



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA**

**Ecología Genética de *Amphipterygium* sp.**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**FRANCISCO JAVIER BALVINO OLVERA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MAURICIO QUESADA AVENDAÑO**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS  
Y SUSTENTABILIDAD (IIES), UNAM.

**COMITÉ TUTOR: DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD (IIES), UNAM

**DRA. SILVANA MARTÉN RODRÍGUEZ**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES,  
ENES-MORELIA.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA**

**ECOLOGÍA GENÉTICA DE *Amphipterygium* sp.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**FRANCISCO JAVIER BALVINO OLVERA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MAURICIO QUESADA AVENDAÑO**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD (IIES), UNAM  
**COMITÉ TUTOR: DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD (IIES), UNAM  
**DRA. SILVANA MARTÉN RODRÍGUEZ**  
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, MORELIA (ENES), UNAM

**MORELIA, MICHOACÁN**

**MAYO 2016**

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 29 de febrero de 2016, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **Maestro en Ciencias Biológicas**, al alumno **BALVINO OLVERA FRANCISCO JAVIER** con número de cuenta **514012678**, con la tesis titulada , "**Ecología genética de *Amphipterygium sp***", bajo dirección del **Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño**, Tutor principal:

Presidente: Dr. Pablo Vinuesa Fleischmann  
Vocal: Dra. Mariana Yolotl Álvarez Añorve  
Secretario: Dr. Antonio González Rodríguez  
Suplente: Dr. Jorge Humberto Vega Rivera  
Suplente: Dra. Silvana Martén Rodríguez

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 20 de abril de 2016



Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



## AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por brindarme las facilidades logísticas, infraestructura y recurso humanos que permitieron desarrollar en tiempo y forma mi proyecto de investigación.

Expreso mi gratitud también con el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo financiero durante mis estudios de maestría (CVU 474433).

Agradezco al financiamiento económico del proyecto CONACyT No. 2009-131008 "Efecto de la fragmentación de bosques tropicales de Mesoamérica sobre la razón sexual, estructura y flujo genético de plantas dioicas.

Agradezco al proyecto CONACyT No. 250996: "Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica para la Conservación de Recursos Genéticos (LANASE)".

Así como al proyecto No. IN212714 "Ecología y evolución floral del género *Ipomoea* subgen. *quamoclit* (Convolvulaceae): filogenia, sistemas de polinización y mecanismos de aseguramiento reproductivo".

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

### **Agradezco:**

Este proyecto de investigación es producto de la participación de amigos y mentores, quienes colaboraron en las actividades relacionadas con la tesis.

En especial agradezco:

A mi director de tesis Dr. Mauricio Quesada Avendaño por incentivar el desarrollo personal, científico, y académico, propio y de su equipo de trabajo. Al los Drs. Pablo Vinuesa Fleischmann, Mariana Yolot Álvarez Añorve, a Jorge Humberto Vega Rivera, Silvana Martén Rodríguez, y Antonio González Rodríguez por aceptar formar parte del comité de jurado de examen, y por sus observaciones y sugerencias en la redacción de este proyecto. Estoy agradecido a todos quienes estuvieron involucrados en la parte técnica de este proyecto en particular al Biol. Gumersindo Sánchez Montoya, al Dr. Víctor Rocha Ramírez y al Dr. Luis Letelier Gálvez. Por una variedad de razones estoy agradecido con mis amigos, compañeros y colegas del laboratorio de Ecología Evolutiva y Conservación de Bosques Tropicales IIES, UNAM: José Contreras, Jacob Cristóbal, Karman Sánchez, Martin Hesajim, Francisco Parraguirre, Oliverio Delgado, María de Jesús Aguilar, Eugenia Sentéis y Estrella Paramo. A Paola Sofía Muñoz Gamboa por acompañarme incondicionalmente en esta travesía y mantener las velas encendidas, por sus juicios, críticas y sugerencias, de los que he aprendido en gran medida.

En especial agradezco a mis padres Isidro Balvino y Paula Olvera, a mis hermanos Víctor y Diana, y a mis sobrinos Chema, Nati, Daniel y Gigi de quienes obtengo amor, esperanza y empeño.



## ÍNDICE

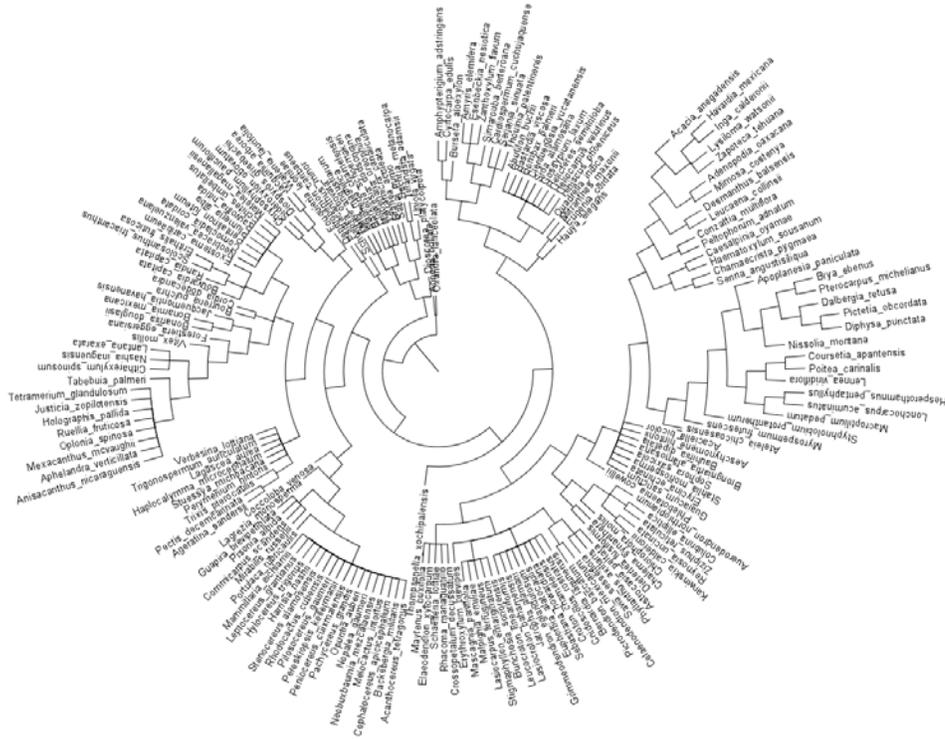
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	I
Capítulo I .....	1
Biogeografía del Bosque Tropical Seco en Mesoamérica: Dinámica histórica de la vegetación y patrones de endemismo. ....	1
RESUMEN .....	2
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS.....	4
ANTECEDENTES .....	4
MATERIALES Y METODOS.....	5
Delimitación del Bosque Tropical Seco .....	5
Relaciones biogeográficas del Bosque Tropical Seco en Mesoamérica y Caribe: Ensamblaje filogenético de la comunidad.....	6
Distribución histórica del BTS en Mesoamérica.....	8
Patrones de diversidad de especies endémicas del Bosque Tropical Seco de México.....	10
RESULTADOS .....	11
Relaciones florísticas y diversidad de especies.....	11
Ordenación de la vegetación en relación con las variables climáticas .....	14
Señal filogenética de las variables bioclimáticas .....	15
Distribución potencial y áreas de estabilidad climática del BTS .....	15
Patrones de distribución y <i>hotspots</i> de especies endémicas en los bosques secos de México ...	18
DISCUSIÓN.....	21
Fitogeografía del Bosque Tropical Seco en Mesoamérica y el Caribe .....	21
Ordenación de las comunidades vegetales, señal filogenética y similitud ecológica entre las especies.....	22
Distribución histórica del BTS en México y evidencia palinológica.....	23
Biogeografía histórica del BTS en México y su relación con los patrones actuales de diversidad	26
Consideraciones para la conservación del BTS .....	28
CONCLUSIONES .....	29
Capítulo II .....	36

Filogeografía de <i>Amphipterygium glaucum</i> (Anacardiaceae): Evidencia de refugios glaciares en el Bosque Tropical Seco de la Costa Pacífica Mexicana .....	36
RESUMEN .....	37
ABSTRACT.....	37
INTRODUCCIÓN .....	38
OBJETIVOS .....	40
ANTECEDENTES .....	40
MATERIALES Y METODOS.....	41
Especie de estudio.....	41
Muestreo y procedimiento experimental .....	41
Análisis de los datos .....	42
Distribución de <i>Amphipterygium glaucum</i> y modelos paleoclimáticos.....	42
Análisis de las secuencias.....	43
Diversidad genética y estructura filogeográfica.....	43
Demografía histórica.....	44
Análisis filogenético y distribución de los haplotipos ancestrales .....	44
RESULTADOS .....	46
Diversidad genética y estructura geográfica de los haplotipos .....	47
Demografía histórica .....	51
Análisis filogenético y distribución de los haplotipos ancestrales .....	51
DISCUSIÓN.....	53
CONCLUSIONES .....	56
DISCUSIÓN GENERAL.....	62
APÉNDICES .....	65
Apéndice 1. Especies endémicas de BTS de las principales regiones identificadas en el estudio.....	65
Región Costa Pacífico Mexicana.....	65
Región América Central.....	66
Región Caribe .....	66
Costa Pacífico Mexicana-América Central.....	67
Amplia distribución en Mesoamérica y Caribe .....	67
Apéndice 2. Parámetros estadísticos del modelo lineal generalizado del efecto de la estabilidad climática (estable e inestable) sobre el número de especies de plantas endémicas del Bosque	

Tropical Seco en México, a partir de análisis de diversidad y proyecciones de cambio en la distribución del hábitat para el Último Máximo Glacial (Fig. 8). a. Parámetros utilizados, b. Variables definidas en SAS, c. Criterios para valorar la bondad de ajustes, d. Estadísticos del análisis tipo III, e. Cuadrados mínimos por categoría, f. Diferencias entre categorías, g. Cuadrados mínimos por entidad, y h. Diferencias entre entidades. ....	68
Apéndice 3. Definición de los haplotipos para los datos concatenados <i>trnL-trnF</i> , <i>trnH-psbA</i> del cloroplasto de <i>A. glaucum</i> . Se muestra el haplotipo, su secuencia y en número de veces que fue muestreado a través de las poblaciones (N).....	70
Apéndice 4. Ubicación geográfica de las localidades y muestras utilizadas para el análisis en PHYLOMAPPER.....	71
Apéndice 5. Registros de 551 especies endémicas del BTS de Mesoamérica y el Caribe utilizados en los análisis de ordenamiento. ....	75

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La gran amplitud de la distribución del Bosque Tropical Seco (BTS) en el Neotrópico, origina una gran variación en las condiciones bajo las cuales se establece este tipo de vegetación. Esta heterogeneidad regional propicia la existencia de una elevada diversidad biológica, en donde los BTS de México se destacan por ser algunos de los más diversos y equiparables con las regiones Andinas y Amazónicas de BTS, en Sudamérica (Pennington *et al.*, 2006; Ceballos, 2010). Para Mesoamérica, es bien conocida la existencia de regiones de BTS de distribución disyunta en las que la profusión del elemento endémico es un factor común (Trejo y Dirzo, 2002). Sin embargo, para estas regiones naturales las estrategias de manejo y conservación han fallado en incorporar los procesos biogeográficos, patrones florísticos y procesos ecológicos que estructuran a este tipo de comunidades altamente amenazadas (Jansen 1998; Lott y Atkinson, 2005; Pennington *et al.*, 2006). Para México y América Central, los estudios florísticos del BTS en cuanto a sus patrones biogeográficos, filogeográficos y genéticos, son escasos, a pesar de ser uno de los ecosistemas tropicales mejor representados (Becerra, 2005; Sotuyo *et al.*, 2007; Lott y Atkinson, 2005; Sosa *et al.*, 2009; De-Nova *et al.*, 2012). En este sentido, el propósito de este documento es proveer un análisis integrativo de estos temas, como un intento de comprender a grandes rasgos, la distribución, diversidad, composición y origen de los neotrópicos secos norteamericanos. En el Capítulo I, se presenta un análisis cuantitativo de la similitud florística de las principales ecorregiones de BTS de Mesoamérica y el Caribe. Así mismo, se evalúa la importancia de los factores ambientales en el ensamblaje filogenético de la comunidad, con la finalidad de entender las similitudes y diferencias entre las regiones del trópico seco bajo un contexto en donde la disponibilidad de agua impone restricciones adaptativas al establecimiento de la flora. Como un caso particular se modela la distribución potencial actual e histórica del BTS en Mesoamérica y se discute la importancia de las áreas de estabilidad climática como un elemento determinante de los patrones actuales de diversidad en el BTS. Las oscilaciones climáticas del Cuaternario se han propuesto como una posible fuerza que determina los procesos evolutivos y distribución de las plantas endémicas al BTS, sin embargo, para la región y sistema de estudio poco se sabe de la magnitud e impacto de las oscilaciones climáticas históricas (Pennington, 2000). En el Capítulo II, se presentará una disección detallada de la estructura genética de *Amphipterygium glaucum*, un árbol endémico representativo del BTS y se demuestra como el uso de la teoría de coalescencia y los modelos de predicción paleoclimática, pueden ser el complemento ideal en la reconstrucción de procesos biogeográficos y evolutivos que han dado forma a los patrones genéticos actuales de los grupos taxonómicos altamente asociados al BTS.



## Capítulo I

---

# Biogeografía del Bosque Tropical Seco en Mesoamérica: Dinámica histórica de la vegetación y patrones de endemismo.

---

## **RESUMEN**

En este capítulo se presenta un análisis cuantitativo de la similitud florística de las principales ecorregiones de Bosque Tropical Seco (BTS) de Mesoamérica y el Caribe, con base en la distribución conocida de la flora endémica del BTS. Así mismo, se evalúa la importancia de los factores ambientales como la precipitación, temperatura y estacionalidad en el ensamblaje filogenético de la comunidad. El análisis está basado en 438 especies restringidas a este bioma, 188 géneros y 51 familias. Adicionalmente, se modela la distribución potencial del BTS en Mesoamérica para las condiciones climáticas del presente, para el Último Máximo Glacial, así como el Último Interglacial y se discute la importancia de las áreas espacial y temporalmente estables o refugios, en los patrones actuales de diversidad de plantas endémicas del BTS. Los análisis reconocen tres patrones de afinidad florística: 1) Centroamérica, 2) Costa del Pacífico Mexicano y 3) el Caribe. Así mismo, los resultados sugieren que las condiciones locales de estacionalidad en la precipitación es el factor más importante que limita el establecimiento de las especies entre las regiones del BTS y determina las relaciones filogenéticas de la comunidad de BTS. Por otra parte, se encuentra una alta relación entre la biogeografía de los endemismos, los patrones de diversidad de especies endémicas y las áreas espacio-temporalmente estables del BTS. Por tanto, se sugiere que la estabilidad espacial y temporal del hábitat es un buen predictor del grado de diversidad y endemismo para el BTS.

## **ABSTRACT**

This chapter provides a quantitative analysis the floristic similarity of the main eco-regions in the Tropical Dry Forest (TDF) of Mesoamerica and the Caribbean, based on the known distribution of endemic plants of the TDF. Moreover, the importance of environmental factors, like precipitation, temperature and seasonality in the phylogenetic community assembly is discussed. Additionally, the potential distribution in Mesoamerica TDF to the climatic conditions of the present, the Last Glacial Maximum, the Last Inter Glacial is modeled and the importance of the areas of climate stability or refugia in current patterns of endemic plant diversity in the TDF is discussed. The analysis is based on 438 species restricted to this biome, 188 genera and 51 families. The analysis recognizes three patterns of floristic affinity: 1) Central America, 2) Pacific Coast, and 3) the Caribbean. Also, the results indicate that the drought tolerance of taxa is the most important factor that limits the establishment of the species between regions of the TDF and they determine the phylogenetic relationships of the community of TDF. Moreover, results found a high relationship between biogeography of endemic species, the diversity pattern of endemic species, and the spatiotemporally stable areas of TDF and we suggest that the existence of spatiotemporally stable regions in TDF during the glacial-interglacial cycles are good predictors of the degree of diversity and endemism for these type of systems, and should be considered in conservation strategies.

## INTRODUCCIÓN

En los últimos años se han incrementado los estudios del Bosque Tropical Seco (BTS) referentes a los análisis florísticos, estructurales, patrones sucesionales, procesos ecofisiológicos, ciclos biogeoquímicos, estrategias de conservación y manejo, e historia evolutiva. (Bullock, 1995; Pennington *et al.*, 2006; Ceballos *et al.*, 2010; Dirzo *et al.*, 2011; González-Medrano, 2012; Sánchez-Azofeifa, 2014). Sin embargo, numerosos aspectos de los BTS de Mesoamérica permanecen escasamente documentados, especialmente, aquellos relacionados con la genética de poblaciones, fitogeografía e historia evolutiva de estos ecosistemas (Becerra, 2005; Pérez-García *et al.*, 2012; De-Nova *et al.*, 2012). A pesar de los esfuerzos, el ensamblaje florístico y las afinidades de los BTS de Mesoamérica han sido poco explorados debido a la escasa disponibilidad de inventarios florísticos y a la severa degradación de los fragmentos remanentes de BTS de esta región (Rzedowski, 1966, 2006; Janzen, 1988; Dinerstein *et al.*, 1995; Lott y Atkinson, 2005). Por otra parte, los estudios florísticos realizados incluyen con frecuencia información de comunidades vegetales que no son típicamente característicos del BTS, en parte, por la dificultad de distinguir entre microhábitats o unidades fisiográficas, y por lo que las afinidades ecofisiológicas de la vegetación no son consideradas (Lott y Atkinson, 2002; Oliveira-Filho *et al.*, 2006). La inclusión de tipos de vegetación no asociados estrictamente al BTS (por ejemplo, manglares, vegetación halófila y bosque de galería), obstaculiza las comparaciones entre comunidades de BTS y dificulta la emergencia de patrones y conclusiones respecto a los procesos históricos del BTS (Pérez-García *et al.*, 2012).

Los bosques secos de México constituyen una entidad con características florísticas particulares que los distingue de cualquier otro tipo de vegetación en México y América (Rzedowski, 1994). Esencialmente, sus componentes son de afinidad tropical y con un alto contenido de elementos endémicos, el cual representa entre el 30% y 60% de la flora asociada a este tipo de bosques (Rzedowski, 1994; Trejo, 1998; Ceballos, 2010). El patrón biogeográfico conocido como endemismo implica la existencia un grupo de taxa integrados en el espacio y el tiempo debido a una historia evolutiva en común (Morrone, 2009). De acuerdo con la biogeografía evolutiva, las condiciones adecuadas para la persistencia local de un grupo particular de especies oscila a través del tiempo y por tanto, la respuesta de las especies a las condiciones locales (Niehi, 2008; Morrone, 2009; Sandel *et al.*, 2011). Por ello, cuando se contempla solo la información espacial y se ignora el componente temporal, cualquier relación entre patrones biogeográficos y las causas que les subyacen pueden resultar inciertas (Gámez *et al.*, 2014). Por esta razón, la reconstrucción de los cambios temporales en modelos de simulación vegetal y el reconocimiento de los componentes bióticos actuales permiten reconocer particularidades y generar

hipótesis que expliquen los patrones actuales de diversidad y distribución de los taxa asociados o restringidos a los bosques secos de México y Mesoamérica.

Por tanto, en este capítulo se analizan las relaciones florísticas del BTS en Mesoamérica y el Caribe a partir de sus endemismos, se discute el ensamble de la comunidad a la luz de la información de ancestría-descendencia y su relación con las variables bioclimáticas. Así mismo, se generan modelos de simulación vegetal (BTS) presentes y pasados (Último Máximo Glacial e Interglacial), a fin de investigar la distribución histórica e identificar las áreas de BTS estables durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno y probar su relación con los patrones regionales de endemismo.

## **OBJETIVOS**

1. Analizar las relaciones florísticas del BTS en Mesoamérica y el Caribe a partir de sus endemismos.
2. Analizar el ensamblaje filogenético de la comunidad de BTS y sus relaciones con las variables bioclimáticas.
3. Generar modelos de simulación vegetal (BTS) presentes y pasados (Último Máximo Glacial e Interglacial), a fin de investigar la distribución histórica e identificar las áreas de BTS estables durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno y probar su relación con los patrones regionales de endemismo.

## **ANTECEDENTES**

Para las regiones Sudamericanas de BTS, existen aproximaciones fitogeográficas que explican las relaciones evolutivas entre distintas comunidades de BTS (Oliveira-Filho *et al.*, 2006, Pennington *et al.*, 2006; Linares-Palomino, 2006; Linares-Palomino *et al.*, 2006). Linares-Palomino (2011), define 10 grandes bloques florísticos de BTS en continente Americano y considera a la región de Mesoamérica como un único núcleo fitogeográfico. Por su parte, Trejo y Dirzo (2002) reconocen a partir del análisis florístico de 20 sitios representativos de BTS en México la existencia de al menos dos grandes grupos de afinidad florística en los BTS de México. Recientemente, Lott y Atkinson (1995, 2002) reconocen la existencia de cinco subregiones biogeográficas de los BTS limitadas a la costa del Pacífico de México y Centroamérica: 1) Noroeste, 2) Jalisco-Centroamérica, 3) Costa Central, 4) Costa oeste de México y 5) Mesoamérica.

Pennington (2000) propone que la complejidad y diversidad de los bosques secos de Sudamérica obedece a dos grandes procesos en los que: la estabilidad temporal de los bosques secos ha permitido una gran acumulación de especies, y las oscilaciones climáticas del Pleistoceno han contribuido a la formación de especies endémicas a través de procesos alopátricos causados por la fragmentación y extinción de los hábitats durante los periodos glaciales e interglaciales. Igualmente, Prado y Gibbs (1993) a partir de especies no relacionadas de amplia y discontinua distribución en distintas regiones de BTS, proponen que los cambios climáticos en el Pleistoceno han influenciado la distribución del BTS en los Neotrópicos y dirigido así la evolución de las especies altamente asociadas a estos sistemas. Actualmente, la percepción de que la distribución restringida y discontinua, o bien, la proliferación del elemento endémico deba ser considerada como evidencia de refugios, ha sido ampliamente discutida y continúa siendo debatida (Mayle, 2004; Lavin, 2006; Werneck *et al.*, 2011; Gámez *et al.*, 2014).

Werneck (2011), sugiere que los modelos espaciotemporalmente explícitos para el BTS pueden identificar la existencia y el grado de estabilidad climática (refugios potenciales), a través de las fluctuaciones climáticas pasadas y que pueden ser validados a partir de datos geológicos, paleoambientales y de diversidad genética. Sin embargo, dicha aproximación no ha sido aplicada a las formaciones de bosques secos en Mesoamérica.

## **MATERIALES Y METODOS**

### **Delimitación del Bosque Tropical Seco**

La gran amplitud de la distribución de los BTS de Mesoamérica, que va desde los 29° a los 8° latitudinales (Fig. 1), propicia una gran variación de las condiciones bajo las cuales se establece este tipo de vegetación, por ejemplo en: temperatura, precipitación y tipo de suelo (Rzedowski, 2006). Esta heterogeneidad ambiental se ve reflejada sobre la estructura y composición florística del bosque, de forma tal que resulta complejo definir los límites y fronteras de este tipo de bioma (Trejo, 1998). El término Bosque Tropical Seco es amplio e incluye a las regiones intertropicales de baja altitud (0-1,900 msnm) que presentan una temporada seca bien definida (Rzedowski, 2006). La vegetación es mayormente decidua durante la temporada seca y el grado de estacionalidad en la fenología se incrementa con la disminución de la precipitación (Rzedowski, 2006; Pennington, 2009) En este trabajo nuestra definición BTS obedece a la descripción propuesta por Trejo (1998, 2010) para los bosques secos mexicanos. Éste ocurre en regiones libres de heladas entre los 0 y 1,900 msnm, donde la precipitación

anual se encuentra entre 400 y 1600 mm, con períodos de entre cinco y seis meses en los que existe una precipitación pluvial menor de 100 mm, con una temperatura media anual entre 18 y 28 °C.

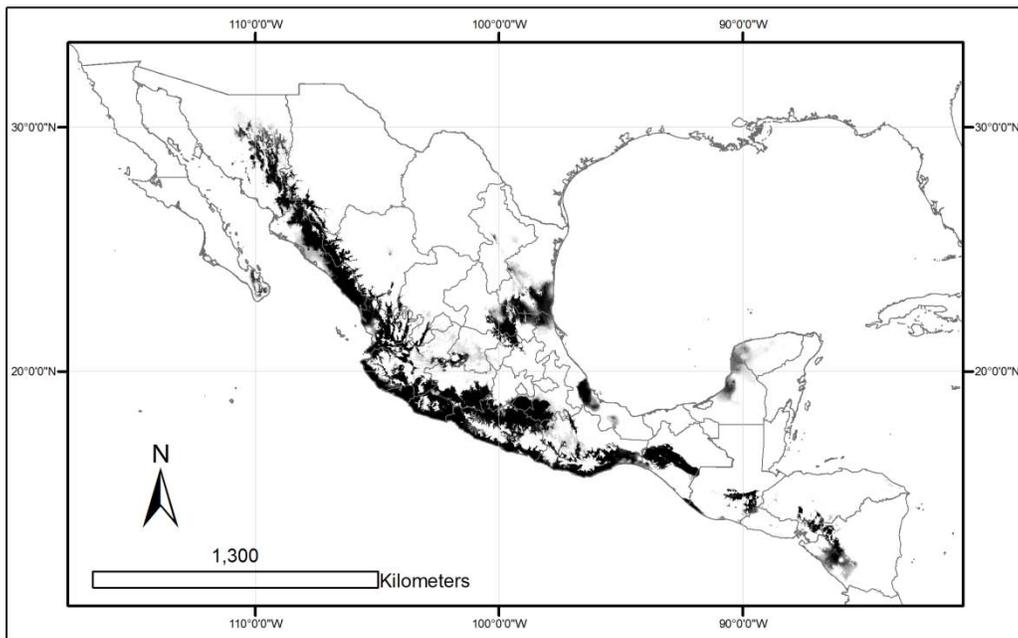


FIGURA 1. Representación esquemática de la distribución potencial del Bosque Tropical Seco en Mesoamérica de un modelo realizado mediante el algoritmo de máxima entropía en MAXENT para las condiciones climáticas del presente.

### **Relaciones biogeográficas del Bosque Tropical Seco en Mesoamérica y Caribe: Ensamblaje filogenético de la comunidad**

Se seleccionaron de la literatura un total de 551 especies reportadas como endémicas del BTS de Mesoamérica y el Caribe. Adicionalmente se validó el estatus taxonómico de acuerdo con “*The Plant List 1.1*” (<http://www.theplantlist.org/>), excluyendo las especies con problemas taxonómicos no resueltos, o especies con falta de información por ser relativamente nuevas para la ciencia. Para determinar las relaciones fitogeográficas de flora endémica se generó una base de datos que incluye 19,967 puntos únicos de localidades a partir de listados florísticos, reportes botánicos, y bases de datos en línea como la GBIF (Global Biodiversity Information Facility; <http://www.gbif.org/species>; Apéndice 5). Las unidades biogeográficas comparadas fueron seleccionadas de las ecorregiones de BTS propuestos por Olson y colaboradores (1998), para Mesoamérica y el Caribe a partir de sus similitudes ambientales, estructura del hábitat y patrones de complejidad biológica (Fig. 2). Para generar la matriz de datos (presencia-ausencia de especies por ecorregión) se realizó una unión espacial de capas en el *software* ARCGIS 9.3

(ESRI), codificando la presencia de una especie con 1 y su ausencia con 0. Para el análisis cuantitativo se realizó una clasificación utilizando la distancia promedio entre grupos (UPGMA) y el coeficiente de Sørensen como una medida de similitud. Con la finalidad de determinar la influencia de las variables bioclimáticas en la composición florística, se utilizó un método estándar de escalamiento multidimensional (NMDS) en dos dimensiones. Todos los análisis fueron realizados en el paquete “Vegan” del *software* R (Oksanen *et al.*, 2009).

Por otra parte, se evaluó la utilidad de las variables bioclimáticas y las relaciones filogenéticas para predecir la composición de especies que integran las comunidades de BTS. Para recuperar las distancias filogenéticas entre los taxa de la metacomunidad se utilizó la base de datos R20120829 para géneros de plantas en PHYLOMATIC v3 (<http://phylodiversity.net/phyloomatic/>). Adicionalmente, se utilizó el valor medio de la variable bioclimática Bio15 (estacionalidad) de 438 especies a partir de su rango completo de distribución como una medida de sus atributos ecológicos y funcionales que reflejan su nivel de tolerancia al estrés hídrico. Los datos climáticos fueron obtenidos de la base de datos de WorldClim a una resolución espacial de 2.5' (Hijams *et al.*, 2005). El grado de señal filogenética de la comunidad fue evaluado mediante los métodos estadísticos  $K$  de Blomberg, y  $\lambda$  de Pagel, que asumen un modelo Browniano en la evolución de los caracteres (Munkemuller *et al.*, 2012). Para probar la hipótesis nula (no dependencia filogenética), los valores observados de la variable Bio15 en la filogenia de la comunidad fueron comparados con los valores esperados a partir de la aleatorización del valor de la variable Bio15 entre las puntas de las ramas. Todos los análisis fueron realizados en el paquete estadístico “Picante” del *software* R (Kembel *et al.*, 2010).

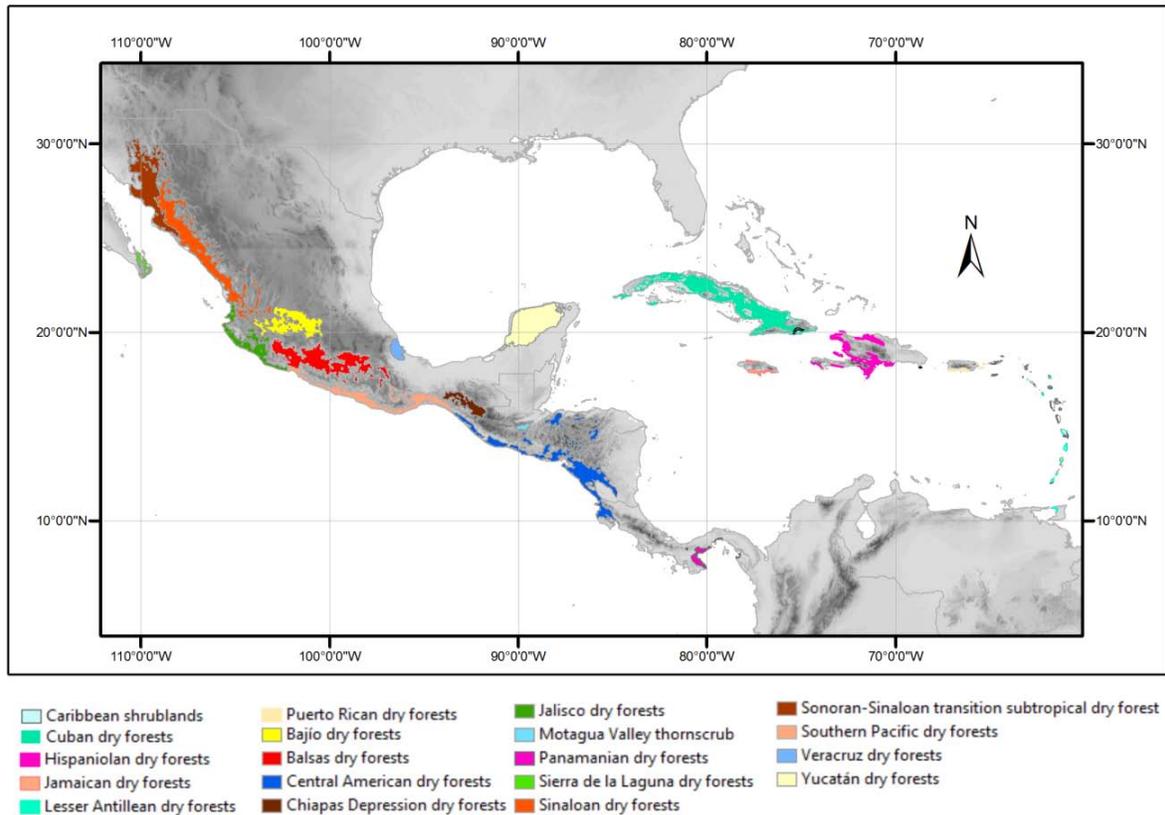


FIGURA 2. Bosque Tropical Seco en ecorregiones de Mesoamérica y el Caribe determinadas por Olson y colaboradores (1998).

### Distribución histórica del BTS en Mesoamérica

Los datos bioclimáticos para la modelación de la distribución potencial del BTS para las condiciones climáticas del presente se obtuvieron de la base de datos de WorldClim a una resolución espacial de 30" (1km<sup>2</sup>; <http://www.worldclim.org/>; Hijams *et al.*, 2005). Los datos climáticos del Último Máximo Glacial (LGM 21 Ka) se obtuvieron de las bases de datos de dos modelos climáticos de circulación atmosférica a una resolución espacial de 2.5": el modelo de Sistema Climático de Comunidad (CCSM3: Collins *et al.* 2004), y el Modelo para Investigación Interdisciplinaria en Clima (MIROC, ver. 3.2 Michell *et al.*, 2003). El modelo del Último Interglacial (LIG 130 Ka; Otto-Bliesner *et al.*, 2006) se obtuvo a una resolución espacial de 30" (Disponibles en línea en: <http://www.cesm.ucar.edu/models/ccsm3.0/>; <http://www.ccsr.u-tokyo.ac.jp/~hasumi/MIROC/>, <http://www.lsce.cea.fr/pmip/>). Para evitar la sobreparametrización de los modelos de predicción con variables bioclimáticas redundantes, se realizaron análisis de correlación para el grupo de variables bioclimáticas en JMP8<sup>®</sup> (SAS Institute, 2003). Sólo las variables con correlaciones < 0.85 fueron conservadas en el modelo con base en su relevancia

biológica y considerando las variables propuestas por Trejo (1998) que mejor explican la presencia de bosque seco en México (CUADRO 1).

CUADRO 1. Descripción de las variables bioclimáticas de WORLDCLIM utilizadas en el modelo de la actualidad, en los modelos del Último Máximo Glacial (modelo del Sistema Climático de Comunidad y modelo para Investigación Interdisciplinaria en Clima) y en el modelo del Último Interglacial de distribución potencial para el Bosque Tropical Seco.

<b>Variable bioclimática</b>	<b>Descripción</b>
<b>BIO1</b>	Temperatura promedio anual (°C).
<b>BIO3</b>	Isotermalidad [(Temperatura promedio anual/intervalo anual de temperatura)*100]
<b>BIO4</b>	Estacionalidad de la temperatura (Coeficiente de Variación)
<b>BIO12</b>	Precipitación anual
<b>BIO15</b>	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de Variación)
<b>BIO17</b>	Precipitación del cuarto más seco

Se obtuvieron 450 puntos de ocurrencia a partir de 20 sitios representativos a lo largo de la distribución geográfica del BTS en México, para los cuales hay caracterización florística, geológica y ambiental (Gentry, 1995; Trejo, 1998; Trejo y Dirzo, 2002; Ceballos, 2010), así como de polígonos de las reservas biológicas y áreas naturales protegidas que preservan este tipo de bioma (Ceballos, 2010). Adicionalmente, se generó en ARCVIEW 9.3 (ESRI) un set de 1000 puntos aleatorios del área entera de distribución para el BTS de México, a partir de los polígonos de ecorregiones de nivel II determinadas como Selvas Secas Caducifolias definidos por el Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática (INEGI, 2006; INEGI-CONABIO-INE, 2007). Esta aproximación caracteriza ambientalmente la región de estudio a partir de información validada, y trata de minimizar la autocorrelación espacial de los datos, por ejemplo: que las localidades cercanas unas a otras presentan valores climáticos más similares que aquellas localidades espacialmente distantes (Dormann *et al.*, 2007). Los modelos de simulación vegetal fueron generados utilizando MAXENT, que utiliza el método de máxima entropía para predecir la distribución ecológica (Phillips, 2006). El modelo se construyó con 50 réplicas independientes para cada escenario climático, el 25% de los registros de ocurrencia fueron empleados para generar las curvas de entrenamiento y el 75% restantes para generar las curvas de prueba.

Para generar las áreas de idoneidad de hábitat se convirtieron las salidas continuas en mapas de presencia-ausencia de BTS (1, 0) con base en el “umbral mínimo de hábitat” de 10%, para cada una de las 50 réplicas por escenario climático. Para determinar el nicho bioclimático del BTS se generó un mapa consenso de las 50 capas considerando el 95% de correspondencia entre áreas de presencia en ARCVIEW 9.3 (ESRI). Esta aproximación es considerada uno de los mejores métodos para adquirir el consenso de las distribuciones potenciales obtenidas de diferentes algoritmos (Marmion *et al.*, 2009). Para identificar

las áreas de estabilidad climática que representan los refugios en donde el BTS ha ocurrido desde el Último Máximo Glacial, se sobrepusieron las proyecciones de presencia-ausencia de hábitat de cada escenario climático pasado (LGM-CCSM, LGM-MIROC, LIG) y presente. En este trabajo se emplea el término “estabilidad climática” como una medida del grado en el que un área en particular ha sido continuamente ocupada por algún tipo de ambiente, independientemente de la composición de la comunidad de plantas (Carnaval *et al.*, 2014).

### **Patrones de diversidad de especies endémicas del Bosque Tropical Seco de México**

Para determinar la composición de especies, riqueza y patrones de distribución de flora endémica de los bosques secos de México, se generó una base de datos que incluye 7,337 puntos únicos de localidades con registros de 298 especies. La validación taxonómica y sistemática de especies se realizó de acuerdo con “The Plant List 1.1”, se excluyeron las especies con problemas taxonómicos no resueltos, o especies con falta de información. Para generar mapas de diversidad se realizó un análisis a nivel regional (México) usando una capa ráster de 0.1° x 0.1° y utilizando el número de registros de especies endémicas por celda como unidad de diversidad (Hijams *et al.*, 2005). Para evaluar la correlación espacial entre las áreas de estabilidad climática de bosque seco (refugios) y las áreas *hotspots* se realizó un análisis de unión espacial en ARCVIEW 9.3 (ESRI). Para probar la hipótesis de que las áreas espaciotemporalmente estables permiten la acumulación de altos niveles de diversidad, se extrajo el valor del número de especies por celda a partir de los polígonos de BTS y refugios. Para determinar diferencias estadísticas entre las condiciones (áreas estables vs no estables), se analizaron los datos bajo un modelo lineal generalizado en el sistema SAS (SAS Institute, 2003).

## RESULTADOS

### Relaciones florísticas y diversidad de especies

Tanto los análisis de ordenamiento NMDS, como los de agrupamiento UPGMA permiten describir los datos de manera eficiente (stress = 0.13) y distinguir tres grandes grupos de composición florística homogénea (Fig. 3).

1) **Costa del Pacífico Mexicano:** Se extiende desde Sonora hasta el norte del golfo de Tehuantepec e incluye las ecorregiones de bosques secos del Balsas, Tehuacán, Tehuantepec, Jalisco, Bajío, Baja California y Sonora-Sinaloa. Esta subregión corresponde con la región México Occidental propuesta en la clasificación de Ceballos (1995) para vertebrados endémicos del BTS, y con la subregión Costa Oeste de México propuesta por Lott y Atkinson (2002, 2005) para la flora del BTS. Morrone (2001), a partir de trazos generalizados de distintos taxones la identifica y define como Provincia de la costa Pacífica Mexicana. Esta región presenta afinidades florísticas más estrechas con la subregión de Centroamérica. En ella se distribuyen 278 especies, 215 de las cuales son exclusivas de la región (aunque no necesariamente de amplia distribución dentro de esta), y 44 especies que alcanzan sus límites de distribución más al sur en la subregión de Centroamérica (Apéndice 1).

2) **Centroamérica:** Se extiende desde los bosques secos de Veracruz y Yucatán en el Atlántico, y por el Pacífico, desde la depresión central de Chiapas México, hasta el golfo de Nicoya, Costa Rica. Incluye los valles internos de Guatemala, Honduras y Nicaragua. En esta subregión se presentan 101 especies, 37% de las cuales no se encuentra en ninguna otra región del BTS (Apéndice 1). Ceballos (1995) identifica esta misma región como América Central. Estos bosques secos presentan una alta afinidad con los bosques secos de la Costa Pacífica Mexicana, ya que comparten alrededor del 43% de sus especies en un sub-patrón de distribución que Lott y Atkinson (2002) definen como Jalisco-América Central.

3) **Caribe:** Esta región comprende esencialmente los bosques secos de Cuba, Puerto Rico, Haití, República Dominicana y las Antillas menores. Sus afinidades florísticas se encuentran más próximas con la subregión de Centroamérica con la cual comparte alrededor del 4% de la flora. En esta subregión se registraron alrededor de 141 especies y de las cuales el 85% presenta distribución restringida.

Por otra parte, la posición de los Bosques secos de Panamá y Jamaica es intermedia, ya que sus afinidades florísticas con las regiones adyacentes de Centroamérica y el Caribe son debidas a especies de amplia distribución.

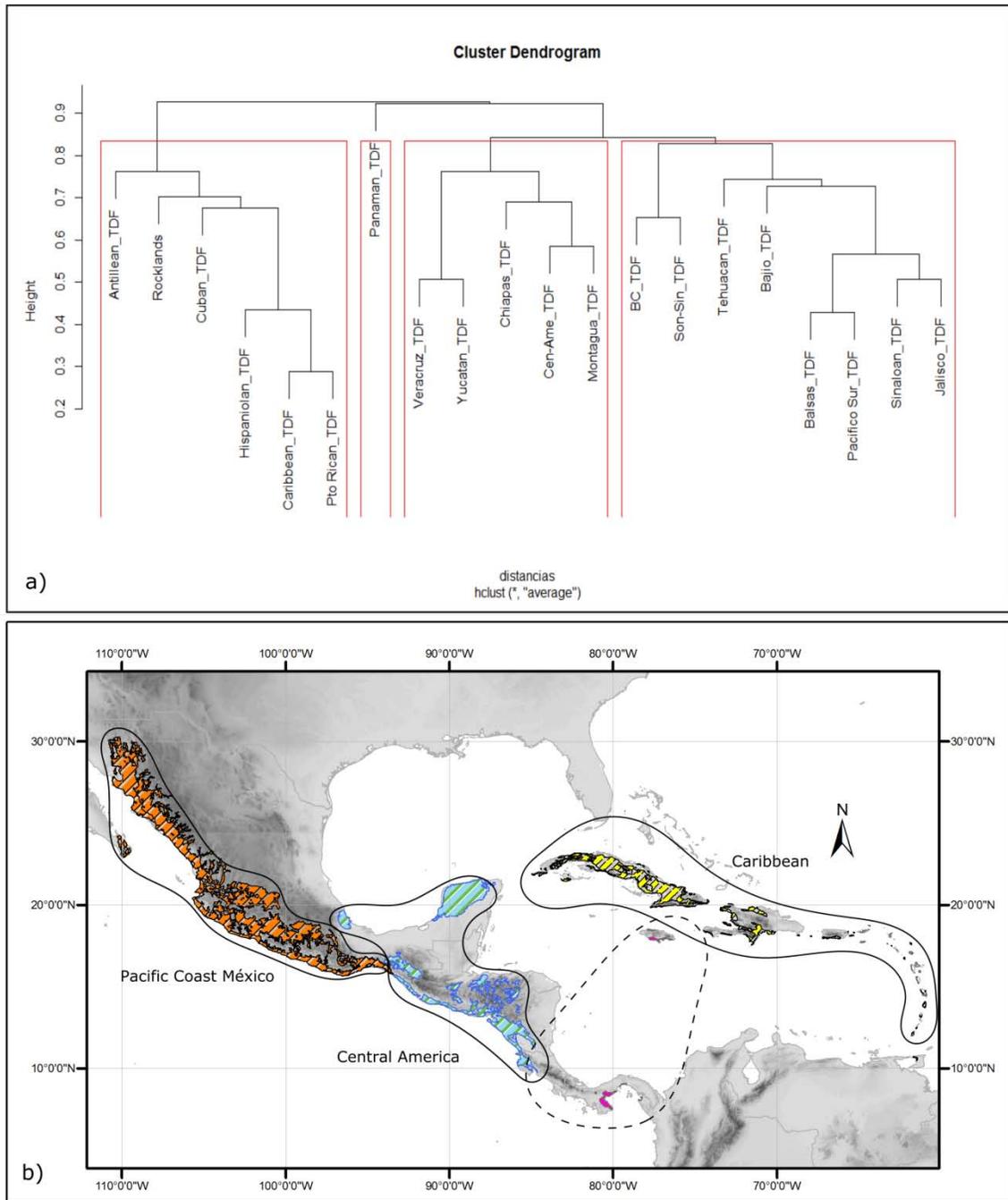


FIGURA 3. a) Dendrograma producido por el análisis de grupos (UPGMA) que muestra la similitud entre 20 ecorregiones de Bosque Tropical Seco, representando los tres mayores grupos de composición florística con base en la presencia de especies endémicas de los Bosques Tropicales Secos. Nota: Ver CUADRO 3 para definiciones de las abreviaciones. En b) se muestran los ensambles biogeográficos propuestos para el Bosque Tropical Seco de Mesoamérica y Caribe con base en la composición de especies endémicas a partir del análisis de similitud florística de UPMGA.

CUADRO 2. Patrones de diversidad de las subregiones de BTS para Mesoamérica y el Caribe, a partir de la flora endémica.

Subregión	No. Especies	Restringidas	Géneros	Familias
Costa del Pacífico Mexicano	278	215 (77%)	121	40
Centroamérica	101	37 (37%)	51	28
Caribe	141	120 (85%)	95	40

El número de especies endémicas por ecorregión varió de 3 a 160 (CUADRO 3), los valores más altos en número de especies se observaron para la ecorregión de Bosques Secos del Balsas y los más depauperados para la ecorregión de Bosques secos de Panamá. De las 438 especies, solo 18 presentan amplia distribución y están presentes en las tres regiones florísticas identificadas en este trabajo (Fig. 3b, Apéndice 1).

CUADRO 3. Ecorregiones de BTS consideradas en el estudio, entidad federativa y número de especies endémicas. Las abreviaciones en paréntesis son aquellas usadas en los análisis de ordenación y clasificación.

Ecorregión	Entidad política	Especies endémicas
Sierra de Laguna dry forest (BC_TDF)	Baja California	9
Sonoran-Sinaloa transition subtropical dry forest (Son-Sin_TDF)	Sonora, Sinaloa	24
Sinaloan dry forest (Sinaloan_TDF)	Sinaloa, Nayarit, Jalisco	61
Jalisco dry forest (Jalisco_TDF)	Jalisco, Colima	93
Bajío dry forest (Bajio_TDF)	Jalisco, Michoacán, Guanajuato	17
Balsas dry forest (Balsas_TDF)	Michoacán, Guerrero, Morelos, Puebla, Oaxaca	160
Southern Pacific dry forest (PacíficoSur_TDF)	Michoacán, Guerrero, Oaxaca	111
Tehuacán dry forest (Tehuacán_TDF)	Puebla, Oaxaca	31
Chiapas Depression dry forest (Chiapas_TDF)	Chiapas, Guatemala	21
Central American dry forest (CenAme_TDF)	Chiapas, Guatemala, Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica	42
Veracruz dry forest (Veracruz_TDF)	Veracruz	15
Yucatán dry forest (Yucatán_TDF)	Yucatán, Campeche	24
Caribbean shrublands (Caribbean_TDF)	Anguila, San Martín, Antigua Barbuda, San Cristóbal, Monserrat, Guadalupe, Dominica, Martinica, Santa Lucía, Barbados.	39
Cuban dry forest, Cuban cactus scrub (Cuban_TDF)	Cuba	52
Hispaniolan dry forest (Hispaniolan_TDF)	Haití, República Dominicana	57
Jamaican dry forest (Jamaican_TDF)	Jamaica	18
Lesser Antillean dry forest (Antillean_TDF)	Barbuda, Monserrat, Martinica, Santa Lucía, San Vicente, Granada	9
Puerto Rican dry forest (PtoRican_TDF)	Puerto Rico	53
Panamian dry forest (Panamian_TDF)	Panamá	3
Montagua Valley thornscrub (Montagua_TDF)	Guatemala	13

## Ordenación de la vegetación en relación con las variables climáticas

El escalamiento multidimensional explica eficientemente la similitud florística de las regiones de BTS (stress 0.13) y demuestra la existencia de tres grandes grupos de composición homogénea (Fig. 4b). El primer grupo está compuesto por los BTS del Caribe. El segundo grupo incluye los BTS de Centroamérica, además de las regiones de Yucatán y Veracruz. El tercer grupo florístico está compuesto por los BTS del Pacífico mexicano. Adicionalmente, el análisis NMDS indica un considerable recambio de especies a lo largo de los ejes ( $k=2$ ). El primer eje NMDS1, implica el reemplazo de especies a través de un gradiente de estacionalidad y discrimina eficientemente las comunidades de BTS identificadas en el análisis de grupos (Fig. 4a CUADRO 4). Mientras el segundo eje NMDS2, refleja una variación en la magnitud de la precipitación y temperatura promedio anual, en función de la latitud dentro de cada grupo florístico. Esto sugiere, que la composición florística de los BTS de Mesoamérica y el Caribe está altamente correlacionada con los atributos ecofisiológicos de las especies en respuesta al estrés hídrico, dentro y entre grupos de BTS. Por tanto la similitud florística es alta entre ecorregiones que comparten rangos anuales similares de temperatura, precipitación y estacionalidad.

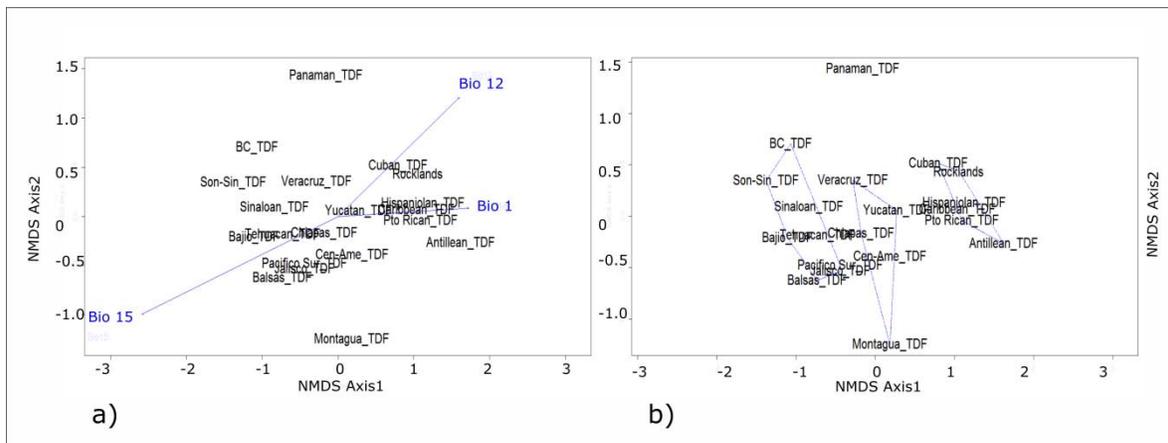


FIGURA 4 a) Escalamiento multidimensional NMDS (stress= 0.13), de la ordenación de 19 ecorregiones de Bosque Tropical Seco para Mesoamérica y el Caribe, solo las variables bioclimáticas que aportan significancia estadística al modelo se presentan en azul. b) Los datos revelan un gradiente en la composición de especies a lo largo del primer eje NMDS1, los grupos identificados por el análisis de clústers (líneas azules) se separan a lo largo de este eje. (Bio15 = estacionalidad, Bio12 =Precipitación promedio anual, Bio1 = Temperatura promedio anual). Ver CUADRO 3 para nombres de las localidades.

CUADRO 4. Vectores de ordenación para los ejes x (NMDS1) y y (NMDS2), coeficiente de correlación y significancias estadísticas de 1000 permutaciones. Umbrales de significancia \*\*\*  $p < 0.001$ , stress 0.13.

	NMDS1	NMDS2	r2	Pr(>r)
<b>Bio15 (Estacionalidad de la precipitación)</b>	-0.93333	-0.35903	0.9022	<b>0.001 ***</b>
<b>Bio3 (Isothermalidad)</b>	0.58400	-0.81175	0.0515	0.644
<b>Bio12 (Precipitación anual)</b>	0.79719	0.79719	0.4710	<b>0.005 **</b>
<b>Bio1 (Temperatura promedio anual)</b>	0.99879	0.04908	0.3490	<b>0.026 *</b>

### Señal filogenética de las variables bioclimáticas

Las pruebas de señal filogenética al usar  $K$  de Blomberg y  $\lambda$  de Pagel fueron consistentes al detectar mayor grado de dependencia filogenética de la variable bioclimática Bio15, que lo esperado bajo un modelo Browniano (aleatorio) de evolución (Munkemuller *et al.*, 2012). Sin embargo, la fuerza y significancia de la señal filogenética varió para cada análisis. Por ejemplo, los resultados para el estadístico  $\lambda$  de Pagel, muestran fuerte evidencia de conservación filogenética en los valores de estacionalidad en la precipitación de la metacomunidad (CUADRO 5). Por el contrario, para el estadístico  $K$  de Blomberg se muestran valores bajos y marginalmente significativos de dependencia filogenética. No obstante, el estadístico  $K$  de Blomberg resulta poco sensible cuando se presentan politomías dentro de la filogenia (Munkemuller *et al.*, 2012)

CUADRO 5. Señal filogenética para el grado de estacionalidad en la precipitación de 438 especies de 51 familias en una metacomunidad de Bosque Tropical Seco y significancias estadísticas de 1,000 permutaciones. Umbrales de significancia \*\*\*  $p < 0.001$

Carácter	K de Blomberg		λ de Pagel	
	Valor	P	Valor	P
<b>Bio15 (Estacionalidad de la precipitación)</b>	0.1684779	0.051	0.9375642	0.001***

### Distribución potencial y áreas de estabilidad climática del BTS

Para sistemas tropicales y secos se ha comprobado que las variables bioclimáticas resultan predictores apropiados al momento de demostrar el impacto de los cambios climáticos en la distribución natural de los ecosistemas y especies que los habitan (Peterson y Nayary, 2007; Simon *et al.*, 2009; Werneck *et al.*, 2011; Angulo *et al.*, 2012). En este trabajo, los modelos de predicción bajo las condiciones climáticas actuales y pasadas presentan un buen ajuste a la distribución (promedio para las 50 réplicas AUC

=0.993) y para el caso de las condiciones climáticas actuales los resultados son comparables a los propuestos por INEGI (Mapa de cobertura vegetal INEGI, 2006). En general, la distribución predicha para el BTS bajo las condiciones del Último Interglacial es similar a la obtenida bajo las condiciones climáticas actuales (Fig. 5a), pero considerablemente más restringida que las proyecciones bajo los escenarios del Último Máximo Glacial; teniendo en cuenta las áreas ganadas con la disminución del nivel del mar (~130 m; Fig. 5b). Por el contrario, considerando sólo las áreas actualmente emergidas, las comparaciones entre distribuciones para el presente y el Último Máximo Glacial muestran que entre el 47% y 63% de las áreas actualmente ocupadas por BTS eran climáticamente inadecuadas para el desarrollo de este bioma, según los modelos MIROC y CCSM respectivamente (Fig. 5c, Fig. 5d). Con respecto a las áreas de estabilidad climática se consideró solo el modelo climático del Último Máximo Glacial (CCSM 21 ka) debido a que representa temporalmente el evento climático más reciente que más ha reducido la distribución del BTS, así como por la abundante evidencia palinológica que soporta las proyecciones de este modelo para el territorio Mexicano (ver discusión). Los resultados identifican ocho áreas potenciales que pudieron actuar como refugios (CUADRO 6, Fig. 6). Tres de las áreas de estabilidad climática predicha se encuentran sobre la costa del océano Pacífico. La primera zona, la cual es la más extensa, se localiza desde el norte del estado de Sinaloa hasta los valles internos de la Sierra Madre Occidental en Nayarit y Jalisco. La segunda comprende la costa Pacífica Central, desde Boca de Tomatlán, Jalisco hasta Coalcomán, Michoacán. Una tercera zona está ubicada en un área casi continua entre Tepalcatepec y Huetamo, Michoacán en la región del Bajo Balsas, la cuarta zona se ubica entre los estados de Guerrero, Morelos y Puebla en la región del Alto Balsas. La quinta zona representa una pequeña fracción del valle de Tehuacán-Cuicatlán en el estado de Oaxaca. La sexta zona se ubica en la región del istmo de Tehuantepec desde las bahías de Puerto Escondido hasta las costas de Salina Cruz en Oaxaca y continuando sobre la vertiente del Río Tehuantepec. La séptima se ubica en el valle de Zacapa entre los departamentos del Progreso y Zacapa, Guatemala. Y finalmente un área discontinua entre los valles secos interiores entre el departamento de Choluteca, Honduras hacia el sureste en la zona Norcentral de Nicaragua, y hasta el departamento de Managua, Nicaragua.

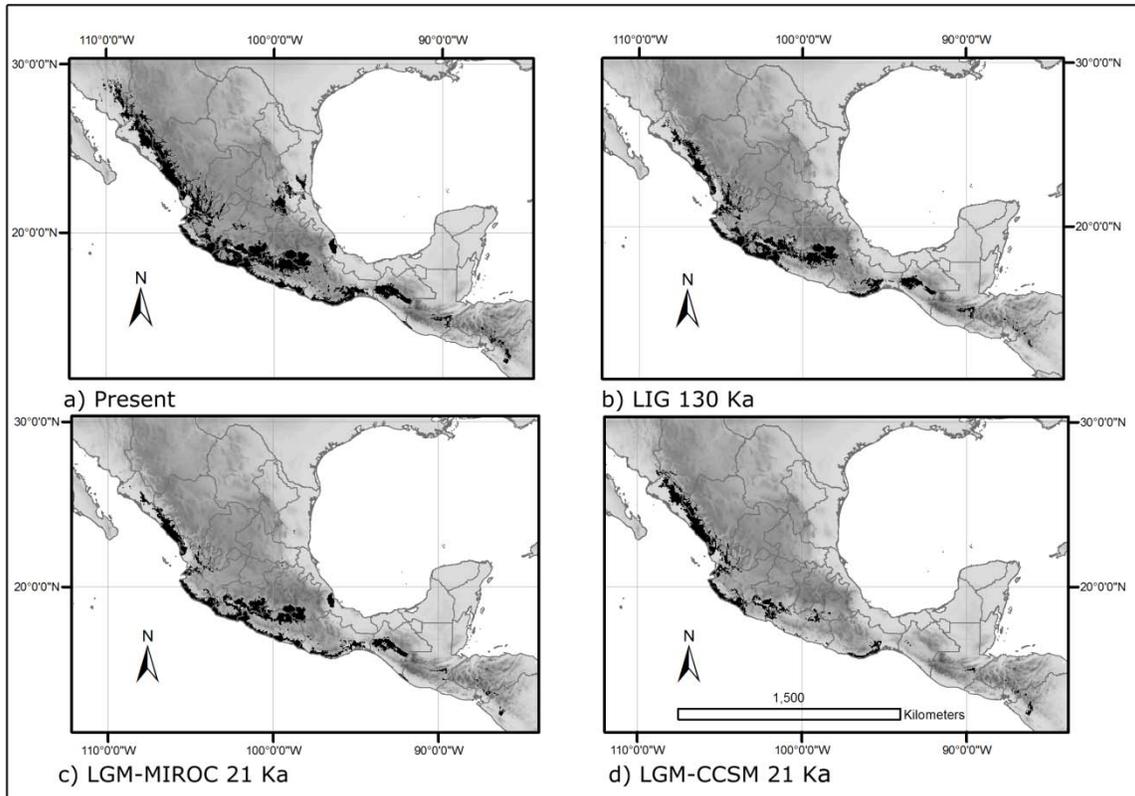


FIGURA 5. Mapas de estabilidad climática histórica que representan los refugios predichos en los que el bosque tropical seco ha existido en: a) las condiciones actuales, b) el Último Inter Glacial, c) el Último Máximo Glacial modelo MIROC, y d) el Último Máximo Glacial modelo CCSM.

CUADRO 6. Áreas climáticamente estables de BTS (refugios) desde el Último Máximo Glacial de acuerdo con el modelo CCSM y entidad política.

Refugio	Entidad política	País
<b>Noroeste</b>	Sinaloa, Durango, Nayarit, Jalisco (México)	México
<b>Jalisco-Colima</b>	Jalisco, Colima, Michoacán (México).	México
<b>Bajo Balsas</b>	Guerrero, Michoacán (México).	México
<b>Alto Balsas</b>	Guerrero, Morelos, Puebla (México).	México
<b>Tehuacán</b>	Oaxaca (México).	México
<b>Tehuantepec</b>	Oaxaca (México).	México
<b>Motagua-Zacapa</b>	Zacapa, El progreso	Guatemala
<b>Nicaragua</b>	Choluteca, Estelí, Matagalpa, Boaco, Managua	Honduras, Nicaragua

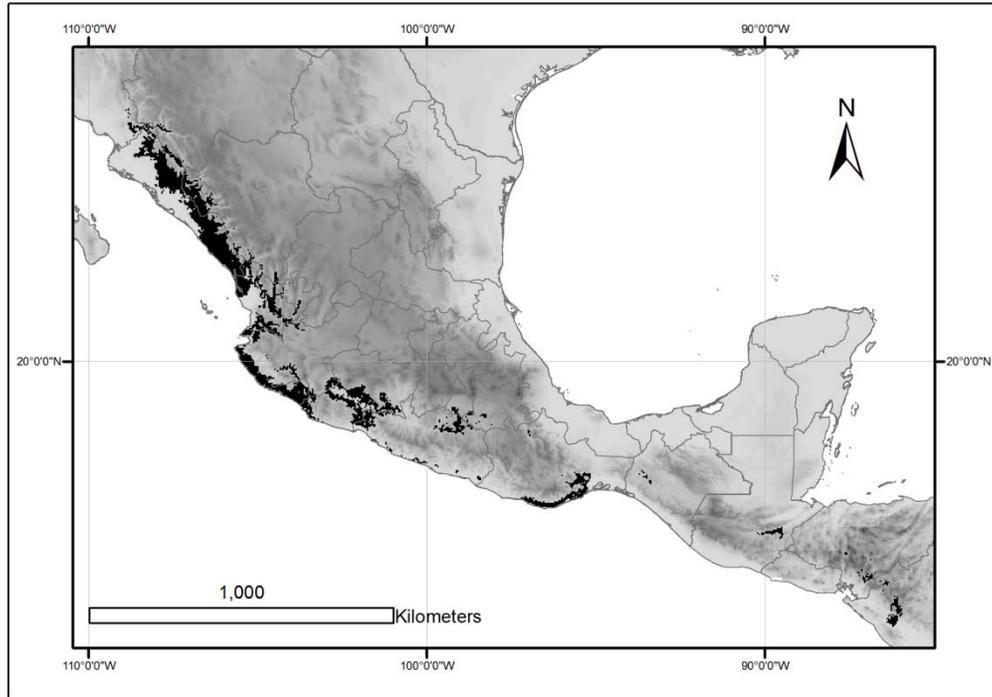


FIGURA 6. Mapas de estabilidad climática histórica que representan los refugios de BTS en Mesoamérica de acuerdo con el modelo para el Último Máximo Glacial- CCSM (LGM ~21 Ka).

### Patrones de distribución y *hotspots* de especies endémicas en los bosques secos de México

El endemismo de la flora del BTS es alto a nivel de especie pero bajo en otras jerarquías taxonómicas. En este trabajo se registró un total de 298 especies endémicas distribuidas en 40 familias, que representan entre el 22% al 29% de las especies de plantas reportadas para el BTS en México (Trejo, 1998; Lott, 2002). El BTS de México es más diverso de lo esperado en comparación con otros bosques secos de Centro y Sudamérica, y su variación en riqueza de especies no se explica sólo por la precipitación anual total (Trejo y Dirzo, 2002). De acuerdo con los análisis de riqueza, esta se encuentra concentrada en varias áreas o *hotspots*, especialmente en las costas de Jalisco y Colima. Otras áreas de gran concentración de especies endémicas están localizadas en la cuenca del Bajo Balsas entre Michoacán y Guerrero, así como en el Alto Balsas entre Guerrero y Morelos (Fig. 7). Los análisis bajo un modelo lineal generalizado demuestran que independientemente de la región geográfica de BTS, los polígonos de las áreas espaciotemporalmente estables presentan estadísticamente mayor diversidad de especies endémicas que las áreas de BTS que no han sido estables a través del tiempo (Fig. 8, APÉNDICE 2). Tanto los análisis de diversidad, como los modelos de predicción de nicho demuestran que las áreas con mayor

número de especies endémicas presentan un patrón geográfico bien definido no aleatorio, que puede ser explicado con base en la existencia de áreas de estabilidad climática en el BTS de México.

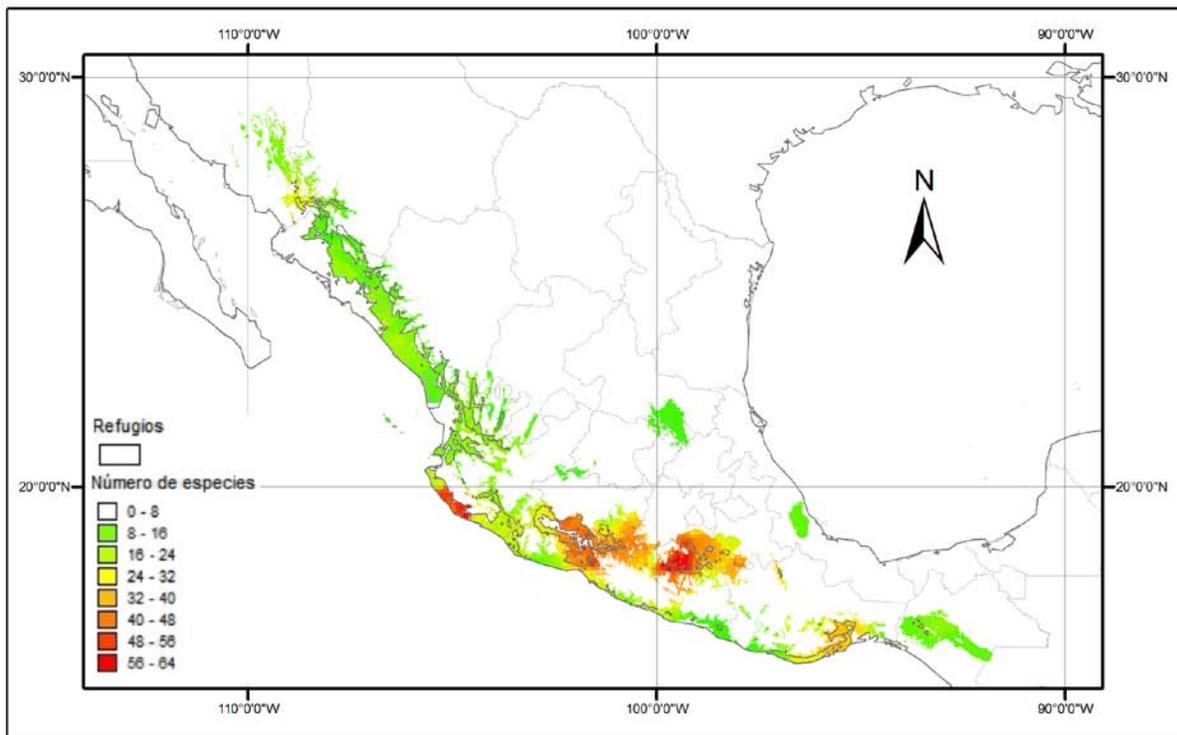


FIGURA 7. Patrones de diversidad (*hotspots*) de 298 especies endémicas del bosque tropical seco en México. Nótese la concentración de especies en las áreas propuestas como refugios de BTS.

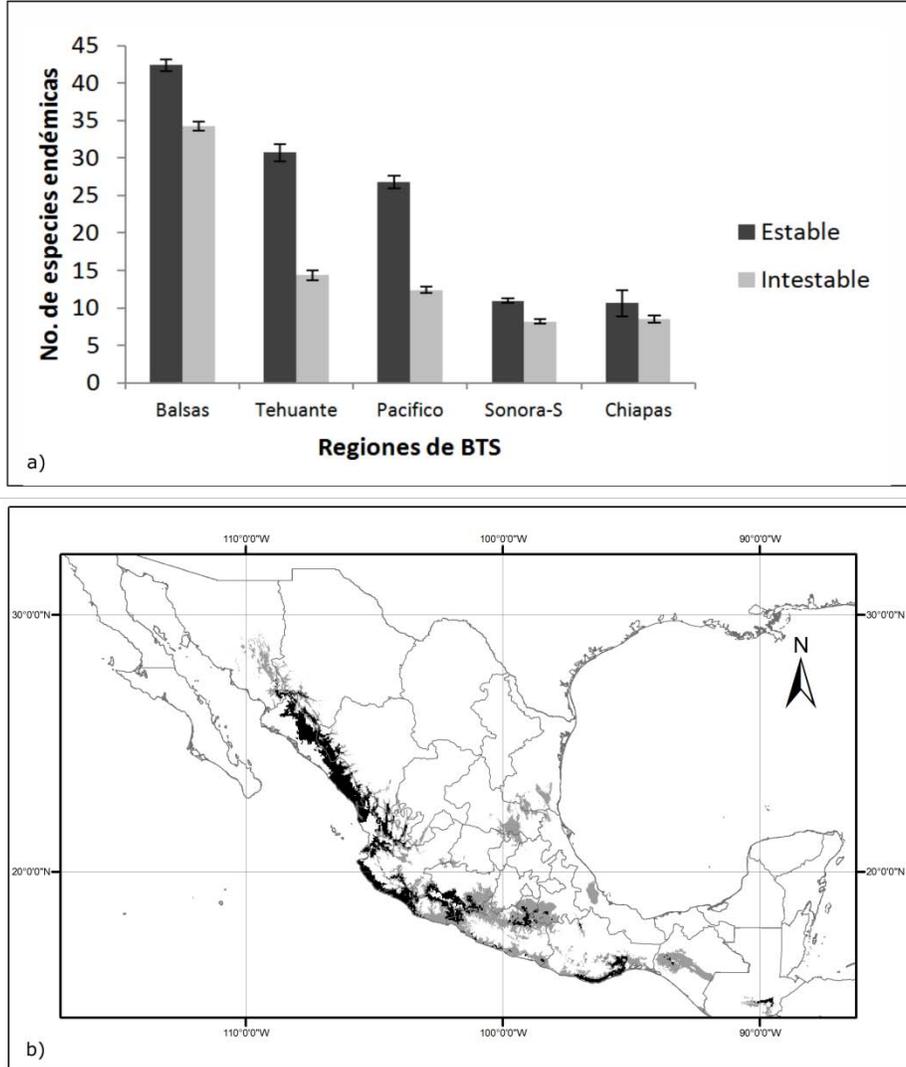


FIGURA 8. a) Modelo lineal generalizado del efecto de la estabilidad climática (estable e inestable) sobre el número de especies de plantas endémicas del Bosque Tropical Seco en México, a partir de análisis de diversidad y proyecciones de cambio en la distribución de Bosque Tropical Seco para el Último Máximo Glacial modelo CCSM. b) Las áreas en negro representan las áreas estables (refugios) de Bosque Tropical Seco en México de acuerdo con el modelo para el Último Máximo Glacial- CCSM (LGM 21 Ka). Las áreas en gris representan las áreas inestables recientemente colonizadas en la distribución actual del Bosque Tropical Seco en México.

## DISCUSIÓN

### Fitogeografía del Bosque Tropical Seco en Mesoamérica y el Caribe

La diversidad florística de los BTS de Mesoamérica es más diversa de lo esperado en comparación con otros bosques secos de Sudamérica, en parte debido, al elevado recambio de especies a escalas geográficas relativamente pequeñas (Janzen, 1967; Trejo y Dirzo, 2002). Por ejemplo, Trejo (1998) para un total de 975 especies encontradas en el BTS de México no observó ninguna especie que estuviera presente en todos los 20 sitios evaluados. En coherencia con el estudio de Lott y Atkinson (2005), los resultados sugieren que la subregión “Costa Pacífico Mexicana” es la más diversa de los BTS de Mesoamérica en cuanto a número de especies (CUADRO 2). Igualmente, resulta importante destacar la diversidad y composición florística de los BTS del Caribe, en los que el 85% de su flora es de carácter microendémico y la cual presenta valores de diversidad equiparable a la subregión Costa Pacífico Mexicana, a nivel de géneros y familias. La presencia de especies microendémicas en esta región está altamente relacionada con factores edáficos, particularmente con la presencia de suelos calcáreos que imponen restricciones adaptativas al establecimiento y desarrollo de la flora (Lésvesque *et al.*, 2011).

Por otra parte, los resultados demuestran que tanto los análisis de escalamiento como los de agrupamiento son congruentes al identificar el número de áreas de endemismo y la identidad de las ecorregiones que las componen (ensamblajes biogeográficos). De acuerdo con su área geográfica y composición florística son claros tres patrones generales de distribución en los bosques tropicales secos de Mesoamérica y el Caribe: Costa Pacífico Mexicana, Caribe y Centroamérica (Fig. 3). En las regiones florísticas delimitadas por Linares-Palomino (2011), se incluye a estas tres subregiones en un único bloque de vegetación. Sin embargo, esta clasificación está basada en especies comunes en el Neotrópico y no en especies endémicas y restringidas al BTS.

Rosen (1988) propone que la clasificación de áreas de endemismo puede tener dos interpretaciones mutuamente complementarias, la histórica y la ecológica. Por una parte, las relaciones entre las puntas de las ramas (áreas) están determinadas por procesos de vicarianza y dispersión en una sucesión de eventos geológicos; y por otra parte, si la raíz es interpretada como un área que presenta condiciones desfavorables para la persistencia de los taxa, las relaciones entre áreas pueden identificar afinidades ecológicas. En este sentido, los patrones biogeográficos de BTS detectados en este trabajo para Mesoamérica y el Caribe reflejan procesos ecológicos e históricos determinados por: el número de especies compartidas entre regiones, y las afinidades ecológicas de las especies de BTS. Por ejemplo, para regiones como los bosques secos del Bajío, Baja California, Veracruz, Yucatán y Panamá, en las que

se demuestra que las condiciones climáticas no permitieron la persistencia de BTS durante el Último Máximo Glacial, la diversidad de especies endémicas es proporcionalmente más baja que las áreas adyacentes y estables climáticamente (CUADRO2). Por otra parte, sus similitudes se basan sólo en las especies compartidas de mediana distribución afines ecológicamente. Por lo tanto, se puede sugerir que las especies encontradas en estas regiones de BTS han llegado recientemente a partir de las regiones adyacentes y estables de BTS. Por ejemplo, Burham y Carranco (2004) proponen que la estabilidad a largo plazo de la vegetación del BTS, puede resultar en el aumento de especies endémicas a través de procesos naturales promovidos por la fragmentación y aislamiento geográfico de estos bosques. Bajo esta misma suposición, Huber y colaboradores (2006) determinan que el bajo número de taxa endémicos de la flora de los Llanos en Venezuela (alrededor del 1% de la flora total), puede ser el resultado del reciente origen geológico a partir del retiro de las aguas marinas de esta región durante el Cuaternario.

### **Ordenación de las comunidades vegetales, señal filogenética y similaridad ecológica entre las especies**

Los resultados de escalamiento multidimensional (NMDS) concuerdan con las conclusiones de Durigan y colaboradores (2003), quienes analizaron la distribución de especies del Cerrado en San Paulo, Brasil, e identificaron que las características geográficas y ambientales son los factores más importantes que determinan la composición florística de estas áreas. Sus resultados, hacen notar la importancia de los factores climáticos, particularmente la temperatura, precipitación y la longitud de la temporada seca como los principales determinantes del ensamblaje florístico de las comunidades del Cerrado de San Paulo.

El grado en el que los integrantes de una comunidad predicen sus relaciones define la estructura filogenética de la comunidad (Webb, 2002). Mediante este concepto, Lavin y Matos (2008) proponen que, la biogeografía ecológica (dependencia filogenética entre las especies) aporta mayor información biogeográfica al detectar los procesos ecológicos que influyen el ensamblaje entre comunidades y por tanto de sus patrones biogeográficos. Frecuentemente, el ambiente físico impone limitantes ecológicas y evolutivas que generan un “filtrado ecológico”, de forma tal, que especies con requerimientos ecológicos similares se encuentran ocupando ambientes físicos similares (Webb, 2000). La idea general detrás de este concepto radica en que las especies cercanamente relacionadas son ecológica y funcionalmente más similares que las especies lejanamente emparentadas, por lo tanto, es posible hacer inferencias respecto a la influencia relativa de los factores abióticos en el ensamblaje de

una comunidad (Swenson y Enquist, 2009), ya que los caracteres funcionales contribuyen a la adquisición de recursos y definen el nicho que los organismos ocupan. El proceso de evolución de caracteres de resistencia, tolerancia y escape a la sequía pueden tener fuertes implicaciones en el ensamblaje de las comunidades del BTS. Para las leguminosas, un grupo altamente asociado a los BTS, se ha demostrado que las relaciones filogenéticas muestran un elevado grado de asociación geográfica y de afinidades ecológicas, en las cuales, las especies hermanas tienden a ocupar las mismas regiones del BTS (Schrire, 2005; Lavin 2006; Pennington, 2006). De igual forma, los resultados de este trabajo demuestran que el grado en que las relaciones filogenéticas predice el grado de estacionalidad en la precipitación de los taxa es mayor a lo esperado bajo un modelo Browniano de evolución. De esta forma, el grado de tolerancia de las especies a la sequía es el factor más importante que promueve el recambio de los taxa entre regiones de BTS (Lavin, 2006), y el cual está determinado tanto por la adaptación de los taxa a las características ambientales de cada región, como por la ancestría compartida. Baltzer y colaboradores (2008) demuestran que para bosques tropicales, los patrones de distribución de especies a lo largo de gradientes de disponibilidad de agua están determinados por la resistencia diferencial a la sequía debido a caracteres morfológicos y fisiológicos como el contenido letal de agua, punto de marchites hídrica, sistema radicular profundo, baja conductancia cuticular, entre otros. En síntesis, los patrones de coexistencia de especies de BTS que vemos actualmente en Mesoamérica y el Caribe, son el resultado del grado de persistencia de la vegetación, así como de eventos históricos de dispersión dentro y entre regiones vecinas en donde las especies con requerimientos ecológicos similares inmigran y prosperan en regiones climáticamente similares (Schrire *et al.*, 2005).

### **Distribución histórica del BTS en México y evidencia palinológica**

La reconstrucción histórica de la distribución de los BTS de Mesoamérica, arrojan resultados robustos como lo indican los valores de AUC > 0.9. Para el LIG (130 Ka) bajo un escenario climático similar al actual, se observa una disminución de 39% de la cobertura de BTS, aunque, con una configuración comparable a la actual. Los modelos de distribución para el LGM (21 Ka) predicen una disminución drástica, del 47% y 63% del área adecuada para el desarrollo de BTS. Sin embargo, difieren en cuanto al arreglo espacial de las áreas predichas. No obstante, los datos palinológicos del centro de México son congruentes con los resultados obtenidos bajo los datos climáticos del modelo LGM-CCSM.

Por ejemplo, las principales líneas de evidencia para el LGM en México (26 ka-19 ka) estiman una disminución en la temperatura de 6° C a 8° C. En este sentido, la respuesta de las comunidades vegetales al enfriamiento se identifica en los registros polínicos como un desplazamiento altitudinal de aproximadamente 1,000 m en la distribución de la vegetación hacia altitudes menores (Caballero *et al.*, 2010). Por ejemplo, el BTS es particularmente sensible a las bajas temperaturas, por lo que se espera haya experimentado una retracción de su límite altitudinal a aquellas áreas geográficas libres de heladas. Las áreas de estabilidad climática identificadas en este trabajo (modelo LGM-CCSM) indican la prevalencia del BTS sólo por debajo de ~1,100 msnm, lo que representa una retracción altitudinal de aproximadamente 800 m respecto al límite altitudinal actual del BTS.

Por otra parte, los registros palinológicos del centro de México para el LGM están relativamente bien documentados, al menos para las regiones lacustres de Texcoco, Chalco, Cuitzeo y Pátzcuaro (Lozano-García *et al.* 1993, Lozano-García y Ortega-Guerrero 1994, Caballero *et al.* 1999). Para estas cuencas, es posible observar en el registro polínico indicios de condiciones secas durante el LGM. Por ejemplo, para la cuenca de Chalco se registra la predominancia de polen de *Mimosa aff. biuncifera*, lo que sugiere entornos predominantemente secos (Lozano-García *et al.*, 1993). Igualmente, otro elemento abundante en los perfiles polínicos de Pátzcuaro, Chalco, Texcoco y Lerma es el tipo Cupresaceae (*Cupressus* y *Juniperus*), el cual está asociado a condiciones secas y frías (Lozano-García *et al.*, 1993; Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1994).

Si bien, el registro polínico para los BTS de México durante el LGM es insuficiente, resulta posible observar en los perfiles polínicos de Ixtacyola y lagunas de Tuxpan en Guerrero, indicios de condiciones secas y frías para estas cuencas durante el Pleistoceno tardío (Piperno y Ranere, 2006). Por ejemplo, los análisis sedimentológicos para Ixtacyola en Iguala Guerrero indican: 1) una sequía severa de la cuenca, 2) un incremento significativo de carbón y dominancia de taxa herbáceos (Astereceae, Poaceae), y 3) la presencia en menor proporción de elementos característicos de BTS como *Bursera*, *Spondias* y *Quercus* (Piperno y Ranere, 2006). En general, los datos paleolimnológicos de los lagos durante el Último Máximo Glacial indican niveles disminuidos, en concordancia con la interpretación de climas más secos obtenida de los datos palinológicos (Piperno y Ranere, 2006; Caballero *et al.*, 2010).

Por otra parte, Caballero y colaboradores (2010) explican que, a partir de la menor altitud de la ELA (Equilibrium-Line Altitude) en el Tancítaro en Michoacán con respecto al Cofre de Perote en Veracruz, existió un mayor aporte de humedad desde el Pacífico que en el Golfo de México. Esta evidencia ha sido interpretada como un indicador de heterogeneidad climática en el centro de México durante el LGM, lo cual determinó ambientes más húmedos en el oriente del eje neovolcánico en comparación al centro,

donde aparentemente prosperaron ambientes más secos (Caballero *et al.*, 2010). Si bien, no hay datos que sustenten esta gradiente de humedad, es posible observar en los modelos de estabilidad climática para el LGM (CCSM) una disminución progresiva del tamaño de los refugios de norte a sur y de este a oeste de la República Mexicana. Este patrón en las áreas idóneas para el BTS durante este periodo, sugiere condiciones más cálidas y con mayor precipitación como para sustentar un bosque estacional en el nor-occidente de México. Becerra (2005, 2008), sugiere en esta dirección que la Sierra Madre Occidental provee las condiciones climáticas necesarias para el establecimiento del BTS, bloqueando los fríos vientos del norte. Estas evidencias son coherentes con los modelos de paleodistribución del BTS en México (LGM-CCSM) y sugieren que los BTS redujeron su distribución durante los periodos glaciares.

Las reconstrucciones de distribución histórica de este trabajo difieren de la hipótesis que plantean Pennington (2000) y Prado y Gibbs (1993); en la cual proponen que las comunidades de bosques secos bajo un escenario climático más seco para el LGM, expandieron su distribución en la cuenca del Amazonas (Pennington *et al.*, 2000, 2004). Por el contrario, las simulaciones históricas de BTS en Mesoamérica sugieren que las condiciones climáticas del LGM fueron demasiado secas y frías como para sostener comunidades extensas de BTS. Estos resultados confirman estudios previos realizados para los bosques secos de Sudamérica. Mayle (2004) y Werneck y colaboradores (2011), a partir de modelos de circulación climática y secuestro de CO<sub>2</sub>, demuestran condiciones frías y secas para el LGM, que limitaron la distribución del BTS mucho más allá de las regiones previamente propuestas. Por el contrario, ellos sugieren retracciones del BTS durante el LGM, seguidas de expansiones más recientes durante el Holoceno. Igualmente, la reconstrucción del BTS con base en los límites de tolerancia al frío de la vegetación presente en el espectro polínico de Sudamérica, sugiere que las bajas temperaturas, en lugar de la precipitación, fueron el parámetro climático clave que restringe el establecimiento de BTS en las tierras bajas de Bolivia durante los periodos glaciares (Colinvaux *et al.*, 1996; Whitney *et al.*, 2014).

De forma paralela, los resultados de este trabajo son congruentes con los observados para los bosques secos sudamericanos y con base en estas evidencias se puede sintetizar la dinámica histórica del BTS en Mesoamérica como sigue: Durante los periodos cálidos, como el LIG y el presente Inter Glacial u Holoceno, el BTS se vio favorecido aumentando su distribución y alcanzando el máximo de su distribución en Holoceno o presente. Mientras que en los periodos fríos como el LGM, el BTS tenía distribuciones más restringidas, permaneciendo aislado en ocho principales bloques de vegetación (CUADRO6, Fig. 6).

## **Biogeografía histórica del BTS en México y su relación con los patrones actuales de diversidad**

Las fluctuaciones climáticas del Cuaternario han influenciado la historia evolutiva de los organismos en distintas formas, entre ellas, cambios en la distribución, fragmentación o extinción de poblaciones (Waltari *et al.*, 2007; Carnaval, 2009). Bajo este enfoque, la existencia y ausencia de áreas de estabilidad climática puede predecir la diversidad genética, o bien los patrones actuales de distribución y el grado de endemismos (Graham *et al.*, 2006). Los BTS de México y Centroamérica se consideraban como regiones tropicales depauperadas en cuanto a diversidad biológica, y con respecto a las selvas húmedas (Gentry, 1988; Ceballos, 1995). Sin embargo, recientemente se ha demostrado que los BTS son biológicamente muy complejos y albergan una gran diversidad florística, mayor a la esperada para regiones de este tipo (Cowling y Samways, 1994; Gentry, 1995; Trejo y Dirzo, 2002; Lott, 2005; Ceballos y García, 1995; Janzen, 1988). Los análisis florísticos del BTS exhiben diferencias pronunciadas en la composición, diversidad y número de especies endémicas entre los BTS de México, Centroamérica y Sudamérica, herencia de procesos geológicos, biogeográficos y evolutivos propios, en donde los BTS de México y el Chaco en Sudamérica son los más diversos en especies endémicas (Gentry, 1995; Linares-Palomino *et al.*, 2001, Ceballos y Martínez, 2010; Ceballos y Valenzuela, 2010).

La composición florística de especies endémicas, demuestra que los elementos predominantes en los BTS Mesoamericanos pertenecen a las familias Fabaceae, Cactaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Asteraceae, Anacardiaceae, Acanthaceae y Rubiaceae, que en conjunto constituyen más del 75% de las especies endémicas de estos ecosistemas. Estos resultados son de esperarse, si consideramos que las familias mejor representadas en los bosques secos son precisamente Fabaceae, Euphorbiaceae, Cactaceae, Burseraceae, Asteraceae, Malpighiaceae, Rubiaceae y Anacardiaceae (Lott *et al.*, 1995).

La riqueza de especies alcanza sus máximos valores cerca del ecuador y disminuye gradualmente hacia mayores latitudes (Gentry, 1995; Mitellbach *et al.*, 2007); sin embargo, en el BTS de México la riqueza de especies no es sólo anormalmente alta, sino además elevada en cuanto el número de endemismos (Trejo, 1998). Los análisis de riqueza de especies endémicas demuestran un patrón geográfico bien definido y distinto al esperado del patrón latitudinal. Las áreas de mayor riqueza se concentran en la costa Pacífico Central y la Depresión del Balsas. Específicamente, sobresalen por su gran diversidad cinco regiones: 1) Las costas de Jalisco y Colima, 2) el Bajo Balsas, 3) el Alto Balsas, 4) el valle de Tehuacán-

Cuicatlán, 5) y el istmo de Tehuantepec. Estos resultados corroboran las predicciones hechas por Gámez y colabores (2014) quienes identifican estas mismas regiones como centros de endemismos y diversidad para las especies del género *Bursera*.

El porcentaje de especies endémicas en el BTS de México varía a través de distintos núcleos florísticos y diferentes grupos de organismos (plantas vasculares 30%, anfibios 22%, reptiles 27%, mamíferos 30%, lepidópteros 50%, y cerambícidos 49%; Rzedowski, 1978; Lott y Atkinson, 2005, 2010; Sousa, 2010; García, 2006; Ceballos y Martínez, 2010; De la Maza, 2010). Sin embargo, independientemente del grupo taxonómico, emergen patrones ampliamente congruentes con las regiones descritas en este trabajo como áreas espaciotemporalmente estables de BTS (ver Ceballos, 2010).

Los factores que pueden estar involucrados con este patrón de distribución están ampliamente relacionados con la biología evolutiva e historias de vida de las especies asociadas al BTS. Por ejemplo, la mayoría de los mamíferos endémicos a los BTS, tales como musarañas, armadillos, ratones y especies fosoriales, tienen masas corporales pequeñas, movilidad relativamente reducida, alimentación granívora y tiempos generacionales cortos (Ceballos, 1995; Ceballos y Martínez, 2010). Estas características se han interpretado como evidencia de eventos de especiación recientes, generados por la fragmentación de hábitat y aislamiento de parches pequeños del BTS (Ceballos y Martínez, 2010). Por ejemplo, Sandel y colaboradores (2011) demuestran que los efectos del cambio climático del Cuaternario sobre la biodiversidad, dependen en parte de la tasa de desplazamiento climático (velocidad del cambio) y las características intrínsecas de las especies como su capacidad de dispersión. Además, los autores manifiestan que la alta velocidad en el desplazamiento climático está asociada con bajo endemismo a escalas continentales, y que las áreas con bajas tasas de cambio funcionan esencialmente como refugios para las especies de distribución restringida (Fjeldsa, 1995; Sandel *et al.*, 2011). De forma independiente, Jansson (2003) propone que los cambios climáticos pasados son un mejor predictor del grado de endemismo en un área que el intervalo anual de temperatura, y sugiere tres mecanismos interrelacionados que vinculan la estabilidad climática, los patrones de riqueza y la distribución de las especies, los cuales son: 1) Las áreas climáticamente inestables pueden favorecer especies generalistas y de gran capacidad de dispersión, 2) las tasas de especiación gradual pueden ser menores en áreas inestables, produciendo la carencia de especies jóvenes de distribución restringida, y 3) es probable que especies de distribución restringida se hayan extinto en las áreas inestables.

Bajo esta misma línea de pensamiento, Carnaval y colaboradores (2009, 2014) demuestran a partir del estudio de la filogeografía comparada de ranas endémicas de los bosques lluviosos de Brasil, que la estabilidad climática es un buen predictor de la diversidad genética para las regiones tropicales.

De la misma forma, los resultados de este trabajo sugieren que la alta concentración de especies de plantas y otros grupos endémicos del BTS está altamente relacionada con las dinámicas espaciotemporales del BTS. Estas regiones que funcionan como verdaderas islas y penínsulas ecológicas pueden servir como laboratorios naturales en los cuales es posible poner a prueba los supuestos de la teoría de biogeografía de islas, como la relación entre el número de especies y el tamaño del área, la distancia entre fragmentos, y el equilibrio extinción-colonización, que no explican del todo la presencia de especies endémicas (MacArthur y Wilson, 1967). Paradójicamente, los datos para el BTS (área total) no apoyan la idea general de que las áreas de mayor tamaño permiten una mayor acumulación de especies (Jansson, 2003; Graham *et al.*, 2006). Por ejemplo, el refugio de mayor área identificado en este trabajo (Sonora-Sinaloa) soporta proporcionalmente menos del 50% de especies endémicas que áreas de menor tamaño, como las comprendidas en la región del Balsas. Esta evidencia es apoyada por estudios de Becerra y Venable (2008), quienes a partir del análisis filogenético del género *Bursera*, uno de los grupos más diversos y altamente adaptados al BTS, identifican el área de Sonora-Sinaloa como un sitio donde las especies de *Bursera* son mantenidas pero donde la diversificación es menos probable que ocurra (sumidero). La teoría de coalescencia predice que las áreas geográficas que han funcionado como refugios a largo plazo exhiben una alta frecuencia de haplotipos ancestrales y por tanto el número promedio de mutaciones de su ancestro más reciente son significativamente más bajas en tales regiones, que lo esperado bajo el azar (Wakeley, 2008). En términos de área, cuando esta es mayor, la probabilidad de extinción puede además disminuir debido al incremento en los tamaños poblacionales y el área de distribución de las especies, lo que en última instancia atenúa los efectos genéticos de la estocasticidad bajo un flujo genético constante (Rosenzweig, 1995). En este trabajo se sugiere, que la estabilidad climática no solo facilita la sobrevivencia de especies neoendémicas y paleoendémicas (Por ejemplo, *Beiselia mexicana*), además promueve la diferenciación morfológica de los taxa divergentes permitiendo la agregación de taxa de distribución restringida (Fjeldsa y Lovett, 1997).

### **Consideraciones para la conservación del BTS**

Se estima que el 44% de todas las especies de plantas vasculares y el 35% de todas las especies de vertebrados están confinadas a 25 *hotspot* que comprenden tan solo el 1.4% de la superficie de la Tierra (Myers, 2000). Bajo este enfoque, la investigación y esfuerzos de conservación biológica deberían concentrarse en el mantenimiento de estas áreas que contribuyen desproporcionadamente a la biodiversidad global, entre ellas la región de Mesoamérica y el Caribe. Dinerstein y colaboradores

(1995), califican a los bosques secos de Mesoamérica entre los tres *hotspot* más importantes para el Neotrópico, solo por debajo de las selvas secas del Cerrado y las del Chaco en Sudamérica. Dado que el endemismo (especies restringidas a un área) y el riesgo de extinción están estrechamente relacionados (Davies *et al.*, 2006), deben contemplarse acciones que minimicen la pérdida de especies en los *hotspot* de diversidad. De esta forma, el conocimiento de las dinámicas pasadas de la vegetación y *hotspot* es esencial para el mantenimiento de los procesos ecológicos y evolutivos históricos. Sin embargo, actualmente es ampliamente aceptado que existen importantes discordancias entre los patrones espaciales del pasado y el futuro cambio climático, por ejemplo: áreas con bajas tasas de cambio climático en el pasado y altas concentraciones de especies endémicas, se espera que durante el próximo siglo experimenten elevadas tasas de cambio climático (Malcom *et al.*, 2006, Sandel, 2011; Mortiz y Agudo, 2013). El hecho de que la diversidad florística del BTS en Mesoamérica y el Caribe sea alta, tanto a nivel local (diversidad  $\alpha$ ), como a nivel regional (diversidad  $\beta$ ) tiene importantes implicaciones desde el punto de vista de la conservación. Lott y Atkinson (2005) sugieren que la protección de los BTS debería tomar en cuenta la formación de una red de numerosas reservas a lo largo de la distribución del BTS. En este sentido, en este trabajo se sugiere que la conservación de áreas de endemismos del BTS debería también reconocer que los ecosistemas y las especies son naturalmente dinámicos y por tal razón contemplar la formación de reservas biológicas a lo largo de gradientes altitudinales que garanticen la resiliencia y persistencia de las dinámicas espaciotemporales de la vegetación.

## CONCLUSIONES

En este trabajo, los análisis de señal filogenética, ordenamiento multidimensional y agrupamiento sugieren que las afinidades ecológicas y las relaciones de los taxa juegan un papel determinante en la identidad florística de las regiones de BTS. Los ensambles biogeográficos propuestos en este trabajo son un reflejo de procesos geológico-temporales, ecológicos y evolutivos propios, por lo que, ameritan sus propios esfuerzos de conservación.

Por otra parte, se encontró una alta relación entre la biogeografía de los endemismos, los patrones de diversidad de especies endémicas y las áreas espacio-temporalmente estables del BTS. Por lo tanto, se sugiere que el grado de persistencia temporal del bioma, al menos durante los ciclos glacial-interglaciales del Cuaternario, determina en parte los patrones de endemismo y diversidad de los BTS de Mesoamérica. El conocimiento con respecto a las dinámicas de la vegetación puede permitir la formulación de predicciones acerca del comportamiento genético de las comunidades y de especies

asociadas a los BTS. Bajo escenarios drásticos de futuro cambio climático, esta aproximación puede ayudar a guiar las futuras investigaciones y conservación de una de las áreas biológicamente más diversas y amenazadas del planeta en el contexto del mantenimiento de los procesos ecológicos y evolutivos a largo plazo.

## REFERENCIAS

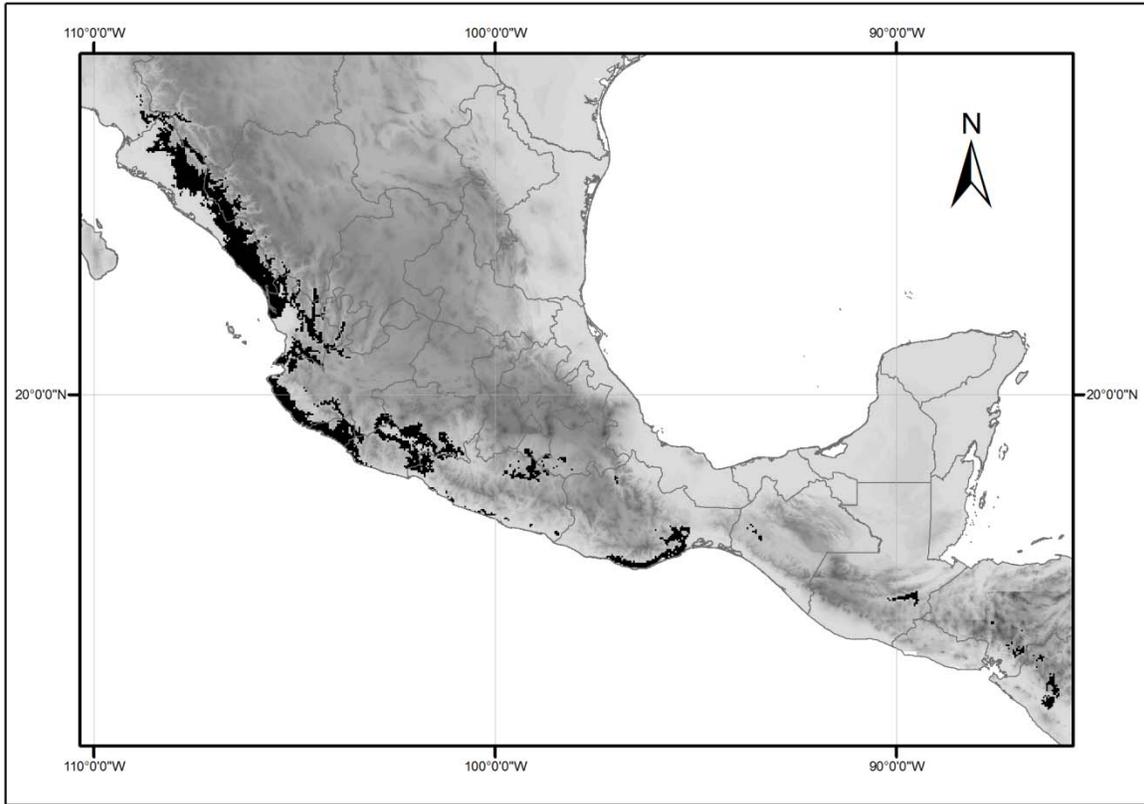
- Angulo, D., Ruíz-Sánchez, E. & Sosa V. (2012) Niche conservatism in the Mesoamerican seasonal tropical dry forest orchid *Barkeria* (Orchidaceae). *Evolutionary Ecology*, **26**: 991-1010.
- Baltzer, J., Davies, S.J., Bunyavejchewin, S. & Noor, N.S. (2008) The role of desiccation tolerance in determining tree species distribution along the Malay-Thai Peninsula. *Functional Ecology*, **22**:221-231.
- Becerra, J. & Venable, L. (2008) Sources and sinks of diversification and conservation priorities for the Mexican tropical dry forest. *Plos One*, **3**(10).
- Becerra, J. (2005) Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of The National Academy of Sciences*, **102**(31): 10919-10923.
- Berrio, J.C, Hooghiemstra, H., Gel, B. & Ludlow-Wiechers, B. (2006) Environmental history of the dry forest biome of Guerrero, México, and human impact during the last c. 2700 years. *The Holocene*, **16** (1)63-80.
- Bullock, S H. (1995) Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, ISBN 0521435145.
- Burnham, R & Carranco, N. (2004) Miocene winged fruits of *Loxopterygium* (Anacardiaceae) from the Ecuadorian Andes. *American Journal of Botany*, **91**(11): 1767-1773.
- Caballero, M., Lozano, G.S., Ortega, B., Urrutia, J. & Macías, J.L. (1999). Environmental characteristics of lake Tecocomulco, northern basin of México, for the last 50,000 years. *Journal of Paleolimnology*, **22**: 399-411.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., & Ortega, B. (2010). Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, **62**(3):359-377.
- Carnaval, A.C., Waltari, E., Rodríguez, M., Rosuaer, D., VanDerWal, J., Damasceno, R., Prates, I., Stangas, M., Spanos, Z., Rivera, D., Pie, M., Firkowski, C., & Mortiz, C. (2014) Prediction of Phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of the Royal Society*, **281**: 20141461.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M., Haddad, C.F., Rodríguez, F. & Moritz, C. (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, **323**:785-789.
- Ceballos, G. & Valenzuela, D. (2010) Diversidad ecología y conservación de vertebrados de Latinoamérica (pp 93-119). En Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. & Dirzo, R (Eds) Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico Mexicano. Fondo de Cultura Económica, ISBN CONABIO 970-9000-38-1.
- Ceballos, G. & Andres, G. (1995) Conserving Neotropical Biodiversity: The roll of dry forest in western México. *International Conservation News*, **9**(6):1349-1356.
- Ceballos, G. & Martínez, L. (2010) Mamíferos (pp. 119-145). En Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. & Dirzo, R (Eds) Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico Mexicano. Fondo de Cultura Económica, ISBN CONABIO 970-9000-38-1.
- Ceballos, G. (1995) Vertebrate diversity, ecology and conservation in Neotropical dry forest, Capítulo 8 (pp 195-218). En Bullock, S H (Eds). Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, ISBN 0521435145.
- Clark, P., Dyke, A., Shakun, J., Carlson, A., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J., Hostetler, S. & McCabe, M. (2009) The last glacial maximum. *Science*, **325**:710-713.
- Colinvaux, P.A., De Oliveira P.E., Moreno J.E., Miller M.C, y Bush M.B. (1996) A long pollen record from lowland Amazonia: Forest and Cooling in Glacial times. *Science*, **274**(5284): 85-88.
- Collins, W.D., Blackmon, M., Bitz, C., Bonam, G. & Bretherton, C.S. (2004) The community climate system model: CCSM3. *Journal of climate*, **19**: 2122-2143.
- Cowling, R.M. & Samways, M.J. (1994) Predicting Global Patterns of Endemic Plant Species Richness. *Biodiversity Letters*, **2**(5): 127-131.
- Davies, J., Purvis, A. & Gittleman, J. (2006) Quaternary Climate Change and the Geographic Ranges of Mammals. *The American Naturalist*, **174**(3): 297-307.
- De la Maza, R. (2010) Lepidópteros diurnos. En Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. & Dirzo, R (Eds) Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico Mexicano. Fondo de Cultura Económica, ISBN CONABIO 970-9000-38-1, 591 pg.
- Dick, C., & Wright, J. (2005) Tropical mountain cradles of dry forest diversity. *The National Academy of Sciences*, **102**(31):10757-10758.
- Dinerstein, E., Olson, D., Graham, D., Webster, A., Steven, P., Bookbinder, M. & Ledec, G. (1995) A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean. Washington (DC): World Bank.

- Dirzo, R., Young, H., Mooney, H. & Ceballos, G. (2011) Seasonally Dry Tropical Forest: Ecology and conservation. Island Press, ISBN 139781597267038, 407 pg.
- Dormann, C.F., McPherson, J., Araújo, M., Bivand, R. & Janine, B. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**: 609-628.
- Durigan, G. (2003) Padroes fitogeográficos do cerrado paulista sob uma perspectiva regional. *Hoehnea*. 30-39.
- Farrera, I., Harrison, S.P., Prentice, I.C., Ramstein, G., Guiot, J., Bartlein, P.J., Bonnefille, R., Bush, M., Cramer, W., Grafenstein, U von., Holmgren, K., Hooghiemstra, H., Hope, G., Jolly, D. & Lauritzen, S.E. (1999) Tropical climates at the Last Glacial Maximum: a new synthesis of terrestrial palaeoclimate data. I. *Vegetation, lake-levels and geochemistry: Climate Dynamics*, **15**: 823-856.
- Fjeldsa, J. & Lovett, J. (1997) Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity and Conservation*, **6**: 325-346.
- Gámez, N., Escalante, T., Espinoza, D., Eguarte, L. & Morrone, J. (2014) Temporal dynamics of areas of endemism under climate change: a case of study of Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography*, **41**: 871-881.
- Gentry, A. H. (1995) Diversity and floristic composition of neotropical dry forests, In seasonally dry tropical forest cap. 7. Ed, Bullock, S., Mooney, H.A. Medina, E. Eds, Cambridge University Press, pp. 146-194.
- González-Medrano, F. (2012). Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación, Instituto Nacional de Ecología, ISBN 9786077908692.
- Graham, C., Mortiz, C. & Stephen, W. (2006) Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *PNAS*, **103**(3): 632-636.
- Graham, C., Ron, S., Santos, J., Schneider, C. & Moritz, C. (2004) Integrating phylogenetics and environmental models to explore speciation mechanism in dendrobatid frogs. *Evolution*, **58**(8):1781-1793.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J., Jones, P.G., Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Journal of Climatology*, **25**:1965-1978.
- Huber, O., Duno de Stefano, R., Aymard, D. & Riina, R. (2006) Flora and vegetation of the Venezuelan llanos: A review, Capítulo 5 (pp 95-121). En Pennington T., Lewis, G., & Ratter, J. (Eds). Neotropical Savannas and Seasonally Dry Tropical Forest: Plant diversity, Biogeography and Conservation. CRC Press, Taylor and Francis Group, ISBN 9780849329876.
- INEGI-CONABIO-INE. (2007) Ecorregiones Terrestres de México, conabio.gob.mx (accesado en agosto 12,2013).
- Jansson, R. (2003) Global patterns in endemism explained by past climate change. *Proceedings of The Royal Society of London*, **270**: 583-590.
- Janzen, D.H. (1988). Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosystem (pp. 130-137). En: Wilson E.O & Peters, F.M. (eds.) Biodiversity. National Academy Press, Washington, D.C.
- Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, **101**(919), 233-249.
- Kembel, S., Cowan, P., Helmus, M., Cornwell, W., Morlon, H., Ackerly, D., Blomberg, S., & Webb, C. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics application notes*, **26**-11:1463-1464.
- Lavin, M., & Veira-Matos, A. (2008) The Impact of Ecology and Biogeography on Legume Diversity, Endemism, and Phylogeny in the Caribbean Region: A New Direction in Historical Biogeography. *Botanical Reviews*, **74**: 178-196.
- Lavin, M. (2006) Floristic and geographical stability of discontinuous seasonally dry tropical forest explains patterns of plant phylogeny and endemism. Capítulo 19 en: Pennington T, Lewis, G & Ratter, J. 2006. Neotropical Savannas and Seasonally Dry Tropical Forest: Plant diversity, Biogeography and Conservation. CRC Press, Taylor and Francis Group, ISBN 9780849329876, 504 pg.
- Lésvesque, M., McLaren, K. & McDonald, M. (2011) Recovery and dynamics of primary tropical dry forest in Jamaica, 10 years after human disturbance. *Forest Ecology and Management*, **262**:817-826.
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. & Pennington T. (2006) Neotropical seasonally dry forest: Diversity, endemism, and biogeography of woody plants, Capítulo 1 (pp 3-22). Dirzo R., Young, H., Mooney, H. & Ceballos, G (Eds). Seasonally Dry Tropical Forest: Ecology and conservation. Island Press, ISBN 139781597267038.
- Linares-Palomino, R. (2006) Phytogeography and floristics of seasonally dry tropical forest in Peru. Capítulo 11 (257-281) en: Dirzo R., Young, H., Mooney, H. & Ceballos, G (Eds). Seasonally Dry Tropical Forest: Ecology and conservation. Seasonally Dry Tropical Forest: Ecology and conservation. Island Press, ISBN 139781597267038.
- Lott, E., & Atkinson, T. (1995). Mexican and Central American Seasonally Dry Tropical Forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a Focal Point for Comparison en Seasonally Dry Tropical Forest Capítulo 13: en Bullock, S., Mooney, H. & Medina, E. (Eds) Cambridge University Press 1995.

- Lott, E. & Atkinson, T. (2002) Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuitxmala, Jalisco (pp. 83-97) en: Nogera, Vega, F. A. & Quesada, M (Eds). Historia natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Lozano-García, M.S. & Ortega-Guerrero, B. (1994) Palynological and magnetic susceptibility records of Lake Chalco, central México. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **109**:177-191.
- Lozano-García, M.S., Ortega-Guerrero, B., Caballero, M. & Urrutia, G.F. (1993) Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of the Chalco Lake, Central México. *Quaternary Research*, **40**, 332-342.
- Macarthur, R., & Wilson, E. (1967) The theory of island biogeography. Princenton University Press, Princenton New Jersey.
- Malcom, J., Liu, C., Neison, R., Hansen, L. & Hannah, L. (2005) Global warning and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, **20**(2):538-548.
- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R.K. & Thuiller, W. (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*. **15**: 59-69.
- Mayle, F. (2004) The Impact of Ecology and Biogeography on Legume Diversity, Endemism, and Phylogeny in the Caribbean Region: A New Direction in Historical Biogeography. *Journal of Quaternary Science*, **19**(7): 713-720.
- Mitchell, T.D., Carter, T.R., Jones, P.D., Hulme, M. & New, M. (2003) A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100). *Journal of Climate*: submitted. MIROC were picked up from the WCRP CMIP3 multi-model database website (<https://esg.llnl.gov:8443/home/publicHomePage.do>).
- Mittelbach, G., Schemske, D., Cornell, H., Allen, A., Brown, J., Bush, M., Harrison, S., Hulbert, A., Knowlton, N., Lessios, H., McCain, C., McCune, A., McDade, L., McPeck, M., Near, T., Price, T., Ricklefs, R., Roy, K., Schluter, D., Sax, D., Sobel, J., & Turelli, M. (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**: 315-331.
- Morrone, J. (2001) Biogeografía de América latina y el Caribe. M&T–Manuales & Tesis SEA. Vol. 3, Zaragoza.
- Morrone, J. (2009) Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies. Columbia University Press, New York.
- Mortiz, C., & Agudo, R. (2013) The future of species under climate change: Resilience or decline?. *Science*, **341**: 504-507.
- Munkemuller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffers, K. & Thuiller, W. (2012) How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**: 743-756.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G. & Kents, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853-858.
- Nihei, S.S. (2008) Dynamic endemism and 'general' biogeographic patterns. *Biogeografía*, **3**:2-6.
- Nogues-Bravo, D. (2009) Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, **18**: 521-531.
- Oksanen, J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., Hara, R.O., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagne, H. (2015) Community Ecology Package. R package version 2.3, disponible en línea en <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oliveira-Filho, A., Jarenkow, J.A., Nogueira-Rodal, M.J. (2006) Floristic relationships of seasonally dry forest of Eastern South America based on tree species distribution patterns, Chapter 7: In Pennington T., Lewis, G & Ratter, J. (Eds). Neotropical Savannas and Seasonally Dry Tropical Forest: Plant diversity, Biogeography and Conservation (pp. 159-163). CRC Press, Taylor and Francis Group, ISBN 9780849329876.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Robin, A., Allnut, T., Carpenter, C., McClanachan, L., Amico, J., Hurley, P., Kassem, K., Strand, H., Taye, M. & Thieme, M. (1998) The Global 200: A representation approach to conserving the earth's distinctive ecoregions. *Conservation Biology*, **12**: 502-515.
- Otto-Bliesner, B., Marshal, S., Overpeck, J., Miller, G. & Aixeue, H. (2006) Simulating arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science*, **311**: 1751-1753.
- Pennington, T., Lavin, M., Prado, D., Pendry, C., Pell, S. & Butterworth, C. (2004) Historical Climate Change and Speciation: Neotropical Seasonally Dry Forest Plants Show Patterns of Both Tertiary and Quaternary Diversification. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **359**(1443):515-537.
- Pennington, T., Lavin, M. & Filho-Oliveira, A. (2009) Woody Plant Diversity, evolution and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forest. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **40**:437-57.

- Pennington, T., Lewis, G. & Ratter, J. (2006) Neotropical Savannas and Seasonally Dry Tropical Forest: Plant diversity, Biogeography and Conservation. Pennington T., Lewis, G & Ratter, J. (Eds). CRC Press, Taylor and Francis Group, ISBN 9780849329876.
- Pennington, T., Lavin, M., Särkinen, T., Lewis, G., Klitgaard, B. & Hughes, C. (2010) Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot, *Proceedings of The National Academy of Sciences*, **107**(31):13783-13787.
- Pennington, T., Prado, D. & Pendry, C. (2000) Neotropical seasonally dry forests and pleistocene vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**: 261-273.
- Pérez-García, E., Meave, J. & Ceballos-Ferriz, R. (2012) Flora and vegetation of the Seasonally Dry Tropics in México: Origin and biogeographical implications. *Acta Botanica Mexicana*, **100**: 149-193.
- Peterson, T., & Nayari A. (2007) Ecological niche conservatism and pleistocene refugia in the Thrush-Like mouner, *Schiffornis sp.* In the neotrópicos. *Evolution*, **62**(1):173-183.
- Peterson, T. (2011) Ecological conservatism: a time-structure review of evidence. *Journal of Biogeography*, Vol. 38: 817-827.
- Phillips, S., Anderson, R. & Schapire, R. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecology Modelling*, **190**:231–259.
- Piperno, D., & Ranere, A. (2004) Reporte interino del proyecto paleoecológico y arqueológico en el río Balsas. Investigación sobre el origen, evolución e Impacto ambiental de la agricultura en la cuenca del río Balsas. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Ancón, Panamá.
- Pirie, M., Klitgaard, B. & Pennington, T. (2009) Revision and biogeography of centrolobium (Leguminosae, Papilionoideae). *The American Society of Plant Taxonomists*, **32**(2):345-359.
- Prado, D. & Gibbs, P. (1993) Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80**(4):902-927.
- Revell L., Harmon, L. & Collar, L.(2008) Phylogenetic signal, Evolutionary process and rate. *Society of Systematic Biologist*, **57**(4): 591-601.
- Rosen, B. R. (1988) Biogeographic patterns: a perceptual overview. In Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions, Myers A, & Giller, P (eds.). Chapman and Hall, London. p. 23-55.
- Rosenzweig, M.L. (1995) Species Diversity in Space and Time Cambridge: Cambridge University Press
- Rzedowski, J. (1994) Vegetación de México. Limusa Noriega Editores. México 6ª reimpresión.
- Rzedowski, J. & McVaugh, R. (1966) La vegetación de Nueva Galicia. *Contr. Univ. Mich. Herb.* **9**: 1-123
- Rzedowski, J. (2006) Vegetación de México 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad México.
- Sánchez-Azofeifa, A., Powers, J, Fernández, J. & Quesada, M. (2014). Tropical Dry Forest in the Americas: Ecology, Conservation and Management, CRC Press Taylor and Francis Group.
- Sandel, B., Arge, L., Dalsgaard, B., Davies, G., Gaston, J., Sutherland, J. & Svenning, C. (2011) The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*, **334**: 660-663.
- SAS, Institute. 1999. SAS/STAT users guide, version 8. SAS Institute Inc., Cary NC Slansky, F., Wheeler, G.S., 1992.
- Schrire, B.D., Lavin, M. & Lewis G.P. (2005) Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies (pp 375-422). En Friis ,I., Balslev, H. (Eds): *Plant diversity and complexity patterns: local, regional and global dimensions*.
- Simon, M.R, Grether, R, de Queiroz, L., Skema, C., Pennintong, T. & Hughes, C.E. (2009) Recent Assembly of the cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by insitu evolution of adaptation to fire. *Proceedings of The National Academy of Sciences*, **106**(48): 20359-20364.
- Sousa, M. (2010) Centros de endemismo: las leguminosas (pp. 77-93). En Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. & Dirzo, R (Eds) Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico Mexicano. Fondo de Cultura Económica, ISBN CONABIO 970-9000-38-1.
- Swenson, N., & Enquist, B. (2009) Opposing assembly mechanisms in a neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, **90**(8): 2161-2170.
- Trejo ,I., & Dirzo, R. (2002) Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 2063-2048.
- Trejo, I. (1998) Distribución y diversidad de las selvas bajas de México: Relaciones con el clima y el suelo. Tesis para obtener el grado de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

- Wakeley, J. (2008) Coalescent theory: and introduction. Roberts and Company Publishers, Greenwood Village, Colorado.
- Waltari, E., Hijmans, R., Peterson, T., Nyari, A., Perkins, S. & Guralnick, R. (2007) Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions. PLoS ONE, **2**(7): e563.
- Webb, C., & Peart, D. (2000) Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, **88**: 464-478.
- Webb, C., Ackerly, D., McPeck, M. & Donoghue, M. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology Systems*, **33**: 475-505.
- Werneck, F., Costa, G., Colli, G., Prado, D. & Sites, J. (2011) Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, **20**:272-288.
- Whitney, B., Mayle, F., Burn, M., Guillén, R., Chavez, E. & Pennington, T. (2014) Sensitivity of Bolivian seasonally-dry tropical forest to precipitation and temperature changes over glacial–interglacial timescales. *Veget Hist Archaeobot*, **23**: 1-14.



## Capítulo II

---

**Filogeografía de *Amphipterygium glaucum* (Anacardiaceae): Evidencia de refugios glaciares en el Bosque Tropical Seco de la Costa Pacífica Mexicana.**

---

## RESUMEN

Las oscilaciones climáticas del Cuaternario han sido propuestas como una posible fuerza que determina los procesos evolutivos y distribución de las plantas endémicas al Bosque Tropical Seco (BTS). En este estudio se pone a prueba esta hipótesis y se hace uso de la teoría de coalescencia y modelos de predicción paleoclimáticos para inferir la historia demográfica de *Amphipterygium glaucum*, un árbol endémico representativo del BTS. Los resultados indican que la historia biogeográfica de esta especie implica múltiples refugios glaciales en la Costa del Pacífico Mexicano, desde el estado de Jalisco al estado de Guerrero. La distribución geográfica y las relaciones genealógicas de la variación genética del cloroplasto son congruentes con los modelos de nicho ecológico y demuestran que las poblaciones de *A. glaucum* presentan fuerte subdivisión genética y la existencia de tres grupos genéticos, a través de la Costas del Pacífico Mexicano. La historia demográfica es consistente con la expansión demográfica solo para uno de los tres linajes de *A. glaucum*. Adicionalmente, la reconstrucción de la distribución ancestral de los haplotipos muestreados indica que la región de Jalisco-Colima ha funcionado como un reservorio de diversidad genética durante los cambios climáticos del Cuaternario. Los resultados confirman que los modelos de predicción de hábitat pueden proveer un complemento útil a los estudios de diversidad, ofreciendo hipótesis menos subjetivas y espacialmente explícitas.

## ABSTRACT

Quaternary climatic oscillations have been proposed as a possible force that determines the evolutionary processes and distribution of endemic plants in the seasonally dry tropical forest (SDTF). This study tested this hypothesis using a representative endemic tree of the SDTF to evaluate the demographic history and genetic variation in order to recognize the historical processes that structure the current patterns of diversity. We sequenced the chloroplast *psbA-trnH* and *trnL-trnF* intergenic spacers of 156 individuals sampled along the geographical range of *Amphipterygium glaucum*, in the MPC. Intra specific phylogenetic relationships, population genetics analyses and group testing were conducted on the haplotypes. Ecological niche reconstructions were implemented to identify habitat stability through climatic changes in order to contrast the molecular data and demographics scenarios suggested by climate-based models. Geographic and genealogical relationships of chloroplast genetic variation are consistent with ecological niche models, and show that populations of *A. glaucum* have strong genetic subdivision and the existence of three genetic groups through the MPC, from the state of Jalisco to Guerrero. The demographic history is consistent with population expansion only for one of the three lineages of *A. glaucum*. In addition, the reconstruction of the ancestral haplotype distribution indicates that the region of Jalisco-Colima behave as a reservoir of genetic diversity during the Quaternary climatic changes. The biogeographic history of *A. glaucum* entails multiple refugia in the MPC, from the state of Jalisco to Guerrero. Only one of these, located in the states of Jalisco and Colima shows homogeneous genetic variation, existence of ancestral haplotypes and long habitat stability. Therefore, it is suggested that the Jalisco-Colima region has functioned as a reservoir of ancestral genetic variants for SDTF species.

## INTRODUCCIÓN

El sur de Norteamérica y el sur de Europa, se han reconocido como importantes refugios para la sobrevivencia y diversificación de la flora neártica durante los ciclos climáticos del Cuaternario (Hewitt, 2004; Petit *et al.*, 2005; Soltis *et al.*, 2006; Miraldo *et al.*, 2011). Estas áreas a altas latitudes se han caracterizado por etapas de recolonización sur-norte durante los periodos cálidos (interglaciares), seguidas por retracciones norte-sur durante los periodos glaciares (Petit *et al.*, 2005; Soltis *et al.*, 2006). Para México y América Central, los estudios filogeográficos se han enfocado principalmente en regiones templadas de alta montaña, en las que el efecto de las oscilaciones climáticas del pasado pudieron tener sus mayores repercusiones (González-Rodríguez *et al.*, 2004; Gugger *et al.*, 2010, Bryson *et al.*, 2012; Ruiz-Sánchez y Specht, 2013; Rodríguez-Gómez *et al.*, 2013). Para estas regiones, algunos patrones de divergencia comienzan a emerger, generalmente asociados al surgimiento de barreras topográficas, cambios climáticos, y aumentos en la actividad volcánica (González-Rodríguez *et al.*, 2004; Gugger *et al.*, 2010; Ornelas *et al.*, 2013). Sin embargo, poco es conocido acerca de las zonas desérticas y en particular de las zonas tropicales como lo es el bosque tropical seco (BTS), con respecto a los procesos biogeográficos que determinan la distribución y estructura genética de las especies representativas de estas comunidades (Becerra, 2005; Sotuyo *et al.* 2007; Sosa *et al.*, 2009; De-Nova *et al.*, 2012). La reconstrucción paleoclimática de los trópicos demuestra que los trópicos americanos (Neotrópico) se encuentran entre las zonas con mayor disminución de la temperatura durante el Último Máximo Glacial (Farrera *et al.*, 1999). Para México, Caballero y colaboradores (2010) estiman un descenso de la ELA (Equilibrium-Line Altitude of glaciers, por sus siglas en inglés) de aproximadamente 1,000 metros, con una disminución de la temperatura estimada en 6 °C a 8°C. En este sentido, la respuesta de las comunidades vegetales al enfriamiento se identifica en los registros polínicos como un desplazamiento en las áreas distribución hacia altitudes menores (Caballero *et al.*, 2010). El proceso de expansión y retracción en el área de distribución de la vegetación puede influenciar atributos como la ecología, demografía y la distribución de las especies altamente asociadas a los sistemas tropicales (Aschroft, 2010). Pennington (2000), propone que las oscilaciones climáticas del Pleistoceno han contribuido a la formación de especies endémicas a través de procesos alopátricos causados por la fragmentación y extinción de los hábitats durante los periodos interglaciares.

Recientemente, el uso de información ecológica, datos paleo-climáticos y los modelos de distribución de especies han ayudado a la construcción apropiada de modelos demográficos y filogenéticos que son espacial y ecológicamente explícitos (Peterson, 2006; Peterson y Nayary, 2007; Nogues-Bravo, 2009;

Chan *et al.*, 2012). Carnaval y colaboradores (2009), sugieren que a partir de la reconstrucción de áreas de estabilidad climática se puede predecir los patrones regionales de diversidad y endemismo de las especies. Por ejemplo, para las regiones tropicales de bosque lluvioso Atlántico de Brasil y bosque lluvioso de Australia, se predicen adecuadamente los patrones filogeográficos de distintos grupos taxonómicos a partir de las proyecciones en retrospectiva de nicho ecológico (Graham *et al.*, 2006, Carnaval *et al.*, 2014; Peres *et al.*, 2014).

El objetivo de esta contribución es presentar una disección detallada de la estructura genética de *Amphipterygium glaucum* (Hemsl. & Rose), e inferir los procesos biogeográficos que la determinan. Específicamente, se generan mapas de estabilidad climática para determinar las áreas en las que *A. glaucum* pudo haber sobrevivido a través de los cambios climáticos del Pleistoceno en la Costa del Pacífico Mexicano. Así como, determinar la historia demográfica y estructura genética de la especie bajo un marco de coalescencia utilizando secuencias de las regiones intergénicas *trnH-psbA* y *trnL-trnF* del cloroplasto. Esta aproximación contrasta con los estudios realizados para Sudamérica, en los que se plantea que los patrones de distribución actuales del BTS representan relictos de una formación más continua que alcanzó su máxima extensión durante los periodos de contracción del Bosque Tropical Húmedo en el Último Máximo Glacial (LGM por sus siglas en inglés; Prado y Gibbs, 1993; Collevatti *et al.*, 2012). Naciri y Caetano (2006, 2008), argumentan a favor de esta hipótesis al encontrar evidencia de eventos históricos de vicarianza en los patrones actuales de distribución de *Geoffroea spinosa* y *Astronium urundeuva*, pero no confirman si la expansión del BTS entre las regiones del Chaco y la Catinga, como lo sugieren ambas especies, pre data del Último Máximo Glacial.

Por el contrario, en este trabajo se sugiere de acuerdo con los requerimientos ecofisiológicos del BTS inferidos de su distribución actual, que bajo un escenario climático más frío y seco en el LGM, el BTS pudo haber permanecido retraído en ciertas áreas (refugios) climáticamente adecuadas para la persistencia de BTS y expandido su distribución hasta alcanzar su configuración actual.

## OBJETIVOS

1. Inferir los procesos demográficos históricos que determinan los patrones filogeográficos actuales en la distribución de *Amphipterygium glaucum* sobre la Costa del Pacífico Mexicano, utilizando secuencias de las regiones intergénicas *trnH-psbA* y *trnL-trnF* del cloroplasto.
2. Reconstruir la biogeografía histórica de *Amphipterygium glaucum* a partir de modelos climáticos de la última era glacial y presente en el área de su distribución en la Costa del Pacífico Mexicano.

## ANTECEDENTES

La exploración de los patrones biogeográfico y filogeográficos a partir de datos moleculares en el BTS de México y Mesoamérica permanecen poco documentados (Becerra, 2005., De-Nova *et al.* 2012). Sin embargo, antecedentes pioneros sugieren que los BTS de México están formados por linajes relativamente viejos que divergieron principalmente en el oeste de México, seguidos de radiaciones temporalmente más recientes hacia el centro y sur del país; sugiriendo así, que los BTS de México se establecieron tempranamente en el oeste y se expandieron hacia el sur y este del territorio Mexicano hace 20-30 millones de años. Estas mismas investigaciones determinan que la formación de la Sierra Madre Occidental y el Eje Volcánico Mexicano durante el Oligoceno y el Mioceno temprano pueden haber catalizado los procesos de cladogénesis y comenzado el establecimiento de los biomas modernos al oeste y centro de México (Becerra, 2005., De-Nova *et al.* 2012). De la misma forma, son pocos los trabajos que documentan los procesos de especiación de la flora dentro de las regiones de BTS en México. Por ejemplo, Sotuyo y colaboradores (2007) determinan que los patrones de diversidad del género *Caesalpinia* en la depresión del Balsas están claramente asociados con proceso de expansión reciente, desplazamiento y extinción de poblaciones, así como al incremento de la actividad volcánica. Para la costa del Pacífico Mexicano no existen estudios filogeográficos previos en plantas. Sin embargo, estudios filogeográficos y genéticos de grupos incluyendo: reptiles, mamíferos, e insectos, documentan patrones filogeográficos que sugieren la existencia de una importante barrera biogeográfica histórica para los taxa asociados al BTS, que probablemente implica la persistencia a largo plazo de poblaciones en esta área al menos durante los cambios climáticos del

Cuaternario (Zarza *et al.*, 2008; Ortega *et al.*, 2009; Zarza *et al.*, 2011; Sánchez-Gómez, 2014; Pringle *et al.*, 2014; Suarez-Atilano *et al.*, 2014).

Por otra parte, Gámez y colaboradores (2014) estudiaron las dinámicas temporales de áreas de endemismo para el género *Bursera*, bajo escenarios de cambio climático del Último Máximo Glacial. Este trabajo documenta la existencia de áreas geográficas de BTS que han permanecido como sectores estables climáticamente, y en los que las especies del género *Bursera* han permanecido o expandido sus áreas de distribución.

## **MATERIALES Y METODOS**

### **Especie de estudio**

*Amphipterygium glaucum*. Helms y Rose (Anacardiaceae); es una especie arbórea, dioica, endémica del Bosque Tropical Seco. Se distribuye en la vertiente del pacífico en el área de Nueva Galicia, desde el estado de Jalisco al estado de Guerrero, México (Solares-Arenas y Cortes, 2002; Cuevas, 2005). La distribución de *A. glaucum* hace de esta especie ideal para el estudio de los patrones filogeográficos de los endemismos del BTS y dada su aparente dispersión por viento provee una buena oportunidad para identificar procesos de dispersión histórica en el BTS, ya que las especies con fuertes capacidades de dispersión que habitan climas relativamente estables pueden seguir de cerca los cambios en las condiciones adecuadas para su persistencia (Sandel *et al.*, 2011).

### **Muestreo y procedimiento experimental**

Se realizó un muestreo intensivo sobre la costa del Pacífico Mexicano cubriendo el área de distribución de *A. glaucum*. Se colectaron muestras frescas de hojas y meristemo apical de 205 individuos de 23 poblaciones. Todas las muestras fueron desecadas en sílica gel y almacenadas a -90°C hasta ser procesadas. La extracción de ADN fue realizada con el Kit comercial “DNeasy Plant Mini Kit” de la compañía QIAGEN®, siguiendo las especificaciones del proveedor. Se seleccionaron dos marcadores del cloroplasto (espaciadores intergénicos *trnH-psbA* y *trnL-trnF*) con base en su facilidad de amplificación y nivel de polimorfismo, a través de distintos grupos taxonómicos (Kress *et al.*, 2005). Para amplificar el espaciador intergénico *trnL-trnF* se utilizaron los primers “c” y “d” reportados por Taberlet (1991). Las reacciones fueron realizadas usando el kit QIAGEN® Multiplex, en 8 µl de reacción conteniendo 3mM de MgCl<sub>2</sub> 0.2 µM de mezcla de iniciadores, 1x PCR Master Mix, y 5-20 ng de ADN templado. Las

amplificaciones se llevaron a cabo en un termociclador *Veriti PCR System* (Applied Biosystems®) con las siguientes condiciones de reacción: Un periodo inicial de desnaturalización a 94°C por 5 min, posteriormente 25 ciclos a 94°C por 1 min, 52°C por 45s, 72°C por 45 s y finalmente una extensión a 72°C durante 10 min. Los primers *psbA3f* y *trnH* (Sang *et al.*, 1997) fueron usados para amplificar la región intergénica *trnH-psbA* utilizando el mismo protocolo descrito para *trnL-trnF*, pero bajo las siguientes condiciones de amplificación: Un periodo inicial de desnaturalización a 94°C por 5 min, posteriormente 28 ciclos a 94°C por 1 min, 56°C por 1 min, 72°C por 1 min y finalmente una extensión a 72°C durante 10 min. Los productos amplificados fueron purificados utilizando ExoSAP-IT® para remover el exceso de primer y cualquier residuo de dNTPs. Los productos de PCR fueron secuenciados empleando *BigDye Terminator v3.0 Sequencing Kit* (Applied-Biosystems) y visualizados un secuenciador “ABI PRISM 3100-Avant” (Applied-Biosystems) y mediante los servicios de secuenciación de compañía Macrogen USA®.

## **Análisis de los datos**

### **Distribución de *Amphipterygium glaucum* y modelos paleoclimáticos**

Para probar el efecto de las oscilaciones climáticas pasadas en el nicho bioclimático de *A. glaucum* se modelaron distintos escenarios: actual y último máximo glacial (LGM 21 Ka), bajo dos modelos de circulación atmosférica distintos. Los datos bioclimáticos actuales se obtuvieron de la base de datos de “WORLDCLIM Project” a una resolución espacial de 30” (1km<sup>2</sup>; Disponibles en línea en <http://www.worldclim.org/>; Hijams *et al.* 2005). Para los datos climáticos del Último Máximo Glacial se utilizaron las bases de datos del Modelo de Sistema Climático de Comunidad (CCSM) y Modelo para Investigación Interdisciplinaria en Clima (MIROC, ver. 3.2 Mitchell *et al.*, 2003; Collins *et al.*, 2006), a una resolución espacial de 2.5’ (Disponibles en línea en: <http://www.cesm.ucar.edu/models/ccsm3.0/> y <http://www.ccsr.u-tokyo.ac.jp/~hasumi/MIROC>).

Se obtuvieron 150 puntos de ocurrencia de *A. glaucum* a partir de registros georeferenciados de herbario y colectas propias a lo largo de su distribución geográfica. Los modelos de simulación de nicho ecológico fueron generados utilizando MAXENT 3.3.3, que utiliza el método de máxima entropía para predecir la distribución ecológica (Phillips, 2006). Para evitar la sobreparametrización de los modelos de predicción con variables bioclimáticas redundantes, se realizaron análisis de correlación para el grupo de

variables bioclimáticas en JMP8<sup>®</sup> (SAS Institute, 2005). Sólo las variables con correlaciones < 0.85 fueron conservadas en el modelo con base en su relevancia biológica (CUADRO 1).

CUADRO 1. Descripción de las variables bioclimáticas de WORLDCLIM utilizadas en los modelos de la actualidad y en los modelos del Último Máximo Glacial (modelo del Sistema Climático de Comunidad y modelo para Investigación Interdisciplinaria en Clima) de distribución potencial para *Amphipterygium glaucum*.

Variable bioclimática	Descripción
BIO1	Temperatura promedio anual
BIO3	Isotermalidad (Temperatura promedio anual/Intervalo anual de temperatura)* 100
BIO4	Estacionalidad de la temperatura (Coeficiente de Variación)
BIO12	Precipitación anual
BIO15	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de Variación)
BIO17	Precipitación del cuarto más seco

El modelo se construyó con 50 réplicas independientes para cada escenario climático, el 25% de los registros de ocurrencia de cada modelo fueron empleados para generar las curvas de entrenamiento y el 75% restantes para generar las curvas de prueba. Para generar las áreas de idoneidad de hábitat se convirtieron las salidas continuas en mapas de presencia-ausencia (1, 0) con base en el umbral mínimo de 10%, que define la probabilidad mínima de hábitat adecuado para cada una de las 50 réplicas, por escenario climático. Para determinar el nicho bioclimático de *A. glaucum*, se generó un mapa consenso de las 50 capas considerando el 95% de correspondencia entre áreas de presencia en ARCVIEW 9.3 (ESRI). Esta aproximación es considerada uno de los mejores métodos para adquirir el consenso de las distribuciones potenciales obtenidas de diferentes algoritmos (Marmion *et al.*, 2009). Para identificar las áreas de estabilidad climática que representan los refugios en donde *A. glaucum* ha ocurrido desde el LGM, se sobrepusieron las proyecciones de presencia/ausencia de hábitat de cada escenario climático pasado y presente.

## Análisis de las secuencias

### Diversidad genética y estructura filogeográfica

Las secuencias de ADN fueron alineadas manualmente en el software PHYDE 0.9 (Muller *et al.*, 2006), y debido a que el genoma del cloroplasto es considerado un solo *locus* los dos fragmentos secuenciados fueron concatenados para definir los haplotipos (Avice, 2000). Se estimó la diversidad genética total ( $h_T$ ), diversidad genética entre poblaciones ( $h_s$ ), y diversidad nucleotídica en cada población, en DNASP 5 (Librado y Rozas, 2009).

La señal filogenética en la distribución de los haplotipos fue evaluada comparando los valores de  $G_{ST}$  con los de  $N_{ST}$  usando el *software* PERMUT, en un análisis con 10,000 permutaciones (<http://www.pierroton.inra.fr/genetics/labo/Software/Permut/>). Valores de  $N_{ST}$  mayores que  $G_{ST}$  usualmente indican la presencia de estructura filogeográfica, encontrando más a menudo los haplotipos cercanamente relacionados en la misma área, que los haplotipos menos emparentados (Tian, 2015). Con la finalidad de reconstruir las principales discontinuidades genéticas entre las localidades muestreadas de *A. glaucum*, se utilizó el algoritmo de máxima diferencia de Monmonier en el *software* BARRIER 2.2 (Manni *et al.*, 2014). Adicionalmente, para determinar los grupos de poblaciones que son geográficamente homogéneos y genéticamente diferenciados, se realizó un análisis de varianza molecular espacial en SAMOVA 1.0 (Dupanloup *et al.*, 2002). El número más probable de grupos ( $K$ ) fue determinado en análisis independientes de dos a 19 grupos con 1,000 réplicas cada uno. Se seleccionó la partición con el valor máximo de  $F_{CT}$  de acuerdo con la metodología propuesta por Dupanloup y colaboradores (2002). Se generaron redes de parsimonia estadística entre los haplotipos en TCS 1.2.1 (Clement *et al.*, 2000), usando el 95% de probabilidad de conexión como límite y codificando los *gaps* como quinto estado.

### **Demografía histórica**

Se realizaron pruebas de neutralidad con 10,000 permutaciones (D de Tajima,  $F_s$   $F_u$ 's), para inferir procesos demográficos históricos en los grupos y linajes genéticos de *A. glaucum*. El análisis de sublinajes dentro de la genealogía puede ser justificado cuando el objetivo es reconstruir las historias independientes de los linajes (Städler *et al.*, 2009; Stewart, 2014). Adicionalmente, se observó la distribución de frecuencias de diferencias pareadas (*mismatch distributions*) entre haplotipos para cada grupo y sublinaje genético. Se usó la suma de las desviaciones cuadradas (SSD) para probar desviaciones del modelo nulo de expansión poblacional en un análisis con 1,000 pseudoréplicas. Todos los análisis fueron realizados en ARLEQUIN 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010).

### **Análisis filogenético y distribución de los haplotipos ancestrales**

Las relaciones filogenéticas entre los haplotipos de *A. glaucum* fueron obtenidas usando inferencia bayesiana (BI) en MRBAYES v 3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Se utilizó JMODELTEST v 0.1 (Posada, 2008), utilizando los resultados del criterio AIC (*Akaike Information Criterion*) para detectar el modelo de

evolución molecular que mejor se ajusta a los datos del cloroplasto. Los análisis BI fueron realizados utilizando dos corridas independientes. Para cada corrida se emplearon tres cadenas calientes y una fría con 30, 000,000 de generaciones, remuestreando cada 1,000 generaciones. Las probabilidades posteriores para soportar los clados fueron determinadas de acuerdo con la regla consenso del 50% de los árboles.

Se utilizó PHYLOMAPPER 1b1 (Lemmon y Lemmon, 2008) para estimar la historia filogeográfica de distintos linajes de *A. glaucum* y determinar la ubicación geográfica del ancestro de los individuos muestreados. Como datos de entrada, se utilizó la topología y distancias genéticas de los haplotipos únicos generados en MRBAYES v 3.1.2. PHYLOMAPPER requiere que las coordenadas geográficas sean asignadas a cada haplotipo. Si las localidades compartían haplotipos, entonces se seleccionó aleatoriamente uno para el análisis (Apéndice 4). Los análisis fueron realizados sólo para el clado CI debido a insuficientes localidades muestreadas para los clados CII y CIII. Todos los análisis en PHYLOMAPPER fueron realizados usando 10,000 iteraciones y utilizando los parámetros predeterminados por Lemmon y Lemmon (2008). La superficie de puntos con las ubicaciones ancestrales y sus valores de verosimilitud fueron importadas en ARCMAP 9.3 (ESRI), e interpoladas en un mapa continuo utilizando la técnica de distancia inversa (Chan *et al.*, 2012). Dado que PHYLOMAPPER estima parámetros de dispersión en unidades de distancia por generación a partir de la posición geográfica de los descendientes, con respecto a las coordenadas ancestrales, es posible recuperar el tiempo que ha tomado a los descendientes alcanzar el extremo sur de su distribución (asumiendo colonización norte-sur de los modelos paleoclimáticos) mediante;  $t = (\frac{r}{d})(n * g)$  donde  $n$  es el número de generaciones,  $r$  el intervalo de distribución del clado en metros,  $d$  es la media de la distancia de dispersión en metros estimada por PHYLOMAPPER, y  $g$  el tiempo generacional de *A. glaucum* estimado entre 10 a 15 años (observación personal).

## RESULTADOS

Los modelos de predicción de nicho ecológico muestran predicciones adecuadas de distribución como lo evidencian los valores de área bajo la curva (AUC; todos los valores > 0.94). De acuerdo con los modelos de predicción de hábitat para el Último Máximo Glacial, existen dos escenarios potenciales que predicen el comportamiento genético de *A. glaucum*. El modelo LGM-CCSM sugiere la persistencia de áreas estables climáticamente hacia la parte central de las costas de Jalisco y Norte de Colima, un segundo refugio mucho más pequeño es predicho en la región central de las costas de Guerrero, y un tercer refugio es predicho hacia la costa sur del estado de Guerrero. Por otra parte, el modelo climático LGM-MIROC predice la existencia de áreas estables en las costas del sur de Guerrero y la costa norte del estado de Oaxaca (Fig. 1). Ambos modelos son congruentes en predecir la existencia de pequeñas áreas de estabilidad climática en la región central de las costas de Guerrero.

Los registros palinológicos del LGM son limitados espacial y taxonómicamente para el BTS de México, y en particular para la Costa Pacífica Mexicana (Caballero *et al.*, 2010). Sin embargo, los resultados del modelo LGM-CCSM son además congruentes con las simulaciones de cobertura vegetal para el BTS durante el LGM, que predicen un mayor grado de estabilidad climática para los bosques secos de la costa de Jalisco (ver capítulo I).

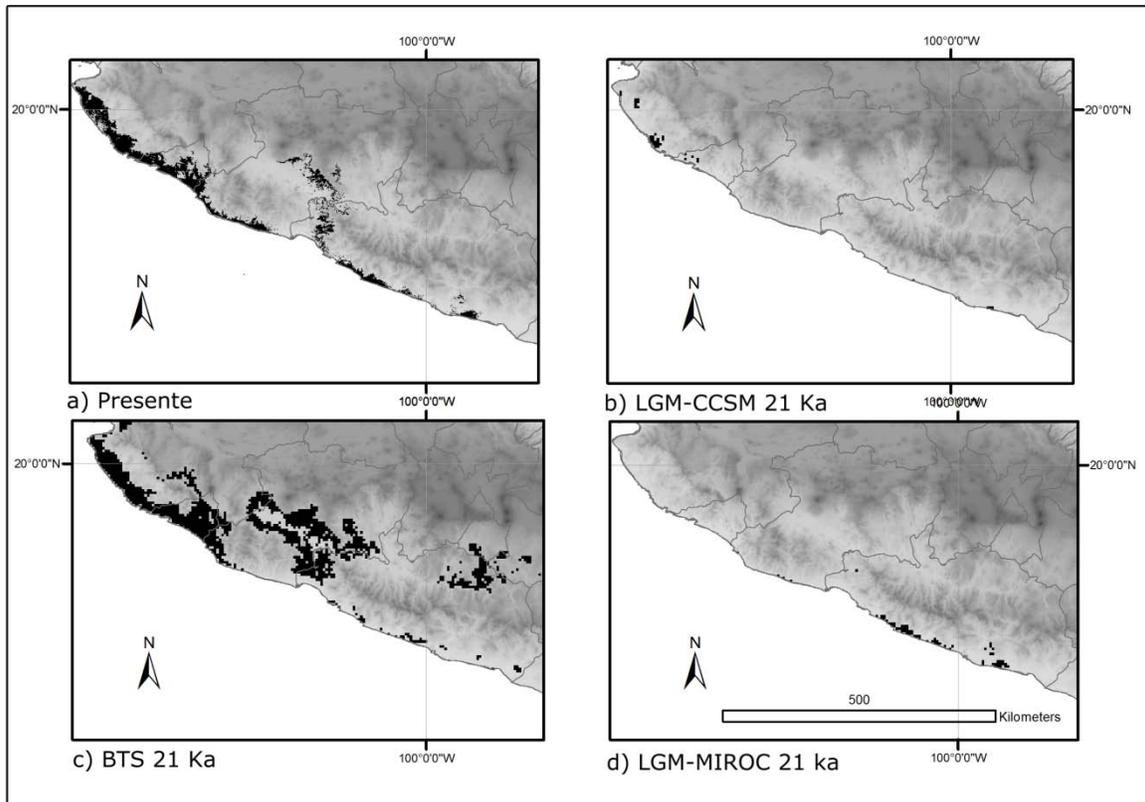


FIGURA 1. Mapas de estabilidad climática histórica que representan los refugios predichos en los que *Amphipterygium glaucum* ha persistido desde: b) el Último Máximo Glacial modelo CCSM (21 Ka), d) Último Máximo Glacial modelo MIROC, (21 Ka). En c) se representa la proyección de estabilidad climática para el Bosque Tropical Seco para el Último Máximo Glacial (LGM-CCSM).

### Diversidad genética y estructura geográfica de los haplotipos

Se secuenciaron un total de 150 individuos de 23 poblaciones para las regiones *trnL-trnF* y *trnH-psbA* del cloroplasto. La longitud total de la matriz combinada para ambos marcadores fue de 1,147 pb. El alineamiento de la matriz identificó 55 posiciones polimórficas, 51 sitios parsimoniosamente informativos, y 8 *indels* de 1-43 pb. Se identificaron 36 haplotipos entre los individuos analizados, tres pertenecen a poblaciones de *Amphipterygium molle* utilizados como grupo externo (Apéndice 3). La diversidad nucleotídica a través de todas las poblaciones fue relativamente baja ( $\pi = 0.00797$  DE = 0.001), indicando un elevado número de polimorfismos únicos en la distribución de *A. glaucum*. La diversidad genética total ( $H = 0.923$  DE = 0.033) fue mayor a la diversidad promedio entre poblaciones ( $H = 0.322$  DE 0.186), lo que resulta en una alta diferenciación genética ( $G_{ST} = 0.263$  DE = 0.049,  $N_{ST} = 0.659$

DE = 0.101). Las pruebas de permutación indican que  $N_{ST}$  es significativamente mayor que  $G_{ST}$  ( $P = 0.001$ ) y demuestran que las poblaciones de *A. glaucum* presentan estructura filogeográfica.

Los resultados de SAMOVA revelan una marcada subdivisión genética y geográfica para ocho grupos de poblaciones con un valor máximo de  $F_{CT}$  de 0.618 ( $P = 0.0001$ ). Los análisis de estructura identifican a la región de bosques secos de Jalisco, desde la costa central de Jalisco hasta la costa norte de Michoacán como un sólo grupo genético; y sugieren una estructura poblacional marcadamente fragmentada para las poblaciones del sur, de la costa central de Michoacán a las costas centrales de Guerrero, en donde se identifican siete grupos de poblaciones (Fig. 2). El análisis para la estructura definida por SAMOVA (CUADRO 2), reveló que el 61% de la variación puede ser explicada por diferencias entre grupos, -2% por diferencias entre poblaciones dentro de grupos y 40% por diferencias dentro de poblaciones (CUADRO 3). Por otra parte, en congruencia con los resultados de diferenciación genética, BARRIER estimó la discontinuidad genética más importante sobre el norte de la costa michoacana en la región de Coahuayana, separando a las poblaciones del norte de las del sur de la Costa Pacífico Mexicana. Esta barrera corresponde a la distancia genética más grande entre las localidades analizadas de *A. glaucum*.

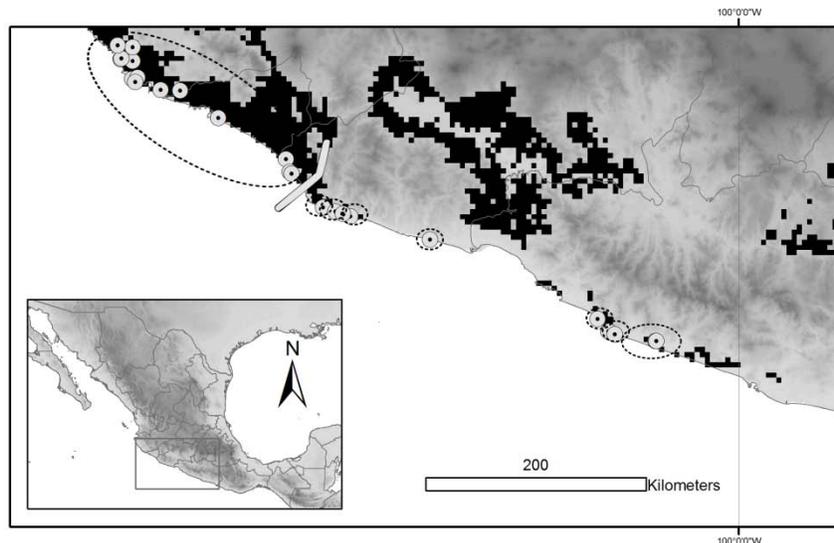


FIGURA 2. Ruptura genética principal identificada con BARRIER 2.2 (línea gris) para los espaciadores intergénicos *trnH-psbA* y *trnL-trnF* del cloroplasto, en la distribución de *Amphipterygium glaucum* sobre la Costa Pacífico Mexicana. Las poblaciones muestreadas se indican en círculos grises, las elipses representan los grupos de poblaciones identificados por el análisis de SAMOVA, y las áreas negras representan los refugios predichos del Bosque Tropical Seco.

CUADRO 2. Información de las localidades muestreadas de *Amphipterygium glaucum* en la Costa Pacífica Mexicana y variación genética dentro de las poblaciones. Se indica la estructura genética determinada por SAMOVA (Pob), el tamaño de muestra (N), el número de haplotipos (S), la diversidad haplotípica (H), la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ), la desviación estándar (DE), el número de individuos por haplotipo en cada población (paréntesis).

Localidad	Estado	Pob	N	S	H (DE)	$\pi$ (DE)	Haplotipos	Latitud	Longitud
Pichilinguillo	Michoacán	2	6	4	0.533(0.172)	0.00149(0.00048)	H1(3), H4(1), H5(1), H6(1)	18.2368327	-103.229155
Peñitas	Michoacán	8	10	3	0.51(0.164)	0.027(0.00025)	H7(2), H8(1), H9(7)	18.024364	-102.511504
Pichilinguillo	Michoacán	3	8	1	0	0	H1(8)	18.213605	-103.164564
Maruata	Michoacán	3	10	4	0.644(0.152)	0.00151(0.00032)	H1(6), H10(2), H11(1), H12(1)	18.292	-103.394602
Cayaca	Colima	4	3	2	0.66(0.314)	0.00119(0.00056)	H16(2), H17(1)	18.563366	-103.64769
Cayaca	Michoacán	1	6	4	0.8(0.215)	0.00049(0.00032)	H16(1), H18(1), H19(3), H20(1)	18.573893	-103.661892
Cihuatlán	Jalisco	1	8	1	0	0	H16(8)	19.241386	-104.557217
Zapata	Jalisco	1	4	1	0	0	H16(4)	19.245976	-104.717973
Tecuan	Jalisco	1	5	2	0.4(0.237)	0.00072(0.00043)	H21(4), H22(1)	19.310601	-104.925032
Km45	Jalisco	1	4	2	0.5(0.265)	0.00045(0.00024)	H23(3), H24(1)	19.593271	-104.94711
Juan Gil	Jalisco	1	8	5	0.89(0.086)	0.00122(0.00020)	H23(2), H25(2), H26(1), H27(1), H28(2)	19.609902	-105.068757
Coahuayana	Michoacán	1	7	3	0.66(0.160)	0.00145(0.00042)	H16(4), H17(2), H30(1)	18.681238	-103.692284
Manzanillo	Colima	1	8	3	0.464(0.180)	0.00023(0.00016)	H16(6), H34(1), H35(1)	19.01579	-104.245392
Agua Caliente	Jalisco	1	4	3	0.83(0.265)	0.00090(0.00048)	H16(2), H34(1), H36(1)	19.346335	-104.907258
Arroyo Seco	Jalisco	1	8	2	0.25(0.180)	0.00045(0.00032)	H21(7), H37(1)	19.33385	-104.947773
Estación	Jalisco	1	8	3	0.77(0.169)	0.00118(0.00046)	H34(4), H38(2), H39(2)	19.495795	-105.042929
Cuixmala	Jalisco	1	7	4	0.71(0.181)	0.00196(0.00064)	H27(4), H29(1), H30(1), H31(1)	19.503061	-105.036579
Caimán	Jalisco	4	5	2	0.55(0.233)	0.00025(0.00016)	H27(4), H32(1)	19.484056	-104.945675
Calvario	Guerrero	6	4	2	0.5(0.265)	0.00046(0.00025)	H13(3), H14(1)	17.376886	-101.14781
Tlacoayuque	Guerrero	5	9	2	0.22(0.120)	0	H13(8), H15(1)	17.254999	-101.010733
Villa Rotaria	Guerrero	5	6	3	0.6(0.270)	0.00025(0.00019)	H13(4), H14(1), H15(1)	17.196177	-100.674235
Muelle Vicente Guerrero	Guerrero	7	9	4	0.77(0.110)	0.00461(0.00070)	H13(4), H14(1), H16(2), H33(2)	17.276773	-101.054042
Bolaños	Jalisco	9	3	2	0.66(0.314)	0.02664(0.01256)	H2(2), H3(1)	21.84053	-103.807974

CUADRO 3. Resultados del Análisis de Varianza Molecular Espacial, para 23 poblaciones de *Amphipterygium glaucum* de ocho grupos genéticos en la Costa Pacífico Mexicana, basados en datos de secuencias del cloroplasto.

Fuente de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación
Entre grupos	7	2587.464	24.33533 Va	61.8
Entre poblaciones dentro de grupos	14	136.482	-1.00942 Vb	-2.56
Dentro de poblaciones	125	2006.285	16.05028 Vc	40.76
Total	146	146	4730.231	

Por otra parte, la red de parsimonia estadística recuperó cinco grupos principales de distribución parapátrica sobre la Costa Pacífica Mexicana (Fig. 3a). Los haplotipos más frecuentes H16, H13.y H1 fueron recuperados en 28, 19 y 17 individuos respectivamente, representando alrededor del 43% de las muestras. El grupo GI con 23 haplotipos exhibe un patrón en forma de estrella y presenta la distribución geográfica más amplia. Este ocurre desde el norte de las costas de Jalisco, al norte de las costas de Guerrero. El grupo GII con cuatro haplotipos, presenta una distribución más restringida y limitada a las costas del sur de Michoacán. El grupo GIII, con solo tres haplotipos es exclusivo de las costas del norte de Michoacán. Tres haplotipos exclusivos del centro de la costa de Michoacán forman el grupo GIV. Diez haplotipos no muestreados separan el grupo GV que ocurre inmediatamente hacia el sur en las costas de Guerrero. En este grupo se presentan haplotipos únicos que no se comparten entre las poblaciones del norte de la Costa Pacífico Mexicana (H13 y H14). De acuerdo con la frecuencia, distancia geográfica y número de conexiones se determinó que el haplotipo más ancestral está probablemente representado por el haplotipo H16 (clado GI), distribuido geográficamente en las poblaciones de Jalisco, Colima y Michoacán (Fig. 3b).

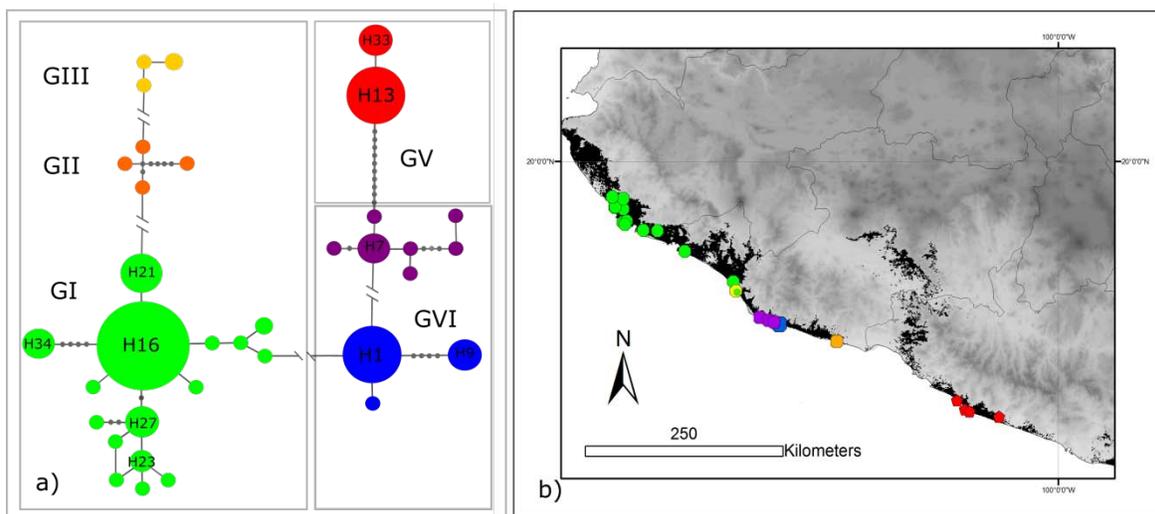


FIGURA 3. En a), se presenta la red de parsimonia estadísticas de TCS 1.2.1 para los haplotipos del cloroplasto de *Amphipterygium glaucum*, el tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia de los haplotipos. Los grupos (GI-GV) están determinados por las rupturas genéticas (//) obtenidas con el 95% de probabilidad como límite de conexión. Las cajas en gris representan los clados identificados en la reconstrucción filogenética de los haplotipos. En b), se muestra la distribución de los haplotipos en las poblaciones de *Amphipterygium glaucum*. El área sombreada representa la distribución potencial actual de *Amphipterygium glaucum* en la Costa del Pacífico Mexicano.

## Demografía histórica

Los valores de la  $F_s$  de  $F_u$  no detectan desviaciones significativas de la neutralidad, tanto para las regiones geográficas como para los grupos genéticos (CUADRO 4). En contraste, los valores de la  $D$  de Tajima fueron negativos y significativos solo para el clado CI, indicando expansión demográfica dentro de este linaje. Además, la distribución unimodal en las diferencias pareadas muestra evidencia de eventos de expansión demográfica (SSD no significativa) sólo dentro de los grupos genéticos.

CUADRO 4. Resultados de los análisis demográficos y pruebas de neutralidad para los datos combinados del cloroplasto (*trnH-psbA* y *trnL-trnF*). Las muestras de *Amphipterygium glaucum* se agrupan por región geográfica (BTSPS, Bosque Tropical Seco del Pacífico Sureste y BTSJ, Bosques Tropical Seco de Jalisco) y por grupo genético (Clado I, Clado II y Clado III), se incluyen en los análisis la  $D$  de Tajima, la  $F_s$  de  $F_u$  y la *mismatch distribution* (SSD). Los valores de  $P$ , que son consistentes con expansión demográfica, se muestran en negrita. Las regiones de Bosque Tropical Seco (BTS) corresponden con las regiones fitogeográficas propuestas por Olson y colaboradores (1998).

Localidad	D	P	FS	P	SSD	P	N
<b>Región de bosque seco</b>							
BTSPS	0.14727	0.5989	17.82988	0.9999	0.05119	0.0	28
BTSJ	1.0237	0.8769	16.69785	1	0	0.0	119
<b>Grupo genético</b>							
CI	-1.49951	<b>0.0429</b>	0.29485	0.599	0.00751	<b>0.7134</b>	82
CII	1.41496	0.9239	6.65308	0.84697	0.11208	<b>0.144</b>	34
CIII	0.48028	0.7847	0.9783	0.511	0.00348	<b>0.3652</b>	24

## Análisis filogenético y distribución de los haplotipos ancestrales

El modelo de sustitución nucleotídica que mejor se ajusta a los datos de cloroplasto fue el modelo de evolución GTR+I+G. El árbol bayesiano consenso identificó tres clados principales geográficamente estructurados, que incluyen cinco sublinajes estadísticamente soportados ( $PP > 0.95$ ; Fig. 4). El clado CI incluye individuos de Jalisco, Colima, Michoacán y Guerrero. Los haplotipos de este grupo fueron mayoritariamente poco resueltos, y presenta dos subgrupos bien soportados. Dentro del clado CII se encuentran dos sublinajes bien resueltos que incluye individuos de Michoacán y Guerrero. El clado CIII se presenta exclusivamente en las costas de Guerrero.

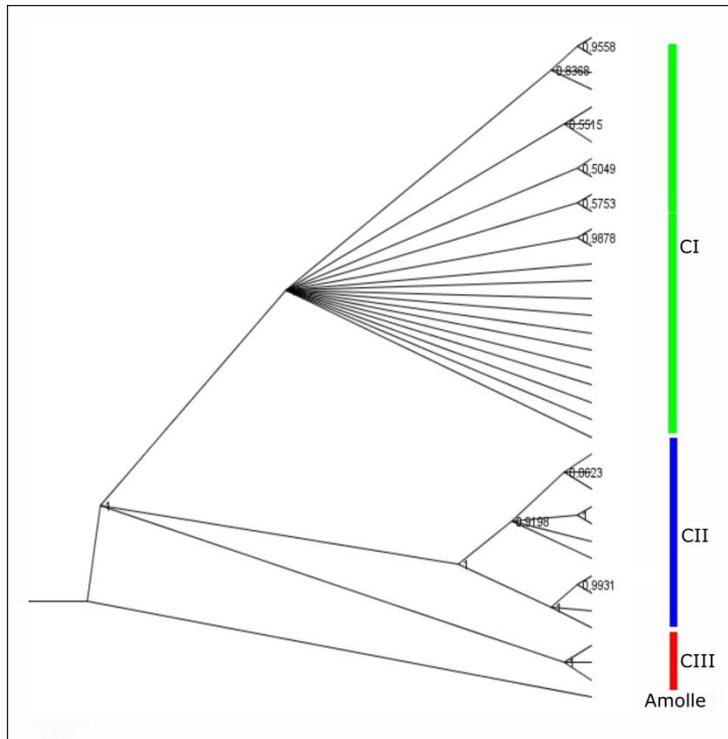


FIGURA 4. Árbol bayesiano consenso (50% majority-rule) con base en la matriz concatenada del cloroplasto (*trnH-psbA* y *trnL-trnF*), mostrando las relaciones entre los haplotipos de *Amphipterygium glaucum* en la Costa Pacífico Mexicana. Se identifican tres grupos principales. Los números en los nodos son las probabilidades bayesianas posteriores (PP).

La reconstrucción de la distribución ancestral estimada mediante máxima verosimilitud indica que el ancestro común más reciente (MRCA) se localiza al norte de la distribución del clado CI, en la región central de las costas de Colima y no al centro de su distribución como sería de esperarse si consideramos un escenario donde la dispersión ancestro-descendiente es radialmente simétrica (Lemmon y Lemmon, 2008; Fig. 5). Finalmente, se encontró evidencia de estructura filogeográfica significativa en el clado CI de *A. glaucum* ( $P = 0.001$ ) con una distancia media de dispersión por generación de 176.65 metros. El tiempo transcurrido desde el inicio de la dispersión del clado asumiendo un tiempo generacional de 10-15 años, se estima alrededor de 17,989 a 26,984 años antes del presente. Esto sugiere que los miembros del clado CI de *A. glaucum* pueden haber entrado en una fase de expansión desde el Último Máximo Glacial hacia el sur a lo largo de la Costa del Pacífico Mexicano.

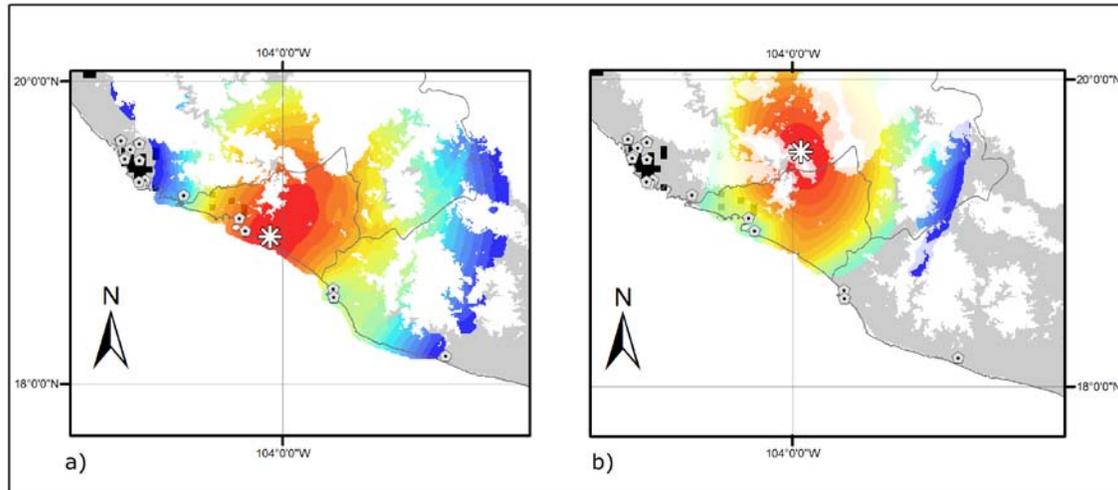


FIGURA 5. Estimación de la ubicación geográfica del ancestro de *Amphipterygium glaucum*. Las capas de temperatura representan la superficie de máxima verosimilitud de distribución ancestral, los colores cálidos delimitan los haplotipos más viejos (ancestrales). Los círculos grises representan la ubicación geográfica de los haplotipos muestreados del clado CI. Los asteriscos indican la ubicación geográfica del ancestro basal del clado CI a partir de Máxima Verosimilitud. En a), se presenta la superficie de verosimilitud esperada con base en las localidades muestreadas. En b) se presenta el modelo nulo, asumiendo no dependencia geográfica de los haplotipos. Las áreas negras indican los refugios predichos de *Amphipterygium glaucum*.

## DISCUSIÓN

Los modelos de distribución de especies para el LGM presentan buen ajuste a la distribución ( $AUC > 0.94$ ) y predicen una disminución de área en la distribución de *A. glaucum*. Sin embargo, arrojan resultados contradictorios al predecir distintas áreas climáticamente estables dependiendo del modelo de circulación atmosférica utilizado (Fig. 1). Estas diferencias probablemente deriven de distintas metodologías y suposiciones de ambos modelos, que generalmente resultan en una fuerte disminución en la temperatura modelada por CCSM, en comparación con MIROC (Fernández-Mazuecos y Vargas, 2013). Adicionalmente, estos modelos son generados a partir de capas climáticas de poca resolución por lo que fallan en capturar la variabilidad de los predictores a escalas espaciales finas, lo que subestima el papel de la heterogeneidad micro-ambiental como un factor crucial para la persistencia de las especies (Mortiz y Agudo, 2013). No obstante, los datos del modelo climático CCSM son congruentes con las reconstrucciones de cobertura vegetal para el BTS de México que mejor se ajustan a las condiciones prevalentes para el territorio Mexicano y para Europa durante el LGM (Capítulo I, Bistryakova *et al.*, 2013; Fernández-Mazuecos y Vargas, 2013). Por tanto, se puede deducir que el área potencialmente

ocupada por *A. glaucum* a distintas escalas temporales ha permanecido estable en una matriz de fragmentos de BTS a lo largo de la Costa del Pacífico Mexicano. El más grande y estable se localiza al norte de la distribución de la especie, en las costas de Jalisco y Colima. Además, el modelo sugiere menor estabilidad climática hacia el sur a través de las costas de Michoacán y Guerrero, en donde se predicen tres refugios de menor tamaño, que pudieron haber mantenido poblaciones pequeñas de *A. glaucum*. La estructura genética identificada por SAMOVA y BARRIER fue consistente con las regiones geográficas propuestas por los modelos de predicción de nicho ecológico. Por ejemplo, los resultados indican que 13 de las 17 poblaciones dentro del refugio más grande (Jalisco-Colima) son genéticamente homogéneas y constituyen un solo grupo (Fig. 2). Adicionalmente, los resultados muestran una estructura poblacional marcadamente fragmentada para las poblaciones del sur, desde de la costa central de Michoacán a las costas centrales de Guerrero, en donde se identifica poca estabilidad climática y múltiples microrefugios. Pabijan y colaboradores (2014) observaron para una especie de anfibio (*Lissotriton vulgaris*) de la península Balcánica, que la redistribución de la variación genética a partir de escenarios con múltiples refugios y áreas de contacto secundario puede producir patrones complejos de diversidad genética. Mientras que en áreas climáticamente estables la diversidad y la estructura parece mantener su integridad, como en el caso del árbol tropical *A. glaucum*. Recientemente, para la iguana *Ctenosaura pectinata* se han detectado regiones de contacto secundario entre distintos genotipos nucleares, con introgresión evidente en individuos de algunas localidades de la costa de Jalisco, Colima y Michoacán (Zarza *et al.*, 2011). Para el elemento endémico de la Costa Pacífica Mexicana Lott y Atkinson (1995), sugieren que el principio de la distribución media puede predecir la alta diversidad de especies en áreas geográficamente centrales. Por tanto, con base en su posición intermedia entre centros de endemismo (Jalisco-Oaxaca) las costas de Guerrero funcionarían como un centro de diversidad para el BTS de la costa del Pacífico Mexicano.

La distribución geográfica y las relaciones genealógicas de la variación genética del cloroplasto muestran que las poblaciones de *A. glaucum* presentan fuerte subdivisión genética ( $F_{CT} = 0.618$ ) y la existencia de tres grupos principales con un elevado número de haplotipos privados en las Costas del Pacífico Mexicano. El primer haplogrupo (CI) se encuentra ampliamente distribuido desde Jalisco hasta el norte de la costa de Guerrero. Por otra parte, todos los haplotipos encontrados en el segundo grupo (CII) son exclusivos de las costas de Michoacán y todos los haplotipos del grupo CIII están restringidos a las costas de Guerrero, y sur de las costas de Michoacán. Los estudios filogeográficos y genéticos de grupos incluyendo: reptiles, mamíferos, insectos y plantas, a lo largo de la Costa del Pacífico Mexicano documentan patrones filogeográficos congruentes con los de este estudio. Esto sugiere la existencia de

una importante barrera biogeográfica histórica para los taxa asociados al BTS, entre estas áreas geográficamente próximas y sin barreras geográficas, ecológicas o ambientales que coincidan con las subdivisiones genéticas actuales (Zarza *et al.*, 2008; Ortega *et al.*, 2009; Zarza *et al.*, 2011; Sánchez-Gómez, 2014; Pringle *et al.*, 2014; Suarez-Atilano *et al.*, 2014). Más aún, la presencia de un importante número de endemismos en las costas de Jalisco-Colima (Hernández-López, 1995; Lott y Atkinson, 1995; Olson *et al.*, 1998, Ceballos, 2002; Sousa, 2010) implica la persistencia a largo plazo de poblaciones en esta área, al menos durante los cambios climáticos del Cuaternario. Por ejemplo, para la iguana negra del Pacífico Mexicano, Zarza (2011) sugiere que la distribución no aleatoria de los haplotipos mitocondriales es el resultado del aislamiento geográfico de las poblaciones en el pasado debidas al cambio climático, seguido por la expansión en el área de distribución y posterior contacto secundario e introgresión.

Para *Musonycteris harrisoni* (una especie de murciélago nectarívoro endémico del BTS), Ortega y colaboradores (2009) sugieren que la estructura genética y la presencia de grupos genéticos bien definidos en su muestreo, son, posiblemente, el resultado del flujo genético limitado entre poblaciones debido a una moderada separación en el área de su distribución. Para esta especie de murciélago, se observan patrones de estructura genética similares a los de *A. glaucum*, encontrando los haplotipos más frecuentes y de amplia distribución al norte de la distribución de la especie. El análisis de la distribución geográfica de alelos ancestrales puede proveer evidencia de refugios y subsecuentes procesos de expansión (Miraldo *et al.*, 2011; Lemmon y Lemmon, 2008). De acuerdo con su frecuencia, su número de conexiones y su posición central dentro de la red, se puede determinar que el haplotipo H16 (clado CI) es el más ancestral para los datos del cloroplasto de *A. glaucum*. Los análisis de máxima verosimilitud indican que la ubicación estimada del MRCA del clado CI puede estar asociada con ciertas áreas fundadoras. La superficie con el intervalo de confianza del 95% rechaza los refugios predichos para *A. glaucum* en el norte del estado de Colima, pero no así los refugios identificados para el BTS (Capítulo I), que parecen ser predicciones más robustas (Fig. 1c). El ancestro del clado CI se localiza en la región central de las costas de Colima y no al centro de su distribución, si se considera que los genes tienden a fluir del centro al borde de la distribución de las especies (Kirkpatrick y Barton, 1997). Durante una expansión, los individuos comienzan en una región geográfica y se dispersan a nuevas regiones. Bajo este escenario, el MRCA del clado CI probablemente no existió en el centro de la distribución actual, pero puede haber existido en el centro de la región habitada justo antes de la expansión; por ejemplo en un refugio (Lemmon y Lemmon, 2008). La distribución unimodal de las diferencias pareadas, SSD no significativa y valores significativos de la D de Tajima, son consistentes con expansión demográfica solo

para el linaje CI de *A. glaucum*. Igualmente, se han detectado procesos de expansión de rango en algunos estudios filogeográficos en la Costa del Pacífico Mexicano. Por ejemplo, para la iguana *Ctenosaura pectinata*, Zarza y colaboradores (2008) encuentran valores consistentes para expansión demográfica en las poblaciones de Jalisco, pero no para las poblaciones de Guerrero. Ortega y colaboradores (2009), mediante un análisis de clados anidados en *M. harrisoni*, encuentra patrones de expansión continua en el área de distribución para el clado compuesto principalmente por murciélagos muestreados al norte de su distribución (Jalisco-Colima). Por otra parte, Gámez y colaboradores (2014) analizaron las dinámicas temporales de áreas de endemismo para el género *Bursera* en México, a partir de modelos de distribución de especies bajo escenarios de cambio climático en el UGM. Sus resultados demuestran que, para la región de la Costa Pacífica Mexicana; 16 especies de *Bursera* muestran expansión en su distribución desde el LGM al presente.

## CONCLUSIONES

La integración de distintas fuentes de evidencia como son los patrones de distribución de especies endémicas, modelos de paleo-distribución y filogeografía, facilitan la reconstrucción de la historia evolutiva y biogeográfica de especies restringidas al BTS durante los cambios climáticos del Cuaternario. En este trabajo se respaldan las reconstrucciones climáticas del modelo CCSM para el LGM, en relación con las predicciones del modelo MIROC. Las reconstrucciones del modelo CCSM son consistentes con los patrones filogeográficos de *A. glaucum*. La historia biogeográfica de esta especie implica múltiples refugios en la región de Nueva Galicia, desde Jalisco al estado de Guerrero. Solo uno de estos, localizado en los estados de Jalisco y Colima muestra evidencia de expansión post-glacial. Por tanto, se sugiere que la región Jalisco-Colima ha funcionado como un reservorio de variantes genéticas ancestrales para *A. glaucum*, en comparación con las poblaciones de Guerrero y Michoacán que han experimentado dinámicas poblacionales más complejas. De acuerdo con las áreas de estabilidad climática y estructura genética, *A. glaucum* puede haber formado adaptaciones locales durante los periodos del LGM en las que las poblaciones del norte y sur de la Costa del Pacífico Mexicano permanecieron aisladas. El conocimiento de las dinámicas espaciotemporales y su repercusión sobre la diversidad genética tiene fuertes implicaciones para la conservación de los BTS, para explicar el origen de la diversidad actual y para predecir la respuesta de las comunidades vegetales al cambio climático futuro.



## REFERENCIAS

- Ashcroft, M. (2010) Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography*, **37**:1407-1413.
- Avise, J. (2000) *Phylogeography: The history and formation of species*, Harvard University Press, Cambridge, Edit J. Avise.
- Becerra, J. (2005) Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of The National Academy of Sciences*, **102**(31): 10919-10923.
- Bryson, R., García-Vázquez, O. & Riddle, R. (2012) Tracing the origins of widespread highland species: a case of Neogene diversification across the Mexican sierras in an endemic lizard. *Biological Journal of the Linnean Society*, **105**:382-394.
- Bystrakova, N., Ansell, S., Russell, S., Grundmann, M., Vogel, J. & Schneider, H. (2013) Present, past and future of the European rock fern *Asplenium fontanum* on geographic range and genetic diversity. *Annals of Botany*, **113**:453-465.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L. & Ortega, B. (2010) Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, **62**(3):359-377.
- Caetano, S., Prado, D., Pennington, T., Beck, S., Olivera-Filho, A., Spichiger, S. & Naciri, Y. (2008) The history of Seasonally Dry Tropical Forests in Eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology*, **17**:3147-3159.
- Carnaval, A., Waltari, E., Rodríguez, M., Rosuaer, D., VanDerWal, J., Damasceno, R., Prates, I., Stangas, M., Spanos, Z., Rivera, D., Pie, M., Firkowski, C. & Mortiz, C. (2014) Prediction of Phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of the Royal Society*, **281**: 20141461.
- Carnaval, A., Hickerson, M., Haddad, C.F., Rodríguez, M. & Moritz, C. (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, **323**:785-789.
- Cavender-Bares, J., González-Rodríguez, A., Pahlich, A., Koehler, K. & Deacon, N. (2011) Phylogeography and climatic niche evolution in live oaks (*Quercus* series *Virentes*) from the tropics to the temperate zone. *Journal of Biogeography*, **38**:962-981.
- Chang, J., De, C., Ximping, Y., Shouhsien, L., Liang, W., Zhengwang, Z. & Ming, L. (2012) Coupling genetic and species distribution models to examine the response of the hainan partridge (*Arborophila ardens*) to late quaternary climate. *Plos One*, **7**(11) e50286.
- Chan, L., Brown, J. & Yoder, A. (2011) Integrating statistical genetic and geospatial methods brings new power to phylogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **59**:523-537.
- Clement, P., & Crandall, K. (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, **9**:1657-1659.
- Collins, W.D., Blackmon, M., Bitz, C., Bonam, G. & Bretherton, C.S. (2004) The community climate system model: CCSM3. *Journal of climate*, **19**: 2122-2143.
- Cuevas-Figueroa, M. (2005) A revisión of genus *Amphipterygium* (Julianaceae). *Boletín Ibugana*, **13**(1):27-48.
- De-Nova, A., Medina, R., Montero, J.C., Weeks, A., Rosell, J., Olson, M., Eguiarte, L. & Magallon, S. (2012). Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist*, **193**:276-287.
- Douglas, S., Morris, A., McLachan, J., Manos, P. & Soltis, P. (2006) Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology*, **15**:4261-4293.
- Dupanloup, I., Schneider, S. & Excoffier, L. (2002) A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology*, **11**: 2571-2581.
- Excoffier, L. & Lischer, H. (2010) Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, **10**: 564-567.
- Farrera, I., Harrison, S.P., Prentice, I.C., Ramstein, G., Guiot, J., Bartlein, P.J., Bonnefille, R., Bush, M., Cramer, W., von Grafenstein, U., Holmgren, K., Hooghiemstra, H., Hope, G., Jolly, D. & Lauritzen, S.E. (1999) Tropical climates at the Last Glacial Maximum: a new synthesis of terrestrial palaeoclimate data. I. *Vegetation, lake-levels and geochemistry: Climate Dynamics*, **15**: 823-856.

- Fernández-Mazuecos, M. & Vargas, P. (2013) Congruence between distribution modelling and phylogeographical analyses reveals Quaternary survival of a toadflax species (*Linaria elegans*) in oceanic climate areas of a mountain ring range. *New Phytologist*, **198**:1274-1289.
- González-Rodríguez, A., Bain, J., Golden, L. & Oyama, K. (2004) Chloroplast DNA variation in the *Quercus affinis*, *Q. laurina* complex in México: geographical structure and associations with nuclear and morphological variation. *Molecular Ecology*, **13**: 3467-3476.
- Graham, C., Mortiz, C. & Williams, S. (2006) Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *PNAS*, **103**(3): 632-636.
- Gugger, P.F., González-Rodríguez, A., Rodríguez-Correa, H., Sugita, S. & Cavender-Bares, J. (2010) Southward Pleistocene migration of Douglasfir into México: phylogeography, ecological niche modeling, and conservation of 'rear edge' populations. *New Phytologist*, **189**: 1185-1199.
- Hernández-López. (1995) The endemic flora of Jalisco, México; centers of endemism and implications for conservation, Tesis de Maestría, Institute of Environmental Studies, University of Wisconsin, Madison, pp 76.
- Hewitt G. & Ibrahim, K. (2001) Inferring glacial refugia and historical migrations with molecular phylogenies. In Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context. Edited by: Silvertown J., & Antonovics, J. Oxford, Blackwells, pp. 271-294.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Journal of Climatology*, **25**:1965–1978.
- Kirkpatrick, M. & Barton, N. (1997) Evolution of a species range. *The American Naturalist*, **150**(1): 1-23.
- Kress J., Wurdack, K., Zimmer, E., Weigt, L. & Jansen, D. (2005) Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *PNAS*, **102**(23): 8369-8374.
- Lemmon, A., & Lemmon, E.M. (2008) A Likelihood Framework for Estimating Phylogeographic History on a Continuous Landscape. *Systematic Biology*, **57**(4):544-561.
- Libano, P. & Rozas, J. (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, **25**:1451-1452.
- Lott, E. & Atkinson, T. (1995) Chapter 13 Mexican and Central American Seasonally Dry Tropical Forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a Focal Point for Comparison en Seasonally Dry Tropical Forest, Ed. Bullock, S., Mooney, H. & Medina, E (Eds). Cambridge University Press 1995.
- Manni, G. & Heyer, E. (2004) Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology*, **76**: 173-190.
- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R.K. & Thuiller, W. (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*. **15**: 59–69.
- Miraldo, A., Hewitt, G., Paulo, O. & Emerson, B. (2011) Phylogeography and demographic history of *Lacerta lepida* in the Iberian Peninsula: multiple refugia, range expansions and secondary contact zones. *BMC Evolutionary Biology*, **11**:170.
- Mortíz, C. & Agudo, R. (2013) The future of species under climate change: Resilience or decline?. *Science*, **341**: 504-507.
- Müller, K., Quandt, D., JMüller, J. & Neinhuis, C. (2006) PhyDE®: Phylogenetic Data Editor, version 0.995. Program distributed by the authors. PhyDE website. Available: [www.phyde.de](http://www.phyde.de). Accessed 2013 Mar 13.
- Naciri, Y., Pennington, T., Prado, D. & Spichiger, R. (2006) Population genetics and influence of ecosystem history: an example using two neotropical seasonally dry forest species (pp. 417-433). In Pennington T., Lewis, G & Ratter, J. (Eds). Neotropical Savannas and Seasonally Dry Tropical Forest: Plant diversity, Biogeography and Conservation. CRC Press, Tailor & Francis Group, ISBN 9780849329876.
- Nogues-Bravo, D. (2009) Predicting the past distribution of species climatic niches, *Global Ecology and Biogeography*, **18**: 521-531.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Robin, A., Allnut, T., Carpenter, C., McClanachan, L., Amico, J., Hurley, P., Kassem, K., Strand, H., Taye, M. & Thieme, M. (1998) The Global 200: A representation approach to conserving the earth's distinctive ecoregions. *Conservation Biology*, **12**: 502–515.
- Ornelas, J., Sosa, V., Soltis, D., Daza, J., González, C., Pamela, S., Gutiérrez-Rodríguez, C., Espinoza de los Monteros, A., Castoe, T., Bell, C. & Ruiz-Sánchez, E. (2013) Comparative Phylogeographic Analyses Illustrate the Complex Evolutionary History of Threatened Cloud Forests of Northern Mesoamerica. *PLOS ONE*, **8**(2) e56283.

- Ortega, J., Tschapka, M., Gonzáles-Terrazas, T., Suzán, G. & Medellín, R. (2009) Phylogeography of *Musonycteris harrisoni* along the Pacific coast of México. *Acta Chiropterologica*, **11**(2); 259-269.
- Pabijan, M., Zielinski, P., Dudek, K., Chloupek, M., Sotiropoulos, K., Liana, M. & Babik, W. (2014) The dissection of a Pleistocene refugium: phylogeography of the smooth newt, *Lissotriton vulgaris*, in the Balkans. *Journal of Biogeography*, doi:10.1111/jbi.12449.
- Pennington, T., Prado, D. & Pendry, C. (2000) Neotropical seasonally dry forests and pleistocene vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**: 261-273.
- Peres, E., Sobral-Souza, T., Perez, M., Bonatelli, I., Silva, D., Silva, M. & Solferini, V. (2015) Pleistocene Niche Stability and Lineage Diversification in the Subtropical Spider *Araneus omnicolor* (Araneidae). PLOS ONE, **10**(4): e0121543. doi:10.1371/journal.pone.0121543
- Peterson, T. & Nayari, A. (2007) Ecological niche conservatism and pleistocene refugia in the Thrush-Like mouner, *Schiffornis sp.* In the neotrópicos. *Evolution*, **62**(1):173-183.
- Peterson, T. (2006) Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, **3**:59-72.
- Petit, R., Hampe, A. & Cheddadi, R. (2005) Climate Changes and Tree Phylogeography in the Mediterranean. *Taxon*, **54**(4):877-885.
- Phillips, S., Anderson, R. & Schapire, R. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecology Modelling*, **190**:231–259.
- Posada, D. (2008) jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, **25**: 1253-1256.
- Prado, D. & Gibbs, P. (1993) Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80**(4):902-927.
- Pringle, E., Ramirez, S., Bonebrake, T., Gordon, D. & Dirzo, R. (2012) Diversification and phylogeographic structure in widespread *Azteca* plant-ants from the northern Neotropics. *Molecular Ecology*, **21**:3576-3592.
- Rodríguez-Gómez, F., Gutiérrez-Rodríguez, C. & Ornelas, J.F. (2013) Genetic, phenotypic and ecological divergence with gene flow at the Isthmus of Tehuantepec: the case of the azure-crowned hummingbird (*Amazilia cyanocephala*). *Journal of Biogeography*, **40**:1360-1373.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. & Huelsenbeck, J. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, **61**: 539-542.
- Ruiz-Sánchez E. & C. Specht. (2013) Influence of the geological history of the Trans-Mexican Volcanic Belt on the diversification of *Nolina parviflora* (Asparagaceae: Nolinoideae). *Journal of Biogeography*, **40**:1336-1347.
- Sandel, B., Arge, L., Dalsgaard, B., Davies, G., Gaston, J., Sutherland, J. & Svenning, C. (2011) The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*, **334**: 660-663.
- Sánchez-Gómez, K.F. (2014) Centro de origen y estructura genética de *Cucurbita argyrosperma* subsp. *sororia* (Cucurbitaceae), Tesis para obtener el título de Biólogo. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia Michoacán.
- Sang, T., Crawford, D. & Stuessy, T. (1997) Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany*, **84**:1120-1136.
- Solares-Arenas, F. & Gálvez-Cortés, M. (2002) Manual para una producción sustentable de corteza de cuachalalate (*Amplopterygium adstringens* Schiede ex Schiecht). Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Publicación Especial 34. Morelos, México.
- Soltis, D., Morris, A., McLachlan, S., Manos, P. & Soltis, P. (2006) Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology*, **15**: 4261-4293.
- Sosa, V., Ruiz-Sánchez, E. & Rodríguez-Gómez, F. (2009) Hidden phylogeographic complexity in the Sierra Madre Oriental: the case of the Mexican tulip poppy *Hunnemannia fumariifolia* (Papaveraceae). *Journal of Biogeography*, **36**: 18-27.
- Sotuyo, S., Delgado-Salinas, A., Chase, M., Lewis, G. y Oyama, K. (2007) Cryptic Speciation in the *Caesalpinia hintonii* Complex (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a Seasonally Dry Mexican Forest. *Annals of Botany*, **100**:1307-1314.
- Sousa, M. (2010) Centros de endemismo: Las leguminosas (pp. 77-93). En Ceballos G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E. & y Dirzo, R. (Eds) Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico Mexicano. Fondo de Cultura Económica, ISBN CONABIO 970-9000-38-1.

- Städler, T., Haubold, B., Merino, C., Stephan, W, & Pfaffelhuber, P. (2009) The impact of sampling schemes on the site frequency spectrum in nonequilibrium subdivided populations. *Genetics*, **182**:205-216.
- Steward W. (2015) Problems and Cautions With Sequence Mismatch Analysis and Bayesian Skyline Plots to Infer Historical Demography, *Journal of Heredity*. 333-346 doi:10.1093/jhered/esv020.
- Suarez-Atilano, M., Burbrink, F. & Vázquez-Domínguez, E . (2014) Phylogeographical structure within *Boa constrictor* imperator across the lowlands and mountains of Central America and México. *Jornal of Biogeppgraphy*, **41**:2371-2384.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J. (1991) Universal primers for amplification of three no-coding regions of chloroplast. *Plant Molecular Biology*, **17**: 1105-1109.
- Zarza, E., Reynoso, V. & Brent, E. (2008) Diversification in the northern neotropics: mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of the iguana *Ctenosaura pectinata* and related species. *Molecular Ecology*, **17**:32-59.
- Zarza, E., Reynoso, V. & Brent, E. (2011) Discordant patterns of geographip variation between mitochondrial and micorsatellite markers in the Mexican black iguana (*Ctenosaura pectinata*) in a contact zone. *Journal of Biogeography*, **38**: 1394-1405.

## DISCUSIÓN GENERAL

Los Neotrópicos portan algunas de las regiones más diversas en el mundo, y comprender su historia biogeográfica tiene fuertes implicaciones para el éxito de las estrategias de conservación, para explicar el origen de biodiversidad tropical, y para predecir la respuesta de las comunidades al cambio climático futuro (Mitellbach *et al.*, 2007; Cavers y Dick 2013). Numerosos factores que actúan a distintas escalas espaciotemporales han dado origen, forma y estructura a los ecosistemas tropicales. La disponibilidad de agua es uno de los más importantes factores que controlan la distribución de especies en los ecosistemas terrestres (Holdridge, 1967). En el Bosque Tropical Seco, los organismos han desarrollado una compleja variedad de adaptaciones fisiológicas para evadir, tolerar o resistir la poca disponibilidad de agua (Maas y Burgos 2011). Es crucial reconocer y comprender estas adaptaciones en el ensamblaje, función y biogeografía de los BTS de Mesoamérica. Sin embargo, pocos trabajos han examinado el papel que desempeñan los factores ambientales como la estacionalidad de la precipitación, temperatura promedio anual y precipitación anual, en la composición de especies de los BTS (Durigan *et al.*, 2003). Los resultados de este trabajo demuestran que las afinidades ecológicas y las relaciones filogenéticas de las especies juegan un papel determinante en la identidad florística de los distintos bosques secos del Neotrópico. Por ejemplo, los resultados sugieren que las condiciones locales de estacionalidad en la precipitación es el factor más importante que limita el establecimiento de las especies entre las regiones del BTS.

Los bosques secos del Neotrópico constituyen una entidad con características florísticas particulares que los distingue de cualquier otro tipo de vegetación en el mundo (Rzedowski, 1994). Esencialmente, sus componentes son de afinidad tropical y con un alto contenido de elementos endémicos, el cual representa entre el 30% y 60% de la flora asociada a este tipo de bosques (Rzedowski, 1994; Trejo, 1998; Ceballos, 2010). Las oscilaciones climáticas del Cuaternario se han propuesto como una posible fuerza que determina los procesos evolutivos y distribución de las plantas endémicas al BTS, sin embargo, para la región y sistema de estudio poco se sabe de la magnitud e impacto de las oscilaciones climáticas históricas (Pennington, 2000). Por tanto, el presente conocimiento de las especies y sus distribuciones geográficas debería ser usado para elucidar las causas de los patrones de diversidad y endemismo. En la segunda parte de este documento se realizaron análisis de nicho ecológico para examinar las respuestas de la historia demográfica y cambios en el área de distribución de *Amphipterygium glaucum*, a los cambios climáticos del Último Máximo Glacial (LGM). Los resultados contradicen las predicciones propuestas por Pennington (2000) y Prado y Gibbs (1993), en

la que plantean que los patrones de distribución actuales del BTS representan relictos de una formación más continua que alcanzó su máxima extensión durante el LGM. Por el contrario, los resultados demográficos fueron consistentes con los cambios y reducción en el área de distribución de *A. glaucum* en el LGM. Adicionalmente, se determinó una sobrevivencia *in situ* en áreas de relativa estabilidad climática a largo plazo en los BTS de Jalisco y Colima. De acuerdo con las áreas de estabilidad climática y estructura genética identificada para la región central de la Costa del Pacífico Mexicana, *A. glaucum* puede haber formado adaptaciones locales durante los periodos del LGM en las que las poblaciones permanecieron aisladas.

Los resultados combinados de diversidad de especies endémicas, y reconstrucción ancestral de hábitat y demografía histórica de *A. glaucum* indican que existe cierta relación entre la biogeografía de los endemismos, los patrones de diversidad de especies endémicas y las áreas espacio-temporalmente estables del BTS. Por lo tanto, se sugiere que el grado de persistencia temporal del bioma, al menos durante los ciclos glacial-interglaciales del Cuaternario, determina en parte los patrones de endemismo, diversidad y filogeografía de los BTS de Mesoamérica. El conocimiento con respecto a las dinámicas de la vegetación tiene fuertes implicaciones en la conservación del BTS bajo escenarios drásticos de futuro cambio climático.

## REFERENCIAS

- Cavers S., y C. Dick (2013) Special Issue Editorial: Phylogeography of Neotropical trees, *Journal of Biogeography*, Vol. 40: 615-617.
- Ceballos G. y David Valenzuela (2010) Diversidad ecológica y conservación de vertebrados de Latinoamérica. En Ceballos G, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury, y R. Dirzo (Eds) Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico Mexicano. Fondo de Cultura Económica, ISBN CONABIO 970-9000-38-1.
- Durigan G. (2003) Padroes fitogeográficos do cerrado paulista sob uma perspectiva regional, *Hoehnea*. 30-39.
- Holdridge LR, (1967). Determination of a world plant formation from simple climatic data, *Science*. Vol. 105: 367-368.
- Mass M., y A. Burgos. (2011) Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forest. Capítulo 9 en: Dirzo R., H. Young, H. Mooney y Ceballos G (Eds) Seasonally Dry Tropical Forest: Ecology and conservation. Island Press, ISBN 139781597267038, 392.
- Mittelbach G., D. Schemske, H. Cornell, A. Allen, J. Brown, M. Bush, S. Harrison, A. Hulbert, N. Knowlton, H. Lessios, C. McCain, A. McCune, L. McDade, M. McPeck, T. Near, T. Price, R. Ricklefs, K. Roy, D. Schluter, D. Sax, J. Sobel, y M. Turelli. (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography, *Ecology Letters*. Vol. 10: 315-331.
- Pennington T., D. Prado. y C. Pendry. (2000) Neotropical seasonally dry forests and pleistocene vegetation changes, *Journal of Biogeography*. Vol. 27: 261-273.

- Prado D., y P. Gibbs. (1993) Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Vol. 80(4):902-927.
- Rzedowski J. (1994) Vegetación de México. Limusa Noriega Editores. México 6ª reimpresión. 492pp.
- Trejo I. (1998) Distribución y diversidad de las selvas bajas de México: Relaciones con el clima y el suelo. Tesis para obtener el grado de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

## APÉNDICES

### Apéndice 1. Especies endémicas de BTS de las principales regiones identificadas en el estudio.

#### Región Costa Pacífico Mexicana

*Amphipterygium adstringens, Amphipterygium glaucum, Amphipterygium molle, Acacia bilimekii, Acacia chamelensis, Acacia rosei, Acacia tequilana, Acacia willardiana, Acaciella bicolor, Acaciella painteri, Adenopodia oaxacana, Aeschynomene hintonii, Aeschynomene paucifoliolata, Agave angustiarum, Agave cupreata, Ageratina sandersii, Annona palmeri, Aphelandra verticillata, Astrocasia peltata, Backebergia militaris, Barkeria schoemakeri, Bauhinia ramirezii, Bernardia lagunensis, Bombax palmeri, Bourreria rubra, Bouvardia capitata, Brahea aculeata, Brongniartia alamosana, Brongniartia cuneata, Brongniartia montalvoana, Brongniartia pacifica, Brongniartia podalyrioides, Brongniartia proteranthera, Brongniartia sousae, Bunchosia sonorensis, Bursera aloexylon, Bursera aptera, Bursera arborea, Bursera arida, Bursera aspleniifolia, Bursera bicolor, Bursera bolivarii, Bursera bonetii, Bursera cerasifolia, Bursera chemapodicta, Bursera citronella, Bursera copallifera, Bursera coyucensis, Bursera crenata, Bursera denticulata, Bursera discolor, Bursera hindsiana, Bursera hintonii, Bursera instabilis, Bursera lancifolia, Bursera mirandae, Bursera palaciosii, Bursera paradoxa, Bursera sarcopoda, Bursera sarukhanii, Bursera stenophylla, Bursera submoniliformis, Bursera tecomaca, Bursera trifoliolata, Bursera trímera, Bursera vejarvazquenzii, Bursera velutina, Bursera xochipalensis, Caesalpinia oyamae, Caesalpinia coccínea, Caesalpinia hintonii, Caesalpinia laxa, Caesalpinia melanadenia, Cardiospermum chuchujaquense, Celaenodendron mexicanum, Cephalocereus purpusii, Chalema synanthera, Chlorophora mollis, Clowesia dodsoniana, Cnidoscopus rostratus, Cnidoscopus tehuacanensis, Conzattia multiflora, Conzattia sericea, Coursetia hintonii, Coursetia madrensis, Coursetia mollis, Croton chamelensis, Cyrtocarpa edulis, Cyrtocarpa procera, Dalembertia populifolia, Desmanthus balsensis, Dieterlea fusiformis, Dioscorea platycolpota, Dioscorea uruapanensis, Diphysa punctata, Erycina echinata, Erythrina oliviae, Esenbeckia nesiotica, Euphorbia alatocaulis, Euphorbia apatzingana, Euphorbia dioscoreoides, Euphorbia infernidialis, Euphorbia lottiae, Fouquieria leonilae, Gossypium laxum, Guapira macrocarpa, Habenaria oreophila, Haematoxylum sousanum, Haplocalymma microcephalum, Havardia mexicana, Hechtia carlsoniae, Hechtia melanocarpa, Heliocarpus velutinus, Hesperothamnus pentaphyllus, Holographis pallida, Jatropha alamani, Jatropha bullockii, Jatropha chamelensis, Jatropha elbae, Jatropha galvanii, Jatropha jamejimenzii, Jatropha malacophylla, Jatropha stephani, Justicia zopilotensis, Karwinskia johnstonii, Karwinskia parvifolia, Karwinskia umbellata, Karwinskia venturae, Lagascea aurea, Lagascea pringlei, Lagrezia monosperma, Lasiocarpus ferrugineus, Leucaena confertiflora, Leucaena macrophylla macrophylla, Leucaena matudae, Lonchocarpus andrieuxii, Lonchocarpus argyrotrichus, Lonchocarpus balsensis, Lonchocarpus emarginatus, Lonchocarpus epigaeus, Lonchocarpus eriophyllus, Lonchocarpus hermannii, Lonchocarpus hintonii, Lonchocarpus huetamoensis, Lonchocarpus longipedunculatus, Lonchocarpus magallanesii, Lonchocarpus minor, Lonchocarpus oaxacensis, Lonchocarpus obovatus, Lonchocarpus phaseolifolius, Lonchocarpus schubertiae, Lonchocarpus spectabilis, Lysiloma watsonii, Macroptilium pedatum, Malpighia emiliae, Malpighia rzedowskii, Mammillaria standleyi, Manfreda chamelensis, Mascagnia parvifolia, Matelea magallanesii, Mexacanthus mcvaughii, Milla magnifica, Mimosa costenya, Mimosa sicyocarpa, Mimosa sousae, Mimosa torresiae, Mimosa xochipalensis, Mirabilis russellii, Myrospermum frutescens, Neobuxbaumia mezcalaensis, Nissolia montana, Opuntia auberi, Pachycereus grandis, Pachycereus hollianus, Pachycereus militans, Pachycereus pecten-*

*aboriginum, Pachycereus tepamo, Pachycereus weberi, Pectis decemcarinata, Peniocereus cuixmalensis, Peniocereus fosterianus, Peniocereus rosei, Perymenium hintonii, Perymenium macrocephalum, Randia echinocarpa, Randia laevigata, Randia mollifolia, Randia sonorensis, Rhacoma managuatillo, Ruellia fruticosa, Sabal pumo, Schaefferia lottiae, Senna argénteá, Sickingia mexicana, Sida alamosana, Stenocereus alamosensis, Stenocereus beneckeí, Stenocereus chrysocarpus, Stenocereus kerberi, Stenocereus martinezii, Stenocereus quevedonis, Stenocereus standleyi, Stenocereus stellatus, Stenocereus treleasei, Stuessya michoacana, Styphnolobium protantherum, Tabebuia palmeri, Tetramerium glandulosum, Tetramerium yaquianum, Thompsonella xochipalensis, Trigonospermum auriculatum, Trixis pterocaulis, Verbesina lottiana, Vitex mollis, Zapoteca tehuana.*

## **Región América Central**

*Acacia gaumeri, Acacia sphaerocephala, Anisacanthus nicaraguensis, Ateleia chicoasensis, Ateleia hexandra, Bonamia douglasii, Bursera heteresthes, Caesalpinia exostemma subsp exostemma, Comocladia guatemalensis, Coursetia apantensis, Coursetia elliptica, Coursetia paucifoliolata, Dalbergia retusa, Diospyros morenoi, Euphorbia ephedromorpha, Inga calderonii, Jatropha stevensii, Leucaena collinsii, Leucaena magnífica, Leucaena salvadorensis, Leucaena shannonii sub shannonii, Lonchocarpus costaricensis, Lonchocarpus hughesii, Lonchocarpus martinezii, Lonchocarpus phaseolifolius, Lonchocarpus retiferus, Lonchocarpus rugosus sub rugosus, Mammillaria eichlamii, Mammillaria eriacantha, Mimosa zacapana, Opuntia eichlamii, Opuntia guatemalensis, Pilosocereus gaumeri, Psittacanthus minor, Pterocarpus michelianus, Randia truncata.*

## **Región Caribe**

*Abutilon buchii, Acacia anegadensis, Acacia roigii, Acacia scleroxyla, Acacia tortuosa, Annona bullata, Auerodendron northropianum, Bourreria succulenta, Brya ebenus, Bursera aromatica, Caesalpinia domingensis, Caesalpinia intermedia, Cephalocereus apicicephalium, Chamaecrista pygmaea, Chrysophyllum pauciflorum, Citharexylum spinosum, Citharexylum tristachyum, Coccoloba microstachya, Comocladia cordata, Comocladia dodonaea, Cordia rickseckeri, Crossopetalum decussatum, Croton discolor, Croton eluteria, Croton humilis, Croton poitaei, Dendropemon caribaeus, Diospyros grisebachii, Echites umbellatus, Elaeodendron xylocarpum, Erithalis fruticosa, Erythroxylum brevipes, Espadaea amoena, Eugenia cordata, Eugenia sauvallei, Euphorbia helenae, Forestiera eggersoniana, Grimmeodendron eglandulosum, Guaiacum sanctum, Guapira brevipetiolata, Harrisia eriophora, Harrisia nashii, Helicteres semitriloba, Hylocereus trigonus, Jacquemontia havanensis, Jacquinia arbórea, Jacquinia berteroi, Lantana exarata, Lasiocroton bahamensis, Leptocereus grantianus, Leptocereus quadricostatus, Leucocroton flavicans, Leucocroton lineariformis, Leucocroton ovobatus, Lonchocarpus domingensis, Lonchocarpus neurophyllum, Lonchocarpus patens, Lonchocarpus pycnophyllum, Mammillaria jamaicensis, Maytenus buxifolia, Melocactus intortus, Melocactus lemairei, Mitranthes maxonii, Nashia inaguensis, Neobracea valenzuelana, Oplonia spinosa, Opuntia jamaicensis, Opuntia moniliformis, Opuntia repens, Opuntia rubescens, Peltophorum adnatum, Pentalinon luteum, Phlebotaenia cowellii, Phyllanthus axillaris, Picrodendron baccatum, Pictetia aculeata, Pictetia angustifolia, Pictetia marginata, Pictetia mucronata, Pictetia obcordata, Pictetia spinosa, Pictetia*

*sulcata*, *Pilosocereus royenii*, *Pisonia albida*, *Plumeria filifolia*, *Poitea carinalis*, *Poitea florida*, *Poitea galegoides*, *Poitea gracilis*, *Randia portoricensis*, *Rauvolfia nítida*, *Reynosia uncinata*, *Rhodocactus cubensis*, *Schoepfia obovata*, *Scolosanthus triacanthus*, *Sebastiana howardiana*, *Senna angustisiliqua*, *Senna insularis*, *Serjania sinuata*, *Sideroxylon obovatum*, *Simarouba berteriana*, *Sophora saxicola*, *Stahliia monosperma*, *Stenocereus fimbriatus*, *Stigmaphyllon emarginatum*, *Tetramicra canaliculata*, *Thouinia patentinervis*, *Thouinia striata*, *Thouinia trifoliata*, *Tillandsia calcicola*, *Tillandsia adamsii*, *Uniola virgata*, *Wallenia laurifolia*, *Zanthoxylum flavum*, *Zanthoxylum martinicense*, *Zanthoxylum thomasianum*, *Ziziphus reticulata*, *Ziziphus rhodoxylon*, *Ziziphus rignonii*.

### **Costa Pacífico Mexicana-América Central**

*Amphiterygium simplicifolium*, *Acacia cochliacantha*, *Acacia picachensis*, *Agave pachycentra*, *Apoplanesia paniculata*, *Bonamia mexicana*, *Bourreria pulchra*, *Bursera cinérea*, *Bursera diversifolia*, *Bursera excelsa*, *Bursera glabrifolia*, *Bursera grandifolia*, *Bursera penicillata*, *Caesalpinia exostemma*, *Caesalpinia velutina*, *Cephalocereus totolapensis*, *Comocladia engleriana*, *Cordia dodecandra*, *Cordia oaxacana*, *Coursetia polyphylla*, *Diospyros oaxacana*, *Erythroxylum compactum*, *Eugenia salamensis*, *Euphorbia steyermarkii*, *Hauya elegans*, *Karwinskia calderonii*, *Lennea viridiflora*, *Leucaena collinsii* subsp. *collinsii*, *Leucaena esculenta*, *Leucaena lanceolata*, *Leucaena lanceolata var lanceolata*, *Leucaena leucocephala*, *Leucaena macrophylla*, *Leucaena shannonii*, *Lonchocarpus acuminatus*, *Lonchocarpus caudatus*, *Lonchocarpus eriocarinalis*, *Lonchocarpus rugosus* subsp. *Apricus*, *Lonchocarpus salvadorensis*, *Nopalea gaumeri*, *Pereskioopsis kellermanii*, *Randia capitata*, *Senna holwayana*, *Senna skinneri*.

### **Amplia distribución en Mesoamérica y Caribe**

*Acanthocereus tetragonus*, *Amyris elemifera*, *Bastardia viscosa*, *Bauhinia dipétala*, *Bunchosia glandulosa*, *Caesalpinia coriaria*, *Caesalpinia gaumeri*, *Caesalpinia vesicaria*, *Coccoloba venosa*, *Colubrina elliptica*, *Commicarpus scandens*, *Cordia gerascanthus*, *Exostema caribaeum*, *Haematoxylum brasiletto*, *Hibiscus phoeniceus*, *Oxandra lanceolata*, *Quadrella indica*, *Savia sessiliflora*, *Sideroxylon salicifolium*.

Apéndice 2. Parámetros estadísticos del modelo lineal generalizado del efecto de la estabilidad climática (estable e inestable) sobre el número de especies de plantas endémicas del Bosque Tropical Seco en México, a partir de análisis de diversidad y proyecciones de cambio en la distribución del hábitat para el Último Máximo Glacial (Fig. 8). a. Parámetros utilizados, b. Variables definidas en SAS, c. Criterios para valorar la bondad de ajustes, d. Estadísticos del análisis tipo III, e. Cuadrados mínimos por categoría, f. Diferencias entre categorías, g. Cuadrados mínimos por entidad, y h. Diferencias entre entidades.

a)

Información del modelo	
Conjunto de datos	WORK.ESPECIES
Distribución	Poisson
Función de vínculo	Log
Variable dependiente	Especies

Número de observaciones leídas 1718  
 Número de observaciones usadas 1718

b)

Información de nivel de clase		
Clase	Niveles	Valores
Entidad	5	Balsas Chiapas Pacífico Sonora-S Tehuantepec
Categoría	2	Estable Inestable

c)

Criterios para valorar la bondad de ajuste			
Criterio	DF	Valor	Valor/DF
Desviación	1708	5536.2350	3.2414
Desviación escalada	1708	1812.7931	1.0614
Chi-cuadrado de Pearson	1708	5216.1988	3.0540
Pearson X2 escalado	1708	1708.0000	1.0000
Verosimilitud log		26359.5705	
Verosimilitud log completa		-6680.1515	
AIC (mejor más pequeño)		13380.3029	
AICC (mejor más pequeño)		13380.4318	
BIC (mejor más pequeño)		13434.7921	

d)

Estadísticos LR para análisis de tipo 3						
Fuente	Num DF	Den DF	F-Valor	Pr > F	Chi-cuadrado	Pr > ChiSq
Categoría	1	1708	90.19	<.0001	90.19	<.0001
Entidad	4	1708	872.83	<.0001	3491.32	<.0001
entidad*categoría	4	1708	39.80	<.0001	159.19	<.0001

e)

categoría Least Squares Means											
Categoría	Estimate	Standard Error	z Value	Pr >  z	Alpha	Lower	Upper	Mean	Standard Error of Mean	Media inferior	Media superior
Estable	3.0429	0.03435	88.57	<.001	0.05	2.9755	3.1102	20.9652	0.7202	19.6000	22.4254
Inestabl	2.5930	0.01903	136.28	<.001	0.05	2.5557	2.6303	13.3693	0.2544	12.8799	13.8773

f)

Differences of categoria Least Squares Means								
categoria	_categoria	Estimate	Standard Error	z Value	Pr >  z	Alpha	Lower	Upper
<b>Estable</b>	Inestabl	0.4499	0.03927	11.46	<.0001	0.05	0.3729	0.5269

g)

entidad Least Squares Means											
Entidad	Estimate	Standard Error	z Value	Pr >  z	Alpha	Lower	Upper	Mean	Standard Error of Mean	Media inferior	Media superior
<b>Balsas</b>	3.6396	0.01234	295.03	<.0001	0.05	3.6154	3.6637	38.0755	0.4697	37.1659	39.0073
<b>Chiapas</b>	2.2536	0.08610	26.18	<.0001	0.05	2.0849	2.4224	9.5222	0.8198	8.0437	11.2725
<b>Pacífico</b>	2.9030	0.02357	123.17	<.0001	0.05	2.8568	2.9492	18.2291	0.4296	17.4061	19.0909
<b>Sonora-S</b>	2.2482	0.02483	90.55	<.0001	0.05	2.1996	2.2969	9.4711	0.2351	9.0213	9.9434
<b>Tehuante</b>	3.0451	0.03004	101.36	<.0001	0.05	2.9862	3.1040	21.0121	0.6313	19.8106	22.2866

h)

Differences of entidad Least Squares Means								
Entidad	_entidad	Estimate	Standard Error	z Value	Pr >  z	Alpha	Lower	Upper
<b>Balsas</b>	Chiapas	1.3859	0.08697	15.94	<.0001	0.05	1.2155	1.5564
<b>Balsas</b>	Pacífico	0.7366	0.02660	27.69	<.0001	0.05	0.6844	0.7887
<b>Balsas</b>	Sonora-S	1.3913	0.02772	50.19	<.0001	0.05	1.3370	1.4457
<b>Balsas</b>	Tehuante	0.5945	0.03248	18.30	<.0001	0.05	0.5308	0.6581
<b>Chiapas</b>	Pacífico	-0.6494	0.08926	-7.28	<.0001	0.05	-0.8243	-0.4744
<b>Chiapas</b>	Sonora-S	0.005378	0.08960	0.06	0.9521	0.05	-0.1702	0.1810
<b>Chiapas</b>	Tehuante	-0.7915	0.09119	-8.68	<.0001	0.05	-0.9702	-0.6128
<b>Pacífico</b>	Sonora-S	0.6548	0.03423	19.13	<.0001	0.05	0.5877	0.7219
<b>Pacífico</b>	Tehuante	-0.1421	0.03818	-3.72	0.0002	0.05	-0.2169	-0.06724
<b>Sonora-S</b>	Tehuante	-0.7969	0.03897	-20.45	<.0001	0.05	-0.8732	-0.7205

**Apéndice 3. Definición de los haplotipos para los datos concatenados *trnL-trnF*, *trnH-psbA* del cloroplasto de *A. glaucum*. Se muestra el haplotipo, su secuencia y en número de veces que fue muestreado a través de las poblaciones (N).**

Haplotipo	Secuencia	N
H1	TAGACGGGC-TTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTCAATAAAC-----GTGAATCCACTATTTTTTCATTACGTATACATAGTGAACA	1
		7
H2	GAGACAA-T-TATATATA-----ATTTCATTGATATGTTAAG-GAAAAAGAGTT-----CACGATTTTTTCATTACGTATACATAGTGAATC	1
H3	GAGGAGGGT-TTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTTCGT-AAAA-----GTGAATCCACGATTTTTTCATTACGTATACATAGTGAACA	1
H4	TAGACGGGCTTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTCAATAAAC-----GTGAATCCACTATTTTTTCATTACGTATACATAGTGAACA	1
H5	TAGACGGGC-TTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTCAATAAAC-----GTGAATCCACG-----ACCC	1
H6	TAGACGGGCTTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTCAATAAAC-----GTGAATCCACGA-----CCC	2
H7	TAGAAGGGC-TTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTTCGT-AAAA-----GTGAATCCACGA-----CCC	1
H9	TAGAAGGGC-TTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTTCGT-AAAA-----GTGAATCCACGA-----ACC	7
H10	TAGAAGGGC-TTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTTCGT-AAAA-----GTGAATCCACGATTTTTTCATTACGTATACATAGTGAACA	2
H11	TAGACGGGC-TTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTCAATAAAC-----GTGAATCCACGA-----CCC	1
H12	TAGACGGGC-TTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTCAATAAAC-----GTGAATCCACGA-----ACC	1
H13	TAGACGGGC-TTAATATA-----ATTTCATTGATAGGTTCAATAAAC-----GTGAATCCAAGA-----ACC	1
		9
H14	TAGACGGGCTTATATATA-----ATTTCATTGATAGGTTCAAG-GGAA-----GTGAATCCAAGA-----AAC	3
H15	TAGACGGGCTTATATATA-----ATTTCATTGATAGGTTCAAG-GGAA-----GTGAATCCACGA-----CCC	2
H16	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCAAGA-----AAC	2
		8
H17	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCAAGA-----ACC	3
H18	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACGA-----CCC	1
H19	TGTACGGGC-TATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACGA-----CCC	3
H20	TGTACGGGC-TATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACGATTTTTTCATTACGTATACATAGTGAACA	1
H21	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCAACG-----ACC	1
		1
H22	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGATA-----GTGAATCAACG-----ACC	1
H23	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCAACG-----ACC	5
H24	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATTAAGAGAAA-----GTGAATCAACG-----ACC	1
H25	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACG-----ACC	2
H26	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACG-----ACC	1
H27	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACGATTTTTTCATTACGTATACATAGTGAATC	9
H28	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACTATTTTTTCATTACGTATACATAGTGAACA	2
H29	TGTACGGGCTAATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCGCG-----ACC	1
H30	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACGA-----ACC	2
H31	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----A-----ATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACGA-----CCC	1
H32	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACGA-----CCC	2
H33	TGTACGGGCTTATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----A-----ATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACGATTTTTTCATTACGTATACATAGTGAACA	2
H34	TGTACGGGC-TATGAATTAATTAATAATTAATTAATATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCAAGA-----ACC	6
H35	TGTACGGGCTTAT-----ATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACGA-----CCC	1
H36	TGTACGGGCTTAT-----ATATATTATAATTAATATATATTTAA-----ATTGATATGTTAAGAGAAA-----GTGAATCCACTATTTTTTCATTACGTATACATAGTGAACA	1

**Apéndice 4. Ubicación geográfica de las localidades y muestras utilizadas para el análisis en PHYLOMAPPER**

<b>Haplotipo</b>	<b>Localidad</b>	<b>Entidad política</b>	<b>Latitud</b>	<b>Longitud</b>
H1	Pichilin6012	Michoacán	18.2368327	-103.229155
H1	Pichilin6005	Michoacán	18.237616	-103.229858
H1	Pichilin6003	Michoacán	18.237084	-103.227486
H1	Pichilin5	Michoacán	18.214253	-103.16753
H1	Pichilin3	Michoacán	18.214272	-103.165927
H1	Pichilin6	Michoacán	18.214259	-103.166535
H1	Pichilin1	Michoacán	18.213605	-103.164564
H1	Pichilin4	Michoacán	18.213449	-103.164023
H1	Pichilin9	Michoacán	18.212787	-103.162518
H1	Pichilin7	Michoacán	18.219232	-103.173451
H1	Pichilin8	Michoacán	18.21962	-103.174335
H1	Maruata4	Michoacán	18.287852	-103.391648
H1	Maruata2	Michoacán	18.289017	-103.390845
H1	Maruata7	Michoacán	18.289362	-103.390059
H1	Maruata11	Michoacán	18.28786	-103.39194
H1	Maruata5	Michoacán	18.288371	-103.388365
H1	Maruata6	Michoacán	18.288654	-103.38773
H2	AmolleLP8	Bolaños, Jal.	21.7856151	-103.768842
H2	AmolleLP11	Bolaños, Jal.	21.78434	-103.769902
H3	AmolleLP6	Bolaños, Jal.	21.78313	-103.770284
H4	Pichilin6001	Michoacán	18.237906	-103.228887
H5	Pichilin6011	Michoacán	18.20309	-103.11278
H6	Pichilin6004	Michoacán	18.202769	-103.113134
H7	Penitas4	Michoacán	18.024364	-102.511504
H7	Penitas10	Michoacán	18.02431	-102.51317
H8	Penitas3	Michoacán	18.023536	-102.509784
H9	Penitas2	Michoacán	18.024115	-102.518102
H9	Penitas9	Michoacán	18.023873	-102.517673
H9	Penitas1	Michoacán	18.02381	-102.517403
H9	Penitas5	Michoacán	18.024255	-102.516893
H9	Penitas11	Michoacán	18.023787	-102.515716
H9	Penitas7	Michoacán	18.024324	-102.515315
H9	Penitas8	Michoacán	18.024263	-102.514281
H10	Maruata9	Michoacán	18.290994	-103.394027
H10	Maruata3	Michoacán	18.292	-103.394602
H11	Maruata8	Michoacán	18.289231	-103.39428
H12	Maruata10	Michoacán	18.291547	-103.3944
H13	Calvario10	Guerrero	17.376886	-101.14781
H13	Calvario4	Guerrero	17.377803	-101.145448
H13	Calvario3	Guerrero	17.377363	-101.14651

H13	Tlacoyuque10	Guerrero	17.253885	-101.008321
H13	Tlacoyuque9	Guerrero	17.255284	-101.01127
H13	Tlacoyuque3	Guerrero	17.254999	-101.010733
H13	Tlacoyuque8	Guerrero	17.254685	-101.010342
H13	Tlacoyuque6	Guerrero	17.254406	-101.009871
H13	Tlacoyuque4	Guerrero	17.254136	-101.009198
H13	Tlacoyuque1	Guerrero	17.253505	-101.008103
H13	Tlacoyuque5	Guerrero	17.253556	-101.007358
H13	Rotaria7	Guerrero	17.196288	-100.675744
H13	Rotaria4	Guerrero	17.196177	-100.674235
H13	Rotaria9	Guerrero	17.195915	-100.672548
H13	Rotaria2	Guerrero	17.195142	-100.670145
H13	MVG8	Guerrero	17.273621	-101.060496
H13	MVG4	Guerrero	17.270864	-101.059244
H13	MVG9	Guerrero	17.269349	-101.059392
H13	MVG10	Guerrero	17.274807	-101.060387
H14	Calvario1	Guerrero	17.376908	-101.148385
H14	Rotaria6	Guerrero	17.197373	-100.674321
H14	MVG6	Guerrero	17.27731	-101.055006
H15	Tlacoyuque7	Guerrero	17.253798	-101.007714
H15	Rotaria3	Guerrero	17.196944	-100.675815
H16	Caya3	Michoacán	18.563366	-103.64769
H16	Caya1	Michoacán	18.56327	-103.647432
H16	Cayaca5	Michoacán	18.573893	-103.661892
H16	Cihuatalan2	Jalisco	19.241386	-104.557217
H16	Cihuatlan8	Jalisco	19.241875	-104.55723
H16	Cihuatlan4	Jalisco	19.241815	-104.556575
H16	Cihuatlan5	Jalisco	19.242074	-104.556048
H16	Cihuatlan7	Jalisco	19.240378	-104.55737
H16	Cihuatlan1	Jalisco	19.239	-104.557696
H16	Cihuatlan6	Jalisco	19.240115	-104.557381
H16	Cihuatlan3	Jalisco	19.240926	-104.556963
H16	Zapata2	Jalisco	19.24779	-104.717877
H16	Zapata1	Jalisco	19.245976	-104.717973
H16	Zapata3	Jalisco	19.248522	-104.717934
H16	Zapata5	Jalisco	19.249612	-104.716686
H16	MVG3	Guerrero	17.275881	-101.0595
H16	MVG1	Guerrero	17.275076	-101.061284
H16	Coahua4	Michoacán	18.681238	-103.692284
H16	Coahua5	Michoacán	18.681242	-103.69273
H16	Coahua1	Michoacán	18.681582	-103.693298
H16	Coahua6	Michoacán	18.679053	-103.688506
H16	Manzanillo8	Colima	19.016753	-104.245532

H16	Manzanillo10	Colima	19.017713	-104.24555
H16	Manzanillo3	Colima	19.01579	-104.245392
H16	Manzanillo7	Colima	19.015174	-104.245184
H16	Manzanillo4	Colima	19.014553	-104.245300°
H16	Manzanillo1	Colima	19.013356	-104.245474
H16	AguaC2	Jalisco	19.346494	-104.907695
H16	AguaC1	Jalisco	19.346335	-104.907258
H17	Caya2	Colima	18.563172	-103.647682
H17	Coahu3	Michoacán	18.679967	-103.69286
H17	Coahu7	Michoacán	18.677608	-103.695778
H18	Cayaca1	Michoacán	18.576417	-103.662517
H19	Cayaca2	Michoacán	18.575944	-103.662424
H19	Cayaca6	Michoacán	18.575578	-103.662452
H19	Cayaca3	Colima	18.575022	-103.662375
H20	Cayaca4	Colima	18.574087	-103.66196
H21	Tecuan22	Jalisco	19.310048	-104.925216
H21	Tecuan4	Jalisco	19.310601	-104.925032
H21	Tecuan3	Jalisco	19.310628	-104.922999
H21	Tecuan	Jalisco	19.314414	-104.919931
H21	Arroyo3	Jalisco	19.33385	-104.947773
H21	Arroyo4	Jalisco	19.334203	-104.947557
H21	Arroyo6	Jalisco	19.334401	-104.947162
H21	Arroyo2	Jalisco	19.333995	-104.94667
H21	Arroyo8	Jalisco	19.333657	-104.946453
H21	Arroyo7	Jalisco	19.333596	-104.945798
H21	Arroyo1	Jalisco	19.332096	-104.945355
H22	Tecuan2	Jalisco	19.331909	-104.911915
H23	Km45_5	Jalisco	19.5935021	-104.946333
H23	Km45_3	Jalisco	19.59323	-104.946609
H23	Km45_2	Jalisco	19.593271	-104.94711
H23	JG7	Jalisco	19.6107472	-105.069208
H23	JG4	Jalisco	19.610392	-105.069725
H24	Km45_1	Jalisco	19.590612	-104.945315
H25	JG8	Jalisco	19.610331	-105.06885
H25	JG2	Jalisco	19.609902	-105.068757
H26	JG6	Jalisco	19.610246	-105.069136
H27	JG5	Jalisco	19.610294	-105.067057
H27	Esta12	Jalisco	19.502188	-105.03694
H27	Esta9	Jalisco	19.5027	-105.037037
H27	Esta6	Jalisco	19.503061	-105.036579
H27	Esta3	Jalisco	19.5034643	-105.036319
H27	Caim4	Jalisco	19.481788	-104.944609
H27	Caim2	Jalisco	19.483035	-104.945802

<b>H27</b>	Caim1	Jalisco	19.484056	-104.945675
<b>H27</b>	Caim3	Jalisco	19.483838	-104.945254
<b>H28</b>	JG3	Jalisco	19.610336	-105.068262
<b>H28</b>	JG1	Jalisco	19.610106	-105.067875
<b>H29</b>	Esta11	Jalisco	19.502529	-105.036692
<b>H30</b>	Esta8	Jalisco	19.500665	-105.037515
<b>H30</b>	Coahua2	Colima	18.678327	-103.694955
<b>H31</b>	Esta7	Jalisco	19.500504	-105.037137
<b>H32</b>	Caim5	Jalisco	19.4811511	-104.945848
<b>H33</b>	MVG5	Guerrero	17.278037	-101.054663
<b>H33</b>	MVG2	Guerrero	17.276773	-101.054042
<b>H34</b>	Manzanillo9	Guerrero	19.014262	-104.245326
<b>H34</b>	AguaC10	Jalisco	19.346703	-104.907184
<b>H34</b>	sbch7	Jalisco	19.495121	-105.046031
<b>H34</b>	sbch8	Jalisco	19.494198	-105.046671
<b>H34</b>	sbhc5	Jalisco	19.48969	-105.042573
<b>H34</b>	sbch4	Jalisco	19.48973	-105.042089
<b>H35</b>	Manzanillo2	Colima	19.016046	-104.245364
<b>H36</b>	AguaC6	Jalisco	19.346369	-104.90802
<b>H37</b>	Arroyo9	Jalisco	19.33598	-104.948606
<b>H38</b>	sbch9	Jalisco	19.492841	-105.044841
<b>H38</b>	sbch11	Jalisco	19.490057	-105.042937
<b>H39</b>	sbch1	Jalisco	19.495795	-105.042929
<b>H39</b>	sbch2	Jalisco	19.4957	-105.044277

**Apéndice 5. Registros de 551 especies endémicas del BTS de Mesoamérica y el Caribe utilizados en los análisis de ordenamiento.**

