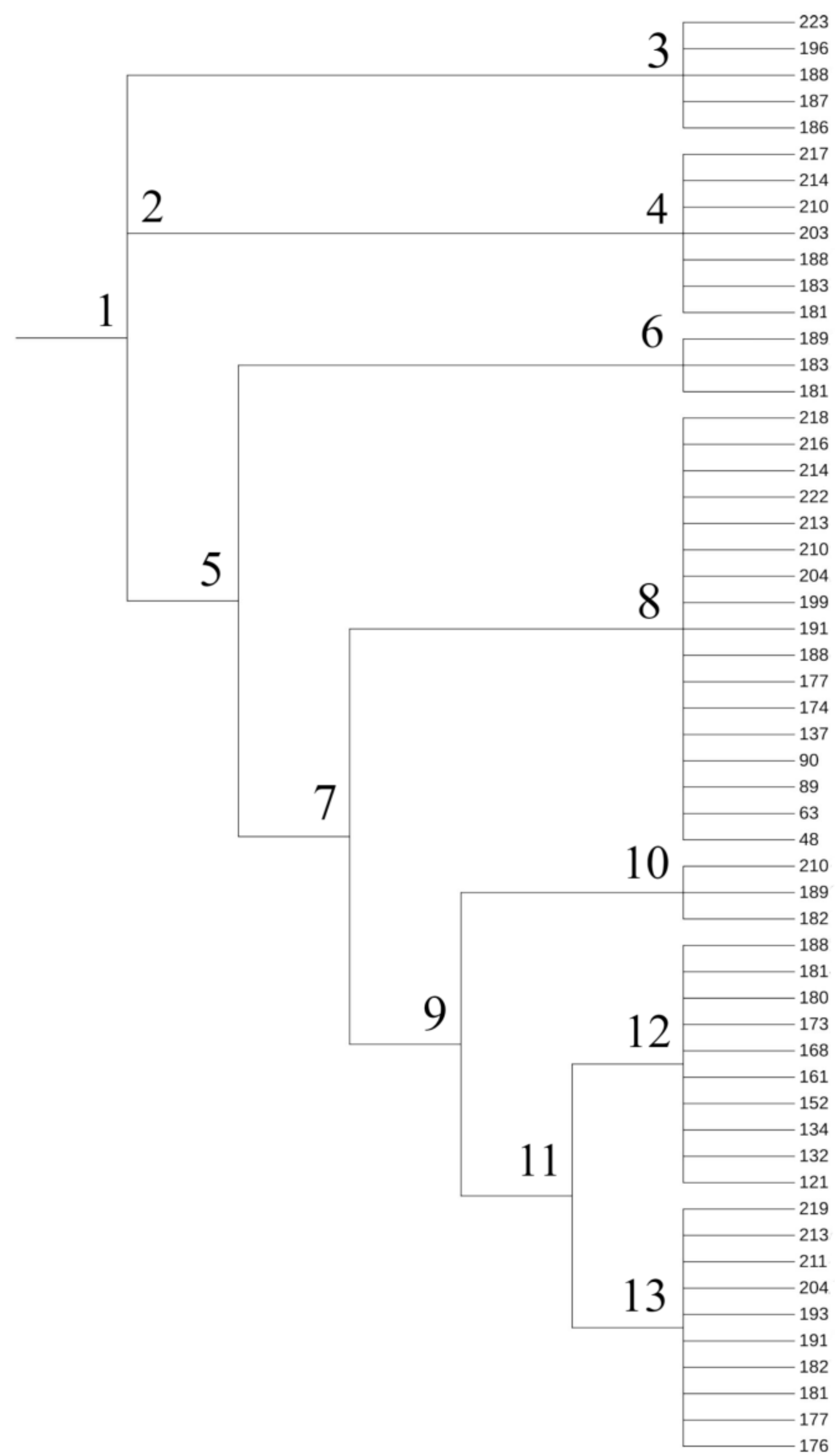


Figura 19. Cladograma de áreas con cuadrantes mostrando los nodos para la obtención de la matriz del BPA basado en la filogenia de Pyron *et al.*, 2013.

Los cladogramas de áreas obtenidos con las provincias biogeográficas tienen 6, 11 y 12 nodos respectivamente (Fig. 20, 21 y 22). Con estos datos se hizo la matriz del Cuadro 8 para confeccionar el cladograma general de área.

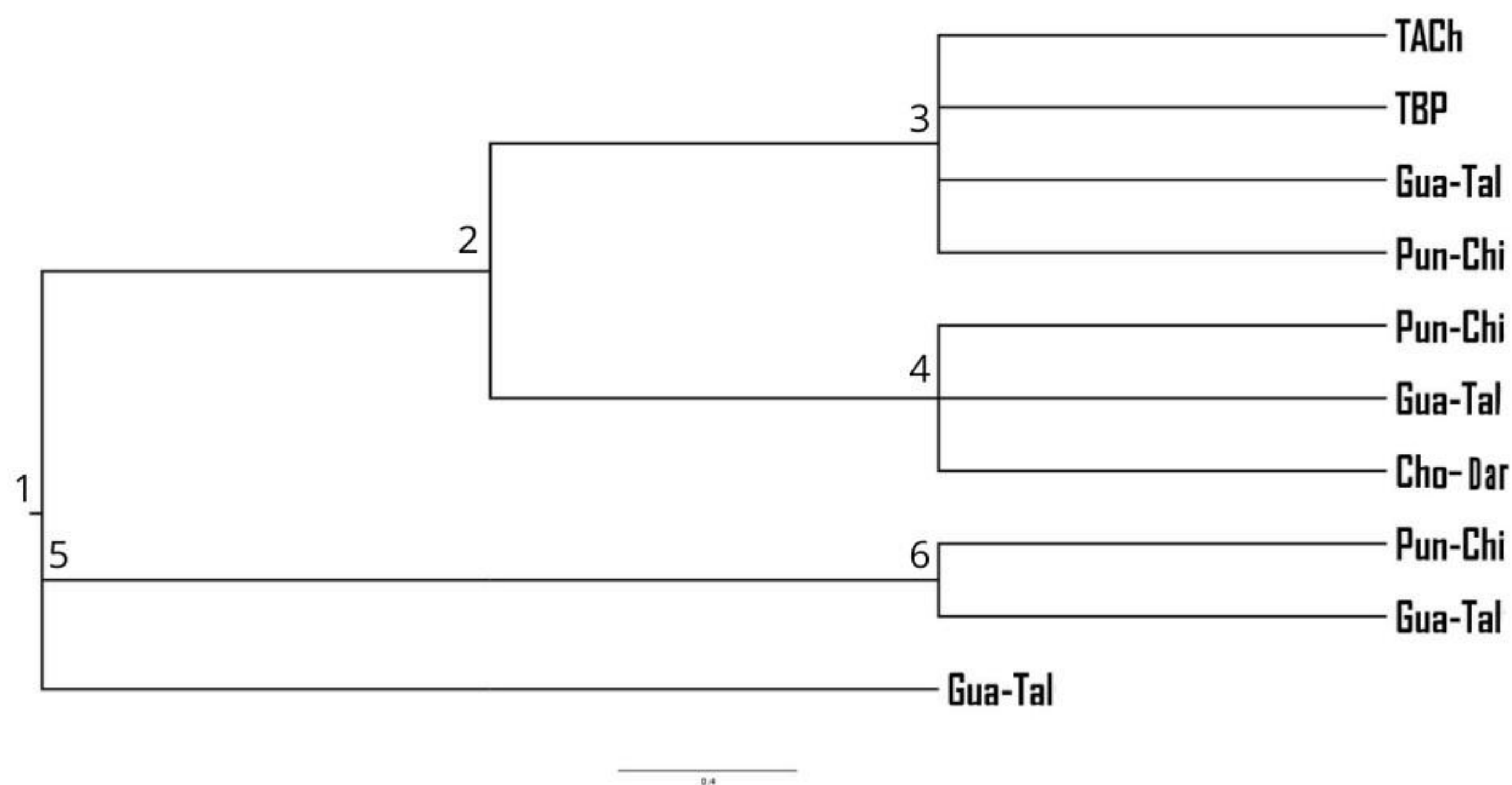


Figura 20. Cladograma de área con provincias biogeográficas resaltando los nodos para la obtención de la matriz basado en las filogenias de Vidal *et al.* 2007, 2010 y Grazziotin *et al.*, 2012.

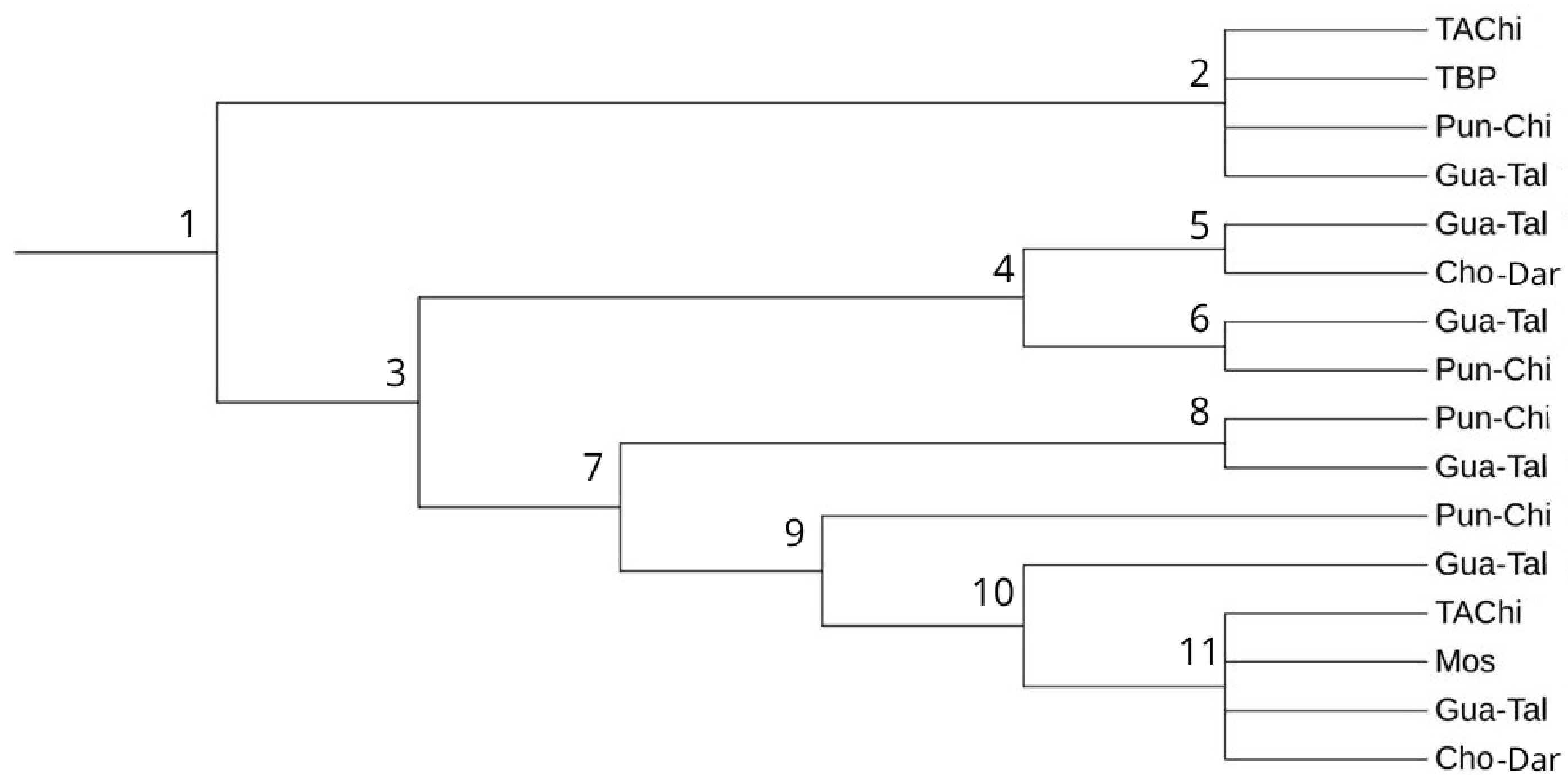


Figura 21. Cladograma de área con provincias biogeográficas señalando los nodos para la obtención de la matriz basado en las filogenias de Pyron *et al.*, 2011; Figueroa *et al.*, 2016 y Zaher *et al.*, 2019.

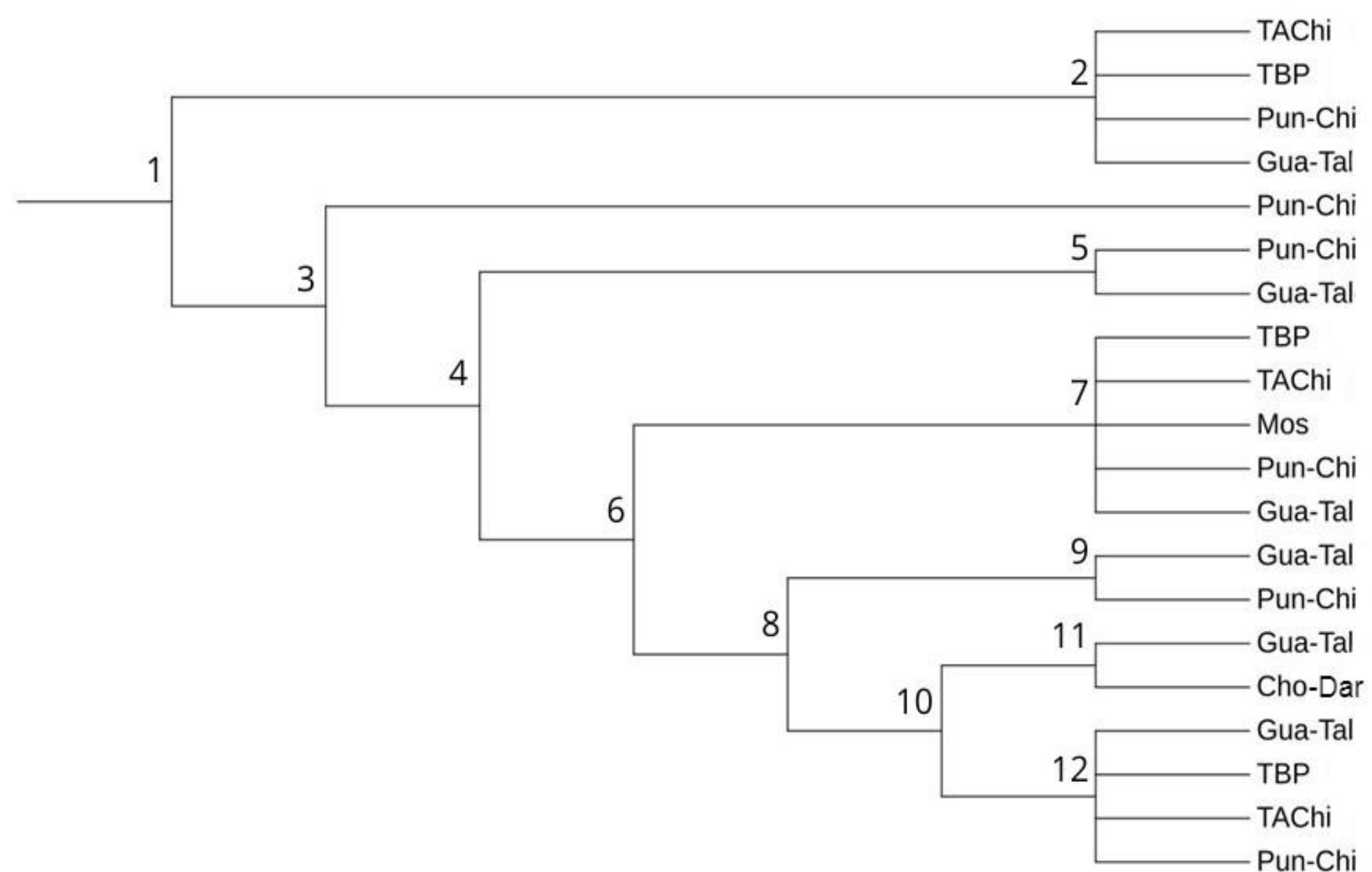


Figura 22. Cladograma de área con provincias biogeográficas mostrando los nodos para la obtención de la matriz basado en la filogenia de Pyron *et al.*, 2013.

Los cladogramas de áreas obtenidos con los ensambles herpetofaunísticos señalan 4, 5 y 6 nodos respectivamente (Fig. 23, 24 y 25). Con estos datos se elaboró la matriz del Cuadro 9 para obtener el cladograma general de área.

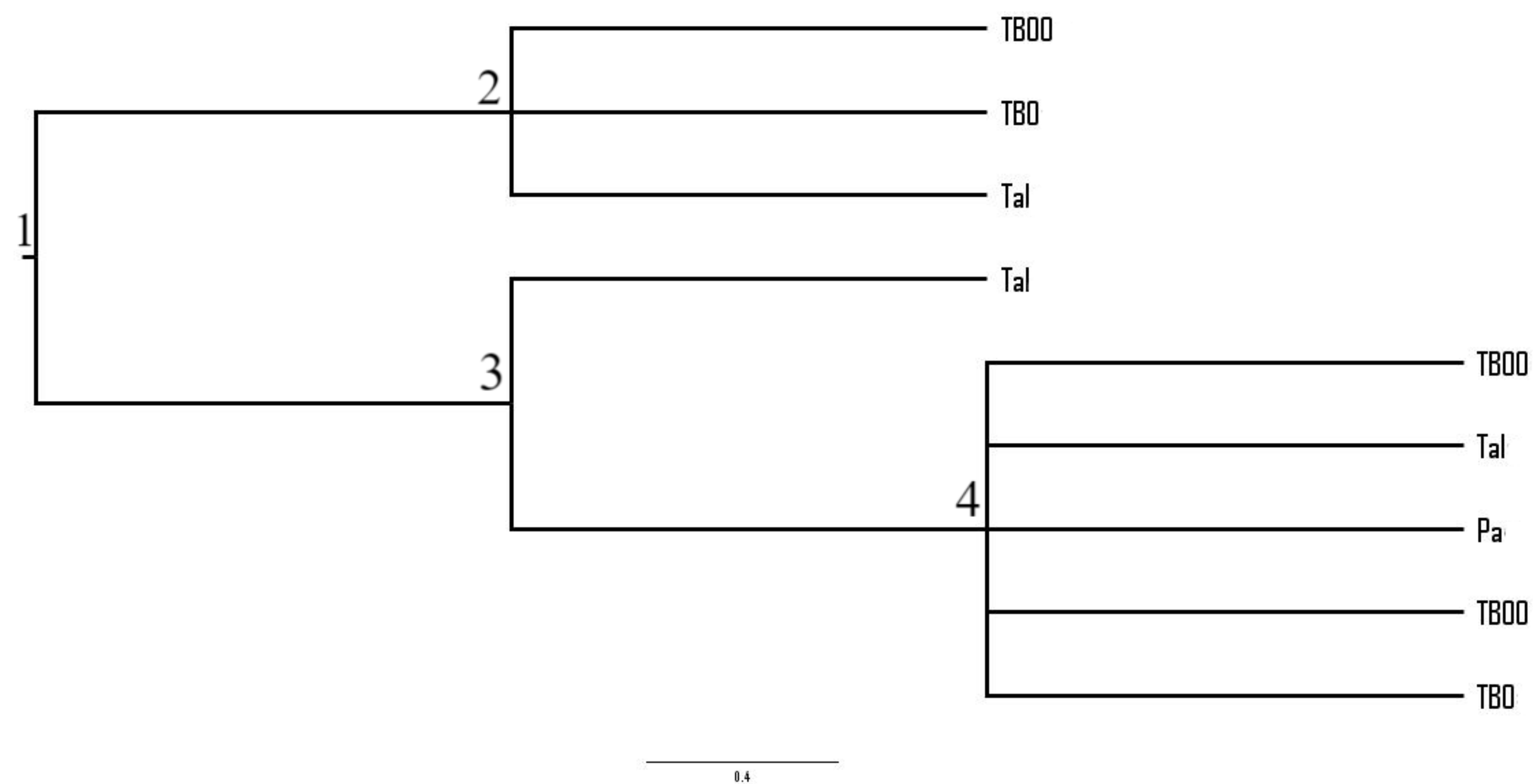


Figura 23. Cladograma de área con ensambles herpetofaunísticos resaltando los nodos para la obtención de la matriz basado en las filogenias de Vidal *et al.*, 2007, 2010 y Grazziotin *et al.*, 2012.

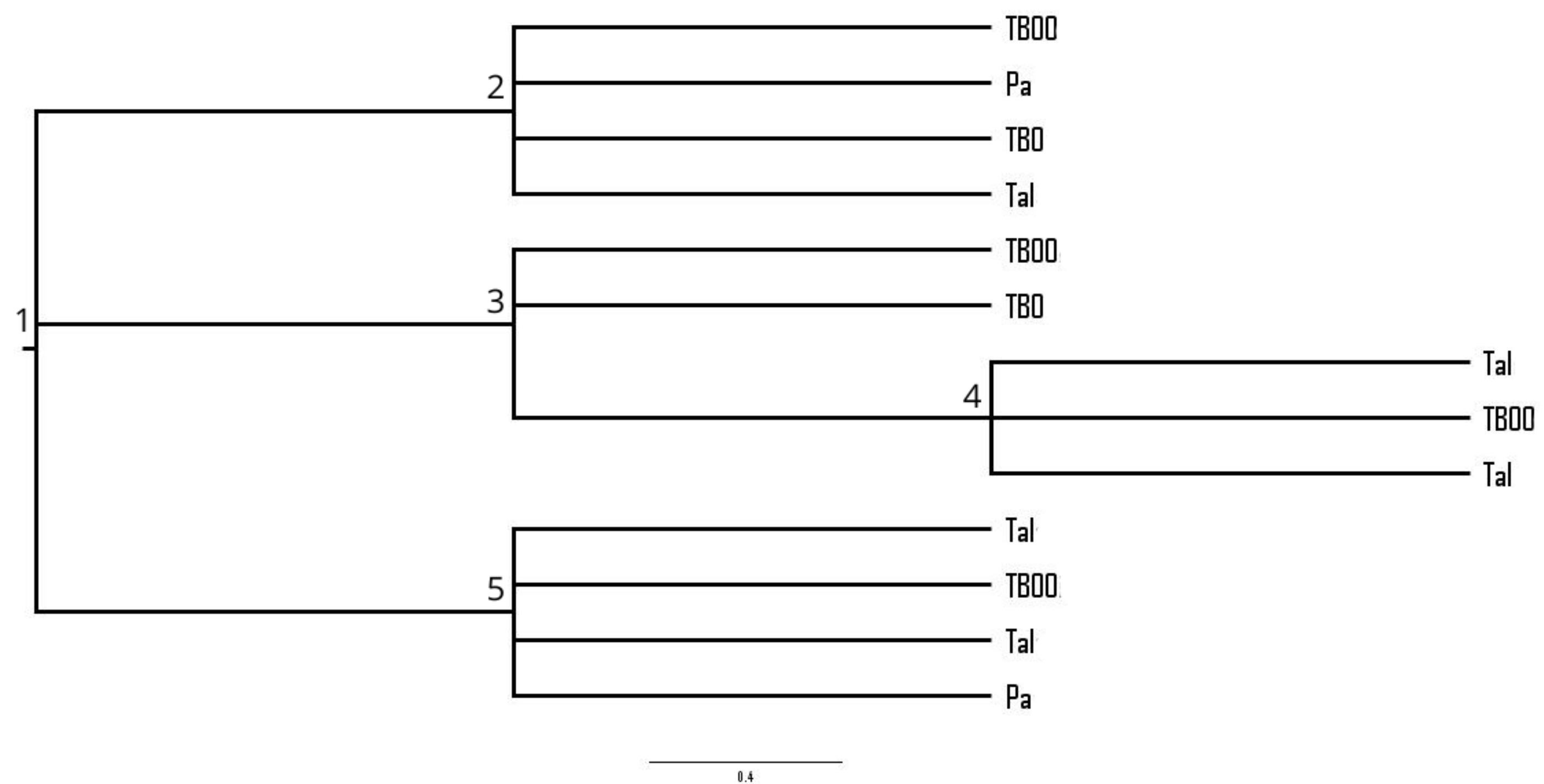


Figura 24. Cladograma de área con ensambles herpetofaunísticos señalando los nodos para la obtención de la matriz basado en las filogenias de Pyron *et al.*, 2011; Figueroa *et al.* 2016 y Zaher *et al.*, 2019.

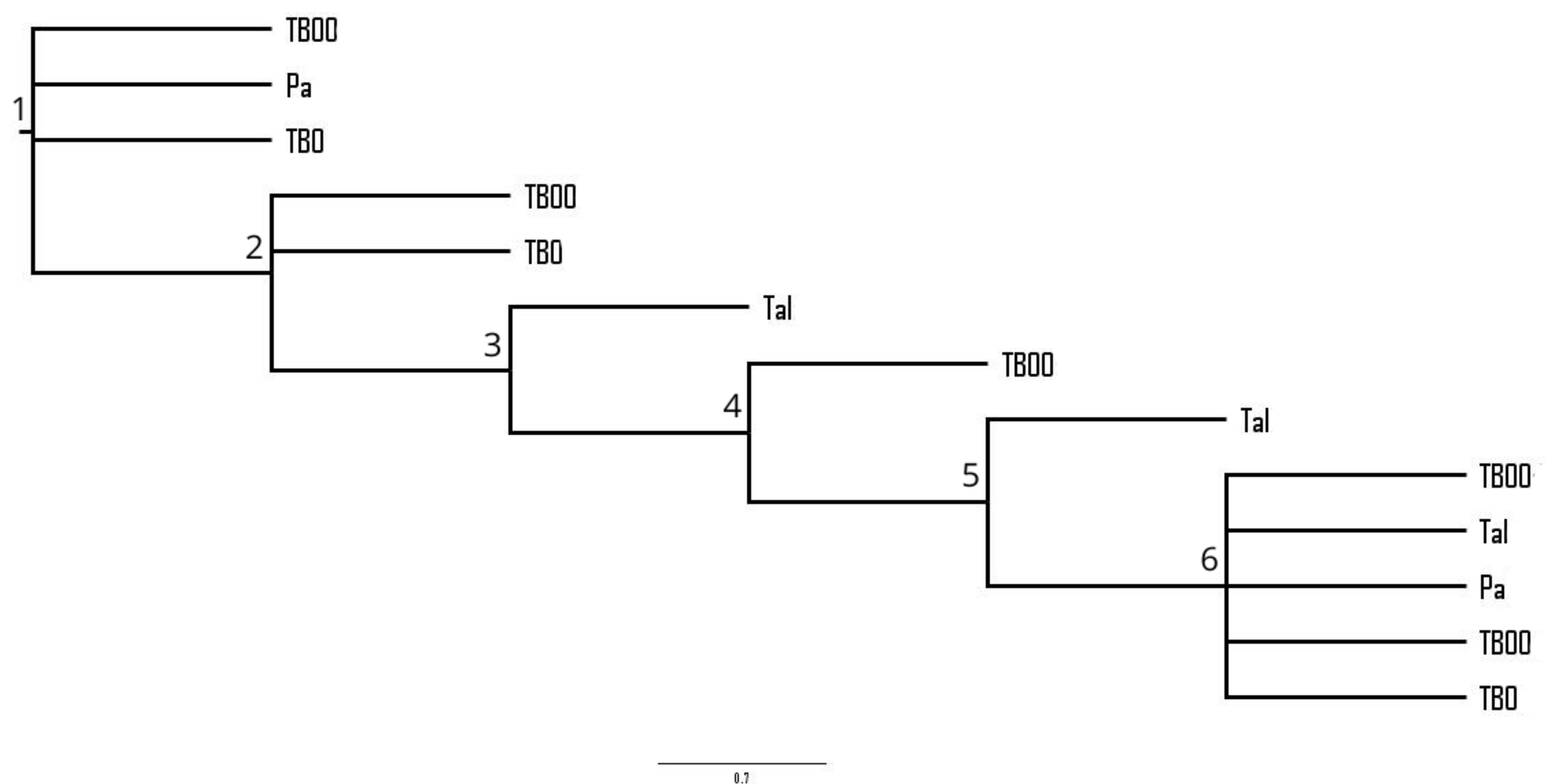


Figura 25. Cladograma de área con ensambles herpetofaunísticos mostrando los nodos para la obtención de la matriz basado en la filogenia de Pyron *et al.*, 2013.

Se obtuvieron tres cladogramas generales de áreas, el primero (Fig. 26) muestra la relación hipotética de tres áreas, las primeras dos correspondientes al norte y sur de la vertiente Pacífica (áreas 1 y 2, respectivamente) y la tercera a la vertiente Caribe (área 3) de Centroamérica. Las tres áreas aparecen separadas y diferenciadas en color en el mapa de Centroamérica de la Fig. 27. El segundo muestra la relación hipotética entre las provincias biogeográficas de Tierras Altas de Chiapas (TACHi), Tierras Bajas del Pacífico (TBP), Chocó-Darién (Cho-Dar), Mosquito (Mos), Guatuso-Talamanca y Puntarenas-Chiriquí (Fig. 28). El tercero presenta la relación hipotética entre los ensambles herpetofaunísticos de Tierras Bajas Orientales y Occidentales (TBOO), Tierras Bajas Occidentales (TBO), Talamanca (Tal) y Panamá (Pa) (Fig. 29).

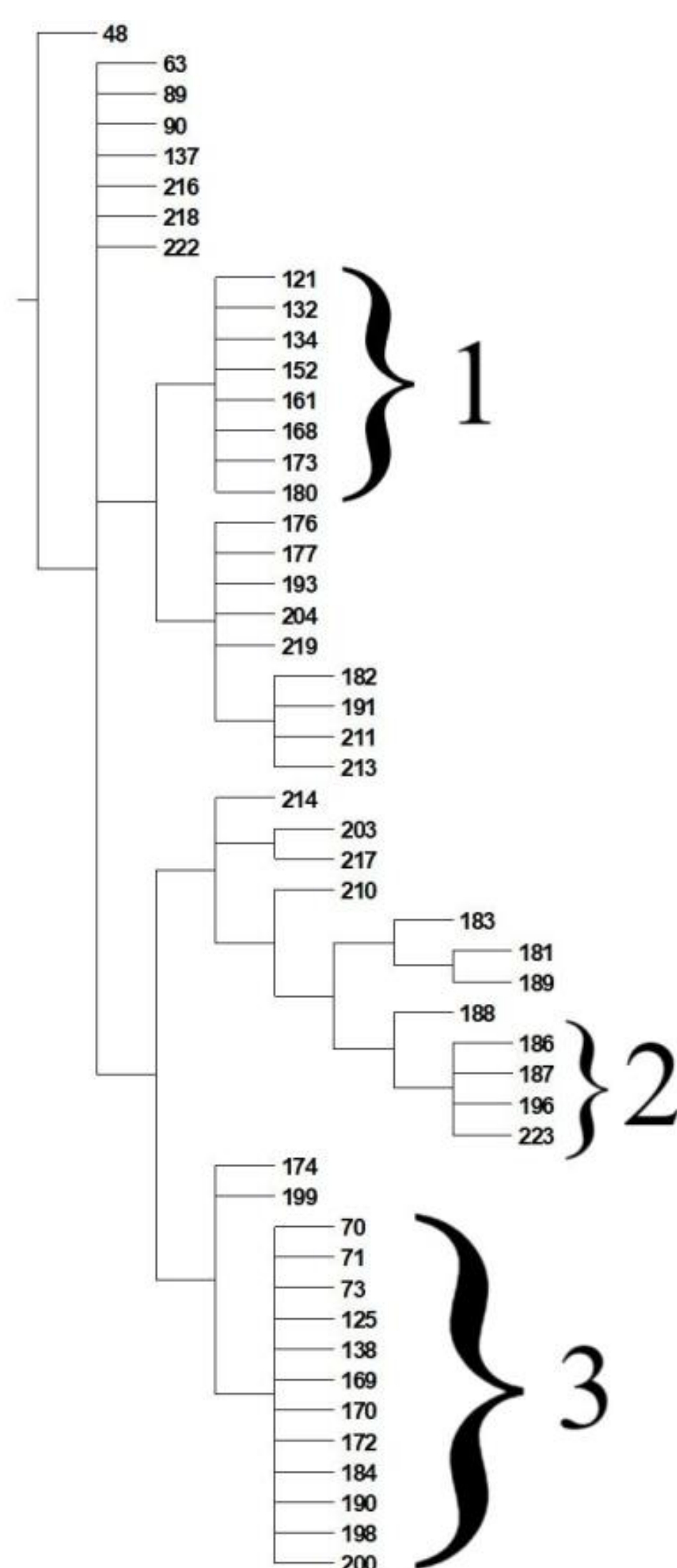


Figura 26. Cladograma general de área derivado del BPA, considerando cinco especies de serpientes. Cada terminal representa un cuadrante.

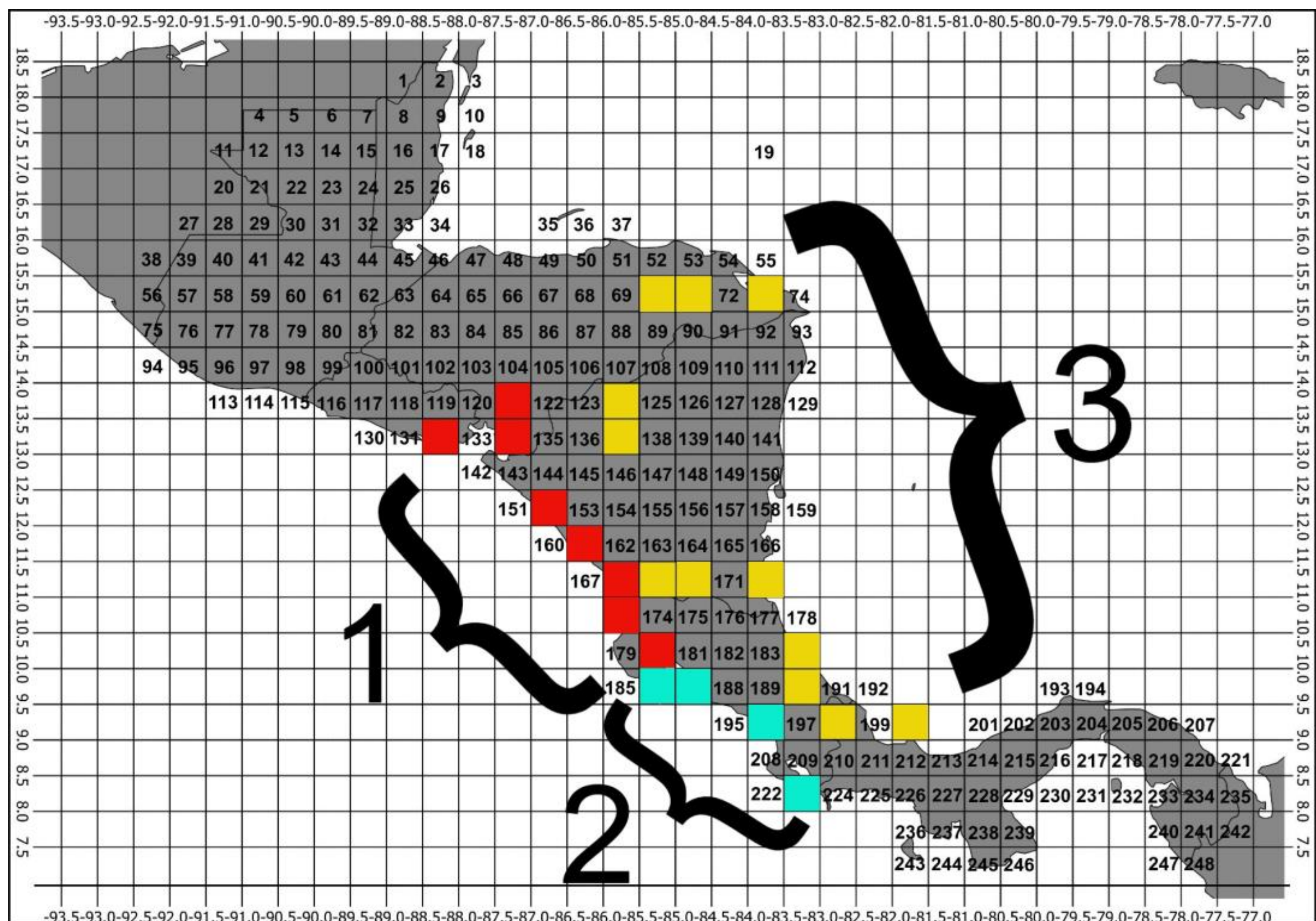


Figura 27. Relación entre cuadrantes obtenida del BPA.

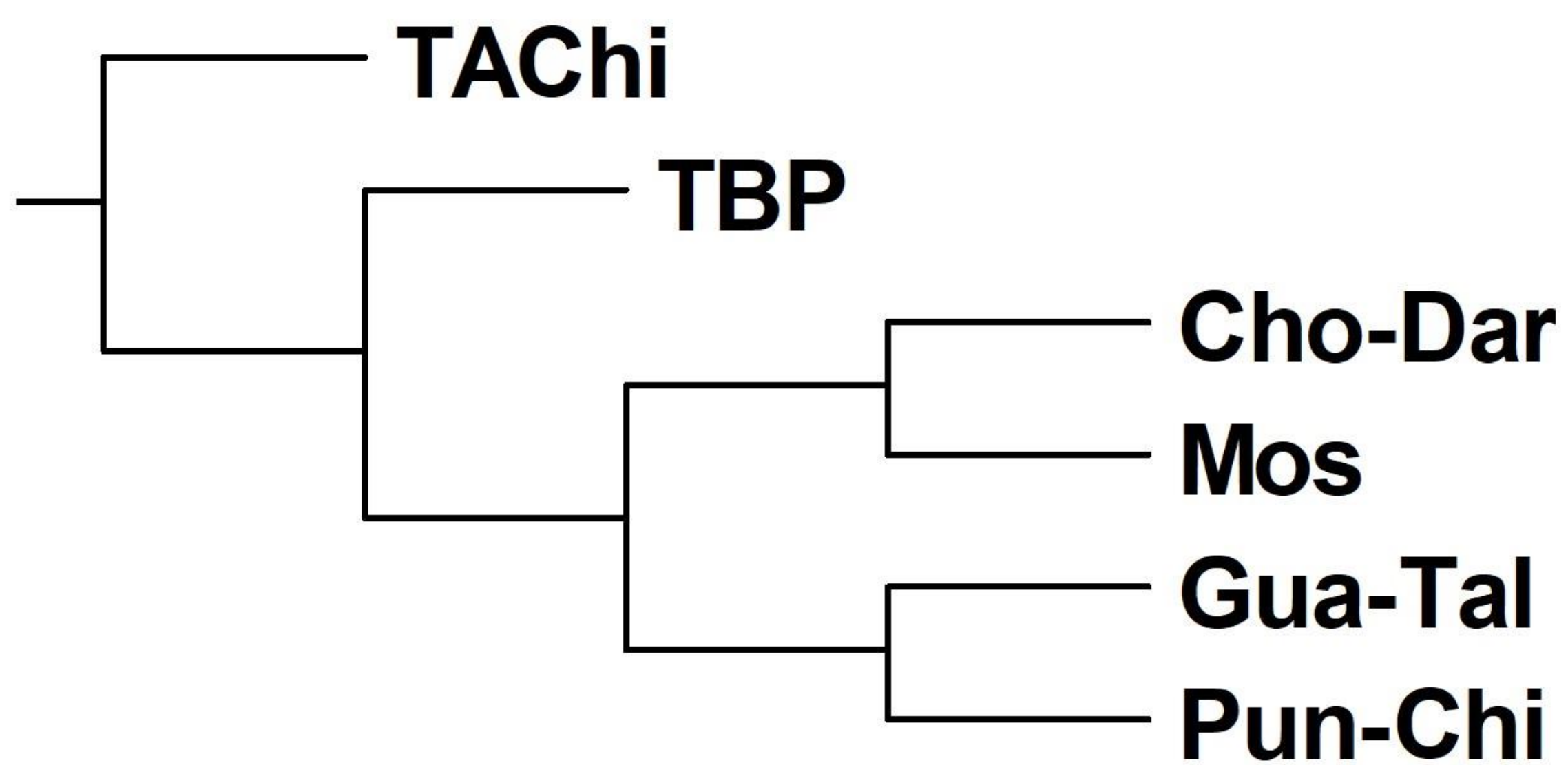


Figura 28. Cladograma general de área derivado del BPA, considerando siete especies de serpientes y seis provincias biogeográficas de Centroamérica.

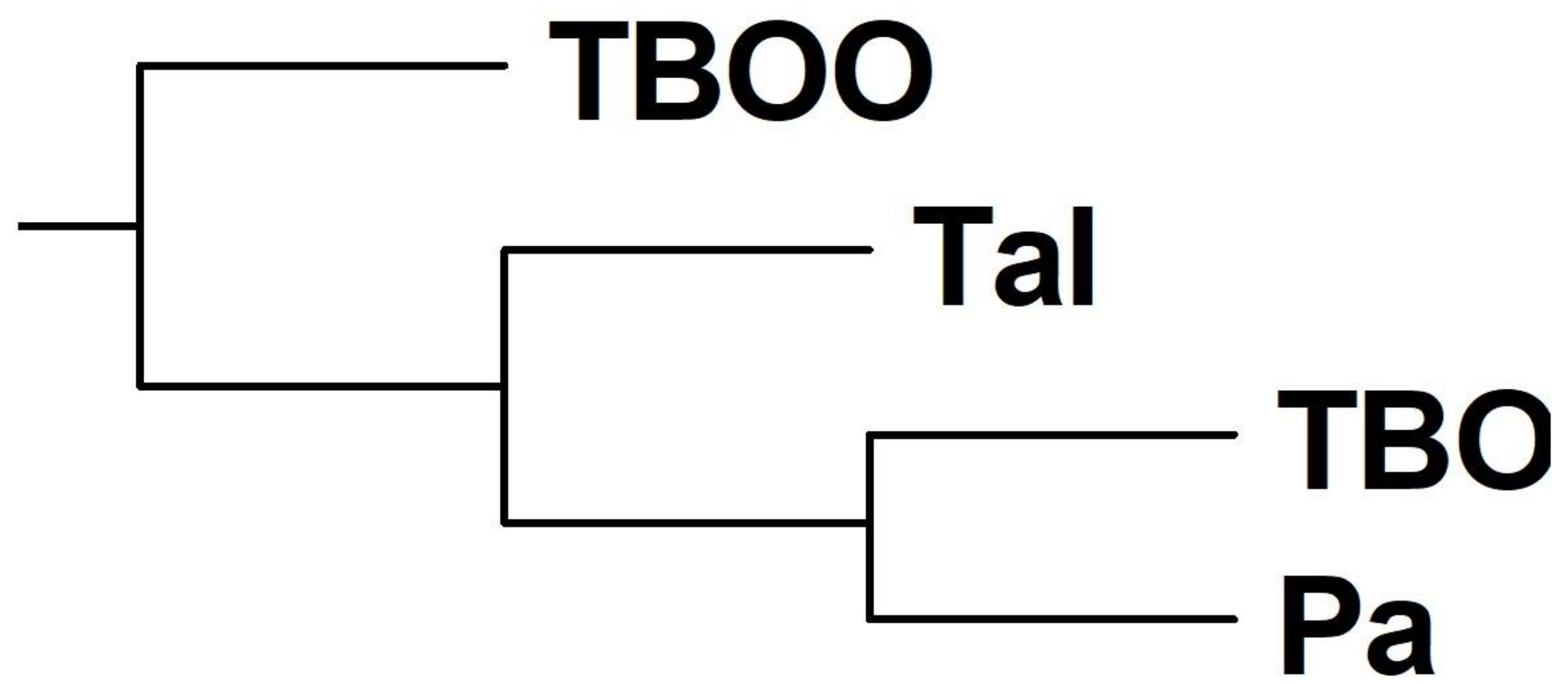


Figura 29. Cladograma general de área derivado del BPA, considerando siete especies de serpientes y cuatro ensambles herpetofaunísticos de Centroamérica.

DISCUSIÓN

Los registros sugieren una mayor riqueza de colúbridos y dipsáridos endémicos en las zonas montañosas y boscosas de Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá, aunque esto puede estar influenciado por un mayor esfuerzo de muestreo en esas regiones. Flores-Villela y García-Vázquez (2014) y Guedes *et al.* (2018), plantean que las áreas con mayor esfuerzo de recolecta tienden a mostrar una mayor diversidad de especies de reptiles. Por el contrario, la menor concentración de registros en zonas costeras y áreas secas puede indicar una menor riqueza o, un muestreo insuficiente. También se debe considerar que la ausencia de registros no significa la ausencia de estas serpientes. Flores-Villela y Goyenechea (2001) destacan la importancia de la calidad de los datos para llevar a cabo análisis biogeográficos históricos, señalando que es posible que algunas áreas hayan sido muestreadas de manera más exhaustiva que otras, lo que lleva a una representación desigual de la biodiversidad en diferentes regiones. Flores-Villela (1993) y Guedes *et al.* (2018) señalan que el conocimiento taxonómico de muchos reptiles aún es incompleto y los datos de distribución siguen siendo fragmentarios. Esto subraya los desafíos asociados con la calidad de los datos de distribución y la necesidad de esfuerzos continuos para mejorarlos.

Análisis Panbiogeográfico

La diversidad de reptiles en Centroamérica, incluidas las serpientes, es única y no debe considerarse solamente una zona de transición entre las regiones Neártica y Neotropical (Savage, 1966; Sánchez Osés y Pérez-Hernández, 2005). Su complejidad y variedad provienen tanto de la evolución de linajes propios, como de la mezcla de elementos originarios de América del Norte y del Sur, generando una combinación heterogénea con alto grado de endemismo (Savage, 1966; Bussing, 1985; Vanzolini y Heyer, 1985). Sin embargo, Pinto-Sánchez *et al.* (2011) señalan que en el caso de las ranas del género *Pristimantis*, la mayor parte de la diversidad en Centroamérica se debe a la colonización desde América del Sur y no a la especiación in situ, lo que sugiere que al menos para algunos taxones, el intercambio biótico ha sido más importante que la diversificación local. Además, factores geográficos también pueden influir en la diversificación. Crawford *et al.* (2007) encontraron, en ranas del grupo *Craugastor fitzingeri*, que el

bosque seco ha actuado como una barrera efectiva a la dispersión a largo plazo, limitando el flujo genético entre poblaciones y contribuyendo a la divergencia de linajes en Centroamérica. Por lo tanto, la diversidad de reptiles en Centroamérica es el resultado de una compleja interacción entre la evolución de linajes propios, el intercambio biótico entre regiones y la influencia de barreras geográficas en la dispersión y diversificación de especies.

El trazo generalizado calculado refleja una historia vicariante, congruente con el trazo mesomericano de Wittmer (1984), Luna Vega y Alcántara (2002), Echeverry y Morrone (2013) y Ouvernay *et al.* (2018). Todos presentan trayectorias norte, Caribe y sur, representando un límite alternativo entre las biotas Neártica y Neotropical. Las especies que conforman el trazo obtenido pertenecen a seis géneros de dos familias filogenéticamente relacionadas (Colubridae y Dipsadidae) que comparten la misma distribución. Su traslape geográfico se debe a respuestas similares para procesos ecológicos e históricos, mostrando un patrón de distribución similar en espacio y tiempo (Espinosa Organista *et al.*, 2001; Zunino y Zullini, 2003; García-Marmolejo *et al.*, 2008).

El trazo generalizado obtenido abarca las provincias biogeográficas de Tierras Altas de Chiapas, Tierras Bajas del Pacífico, Mosquito y Veracruzana. En la provincia biogeográfica Chiapas, Pérez Gutiérrez (2007) y Ouvernay *et al.* (2018) identificaron un nodo biogeográfico utilizando datos de 181 especies de odonatos y 265 especies de colibríes (familia Trochilidae), respectivamente. Los nodos de ambos trabajos se ubican sobre la falla Motagua-Polochic (FMP). Aunque el trazo generalizado obtenido en este trabajo por sí solo no permite identificar nodos, el registro previo de nodos en el área es relevante desde una perspectiva biogeográfica evolutiva, ya que sugiere la posible existencia de áreas compuestas o complejas. Estas áreas se caracterizan por presentar endemismos, alta diversidad, límites distributivos, disyunción, ausencia anómala de taxones, incongruencia, recombinación de caracteres e híbridos inusuales (Heads, 2004).

La trayectoria norte del trazo generalizado coincide con la falla Motagua-Polochic (FMP), originada por la colisión de las placas Norteamericana y Caribe (Marshall, 2007). Este resultado respalda la propuesta de Echeverry y Morrone (2013), quienes sugieren que la

FMP podría ser tan relevante como el istmo de Tehuantepec para explicar la biogeografía de Centroamérica. Además, la FMP constituye una de las cinco barreras biogeográficas mesoamericanas propuestas por Daza *et al.* (2010).

Diversos estudios han planteado la hipótesis de que la FMP ha sido un factor determinante en la vicarianza y especiación de diferentes taxones (Humphries, 1982; Perdices *et al.*, 2002, 2005; Halas *et al.*, 2005; Devitt, 2006; Concheiro-Pérez *et al.*, 2007; Castoe *et al.*, 2009; Rovito *et al.*, 2015; Mendoza *et al.*, 2019; Mielke *et al.*, 2020). La evidencia de un quiebre filogeográfico a lo largo de la FMP sugiere que la actividad tectónica y la formación de una cuenca han promovido eventos de vicarianza en varios linajes de serpientes, tanto de tierras bajas como de tierras altas (Daza *et al.*, 2010). Una posible explicación para la mayor diversidad genérica del clado centroamericano de Dipsadidae en Centroamérica es que esta región sea su área de origen, desde donde se dispersaron hacia América del Norte, área con menos diversidad (Cadle, 1985; Cadle y Greene, 1993).

Se han identificado varios trazos generalizados y nodos en Centroamérica. Löwenberg-Neto y de Carvalho (2009) encontraron dos trazos generalizados entre Costa Rica y Panamá, con un nodo en Panamá Central, mientras que Pérez Gutiérrez (2007) presentó seis trazos generalizados con cuatro nodos en la región. Savage (2002), por su parte, identificó dos trazos generalizados para la herpetofauna centroamericana: Norteamericano-Centroamericano y Mesoamericano-Caribeño, ambos con tres trayectorias (Norteamericana, Centroamericana y Caribe) y una bifurcación sobre el Istmo de Tehuantepec. Sin embargo, ninguno de estos estudios presenta una bifurcación similar sobre la falla Motagua-Polochic (FMP). Esta diferencia puede atribuirse a diversos factores, como las diferencias taxonómicas entre los grupos estudiados, la escala de análisis empleada, las historias evolutivas divergentes de los taxones y las metodologías específicas utilizadas en cada trabajo. Es importante considerar estos factores al evaluar la ausencia de una bifurcación del trazo generalizado sobre la FMP en estudios previos, ya que esto no descarta su relevancia como barrera biogeográfica.

Análisis de Parsimonia de Endemismos utilizando cuadrantes de 1/2°x1/2° latitud-longitud

En Centroamérica, son escasos los estudios que han delimitado áreas de endemismo utilizando cuadrantes de latitud-longitud. Este método se ha aplicado con diversos taxones (primates, plantas, herpetofauna, insectos y arácnidos) (Goldani *et al.*, 2006; Quijano-Abril *et al.*, 2006; Liria y Navarro, 2007; Sigrist y Carvalho, 2008; Löwenberg-Neto y de Carvalho, 2009), pero generalmente se hace uso de cuadrantes mayores a los empleados en este trabajo (1°x1°, 2.5°x2.5°, 2°x2°, 5°x5°), lo que dificulta la comparación directa. Aunque existen precedentes en el Caribe, México y América del Sur con cuadrantes de 1/2°x1/2° (Posadas, 1996; Morrone y Escalante, 2002; Plischoff Varas, 2002; Escalante Espinosa y Morrone, 2003; Ochoa Ochoa y Flores-Villela, 2006; Mahecha-Jiménez, 2011; Duno-de Stefano *et al.*, 2012; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014; Montiel-Canales *et al.*, 2016; Andrade-Díaz, 2017; Stanley *et al.*, 2021), este tamaño de cuadrante no se ha utilizado en Centroamérica.

Dado que el endemismo es sensible a la escala (Espinosa Organista *et al.*, 2001; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014), el tamaño de las cuadrículas utilizadas en el análisis puede influir significativamente en los resultados. Escalante Espinosa y Morrone (2003) observaron que cuadrículas de 1° son más informativas que las de 1/2° en la resolución de cladogramas. Sin embargo, Sigrist y Carvalho (2008) demostraron que cuadrículas más pequeñas de 1° en la Mata Atlántica permitieron una mayor resolución y detección de áreas de endemismo a nivel regional y local, en comparación con cuadrículas de 5° a nivel Neotropical. En un estudio similar, Ochoa Ochoa y Flores-Villela (2006) lograron definir 63 áreas de endemismo en México utilizando cuadrículas de 1/2°.

Análisis de Parsimonia de Endemismos utilizando provincias biogeográficas

El patrón de endemismo sucesivamente anidado permite establecer esquemas jerárquicos (Espinosa Organista *et al.*, 2001). El cladograma obtenido de provincias biogeográficas sugiere una estrecha relación jerárquica entre Puntarenas-Chiriquí, Guatuso-Talamanca, Tierras Altas de Chiapas y Mosquito. Este patrón coincide con los hallazgos de Gentry (1982), quien observó una conexión entre las floras de los bosques de tierras bajas de Centroamérica y las del norte de América del Sur.

Quijano-Abril *et al.* (2006) identificaron un patrón de distribución generalizado que sugiere una posible ruta de dispersión para ciertas especies de *Piper* a través de las provincias Costa Pacífica Mexicana, Golfo de México, Oriente de América Central, Occidente del Istmo de Panamá, Magdalena y Cauca. Esta secuencia de provincias podría reflejar una ruta de dispersión desde México hacia el sur, a través de Centroamérica, hasta el norte de América del Sur.

Escalante *et al.* (2011) obtuvieron un trazo generalizado para Centroamérica que abarca las provincias Oriente de América Central, Occidente del Istmo de Panamá, Chiapas y Sierra Madre del Sur, asociado a varias especies de *Heteromys* y nematodos. Propusieron que la distribución de nematodos del género *Vexillata* está influenciada por la formación del Istmo de Panamá y la dispersión de sus huéspedes a través de este puente terrestre.

Echeverry y Morrone (2013) calcularon un trazo generalizado con datos del género *Piper*, que conecta Centroamérica y América del Sur, cruzando las provincias Costa Pacífica Mexicana, Golfo de México, Oriente de América Central, Occidente del Istmo de Panamá, Magdalena, Cauca y Páramo Norandino.

La relación entre las provincias de Puntarenas-Chiriquí y Guatuso-Talamanca ha sido evidenciada por Mercado Gómez y Escalante (2019) en su trabajo sobre las áreas de endemismo de las especies neotropicales de Capparaceae. Sus resultados muestran que ambas provincias comparten una historia evolutiva y biogeográfica, formando parte de una misma área de endemismo generalizada, denominada Baja Centroamérica, homóloga del área de endemismo A2 obtenida en este trabajo. Este resultado sugiere una fuerte conexión biogeográfica entre ambas provincias, respaldada por la presencia de especies compartidas. Ouvernay *et al.* (2018) también evidenciaron esta estrecha relación, pero desde la perspectiva de la distribución de los colibríes. Su análisis de trazos generalizados identificó una trayectoria que conecta ambas provincias y está respaldada por especies de colibríes de diversos clados. Esta trayectoria sugiere un intercambio biótico y una posible ruta de dispersión para los colibríes entre estas áreas. Estas provincias se encuentran dentro del dominio Pacífico, según la regionalización biogeográfica de Morrone (2014a), lo que refuerza el concepto de áreas hermanas.

El cladograma de provincias biogeográficas estimado refleja un patrón similar a estos trabajos, sugiriendo una secuencia temporal basada en la geología y la historia de la región (Marshall, 2007; O'Dea *et al.*, 2016). La formación del Istmo de Panamá durante el Mioceno medio y su cierre en el Plioceno, habría permitido la conexión entre Centroamérica y América del Sur, facilitando la dispersión de especies a lo largo de esta ruta (Savage, 1982; Montes *et al.*, 2015; O'Dea *et al.*, 2016). Este resultado concuerda con lo propuesto por Escalante Espinosa y Morrone (2003), quienes señalan que las provincias biogeográficas, al ser unidades más "naturales", ofrecen mayor resolución y un mayor número de sinapomorfías (caracteres compartidos) en los cladogramas resultantes.

Análisis de Parsimonia de Endemismos utilizando ensambles herpetofaunísticos

Este estudio representa la primera aproximación para definir áreas de endemismo utilizando los ensambles herpetofaunísticos propuestos por Savage (1982). El cladograma resultante muestra un área endémica definida por los ensambles de Talamanca y Tierras Bajas Orientales y Occidentales. Esto sugiere una historia evolutiva y biogeográfica compartida, interpretada como comunidades de colúbridos y dipsáridos endémicos similares. Los géneros *Dipsas*, *Geophis*, *Ninia* y *Trimetopon* conforman el 67% de las especies que sustentan esta área y todos pertenecen al clado centroamericano de Dipsadidae, establecido por Cadle (1985). Este clado es el más diverso en géneros de este grupo de serpientes en Centroamérica (Savage, 2002; Johnson *et al.*, 2015; Solórzano, 2022). Considerando las estimaciones de O'Dea *et al.* (2016), este clado se pudo haber separado del clado sudamericano de Dipsadidae con la formación del Istmo de Panamá, alrededor de 2.8 millones de años atrás, lo que se ubica en el Plioceno, dentro de la Era Cenozoica. Sin embargo, es importante considerar que el proceso de formación del istmo fue gradual, con surgimiento de islas y constricción de vías marinas por al menos 30 millones de años antes de la conexión final (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999; O'Dea *et al.*, 2016).

El cladograma de ensambles herpetofaunísticos obtenido señala a Talamanca como parte de un área de endemismo. Esta región montañosa, reconocida como una barrera biogeográfica clave en Mesoamérica (Daza *et al.*, 2010), alberga una herpetofauna bien definida en las tierras altas de Costa Rica y el oeste de Panamá, diferenciándose de las

de tierras bajas, al igual que los ensambles de Chiapas y Guatemala en México (Savage, 1982). Savage (1982) propuso una hipótesis para explicar esta diversidad, basada en la especiación *in situ* a partir de ancestros de tierras bajas que evolucionaron con el levantamiento de las montañas. Ouvernay *et al.* (2018) menciona que las regiones de Guatuso-Talamanca y Puntarenas-Chiriquí, ubicadas en el oeste de Centroamérica (Costa Rica y Panamá), son importantes para la distribución de algunos clados de colibríes. Encontraron que estas dos provincias forman un área de endemismo bien soportada, sugiriendo que ha sido importante en la diversificación y distribución de estas aves. Este proceso de diversificación en tierras altas se ve respaldado por O'Dea *et al.* (2016), quienes destacan la importancia del levantamiento del Arco de Panamá, iniciado hace unos 24 millones de años, en la generación de nuevas oportunidades para la especiación en la región.

El área de endemismo A3 compuesta por el ensamble de Tierras Bajas Orientales y Occidentales en conjunto con Talamanca, abarca gran parte de Mesoamérica (Morrone, 2005) y está en contacto con todas las barreras biogeográficas mesoamericanas identificadas por Daza *et al.* (2010). Savage (1982) plantea que estos ensambles se originaron por la fragmentación de una fauna homogénea debido al levantamiento del eje montañoso principal de México y Centroamérica. Esta fragmentación habría separado las poblaciones hermanas en dos vertientes (Atlántico y Pacífico), promoviendo la diferenciación y especiación en cada lado. En su conjunto, ambos ensambles, tienen una historia geológica bastante compleja que se ve reflejada en la diversidad de su herpetofauna.

Análisis de Parsimonia de Brooks de los cuadrantes de 1/2°x1/2° latitud-longitud

Las áreas 1 (vertiente Pacífica de Nicaragua, Honduras y El Salvador) y 2 (vertiente Pacífica de Costa Rica) están más estrechamente relacionadas entre sí, lo que sugiere que comparten una historia biogeográfica más reciente, posiblemente debido a eventos de vicarianza o dispersión que afectaron a ambas áreas de manera similar. El área 3 (vertiente Caribe de Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá) está más alejada de las otras dos, lo que indica una historia biogeográfica más antigua y diferenciada, posiblemente debido a un aislamiento geográfico más prolongado o a eventos de

vicarianza o dispersión que afectaron a esta área de manera única. Las áreas 1 y 3 tienen homología espacial con el ensamble de Tierras Bajas Occidentales y el ensamble de Tierras Bajas Orientales y Occidentales de Savage (1982). El área 2 tiene homología espacial con la provincia biogeográfica Puntarenas-Chiriquí (Morrone *et al.*, 2022).

Análisis de Parsimonia de Brooks de las provincias biogeográficas

La hipótesis del BPA de provincias biogeográficas obtenido propone a la provincia de Tierras Altas de Chiapas (TACHi) como el área basal de la cual se separaron otras áreas, incluyendo Tierras Bajas del Pacífico (TBP), y las más derivadas Puntarenas-Chiriquí (Pun-Chi) como área hermana de Guatuso-Talamanca (Gua-Tal) y Mosquito (Mos) como área hermana de Chocó-Darién (Cho-Dar), sugiriendo una historia evolutiva compartida más reciente.

De acuerdo a Morrone (2017) la estrecha relación entre Puntarenas-Chiriquí y Guatuso-Talamanca se sustenta con múltiples líneas de evidencia. Ambas provincias comparten ubicación geográfica contigua e historia biogeográfica entrelazada, demostrada por presencia de especies compartidas y clasificación dentro del mismo dominio biogeográfico. Los resultados del PAE de provincias biogeográficas en este trabajo y de Ouvernay *et al.* (2018) y Mercado Gómez y Escalante (2019) refuerzan la idea de una relación estrecha entre ambas provincias.

Por otro lado, Ron (2000) encontró afinidad entre la provincia biogeográfica Chocó y Centroamérica, empleando la distribución de anfibios anuros, agrupándolos en un mismo clado basal. Mediante un PAE evaluó las relaciones biogeográficas de los anuros neotropicales de tierras bajas y obtuvo una estrecha relación entre Chocó y Centroamérica. Adicionalmente, un análisis de trazos realizado con especies de escarabajos encontró una conexión entre las provincias Chocó-Darién y Puntarenas-Chiriquí (Morrone, 2017). Ouvernay *et al.* (2018) mediante un análisis de áreas de endemismo para colibríes, observaron que Chocó-Darién forma un grupo bien respaldado en el cladograma de áreas con Puntarenas-Chiriquí y sugieren que esta relación se debe, en parte, a la influencia del cierre del Istmo de Panamá.

La afinidad observada entre las provincias biogeográficas Mosquito y Chocó-Darién, identificadas como áreas hermanas en el BPA, podría explicarse por varios factores. Considerando la distancia geográfica actual, eventos de dispersión a larga distancia en el pasado podrían haber facilitado la conexión entre estas dos provincias (Gentry 1982). Esto habría permitido el intercambio de linajes, que el BPA interpreta como una relación de áreas hermanas, incluso en ausencia de una proximidad geográfica actual.

Según Müller (1973), la provincia Mosquito está relacionada con las provincias de las Tierras Altas de Chiapas, Cuba, Jamaica e Hispaniola. Esta incongruencia, respecto a la relación obtenida en este trabajo, puede deberse a que los taxones utilizados en este estudio, no reflejan la historia biogeográfica completa de la región. Un análisis que incorpore mayor diversidad taxonómica y cobertura geográfica, puede obtener patrones biogeográficos distintos (Marshall y Liebherr, 2000). Aunque el BPA es una herramienta valiosa en la inferencia de relaciones biogeográficas, presenta limitaciones (Marshall y Liebherr, 2000; Goyenechea *et al.*, 2001). Es posible que el método no es lo suficientemente sensible para detectar eventos antiguos, particularmente en regiones con una historia geológica y evolutiva compleja como Centroamérica (Crisci, 2001; Villalobos, 2013). Los resultados del BPA deben interpretarse con cuidado y complementarse con fuentes de evidencia adicionales, como información filogeográfica, paleogeográfica y ecológica, para obtener una comprensión más completa de la historia biogeográfica de la región (Villalobos, 2013; Ouvernay *et al.* 2018).

Análisis de Parsimonia de Brooks de los ensambles herpetofaunísticos

El BPA sugiere que el ensamble de Tierras Bajas Orientales y Occidentales es el área basal, a partir de la cual se separaron las demás áreas. Este resultado contrasta con las hipótesis de Flores-Villela y Martínez-Salazar (2009), quienes proponen a Talamanca como área basal. Sin embargo, coincide en que Talamanca se recupera como área hermana de Tierras Bajas Orientales y Occidentales.

Al comparar con el BPA de Marshall y Liebherr (2000), se observa en ambos casos, que Talamanca no es el área basal. No obstante, difiere en el área hermana de Talamanca: en este trabajo es Tierras Bajas Orientales y Occidentales, mientras que en Marshall y

Liebherr (2000) es un grupo formado por áreas de tierras altas (Tierras Altas de Chiapas y Guatemala, Sierra Transvolcánica y Sierra Madre del Sur). También difiere en el área basal: Tierras Bajas Orientales y Occidentales en este trabajo y Sierra Madre Oriental en Marshall y Liebherr (2000). Estas diferencias pueden atribuirse a los taxones utilizados y a la inclusión de áreas de tierras bajas en este trabajo.

Al establecer una correspondencia entre las placas geológicas de Nicholson (2005) y los ensambles herpetofaunísticos de Savage (1982), se obtienen las siguientes homologías: Chortis = Tierras Bajas Orientales y Occidentales + Tierras Bajas Occidentales, Chocó = Chocó y Chorotega = Panamá + Talamanca. Las tres hipótesis filogeográficas de Nicholson (2005) difieren de nuestro cladograma, en el cual el clado Panamá + Tierras Bajas Occidentales es el más derivado.

Las diferencias observadas entre la topología del cladograma de este estudio y los obtenidos por Nicholson (2005) y Flores-Villela y Martínez-Salazar (2009) pueden ser explicados por varios factores. En primer lugar, este estudio se basa exclusivamente en datos filogenéticos de serpientes Colubridae y Dipsadidae, mientras que los trabajos previos consideraron mayor diversidad taxonómica. Esta diferencia en la composición taxonómica puede influir en la reconstrucción de las relaciones biogeográficas. En segundo lugar, la hipótesis narrativa de Flores-Villela y Martínez-Salazar (2009) incorporó datos geológicos y paleoclimáticos, brindando un contexto histórico-ambiental más amplio que el considerado en este estudio.

Como resultado, este estudio muestra la importancia de integrar múltiples líneas de evidencia, tanto geológicas como biológicas, y de considerar la diversidad taxonómica para obtener una comprensión más completa de la compleja historia biogeográfica de Centroamérica. La adición de datos paleoclimáticos, geológicos y mayor diversidad de taxones en futuros análisis permitirá ajustar las hipótesis biogeográficas planteadas.

CONCLUSIONES

- Hasta junio de 2024 se ha registrado 111 especies de serpientes de las familias Colubridae y Dipsadidae endémicas en Centroamérica, divididas en 33 y 78 especies de Colubridae y Dipsadidae, respectivamente.
- Se obtuvo un trazo generalizado sobre la falla Motagua-Polochic, con trayectorias norte, Caribe y Sur, congruente con análisis panbiogeográficos previos. Esto apoya la idea que la FMP puede competir en importancia con el istmo de Tehuantepec para explicar procesos biogeográficos en Centroamérica.
- El cladograma de cuadrantes de $1/2^\circ \times 1/2^\circ$ latitud-longitud no obtuvo áreas de endemismos. Es el primer PAE que utiliza cuadrantes de este tamaño en Centroamérica, por lo que no fue posible hacer una comparación.
- El PAE de provincias biogeográficas definió dos áreas que reflejan un patrón de endemismo sucesivamente anidado y propone una estrecha relación jerárquica entre las provincias de Puntarenas-Chiriquí, Guatuso-Talamanca, Tierras Altas de Chiapas y Mosquito. Esto apoya el patrón encontrado en trabajos previos que emplearon plantas, roedores y nematodos en el Neotrópico.
- Se realizó el primer PAE de ensambles herpetofaunísticos para definir áreas de endemismo. Se identificó un área endémica conformada por los ensambles de Tierras Bajas Orientales y Occidentales, y Talamanca. Esto sugiere una historia evolutiva y biogeográfica compartida, interpretada como comunidades de colúbridos y dipsádidos endémicos similares.
- La hipótesis del BPA de cuadrantes propone que las áreas 1 (vertiente Pacífico de Nicaragua, Honduras y El Salvador) y 2 (vertiente Pacífica de Costa Rica) están más relacionadas entre sí. El área 3 (vertiente Caribe de Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá) está más alejada de las otras dos, lo que indica una historia biogeográfica más antigua y diferenciada.
- La hipótesis del BPA con provincias biogeográficas postula que la provincia de Puntarenas-Chiriquí es el área hermana de Guatuso-Talamanca y Mosquito es el

área hermana de la provincia Chocó-Darién, de la cual se separaron Tierras Bajas del Pacífico y Tierras Altas de Chiapas.

- La hipótesis del BPA de ensambles herpetofaunísticos señala que el ensamble de Tierras Bajas Orientales y Occidentales es el área basal, de la cual se separaron primero Talamanca y luego, en un evento conjunto, Tierras Bajas Occidentales y Panamá.
- El PAE y BPA de provincias biogeográficas, identificaron como áreas hermanas a Puntarenas-Chiriquí y Guatuso-Talamanca.
- El PAE y BPA de ensambles herpetofaunísticos proponen a Talamanca como el área hermana de Tierras Bajas Orientales y Occidentales.
- Los tres BPA muestran una diversificación de la biota centroamericana como resultado de una compleja serie de eventos de vicarianza y dispersión, repetidos en el tiempo, entre y dentro de Centroamérica, donde el levantamiento del Istmo de Panamá tuvo un papel importante.
- La combinación de análisis de trazos, análisis de parsimonia de endemismos (PAE) y análisis de parsimonia de Brooks (BPA) permitió un análisis biogeográfico exhaustivo. Cada método, con sus fortalezas y debilidades, se complementa al ser usado en conjunto, permitiendo una interpretación holística de la historia de las áreas.

RECOMENDACIONES

- Utilizar más taxones para definir las áreas de endemismos con cuadrantes de $1/2^\circ \times 1/2^\circ$ latitud-longitud y aumentar el área de estudio a nivel del Neotrópico.
- Definir áreas de endemismo usando cuadrantes de mayor tamaño ($1^\circ \times 1^\circ$, $2^\circ \times 2^\circ$, $5^\circ \times 5^\circ$ latitud-longitud) para permitan hacer comparaciones con estudios similares.
- Promover la publicación de secuencias en GenBank de especies raras y endémicas para robustecer las filogenias y facilitar la comparación de hipótesis filogenéticas y biogeográficas.

LITERATURA CITADA

- Andrade-Díaz, M. S., Hibbard, T. N., y Díaz-Gómez, J. M. (2017). Identifying endemism areas: an example using neotropical lizards. *South American Journal of Herpetology*, 12(1), 61-75.
- Chen, Y. (2009). Conservation biogeography of the snake family Colubridae of China. *North-Western Journal of Zoology*, 5(2), 251-262.
- Bagley, J. C., y Johnson, J. B. (2014). Phylogeography and biogeography of the lower Central American Neotropics: diversification between two continents and between two seas. *Biological Reviews*, 89(4), 767-790.
- Brooks, D. R. (1985). Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 660-680.
- Brooks, D. R. (1990). Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology*, 39(1), 14-30.
- Bussing, W. A. (1985). Patterns of distribution of the Central American ichthyofauna. En: *The great American biotic interchange* (pp. 453-473). Boston, MA: Springer US.
- Cadle, J. E. (1985). The Neotropical colubrid snake fauna (Serpentes: Colubridae): lineage components and biogeography. *Systematic Zoology*, 34(1), 1-20.
- Cadle, J. E., y Greene, H. W. (1993). Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. En: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. (Ricklefs, R. E. y Schluter, D., eds.). University of Chicago Press, Chicago, 281-293.
- Campbell, J. A. (1999). Distribution patterns of amphibians in Middle America. En: *Patterns of distribution of amphibians. A global perspective* (W. E. Duellman, ed.), John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Castoe T. A., Daza J. M., Smith E. N., Sasa M. M., Kuch U., Campbell J. A., Chippindale P. T., y Parkinson, C. L. (2009). Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus

- of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography*. 36:88–103.
- Cavalcanti, M. J. (2009). Croizat: A software package for quantitative analysis in panbiogeography. *Biogeografía*, 4, 4-6.
- Concheiro-Pérez, G. A., Rícan, O., Ortí, G., Bermingham, E., Doadrio, I., y Zardoya, R. (2007). Phylogeny and biogeography of 91 species of heroine cichlids (Teleostei: Cichlidae) based on sequences of the cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(1), 91-110.
- Contreras-Medina, R. (2006). Los métodos de análisis biogeográfico y su aplicación a la distribución de las gimnospermas en México. *Interciencia*, 31(3), 176-182.
- Cracraft, J. (1994). Species diversity, biogeography and the evolution of biotas. *American Zoologist*, 34: 33–47.
- Craw, R. (1988). *Panbiogeography: Method and synthesis in biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions* (A. A. Myers y P. S. Giller eds.). Chapman y Hall: Londres y New York, 405-435 pp.
- Crisci, J. V. y Morrone, J. J. (1992). Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales en biogeografía histórica. *Ciencias*. Número especial 6:87-97.
- Crisci, J. V. (2001). The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28(2), 157-168.
- Croizat L (1958) *Panbiogeography*, Publicado por el autor. Caracas, Venezuela. 1731 pp.
- Da Motta Portillo, J. T., Rêgo Azevedo, J. A., Barbo, F. E., y Sawaya, R. J. (2024). Opposite latitudinal gradients for species richness and phylogenetic diversity of endemic snakes in the Atlantic Forest. *Current Zoology*, XX:1-9.
- Daza, J. M., Castoe, T. A., y Parkinson, C. L. (2010). Using regional comparative phylogeographic data from snake lineages to infer historical processes in Middle America. *Ecography*, 33(2), 343-354.

- Devitt, T. J. (2006). Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic–Neotropical transition. *Molecular Ecology*, 15(14), 4387-4407.
- Duno-de Stefano, R., Can-Itza, L. L., Rivera-Ruiz, A., y Calvo-Irabién, L. M. (2012). Regionalización y relaciones biogeográficas de la Península de Yucatán con base en los patrones de distribución de la familia Leguminosae. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(4), 1053-1072.
- Echeverría-Londoño, S. y Miranda-Esquivel, D. R. (2011). MartiTracks: A Geometrical Approach for Identifying Geographical Patterns of Distribution. *PLoS One* 6(4): e18460.
- Echeverry, A., y Morrone, J. J. (2010). Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: an analysis of Caribbean plant taxa. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(4), 961-976.
- Echeverry, A., y Morrone, J. J. (2013). Generalized tracks, area cladograms and tectonics in the Caribbean. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1619-1637.
- Escalante, T., Martínez-Salazar, E. A., Falcón-Ordaz, J., Linaje, M., y Guerrero, R. (2011). Análisis panbiogeográfico de *Vexillata* (Nematoda: Ornithostrongylidae) y sus huéspedes (Mammalia: Rodentia). *Acta Zoológica Mexicana*, 27(1), 25-46.
- Escalante Espinosa, T. y Morrone, J. J. (2003). ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismos?, pp. 167-172. En: Morrone, J.J. y J. Llorente (eds.). *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Espinosa Organista, D, Aguilar, C. y Escalante, T. (2001). Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. Pp. 31-38, en: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (J Llorente y JJ Morrone, eds.). Facultad de Ciencias, UNAM (Universidad Nacional Autónoma de México), México, D.F.
- Figueroa, A., McKelvy, A. D., Grismer, L. L., Bell, C. D., y Lailvaux, S. P. (2016). A species-level

- phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PloS one*, 11(9), e0161070.
- Flores-Villela, O. (1993). Herpetofauna of Mexico: distribution and endemism. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, 253-280.
- Flores-Villela, O. y Martínez-Salazar, E. A. (2009). Explicación histórica del origen de la herpetofauna de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 817- 833.
- Flores-Villela, O., y García-Vázquez, U. O. (2014). Biodiversity of reptiles in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. 85, 467-475.
- Flores-Villela, O. y Goyenechea, I. (2001). A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. En: *Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation*, (Eds.) J. Johnson, R. Webb y O. Flores-Villela (eds.). University of Texas, El Paso, 171-181.
- García-Marmolejo, G., Escalante, T. y Morrone, J. J. (2008) Establecimiento de prioridades para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México. *Mastozoología Neotropical*, 15, 41–65.
- Gentry, A.R. (1982) Phytogeographic patterns as evidence for a Choco refuge. *Biological diversification in the tropics* (G.T. Prance, Ed.), pp. 112–136. Columbia University Press, Princeton, NJ, USA.
- Goldani, A., Carvalho, G. S., y Bicca-Marques, J. C. (2006). Distribution patterns of Neotropical primates (Platyrrhini) based on Parsimony Analysis of Endemicity. *Brazilian Journal of Biology*, 66, 61-74.
- Goloboff, P. A. 1993. NONA, Version 2.0.
- Goyenechea, I., Villela, O. F., y Morrone, J. J. (2001). Introducción a los fundamentos y métodos de la biogeografía cladística. En: Llorente-Bouquets, J., Morrone, J. J. (Eds), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias. UNAM, Ciudad de México,

pp. 225-243.

- Graham, C. H., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C., y Peterson, A. T. (2004). New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in ecology & evolution*, 19(9), 497-503.
- Grazziotin, F. G., Zaher, H., Murphy, R. W., Scrocchi, G., Benavides, M. A., Zhang, Y. P., y Bonatto, S. L. (2012). Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics*, 28(5), 437-459.
- Grehan, J. 1988. Biogeographic homology: Ratites and the southern beeches. *Rivista Di Biologia- biology Forum* 81(4): 577-587.
- Guedes, T. B., Sawaya, R. J., Zizka, A., Laffan, S., Faurby, S., Pyron, R. A., Bernils, R. S., Jansen, M., Passos, P., Prudente, A. L. C., Cisneros-Heredia, D. F., Braz, H. B., Nogueira, C. y Antonelli, A. (2018). Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. *Global Ecology and Biogeography*, 27(1), 14-21.
- Hafner, M.S. (1991) Evolutionary genetics and zoogeography of Middle American pocket gophers, genus *Orthogeomys*. *Journal of Mammalogy*, 72, 1–10.
- Halas, D., Zamparo, D., y Brooks, D. R. (2005). A historical biogeographical protocol for studying biotic diversification by taxon pulses. *Journal of Biogeography*, 32(2), 249-260.
- Heads, M. (2004) What is a node? *Journal of Biogeography*, 31, 1883–1891.
- Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Montiel-Canales, G., y Cruz-Elizalde, R. (2017). Historical and ecological biogeography of the genus *Crotalus* in Mexico. *Herpetological Journal*, 27(1).
- Herrera-Vásquez, J., Bussing, W., y Villalobos, F. (2008). Panbiogeographical analysis of Costa Rican freshwater fishes. *Revista de Biología Tropical*, 56(1), 165-170.
- Humphries, C. J. (1982). Vicariance biogeography in Mesoamerica. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 444-463.

- Iturralde-Vinent, M., y MacPhee, R. D. (1999). Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 238:1-95.
- Johnson, J. D., Mata-Silva, V., y Wilson, L. D. (2015). A conservation reassessment of the Central American herpetofauna based on the EVS measure. *Amphibian y Reptile Conservation* 9 (2): 1-94.
- Köhler, G. (2008). *Reptiles of Central America*. Second Edition. Offenbach: Herpeton Verlag. Germany.
- Köhler, G. (2011). *Amphibians of Central America*. First Edition. Herpeton. Offenbach: Herpeton Verlag. Germany.
- Lee, M. S., Hugall, A. F., Lawson, R., y Scanlon, J. D. (2007). Phylogeny of snakes (Serpentes): combining morphological and molecular data in likelihood, Bayesian and parsimony analyses. *Systematics and Biodiversity*, 5(4), 371-389.
- Leenders, T. (2019). *Reptiles of Costa Rica: a field guide*. Comstock Publishing Associates.
- Liria, J., y Navarro, J. C. (2007). Áreas de endemismo en *Haemagogus* (diptera, Culicidae). *Darwiniana*, 45(Sup), 43-45.
- Llorente, J., y Espinosa, D. (1991). Una síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia*, 42(3), 295-312.
- Löwenberg-Neto, P., y De Carvalho, C. J. B. (2009). Areas of endemism and spatial diversification of the Muscidae (Insecta: Diptera) in the Andean and Neotropical regions. *Journal of Biogeography*, 36(9), 1750-1759.
- Luna Vega, I. y Alcántara, O. (2002) Placing the Mexican cloud forests in a global context: a track analysis based on vascular plant genera. *Biogeographica*, **78**, 1–14.
- Luna Vega, I. y Alcántara Ayala, O. (2003). Análisis de simplicidad de endemismos (PAE) para establecer un modelo de de vicarianza preliminar del bosque mesófilo de montaña

- mexicano. En: Llorente-Bouquets, J., Morrone, J. J. (Eds), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias. UNAM, Ciudad de México, pp. 225-243.
- Mahecha-Jiménez, O., Pyrcz, T. W. y Realpe, E. (2011). Biogeografía de los géneros *Corades* Doubleday 1849, *Lymanopoda* Westwood 1851, *Pronophila* Doubleday 1849, *Daedalma* Hewitson 1858 y *Manerebia* Staudinger 1897 (Nymphalidae: Satyrinae: Pronophilina) en los Andes colombianos - áreas de endemismos y patrones de distribución. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Colombia. Disponible en: <http://hdl.handle.net/1992/11836>
- Marshall, C. J., y Liebherr, J. K. (2000). Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of biogeography*, 27(1), 203-216.
- Marshall, J. S. (2007). The geomorphology and physiographic provinces of Central America. *Central America: geology, resources and hazards*, 1, 75-121.
- Mendoza, A. M., Bolívar-García, W., Vázquez-Domínguez, E., Ibáñez, R., y Olea, G. P. (2019). The role of Central American barriers in shaping the evolutionary history of the northernmost glassfrog, *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Anura: Centrolenidae). *PeerJ*, 7, e6115.
- Mercado Gómez, J. D., y Escalante, T. (2019). Areas of endemism of the Neotropical species of Capparaceae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126(3), 507-520.
- Mielke, C. G., Grehan, J. R., y Monzon-Sierra, J. (2020). Taxonomic revision of *Schausiana* Viette with two new species from Guatemala and notes on biogeography and correlated tectonics (Lepidoptera: Hepialidae). *Zootaxa*, 4860(1), 67-91.
- Miguez-Gutiérrez, A., Castillo, J., Márquez, J., y Goyenechea, I. (2013). Biogeografía de la Zona de Transición Mexicana con base en un análisis de árboles reconciliados. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(1), 215-224.
- Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J. C., Valencia, V., Ayala, C., Pérez Ángel, L. C., Rodríguez-Parra, L. A., Ramírez, V. y Niño, H. (2015). Middle Miocene

- closure of the Central American seaway. *Science*, 348(6231), 226-229.
- Montiel-Canales, G., Mayer-Goyenechea, I. G., Fernández-Badillo, L., y Castillo Cerón, J. M. (2016). Evaluación de AE y PAE para identificar trazos generalizados, a partir de las serpientes del estado de Hidalgo, México. *Revista de Biología Tropical*, 64(4), 1611-1624.
- Morrone, J. J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic biology*, 43(3), 438-441.
- Morrone, J. J. (1997). Biogeografía cladística: conceptos básicos. *Arbor*. 158:(623-624): 377-392.
- Morrone, J. J. (2000). *Sistemática, biogeografía, evolución: los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. UNAM, México.
- Morrone, J. J. (2001). *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales & Tesis SEA 3, Zaragoza. 148 pp.
- Morrone, J. J. (2002). Presentación sintética de un nuevo esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe. *Proyecto de Red Iberoamérica de Biogeografía y Entomología Sistemática PRIBES*, 2, 267-275.
- Morrone, J. J. (2004). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología* 48(2): 149-162.
- Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76(2), 207-252.
- Morrone, J. J. (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51, 467-494.
- Morrone, J. J. (2007). Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80(4), 509-520.

- Morrone, J. J. (2009). *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. Columbia University Press, New York.
- Morrone, J. J. (2013). Biogeografía evolutiva: un enfoque integrativo. *Darwinismo, Biología y Sociedad. Publisher: Ediciones Doce Calles Editors*, 137-143.
- Morrone, J. J. (2014a). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1-110.
- Morrone, J. J. (2014b). Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography*, 41(5), 842-854.
- Morrone, J. J. (2017). *Neotropical biogeography: regionalization and evolution*. CRC Press, Taylor & Francis Group. Boca Raton, FL, USA.
- Morrone, J. J., y Crisci, J. V. (1995). Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26(1), 373-401.
- Morrone, J. J., y Escalante, T. (2002). Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography*, 29(8), 1095-1104.
- Morrone, J. J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M., y Mercado-Gómez, J. D. (2022). Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 94, e20211167.
- Morrone, J.J., Espinosa, D. y Llorente, J. (1996). *Manual de Biogeografía Histórica*. UNAM, México.
- Morrone, J. J., y Márquez, J. (2001). Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, 28(5), 635-650.
- Morrone, J. J., y Ruggiero, A. (2000). Como planificar un análisis biogeográfico. *Dugesiana*, 7(2).
- Myers, A. A. y Giller, P. S. (eds.) (1988). *Analytical biogeography. An integrated approach to the*

study of animal and plant distributions. Chapman y Hall, London y New York.

Müller, P. (1973). *The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm: A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes*. Vol. 2, pp. 244. Junk, The Hague.

Nelson, G. (1973). Comments on Leon Croizat's biogeography. *Systematic Zoology*, 22(3), 312-320.

Nelson, G. (1974). Historical biogeography: an alternative formalization. *Systematic Zoology*, 23(4), 555-558.

Nelson, G. y Platnick, N. I. (1981). *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.

Nicholson, K. E. (2005). Historical biogeographic relationships within the tropical lizard genus *Norops*. Donnelly, M. A., Crother, B. I., Guyer, C., Wake, M. H., & White, M. E. (Eds). *Ecology and evolution in the tropics: a herpetological perspective*, 284-305.

Nixon, K. C. (2002). Winclada Version 1.00.08 Cornell University, Ithaca, New York, United States of America.

Obando, V. y Herrera, Á. (2010). *Conocimiento y conservación de la biodiversidad en Centroamérica*. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

Ochoa-Ochoa, L. M., Campbell, J. A., y Flores-Villela, O. A. (2014). Patterns of richness and endemism of the Mexican herpetofauna, a matter of spatial scale? *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(2), 305-316.

Ochoa Ochoa, L. M. y Flores-Villela, O. (2006). *Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana*. UNAM-Conabio, México. 211 p.

O'Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S. A., Cione, A. L., Collins, L. S., de Queiroz, A., Farris, D. W., Norris, R. D., Stallard, R. F., Woodburne, M. O., Aguilera, O., Aubry, M-P, Berggren, W. A., Budd, A. F., Cozzuol, M. A., Coppard, S.

- E., Duque-Caro, H., Finnegan, S., Gasparini, G. M., Grossman, E. L., Johnson, K. G., Keigwin, L. D., Knowlton, N., Leigh, E. G., Leonard-Pingel, J. S., Marko, P. B., Pyenson, N. D., Rachello-Dolmen, P. G., Soibelzon, E., Soibelzon, L., Todd, J. A., Vermeij, G. J., y Jackson, J. B. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, 2(8), e1600883.
- Ouvernay, D., Ferreira, I., y Morrone, J. J. (2018). Areas of endemism of hummingbirds (Aves: Apodiformes: Trochilidae) in the Andean and Neotropical regions. *Zoologia (Curitiba)*, 35, e13673.
- Page, R. (1987). Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology* 36:1-17.
- Perdices, A., Bermingham, E., Montilla, A., y Doadrio, I. (2002). Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25(1), 172-189.
- Perdices, A., Doadrio, I., y Bermingham, E. (2005). Evolutionary history of the synbranchid eels (Teleostei: Synbranchidae) in Central America and the Caribbean islands inferred from their molecular phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(2), 460-473.
- Pérez Gutiérrez, L. A. (2007). Biogeografía histórica del Chocó: una perspectiva panbiogeográfica. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Colombia. Disponible en: <https://repositorio.uniandes.edu.co/home>
- Pinto-Sánchez, N. R., Ibáñez, R., Madriñán, S., Sanjur, O. I., Bermingham, E., y Crawford, A. J. (2012). The great American biotic interchange in frogs: multiple and early colonization of Central America by the South American genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(3), 954-972.
- Pliscoff Varas, P. A. (2002). Priorización de áreas para fortalecer la conservación de la flora arbórea nativa en la zona mediterránea de Chile. Tesis de Maestría. Universidad de Chile, Chile.
- Posadas, P. 1996. Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: A study applying

- Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). *Biogeographica*, 72(4): 161-177.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., Colli, G. R., De Oca, A. N. M., Vitt, L. J., Kuczynski, C. A., y Wiens, J. J. (2011). The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58(2), 329-342.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., y Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 1-54.
- Quijano-Abril, M. A., Callejas-Posada, R., y Miranda-Esquivel, D. R. (2006). Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). *Journal of Biogeography*, 33(7), 1266-1278.
- Quijano-Abril, M. A., Mejía-Franco, F. G., y Callejas-Posada, R. (2014). Análisis panbiogeográfico de *Enckea* (Piperaceae), un pequeño clado de bosques secos en la filogenia de un gran género de bosques húmedos. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(1), 98-107.
- Román-Valencia, C., y Vanegas-Ríos, J. A. (2009). Análisis filogenético y biogeográfico de las especies del género *Bryconamericus* (Characiformes, Characidae) de la baja América Central. *Caldasia*, 31(2), 393-406.
- Ron, S. R. (2000). Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71(3), 379-402.
- Rosen, D. E. (1975). A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Biology*, 24(4), 431-464.
- Rosen, D. (1988). From fossils to earth history: applied historical biogeography. En *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (Eds.) Myers, A.A. y P.S. Giller), pp. 437–481. Chapman and Hall, London and New York.

- Rovito, S. M., Parra-Olea, G., Recuero, E., y Wake, D. B. (2015). Diversification and biogeographical history of Neotropical plethodontid salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 175(1), 167-188.
- Sánchez Osés, C., y Pérez-Hernández, R. (2005). Historia y tabla de equivalencias de las propuestas de subdivisiones biogeográficas de la región Neotropical. En: Llorente, J., y Morrone, J. J. (Eds). *Regionalización biogeográfica en iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII. I-CYTED)*, 145.
- Savage, J. M. (1966). The Origins and History of the Central American Herpetofauna. *Copeia* 1966 (4).
- Savage, J. M. (1982). The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance?. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 69 (3): 464-547.
- Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. University of Chicago press.
- Sigrist, M. S., y Carvalho, C. J. B. D. (2008). Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE): the Neotropical region and the Atlantic Forest. *Biota Neotropica*, 8, 33-42.
- Solórzano, A. (2022). *Serpientes de Costa Rica: distribución, taxonomía e historia natural*. Segunda Edición. San José, Costa Rica.
- Stanley, L., Murray, C. M., Murray, J. J., y Crother, B. I. (2021). Areas of endemism of Jamaica: Inferences from Parsimony Analysis of Endemism based on amphibian and reptile distributions. *Biogeographia. The Journal of Integrative Biogeography*, 36.
- Stehli, F. G. y Webb, S. D. (eds) (1985) *The great American biotic interchange*. Topics in geobiology. Plenum Press, New York.
- Townsend, T. M., Larson, A., Louis, E., y Macey, J. R. (2004). Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the

squamate tree. *Systematic Biology*, 53(5), 735-757.

Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R. y Hošek, J. (eds.) (2024). The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org> [18 septiembre 2024].

Vanzolini, P. E., y Heyer, W. R. (1985). The American herpetofauna and the interchange. In: Stehli F.G. y Webb S.D. (Eds). *The Great American Biotic Interchange* (pp. 475-487). Boston, MA: Springer US.

Vargas, J. M. (1992). Un ensayo en torno al concepto de Biogeografía. En: J. M. Vargas, R. Real y A. Antúnez (Eds.). *Objetivos y métodos biogeográficos: Aplicaciones en Herpetología*. Monografías de Herpetología Volumen 2, Asociación Herpetológica Española, Valencia.

Velásquez J, González L. A., Bonilla-Rivero A. y López-Rojas, H. (2012) Análisis panbiogeográfico de los lagartos en Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela* 72, 69–89.

Vidal, N., Delmas, A. S., David, P., Cruaud, C., Couloux, A., y Hedges, S. B. (2007). The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies*, 330(2), 182-187.

Vidal, N., Dewynter, M., y Gower, D. J. (2010). Dissecting the major American snake radiation: a molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes Rendus Biologies*, 333(1), 48-55.

Vidal, N., y Hedges, S. B. (2005). The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus. Biologies*, 328(10-11), 1000-1008.

Villalobos, F. (2013). Tree squirrels: A key to understand the historic biogeography of Mesoamerica?. *Mammalian Biology*, 78, 258-266.

Warren, B. R. y Crother, B. J. (2001). Métodos en Biogeografía cladística: El ejemplo del Caribe. En: Llorente-Bousquets J. y Morrone, J. J. (Eds). *Introducción a la biogeografía en*

Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México. p. 233-243.

Webb, S. D. (1997). The great American faunal interchange. En: *Central America: a natural and cultural history* (Ed.) Coates, A. G. pp. 97–122. Yale University Press, New Haven, CT, USA.

Webb, S. D. (2006). The great american biotic interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93(2), 245-257.

Wiley, E. O. (1987). Methods in vicariance biogeography. En: *Systematics and evolution: a matter of biodiversity*. (Ed.) P. Hovenkamp, pp. 283-306. Institute of Systematic Botany, University of Utrecht.

Wilson, L. D., V. Mata-Silva, y Johnson, J. D. (2013a). A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian y Reptile Conservation* 7:1–47.

Wilson, L. D., J. D. Johnson, y Mata-Silva, V. (2013b). A conservation reassessment of the amphibians of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian y Reptile Conservation* 7: 97–127.

Wittmer, W. (1984). iiber die gattungen AbZechrus Waterh. und Thcumanus Pic (Coleoptera, Malachiidae) 37. Beitrag zur Kenntnis der neotropischen Fauna. *Entomologica Brasiliensia* 9: 226-243.

Zaher, H., Grazziotin, F. G., Cadle, J. E., Murphy, R.W., Moura-Leite, J. C. D., y Bonatto, S. L. (2009). Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49, 115-153.

Zaher, H., Grazziotin, F. G., Graboski, R., Fuentes, R. G., Sánchez-Martinez, P., Montingelli, G. G., Zhang, Y. P. y Murphy, R. W. (2012). Phylogenetic relationships of the genus *Sibynophis* (Serpentes: Colubroidea). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 52, 141-149.

Zaher, H.; Murphy, R. W.; Arredondo, J. C.; Graboski, R.; Machado-Filho, P. R.; Mahlow, K.;

Montingelli, G. G.; Bottallo-Quadros, A.; Orlov, N. L.; Wilkinson, M.; Zhang, Y-P. y Grazziotin, F. G. (2019). Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PLoS ONE*, 14: e0216148.

Zandee, M. y Roos, M. C. (1987). Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3:305-332.

Zunino, M., y Zullini, A. (2003). *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución* (Vol. 259). México: Fondo de Cultura Económica.

ANEXO

Cuadro 1. Lista de especies incluidas en las matrices de datos.

Nº	Especie y autor	Familia
0	<i>Adelphicos daryi</i> Campbell y Ford, 1982	Dipsadidae
1	<i>Adelphicos ibarrorum</i> Campbell y Brodie, 1988	Dipsadidae
2	<i>Adelphicos veraepacis</i> Stuart, 1941	Dipsadidae
3	<i>Atractus darienensis</i> Myers, 2003	Dipsadidae
4	<i>Atractus depressiocellus</i> Myers, 2003	Dipsadidae
5	<i>Atractus hostilitractus</i> Myers, 2003	Dipsadidae
6	<i>Atractus imperfectus</i> Myers, 2003	Dipsadidae
7	<i>Chapinophis xanthocheilus</i> Campbell y Smith, 1998	Dipsadidae
8	<i>Coniophanes joanae</i> Myers, 1966	Dipsadidae
9	<i>Crisantophis nevermanni</i> (Dunn, 1937)	Dipsadidae
10	<i>Cubophis brooksi</i> (Barbour, 1914)	Dipsadidae
11	<i>Dendrophidion apharocybe</i> Cadle, 2012	Colubridae
12	<i>Dendrophidion crybelum</i> Cadle, 2012	Colubridae
13	<i>Dendrophidion paucicarinatum</i> Cope, 1894	Colubridae
14	<i>Dendrophidion rufiterminorum</i> Cadle y Savage, 2012	Colubridae
15	<i>Dipsas aparatiritos</i> Ray, Sánchez-Martínez, Batista, Mulcahy, Sheehy III, Smith, Pyron y Arteaga, 2023	Dipsadidae
16	<i>Dipsas articulata</i> (Cope, 1868)	Dipsadidae

17	<i>Dipsas bicolor</i> (Günther, 1895)	Dipsadidae
18	<i>Dipsas nicholsi</i> (Dunn, 1933)	Dipsadidae
19	<i>Dipsas tenuissima</i> Taylor, 1954	Dipsadidae
20	<i>Drymobius melanotropis</i> (Cope, 1876)	Colubridae
21	<i>Enulius bifoventatus</i> McCranie y Köhler, 1999	Dipsadidae
22	<i>Enulius roatanensis</i> McCranie y Köhler, 1999	Dipsadidae
23	<i>Geophis bellus</i> Myers, 2003	Dipsadidae
24	<i>Geophis brachycephalus</i> (Cope, 1871)	Dipsadidae
25	<i>Geophis championi</i> Boulenger, 1894	Dipsadidae
26	<i>Geophis damiani</i> Wilson, McCranie y Williams, 1998	Dipsadidae
27	<i>Geophis downsi</i> Savage, 1981	Dipsadidae
28	<i>Geophis dunni</i> Schmidt, 1932	Dipsadidae
29	<i>Geophis fulvoguttatus</i> Mertens, 1952	Dipsadidae
30	<i>Geophis godmani</i> Boulenger, 1894	Dipsadidae
31	<i>Geophis hoffmanni</i> (Peters, 1859)	Dipsadidae
32	<i>Geophis nephodrymus</i> Townsend y Wilson, 2006	Dipsadidae
33	<i>Geophis ruthveni</i> Werner, 1925	Dipsadidae
34	<i>Geophis talamancae</i> Lips y Savage, 1994	Dipsadidae
35	<i>Geophis tectus</i> Savage y Watling, 2008	Dipsadidae
36	<i>Geophis zeledoni</i> Taylor, 1954	Dipsadidae
37	<i>Hydromorphus concolor</i> Peters, 1859	Dipsadidae
38	<i>Hydromorphus dunni</i> Slevin, 1942	Dipsadidae

39	<i>Imantodes phantasma</i> Myers, 1982	Dipsadidae
40	<i>Leptodeira rhombifera</i> Günther, 1872	Dipsadidae
41	<i>Leptodeira rubricata</i> (Cope, 1983)	Dipsadidae
42	<i>Leptodrymus pulcherrimus</i> (Cope, 1874)	Colubridae
43	<i>Leptophis nebulosus</i> Oliver, 1942	Colubridae
44	<i>Mastigodryas alternatus</i> (Bocourt, 1884)	Colubridae
45	<i>Mastigodryas dorsalis</i> (Bocourt, 1890)	Colubridae
46	<i>Ninia celata</i> McCranie y Wilson, 1995	Dipsadidae
47	<i>Ninia espinali</i> McCranie y Wilson, 1995	Dipsadidae
48	<i>Ninia maculata</i> (Peters, 1861)	Dipsadidae
49	<i>Ninia pavimentata</i> (Bocourt, 1883)	Dipsadidae
50	<i>Ninia psephota</i> (Cope, 1876)	Dipsadidae
51	<i>Omoadiphas aurula</i> Köhler, Wilson y McCranie, 2001	Dipsadidae
52	<i>Omoadiphas cannula</i> Mccranie y Cruz-Díaz, 2010	Dipsadidae
53	<i>Omoadiphas texiguatensis</i> McCranie y Castañeda, 2004	Dipsadidae
54	<i>Oxybelis koehleri</i> Jadin, Blair, Orlofske, Jowers, Rivas, Vitt, Ray, Smith y Murphy, 2020	Colubridae
55	<i>Oxybelis vittatus</i> (Girard, 1854)	Colubridae
56	<i>Oxybelis wilsoni</i> Villa y McCranie, 1995	Colubridae
57	<i>Rhadinaea calligaster</i> (Cope, 1876)	Dipsadidae

58	<i>Rhadinaea pulveriventris</i> Boulenger, 1896	Dipsadidae
59	<i>Rhadinaea sargenti</i> Dunn y Bailey, 1939	Dipsadidae
60	<i>Rhadinaea stadelmani</i> Stuart y Bailey	Dipsadidae
61	<i>Rhadinaea vermiculaticeps</i> (Cope, 1860)	Dipsadidae
62	<i>Rhadinella anacoreta</i> (Smith y Campbell, 1994)	Dipsadidae
63	<i>Rhadinella hempsteadae</i> (Stuart y Bailey, 1941)	Dipsadidae
64	<i>Rhadinella lisyae</i> McCranie, 2017	Dipsadidae
65	<i>Rhadinella montecristi</i> (Mertens, 1952)	Dipsadidae
66	<i>Rhadinella pegosalyta</i> (McCranie, 2006)	Dipsadidae
67	<i>Rhadinella pilonaorum</i> (Stuart, 1954)	Dipsadidae
68	<i>Rhadinella rogerromani</i> (Köhler y McCranie, 1999)	Dipsadidae
69	<i>Rhadinella serperaster</i> (Cope, 1871)	Dipsadidae
70	<i>Rhadinella tolpanorum</i> (Holm y Cruz, 1994)	Dipsadidae
71	<i>Rhadinella xerophylla</i> Ariano-Sánchez y Campbell, 2018	Dipsadidae
72	<i>Scolecophis atrocinctus</i> (Schlegel, 1837)	Dipsadidae
73	<i>Sibon argus</i> (Cope, 1876)	Dipsadidae
74	<i>Sibon annulatus</i> (Gunther, 1872)	Dipsadidae
75	<i>Sibon canopy</i> Arteaga y Batista, 2023	Dipsadidae
76	<i>Sibon carri</i> (Shreve, 1951)	Dipsadidae
77	<i>Sibon lamari</i> Solórzano, 2002	Dipsadidae
78	<i>Sibon longifrenis</i> (Stejneger, 1909)	Dipsadidae

79	<i>Sibon miskitus</i> McCranie, 2006	Dipsadidae
80	<i>Sibon noalamina</i> Lotzkat, Hertz y Köhler, 2012	Dipsadidae
81	<i>Sibon perissostichon</i> Köhler, Lotzkat y Hertz, 2010	Dipsadidae
82	<i>Tantilla albiceps</i> Barbour, 1925	Colubridae
83	<i>Tantilla armillata</i> Cope, 1876	Colubridae
84	<i>Tantilla bairdi</i> Stuart, 1941	Colubridae
85	<i>Tantilla berguidoi</i> Batista, Mebert, Lotzkat y Wilson, 2016	Colubridae
86	<i>Tantilla brevicauda</i> Mertens, 1952	Colubridae
87	<i>Tantilla excelsa</i> McCranie y Smith, 2017	Colubridae
88	<i>Tantilla gottei</i> McCranie y Smith, 2017	Colubridae
89	<i>Tantilla hendersoni</i> Stafford, 2004	Colubridae
90	<i>Tantilla jani</i> (Günther, 1895)	Colubridae
91	<i>Tantilla lempira</i> Wilson y Mena, 1980	Colubridae
92	<i>Tantilla lydia</i> Antúñez-Fonseca, Castro, España, Townsend y Wilson, 2020	Colubridae
93	<i>Tantilla olympia</i> Townsend, Wilson, Medina-Flores y Herrera-B, 2013	Colubridae
94	<i>Tantilla psittaca</i> McCranie, 2011	Colubridae
95	<i>Tantilla ruficeps</i> (Cope, 1894)	Colubridae
96	<i>Tantilla stenigrammi</i> McCranie y Smith, 2017	Colubridae
97	<i>Tantilla taeniata</i> (Bocourt, 1883)	Colubridae
98	<i>Tantilla tecta</i> Campbell y Smith, 1997	Colubridae
99	<i>Tantilla tritaeniata</i> Smith y Williams, 1966	Colubridae

100	<i>Tantilla vermiformis</i> (Hallowell, 1861)	Colubridae
101	<i>Trimetopon barbouri</i> Dunn, 1930	Dipsadidae
102	<i>Trimetopon gracile</i> (Günther, 1872)	Dipsadidae
103	<i>Trimetopon pliolepis</i> Cope, 1894	Dipsadidae
104	<i>Trimetopon simile</i> Dunn, 1930	Dipsadidae
105	<i>Trimetopon slevini</i> Dunn, 1940	Dipsadidae
106	<i>Trimetopon viquezi</i> Dunn, 1937	Dipsadidae
107	<i>Trimorphodon quadruplex</i> Smith, 1941	Dipsadidae
108	<i>Urotheca guentheri</i> (Dunn, 1938)	Dipsadidae
109	<i>Urotheca myersi</i> Savage y Lahanas, 1989	Dipsadidae
110	<i>Urotheca pachyura</i> (Cope, 1875)	Dipsadidae

Cuadro 2. Matriz de datos (presencia/ausencia) de las especies de serpientes de la Colubridae y Dipsadidae endémicas en Centroamérica por cuadrante de 1/2°x1/2° latitud-longitud.

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

Cuadro 3. Matriz de datos (presencia/ausencia) de las especies de serpientes de la familia Colubridae y Dipsadidae endémicas en Centroamérica por provincias biogeográficas.

[illegible]

Cuadro 4. Matriz de datos (presencia/ausencia) de las especies de serpientes de la Colubridae y Dipsadidae endémicas en Centroamérica por ensambles herpetofaunísticos.

[illegible]

Cuadro 5. Áreas correspondientes a las especies de Colubridae y Dipsadidae endémicas de Centroamérica representadas en filogenias publicadas.

Especie	Cuadrante 1/2° x 1/2°	Provincia biogeográfica	Ensamble herpetofaunístico
<i>Crisantophis nevermanni</i>	121, 132, 134, 152, 161, 168, 173, 180, 181, 188	TACHi, TBP, Gua-Tal,Pun-Chi	TBOO, TBO
<i>Dipsas articulata</i>	176, 177, 181, 182, 191, 193, 204, 211, 213, 219	Pun-Chi, Gua-Tal, Cho-Dar	TBOO, Tal, Pa
<i>Geophis godmani</i>	182, 189, 210	Pun-Chi, Gua-Tal	Tal
<i>Hydromorphus concolor</i>	48, 63, 89, 90, 137, 174, 177, 188, 191, 199, 204, 210, 213, 222, 214, 216, 218	Gua-Tal, Pun-Chi, Mos, TACHi, TBP	TBOO
<i>Leptodeira rubricata</i>	186, 187, 188, 196, 223	Pun-Chi	TBOO, TBO
<i>Sibon annulatus</i>	70, 71, 73, 125, 138, 169, 170, 172, 174, 181, 182, 183, 184, 189, 190, 191, 198, 199, 200	TACHi, Mos, Gua-Tal, Cho-Dar	TBOO, Tal
<i>Sibon noalamina</i>	211, 213	Gua-Tal	Tal
<i>Tantilla ruficeps</i>	181, 183, 188, 203, 210, 214, 217	TACHi, TBP, Pun-Chi, Gua-Tal	TBOO, Pa, TBO
<i>Trimetopon gracile</i>	181, 183, 189	Gua-Tal, Pun-Chi	Tal

Cuadro 6. Cladogramas en formato Newick basados en las siguientes filogenias: A. Vidal *et al.* 2007, 2010; Grazziotin *et al.*, 2012. B. Pyron *et al.*, 2011; Figueroa *et al.* 2016 y Zaher *et al.* 2019 y C. Pyron *et al.*, 2013.

Filogenias de Colubridae y Dipsadidae	A. ((<i>Leptodeira rubricata</i> , <i>Trimetopon gracile</i>), (<i>Geophis godmani</i> , (<i>Dipsas articulata</i> , <i>Crisantophis nevermanni</i>)));
	B. ((<i>Tantilla ruficeps</i> , <i>Trimetopon gracile</i>),(<i>Leptodeira rubricata</i> , (<i>Sibon noalamina</i> , <i>Sibon annulatus</i>)),(<i>Geophis godmani</i> , <i>Dipsas articulata</i>));
	C. (<i>Tantilla ruficeps</i> , (<i>Leptodeira rubricata</i> , (<i>Trimetopon gracile</i> , (<i>Hydromorphus concolor</i> , (<i>Geophis godmani</i> , (<i>Dipsas articulata</i> , <i>Crisantophis nevermanni</i>))))));
Cladogramas de áreas con cuadrantes	A. (((186, 187, 188a, 196, 223), (181a, 183a, 189a)), (182a, 189b, 210a), ((176, 177, 181b, 182b, 191a, 193, 204a, 211a, 213a, 219), (121, 132, 134, 152, 161, 168, 173, 180, 181c, 188b)));
	B. ((181d, 183b, 188c, 203, 210b, 214, 217), (181e, 183a, 189a)), ((186, 187, 188a, 196, 223), ((211b, 213b), (70, 71, 73, 125, 138, 169, 170, 172, 174, 181b, 182b, 183a, 184, 189b, 190, 191a, 198, 199, 200))), (182a, 189b, 210a), (176, 177, 181b, 182b, 191a, 193, 204a, 211a, 213a, 219));
	C. (181d, 183b, 188c, 203, 210b, 214, 217), ((186, 187, 188a, 196, 223), ((181e, 183a, 189a), ((48, 63, 89, 90, 137, 174, 177, 188d, 191b, 199, 204b, 210c, 213b, 222, 214, 216, 218), ((182c, 189c, 210a), ((176, 177, 181b, 182b, 191a, 193, 204a, 211a, 213a, 219), (121, 132, 134, 152, 161, 168, 173, 180, 181c, 188b))))));
Cladogramas de áreas con provincias biogeográficas	A.(((TACHi, TBP, Gua-Tala, Pun-Chia), (Pun-Chib, Gua-Talb, Cho-Dar)), ((Pun-Chic, Gua-Talc)), (Gua-Tald)), Pun-Chid);
	B. (((((Cho-Dara, Gua-Tald, Mos, TACHia), Gua-Talc), Pun-Chic), (Gua-Talb, Pun-Chib)), ((Pun-Chid, Gua-Tale), (Cho-Darb, Gua-Talf))), (Gua-Tala, Pun-Chia, TBP, TACHib));
	((((((TACHia, TBPa, Gua-Tala, Pun-Chia), (Cho-Dar, Gua-Talb)), (Pun-Chib, Gua-Talc)), (Gua-Tald, Pun-Chic, Mos, TACHib, TBPb)), (Gua-Tale, Pun-Chid)), Pun-Chie), (Gua-Talf, Pun-Chif, TBPc, TACHic));
Cladogramas de áreas con ensambles herpefaunísticos	A.((TBOOa, TBOa, Tala), (Talb, (TBOOb, Talc, Paa, TBOOc, TBOb)));
	B. ((TBOOa, Paa, TBOa, Tala), (TBOOb, TBOb, (Talb, TBOOc, Talc)), (Tald, TBOOd, Tale, Pab));
	C. (TBOOa, Paa, TBOa, (TBOOb, TBOb, (Tala, (TBOOc, (Talb, (TBOOd, Talc, Pab, TBOOe, TBOc))))));

Cuadro 7. Matriz de datos (presencia/ausencia) de cuadrantes por nodos en el cladograma.

48	0000000001000101100000000000000000
63	0000000001000101100000000000000000
70	00000000000000000000000001000100010101
71	00000000000000000000000001000100010101
73	00000000000000000000000001000100010101
89	0000000001000101100000000000000000
90	0000000001000101100000000000000000
121	100000110100010101011000000000000000
125	00000000000000000000000001000100010101
132	100000110100010101011000000000000000
134	100000110100010101011000000000000000
137	0000000001000101100000000000000000
138	00000000000000000000000001000100010101
152	100000110100010101011000000000000000
161	100000110100010101011000000000000000
168	100000110100010101011000000000000000
169	00000000000000000000000001000100010101
170	00000000000000000000000001000100010101
172	00000000000000000000000001000100010101
173	100000110100010101011000000000000000
174	00000000010001011000001000100010101
176	100000101100010101010111010000000000
177	100000101100010111010111010000000000
180	100000110100010101011000000000000000
181	11011011111011110101111101111110101
182	11110010110001010111011111100010100
183	11011000011011100000001000111110101
184	00000000000000000000000001000100010101
186	11010100011100000000001000100011000
187	11010100011100000000001000100011000
188	11010111011111011101101000110111000
189	11111000010001110110001110111010101
190	00000000000000000000000001000100010101
191	10000010110001011101011101100010101
193	100000101100010101010111010000000000
196	11010100011100000000001000100011000
198	00000000000000000000000001000100010101

```

199 000000000100010111000001000100010101
200 00000000000000000000000001000100010101
203 00000000011010000000001000110100000
204 10000010110001011101011101000000000
210 11100000011011011110001110110100000
211 10000010110001011101011101100010110
213 10000010110001010101011101100010110
214 00000000011011011000001000110100000
216 00000000010001011000000000000000000
217 00000000011010000000001000110100000
218 00000000010001011000000000000000000
219 10000010110001010101011101000000000
222 00000000010001011000000000000000000
223 11010100011100000000001000100011000

```

Cuadro 8. Matriz de datos (presencia/ausencia) de provincias biogeográficas por nodos en el cladograma.

Tierras Altas de Chiapas 11100011100010111111101110101

Tierras Bajas del Pacífico 11100011000000010111101110101

Guatuso-Talamanca 1111111111111111111111111111

Puntarenas-Chiriquí 111111111011110011111111101

Chocó-Darién 11010010111010111101101010110

Mosquito 0000000010001011101101100000

Cuadro 9. Matriz de datos (presencia/ausencia) de ensambles herpetofaunísticos por los nodos en el cladograma.

Tierras Bajas Orientales y Occidentales 1111111111111111

Tierras Bajas Occidentales 111111100111111

Talamanca 1111111111111111

Panamá 101111001111111