



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Filogeografía de Agave lechuguilla
y patrones de distribución de Agave en México

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. EN C. ENRIQUE SCHEINVAR GOTTDIENER

TUTOR: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTORAL:

DR. MARK EARL OLSON ZUNICA, INSTITUTO DE BIOLOGÍA

DR. PABLO VINUESA FLEISCHMANN, CENTRO DE CIENCIAS GENÓMICAS

CIUDAD UNIVERSITARIA, FEBRERO 2018
CD. MX.



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.

*En memoria de mi papá, dedico este
trabajo a lo mejor que me ha sucedido y mi
más grande orgullo:
a mis dos hijos Camilo y Luciana.*

AGRADECIMIENTOS

Ante todo, a la Universidad Nacional Autónoma de México, y a su Instituto de Ecología y Facultad de Ciencias a quienes debo toda mi formación profesional.

Al Doctorado en Ciencias Biomédicas de la UNAM y al Conacyt por la beca 168429 que permitió realizar este trabajo (y muchos otros).

A los proyectos CONACyT CB2011/167826, CONACyT SEP 2004-C01-46475-Q y PAPIIT-DGAPA-UNAM IN202712 y IN224309-3 con los que se financió y elaboró esta tesis así como a los proyectos PAPIIT-DGAPA (IN211997) y CONACYT (27983) por la colecta de muestras.

Nuevamente, manifiesto mi infinita y total gratitud a los más grandes maestros que pude tener: Luis Eguiarte y Valeria Souza, por todo su apoyo, comprensión, motivación, tiempo (que ha sido muchísimo), confianza y dirección y compromiso, pero ante todo, porque siguiendo el principio Guevarista de predicar con el ejemplo, nos enseñan la vía honesta de la investigación y del compromiso social del científico. !!Mil Gracias!!.

A mi gran compañera de vida Niza, por sus invaluable contribuciones académicas, pero sobre todo, por todas las demás. Compañera de todo momento, 1, 2 y 3???. Gracias. A Camilo y a Luciana por darle otro sentido a mi vida y por toda la alegría, entusiasmo, cariño, motivación y enseñanza con que me alimentan diariamente. Cuando sea grande, voy a ser como ustedes.

A mi familia, sin la cual no habría podido llegar a donde estoy.

A todos los técnicos que han participado en este largo proyecto: Dra. Laura Espinosa, Dra. Erika Aguirre, por todo el apoyo en montaje de técnicas moleculares y apoyo de laboratorio; Dra. Alejandra Vazquez Lobo por su apoyo en métodos de extracción y discusión teórica, M. V y Z. Manuel Rosas por su apoyo en el campo y a la Sra. Silvia Barrientos (doña Chivis) por su gran apoyo en la implementación y desarrollo de métodos de extracción de DNA de alta calidad, logística del laboratorio, pero sobre todo por todo su apoyo, pláticas y porras durante toda esta larga travesía.

A Jonás Aguirre, Natalia Martínez y Celeste Rives por toda la colaboración, por haberme sufrido durante sus procesos de tesis y enseñarme la complicada tarea de aprender.

A todos los Laboratorios de Evolución Molecular y Experimental, con quienes he compartido todos estos varios últimos años de vida y de quienes he aprendido todo tipo de de experiencias: Laura Espinosa, Erika Aguirre, René “Dr. little hils”, La Doctora Sandrita, Jaime Gasca Búfalo Bill, Rodrigo González (el sensei automtríz y por supuesto, al cantante), Ana Escalante, Andrea González, Xitlali Aguirre, Laura Trejo, Esmeralda, Miguel “El Changoleón”, Ricardo "El Richard", Roberto Trejo “El Papirrin”, Morena, Eria, Santiago, Celeste, Nuria, Germán, Marco, Alicia, Natalia, Jonás, Mirna, Gabriel Y, Gabriel M, Yoselín, Memo, Felícitas, y Elena.

A toda lavanda con la que crecí estos últimos 25 años de vida y cuya amistad ha durado más que mi doctorado: Bicho, Lev, Fabián Huevotas, Chabela, Ale Moreno, Gabits, Alf, Xitlaly, físicos huevones Rubén, Iván y Fabián.

ÍNDICE GENERAL

Introducción	1
Bibliografía	4
1.- Los Desiertos	6
Causas de la aridez	6
Índices de Aridez	9
Adaptaciones a la aridez	12
Historia y evolución de los desiertos	13
Desiertos de Norte América	15
Desierto Chihuahuense	23
Bibliografía	24
2.- Los agaves	30
La Subfamilia Agavoideae	31
El género <i>Agave</i>	34
Genética y evolución de <i>Agave</i>	37
Bibliografía	43
3.- Neogene and Pleistocene history of <i>Agave lechuguilla</i> in the Chihuahuan Desert	49
Introduction.....	49
Materials and Methods	50
Results	52
Discussion	55
References	59

4.- Pleistocene effects on distribution and diversity of <i>Agave</i> in Mexico.....	62
Introduction	62
Materials and Methods	64
Results	67
Discussion	73
References	77
5.- Conclusiones	81
Apendices	84
Apendice 1. Patrones filogeográficos del desierto chihuahuense	84
Apéndice 2. Neogene and Pleistocene history of <i>Agave lechuguilla</i> in the Chihuahuan Desert. Supplementary	114
Apéndice 3. Pleistocene effects on distribution and diversity of <i>Agave</i> in Mexico. Supplementary one: Tables, graphs and figures	131
Apéndice 4. Pleistocene effects on distribution and diversity of <i>Agave</i> in Mexico. Supplementary two: Individual Models.....	139

INTRODUCCIÓN

Desde hace más de 22,000 años, los humanos plasmaron en las paredes de las cuevas la descripción de la biodiversidad que los rodeaba. Desde entonces la humanidad busca respuesta a la pregunta sobre el origen de la diversidad y el entendimiento de su distribución. En el Origen de las Especies, **Darwin (1859)** documentó un mecanismo mediante el cual se podía explicar el cambio de formas menos adaptadas por otras más adaptadas en la lucha por la existencia, modificando la composición de las especies: la Selección Natural (**Wallace 1858; Darwin, 1859**).

Años después, la síntesis moderna vino a complementar la idea original de Darwin y Wallace sobre los mecanismos que participan en los procesos de diversificación incorporando otras fuerzas evolutivas como la mutación, deriva, endogamia, recombinación y migración. Durante millones de años, estas fuerzas evolutivas han generado, eliminado y moldeado cada una de las características de los taxones existentes en las poblaciones de nuestro planeta, de forma que las frecuencias genéticas observables hoy en día son resultado de la acción de factores intrínsecos y extrínsecos que actuaron en las poblaciones y en sus linajes en tiempos pasados (**Avise, 2000 ; Nybom, 2004 ; Hedrick 2005**).

México es un país megadiverso por su elevado número de especies, pero también por su riqueza de endemismos, de ecosistemas y por la gran variabilidad genética mostrada en muchos grupos taxonómicos, resultado de la reciente y compleja historia evolutiva de nuestro territorio (**Espinosa-Organista et al., 2008**). **Villaseñor (2016)** estima el total de la flora vascular con semillas de México en aproximadamente 23,314 especies, de las cuales se estima que el 50% es endémica del país (**Rzedowski, 1998; Vilaseñor, 2016**). El endemismo de México se manifiesta más conspicuamente en la flora de zonas áridas y semiáridas del norte de México, donde las plantas han sufrido una profunda evolución, originando una flora rica, de sello propio y de formas biológicas especializadas (**Rzedowski, 1998**). Lo anterior es de mayor relevancia al considerar que aproximadamente el 50% de la superficie del país se encuentra ocupada por matorrales xerófilos y pastizales (**Rzedowdki, 1998**). De forma particular, el Desierto Chihuahuense presenta 826 taxa (24.7% de la flora nacional), de los cuales el 67.8% (560) son endémicos, 165 cuasi-endéicos y 176 micro endémicos (**Villareal-Quintanilla, et al., 2017**).

En el Capítulo Uno de esta tesis, abordo la descripción y definición de las zonas áridas de

Norte América. Comenzamos por describir las causas de formación de zonas áridas tratando de identificar y delimitar las áreas secas de Norte América, para lo cual se hace necesario reconocer los índices de aridez; Con el objeto de identificar la temporalidad de los desiertos y zonas áridas del mundo, se describen algunas de las principales adaptaciones a la aridez y se narran brevemente evidencias sobre el reciente origen de los desiertos del mundo. A continuación, y con el objeto de delimitar los desiertos de México, se hace una breve descripción de todas las zonas áridas de Norte América, haciendo énfasis en la delimitación del principal desierto Mexicano, el desierto Chihuahuense, para finalmente describir el área y la flora característica de esta región.

Como parte representativa de la flora de zonas áridas de México, se encuentran las plantas de la familia Cactaceae y las del género *Agave*. Las cactáceas son autóctonas del continente Americano en donde se encuentran distribuidas especialmente en las regiones áridas y semiáridas. México, por sus peculiares condiciones de latitud, topografía y clima es el país que alberga la mayor cantidad de especies de cactáceas (**Bravo-Hollis, 1978**); La familia se originó hace 32 Ma y sus linajes vivos hace 26.88 Ma, posiblemente en Sudamérica, desde donde se dispersaron hasta llegar al Desierto Chihuahuense, en México, a partir de donde diversifica el orden Cactaceae (*i.e.*, *Ferocactus*, *Mammillaria*, *Coryphantha*, *Echinocactus*; **Bravo-Hollis, 1978**; **Hernández-Hernández, 2013**).

Agave es un género sumamente diverso, que se distribuye principalmente en México. Presenta más de 200 especies de origen reciente, que se cree que evolucionaron en estrecha relación con sus principales polinizadores, los murciélagos nectarívoros, mostrando una espectacular radiación de formas con una tasa de diversificación de 2.87 especies por millón de años (**Rocha et al, 2006**; **Flores-Abreu, 2007**; **Eguiarte et al., 2013**). En el Capítulo Dos, ofrezco detalles sobre el género *Agave*, incluyendo aspectos de su clasificación, características, ecología y revisando los estudios que hay sobre su evolución.

La filogeografía es el análisis de patrones de variación genética y filogenética en un contexto geográfico (**Avice, 2000**) que permite probar hipótesis que se refieren a procesos históricos, como la detección de refugios (**Carnaval et al., 2008**; **Scheinvar et al., 2017**);, factores de vicarianza (**Moreno Letelier y Piñero, 2009**; **Castellanos-Morales et al., 2016**), patrones y rutas de migración-flujo génico (**Zink et al., 2000**), cambios históricos en los tamaños efectivos de las poblaciones (**Gasca-Pineda et al., 2013**) y estimación de tiempos de divergencia (**Hernández-Hernández, et al., 2014**).

En el Capítulo Tres de esta tesis es el artículo publicado en 2017 resultado de este trabajo

(Scheinvar *et al.*, 2017), en el que se aplica un enfoque filogeográfico al análisis de genética de poblaciones de una especie de *Agave* con distribución restringida al desierto Chihuahuense. Con esta aproximación logramos reconstruir la historia evolutiva de *Agave lechuguilla*, una de las especies emblemáticas de desierto Chihuahuense. Los análisis genéticos indicaron coincidencia temporal entre la formación de los principales grupos genéticos de esta especie y los avances y retracciones de los glaciares Pleistocénicos de Norte-América y la formación de cuatro haplogrupos diferentes generados a partir de diferentes refugios plehistocénicos.

La comparación de patrones geográficos de variación genética entre múltiples taxa co-distribuidos e independientes, es decir, los enfoques desde una perspectiva comparada, permiten comprender las respuestas históricas comunes a los cambios en el paisaje como procesos guiados por los cambios climáticos del pasado, identificar regiones histórica y evolutivamente comunes e independientes, entre otros (Zink, 2000; Jaramillo Correa *et al.*, 2009).

El Pleistoceno (2.58 a 0.0117 M.a) se caracterizó por ser una época de glaciares masivos que cubrían gran parte de Eurasia y Norte América resultado de ligeras variaciones cíclicas milenarias de la órbita de la Tierra alrededor del sol (cada 100,000 años), de la oblicuidad o inclinación del eje de rotación (cada 41,000 años), y de la presesión axial de la tierra (cada 23,000 años) conocidos en conjunto como ciclos de Milankovitch. Dichos ciclos resultaron en una serie de períodos glaciales e interglaciales que se sucedieron durante aproximadamente 2.5 millones de años y que afectaron gran parte de la biota terrestre (Hofreiter y Stewart, 2009; Clark, 2009).

El último Máximo Glaciar es el intervalo de tiempo más reciente en el que el casquete polar se encontraba en su máxima extensión. El casquete Lauréntido inicia su último crecimiento hace entre 29,000 y 33,000 años antes del presente (a.p), para llegar a su máxima extensión a los 26,500 a.p.. y se mantuvo hasta hace 19,000 años, tiempo en el que inicia la deglaciación y el actual período inter-glacial (Clarck *et al.*, 2009). Sin embargo, este último período fue precedido de cuatro períodos glaciales (270-246 ka, 184-130 ka, 115-104 ka y 71-55 ka) y sus cuatro respectivos períodos inter-glaciales.

Con datos paleontológicos y evidencia molecular se ha demostrado que los ciclos climáticos glaciales plehistocénicos afectaron de manera muy importante la distribución, diversidad y estructura genética de plantas y animales de Norte América de forma que sufrieron diversos eventos de contracción y expansión poblacional (Gámez *et al.*, 2014; Castellanos-Morales *et al.*, 2016; Scheinvar *et al.*, 2017).

Cuando las condiciones mediambientales no eran las adecuadas para el desarrollo de una especie, ésta disminuía su rango de distribución y sus tamaños poblacionales se reducían pudiendo formar diversas pequeñas poblaciones aisladas con tamaños efectivos reducidos. Cuando los tamaños efectivos se reducen, se incrementa el efecto de la deriva génica, cambiando las frecuencias alélicas al azar, disminuyendo la varianza al interior de las poblaciones pero aumentándola entre las diferentes sub-poblaciones. Mientras cuando las condiciones medioambientales eran adecuadas para el desarrollo de las poblaciones, éstas podían crecer y si la diferenciación entre poblaciones aún no era suficiente como para constituir especies diferentes, las diversas sub-poblaciones podían entrar en contacto y tener flujo génico aumentando de manera significativa la variación al interior de las poblaciones. Las condiciones medioambientales en las que se puede desarrollar una especie constituyen el nicho fundamental de las especies. El modelo metapoblacional es una manera muy adecuada para describir los procesos anteriores. Las metapoblaciones son un ensamble de poblaciones espacialmente delimitadas con una dinámica de extinción-colonización y que están unidas por flujo génico (Levins, 1970; Hanski y Gaggiotti, 2004).

En el Capítulo Cuatro de esta tesis, se presenta el segundo artículo resultado del trabajo (por enviarse), en el que se hace un análisis de nicho de diferentes especies de *Agave* y se modela hacia el pasado y aplicamos el modelo metapoblacional para entender la inmensa diversificación del género *Agave*.

BIBLIOGRAFÍA

- Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life.
- Eguiarte, L. E., Aguirre-Planter, E., Aguirre, X., Colín, R., González, A., Rocha, M., ... Souza, V. 2013. From Isozymes to Genomics: Population Genetics and Conservation of *Agave* in México. *The Botanical Review*, 79(4), 483–506.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Mexico: Universidad Nacional Autónoma de México, Vol. 2.
- Flores Abreu, I. N. 2007. *Coevolución entre género *Agave* sensu lato y sus murciélagos polinizadores (*Phyllostomidae*)*. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM
- Hanski I. y Gaggiotti O.E., 2004. Ecology, genetics, and evolution of metapopulations. Elsevier Academic Press, 696 pp.

- Hernández-Hernández, T., Brown, J. W., Schlumpberger, B. O., Eguiarte, L. E., & Magallón, S. (2014). Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *The New Phytologist*, 202(4), 1382–97.
- Levins RA., 1970. Extinction. *American Mathematical Society* 2:77-107.
- Organista DE, Ocegueda SC, Aguilar ZC, Flores-Villela O., Llorente-Bousquets J. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural, en *Capital natural de México*, vol. I : Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 33-65.
- Rocha, M., Good-Avila, S. V, Molina Freaner, F., Arita, H. T., Castillo, A., García-Mendoza, A., ... Eguiarte, L. E. (2006). Pollination biology and adaptive radiation of agavaceae, with special emphasis on the genus *Agave*. *Aliso*, 22, 329–344.
- Stevens, PF, 2001 en adelante. Angiosperm Phylogeny Website, Versión 12, consultado en enero de 2017. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Villarreal-Quintanilla, J. ., A., B.-H., Estrada-Castillón, E., Ramírez-Rodríguez, H., & Martínez-Amador, S. J. 2017. El elemento endémico de la flora vascular del Desierto Chihuahuense. *Acta Botánica Mexicana*, (118), 65–96
- Wallace AR. 1858. On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type. *Proceedings seies of the Linnean society of London*. 3:53-62

1.- LOS DESIERTOS

Aunque existen muchas definiciones de lo que se considera es un desierto, el elemento común en todas ellas es la aridez. La aridez se define como la falta de humedad y es un fenómeno basado en las condiciones climáticas promedio a lo largo del tiempo en una región (Laity, 2008; Ward, 2016). Se diferencia de la sequía en que esta es el déficit de agua en escalas menores de tiempo (Maliva y Missimer, 2012). La desertificación es un término generado por las Naciones Unidas para referirse al proceso de reducción o pérdida de productividad económica de la tierra generada por causas antropogénicas o naturales (Spinoni, et al., 2014).

Las condiciones de clima árido se presentan cuando la cantidad de agua disponible por precipitación pluvial es menor que la tasas de pérdida de agua por evaporación y/o transpiración (Thornthwaite, 1948; Ward, 2017). Los desiertos son los ecosistemas localizados en las regiones áridas del mundo y caracterizados por su gran aridez y biota característica. Los niveles de aridez hacen que todos los desiertos tengan características del clima, ambiente, geomorfología, hidrología, suelos, flora y fauna en común y de formas de vida que los hacen ser distinguibles de otros ecosistemas, pero las regiones en que se presenta son tan variadas y sus historias tan diversas, que hacen de cada uno de los desiertos tenga un ensamble de procesos y elementos del paisaje únicos (Laity, 2008).

En 1942, Shreve definió inicialmente y de manera geográfica a los desiertos, como zonas en las que "hay poca e infrecuente lluvia, alto porcentaje de radiación solar, baja humedad atmosférica, alta temperatura diurna del aire, amplias marchas diurnas de temperatura, muy altas temperaturas de la superficie del suelo, presencia de riachuelos intermitentes, activa erosión por agua y viento y alta concentración de sales en el suelo" (Shreve, 1942).

CAUSAS DE LA ARIDEZ

De manera global para que la tasa de evapotranspiración sea mayor a los niveles de precipitación, se requiere de la combinación de varios factores climáticos, topográficos y oceanográficos que evitan el soporte de sistemas húmedos y promueven la formación de zonas áridas (Maliva y Missimer, 2012). Las zonas áridas, además pueden ser clasificados como **desiertos fríos** y los **desiertos cálidos**.

1.- **Franjas subtropicales de alta presión.** En la zona ecuatorial convergen los vientos del hemisferio norte y sur (zona de convergencia intertropical). Este movimiento de masas de aire, conocido como celda de Hadley, lleva el aire húmedo hacia el ecuador y deja una zona de alta presión alrededor de los 30° de latitud donde desciende aire seco de capas altas de la atmósfera (**Figura 1**). Este cinturón de alta presión, se interrumpe en movimientos anticiclónicos, generando discontinuidades longitudinales en la aridez. En esta categoría tenemos a los mayores desiertos del mundo, como el de Arabia, Australia o Sahara. En estos desiertos, el cielo suele estar sin nubes, y reciben mucha radiación solar, generando altas tasas de evapotranspiración y de desecación. Los niveles de precipitación pueden ser sumamente variables, pero siempre pobres.

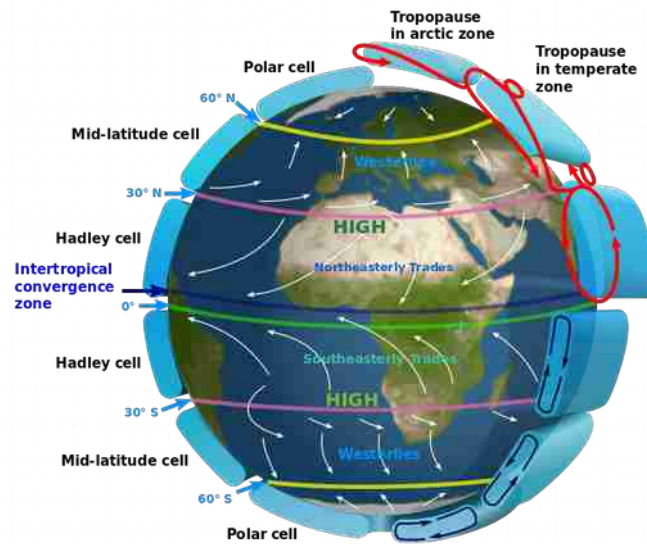


Figura 1. Circulación global de la atmósfera terrestre mostrando la celda de Hadley y la zona de convergencia Intertropical. Imagen de wikipedia, reproducida bajo licencia Creative Commons Attribution-Share 3.0.

2.- **Desiertos interiores continentales y sombra orográfica.** Las zonas continentales apartadas del mar pueden ser áridas por su distancia a fuentes de humedad. Las masas de aire van perdiendo agua y al momento de llegar a los interiores se encuentran secas. En esta categoría tenemos los desiertos de Taklimakan al noroeste de China y el desierto de Gobi en la frontera entre Mongolia y China. La presencia de montañas puede aumentar la distancia recorrida a un área por la masa húmeda debido al efecto de **sombra orográfica** (**Figura 2**). En este, las masas de aire húmedas provenientes del mar, al subir por la montaña se van enfriando y perdiendo

humedad por precipitación en la vertiente que da al mar de manera que al llegar a la vertiente continental, están totalmente secas, como sucede en la el desierto Chihuahuense en México, o el desierto Monte-Patagónico en Argentina.

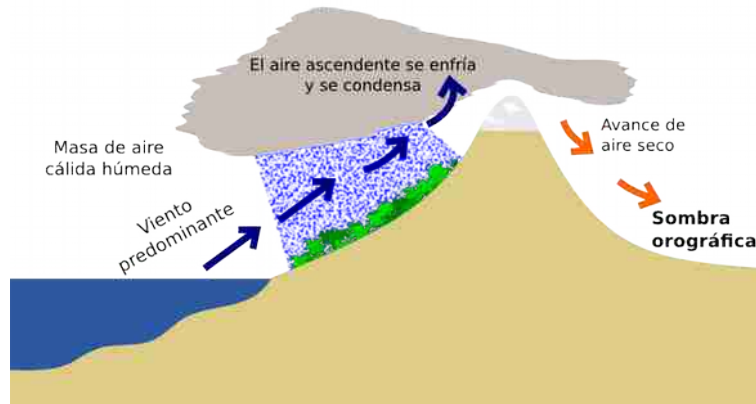


Figura 2. Imagen de relieve generando el efecto de sombra orográfica. Imagen de wikipedia, reproducida bajo licencia Creative Commons Attribution-Share 3.0.

3.- Corrientes marinas y nieblas. El movimiento del agua profunda del mar de latitudes polares hacia la superficie en latitudes menores, genera corrientes marinas frías en los márgenes oeste de los continentes como lo son la corriente de Humboldt en sud América, la corriente de Benguela en la costa sur de de África, la corriente de California en Norte América o la corriente Canaria en África del Norte (**Figura 3**). El aire caliente de las zonas de alta presión genera neblina fría cuando entra en contacto con estas corrientes frías; si esta neblina fría no entra en contacto con masas de aire cálido provenientes del este (generalmente debido a sistemas montañosos en la región oriental), entonces la precipitación se observará principalmente en forma de neblina y se presentan condiciones propicias para la formación de los desiertos llamados fríos como en los casos de Atacama (en Chile), Namibia (en Namibia, sudoeste de África), costa del Sahara (en Sahara occidental, Noroeste de África), la región de la península Arábiga y cuerno de África (en Yemen y Somalia, Sur de península ibérica y noreste de África) y Península de Baja California, en México (**Laity, 2008**).

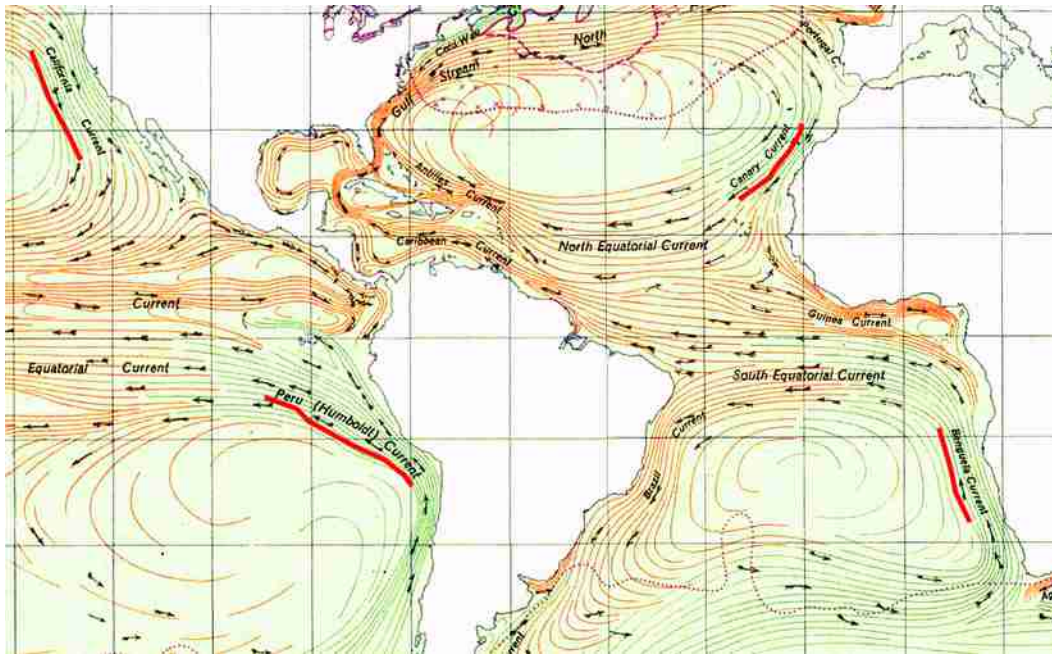


Figura 3. Corrientes marinas indicando la localización de las corrientes frías ascendentes de Humboldt, Buenguela, California y Canaria. Imagen de wikipedia, reproducida bajo licencia Creative Commons Attribution-Share 3.0.

4.- **Desiertos polares.** En las zonas polares, la inclinación y cantidad de los rayos del sol genera temperaturas muy frías, por lo que estas regiones, aunque son ricas en agua, esta se encuentra atrapada en forma de hielo y no está disponible en la atmósfera. Suelen ser regiones con menos de 10 mm de precipitación y donde el agua en forma líquida no está disponible para las plantas.

ÍNDICES DE ARIDEZ

Aunque existen características comunes que unifican las zonas áridas del mundo, dentro de ellas existe un amplio rango de condiciones de aridez, que, junto con las características geográficas y bióticas específicas de cada región hacen de cada desierto un sistema único. En un esfuerzo por identificar y cuantificar los niveles de aridez en el mundo, se han desarrollado diferentes índices (para una revisión, ver **Stadler, 2005**). Por ejemplo, **Grove (1977)**, utiliza los niveles de precipitación para clasificar los desiertos del mundo en **hiper-áridos** (con ciclos irregulares de precipitación en los que puede haber 12 meses continuos sin lluvia) como el desierto de Atacama o la región oeste del Sahara en Egipto; en **áridos**, cuando tienen precipitaciones anuales entre 25 mm y 200 mm; y **semiárido** cuando reciben entre 200 y 500 mm. Todas las regiones con precipitaciones mayores, pero considerable evapotranspiración son considerados como **secos-**

subhúmedos. Aunque este sistema mide directamente la precipitación -- el primer carácter relacionado a la aridez -- no considera la posibilidad de pérdida del agua por evapotranspiración o por evaporación directa.

Para clasificar los desiertos de norte américa según Grove (1977), se realizó la **Figura 4** en la que se muestran los valores de precipitación total anual (Worldclim 1.4, Hijmans *et al.*, 2005) para datos puntuales tomados al azar para el 40% de los pixeles de la extensión total de algunas ecoregiones de Norte América. Aplicando este sistema, las únicas zonas que pudieran ser clasificadas como áridas en Norte América (con precipitación anual entre 25 mm y 200 mm) serían los desiertos del Mohave, Sonora y Baja California y todas las demás áreas estarían tipificadas como zonas semi-áridas (**Figura 4**)

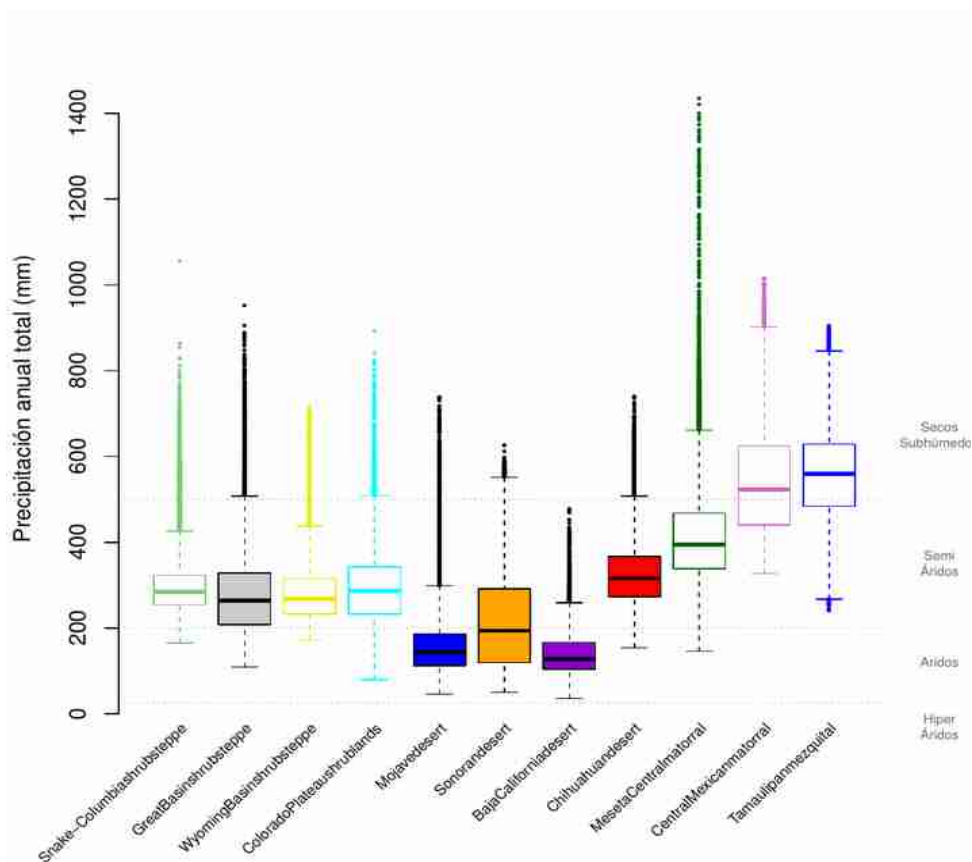


Figura 4. Clasificación de Aridez de Grove (1977) por precipitación de los desiertos de Norte América.

Como este sistema dejaba fuera muchas zonas claramente identificadas como zonas áridas, en 1979 la UNESCO desarrolló un índice de aridez ampliamente utilizado y aceptado en la actualidad (Zomer *et al.*, 2008; Spinoni, 2014) y que incorpora el segundo elemento de la

aridez: la pérdida de agua mediante la evapotranspiración potencial. El índice de aridez de la UNESCO (AI), utiliza la precipitación anual total en milímetros dividida entre la tasa de evapotranspiración potencial (habilidad de la atmósfera para eliminar agua por medio de la evaporación o transpiración¹). A partir, de este índice, la UNESCO (1979), propuso clasificar las zonas áridas como hiperáridas cuando $AI < 0.03$, áridas cuando $0.03 < AI < 0.20$, semiáridas en $AI > 0.20$ y $AI < 0.5$ y como secas subhúmedas cuando $0.50 < AI < 0.65$.

Siguiendo este sistema, el *Consortium for Spatial Information del Consultive Group for International Agriculture Research* (CGIAR-CSI), calculó el Índice de Aridez para todo el mundo (**Figura 5**; Trabucco y Zomer, 2009).

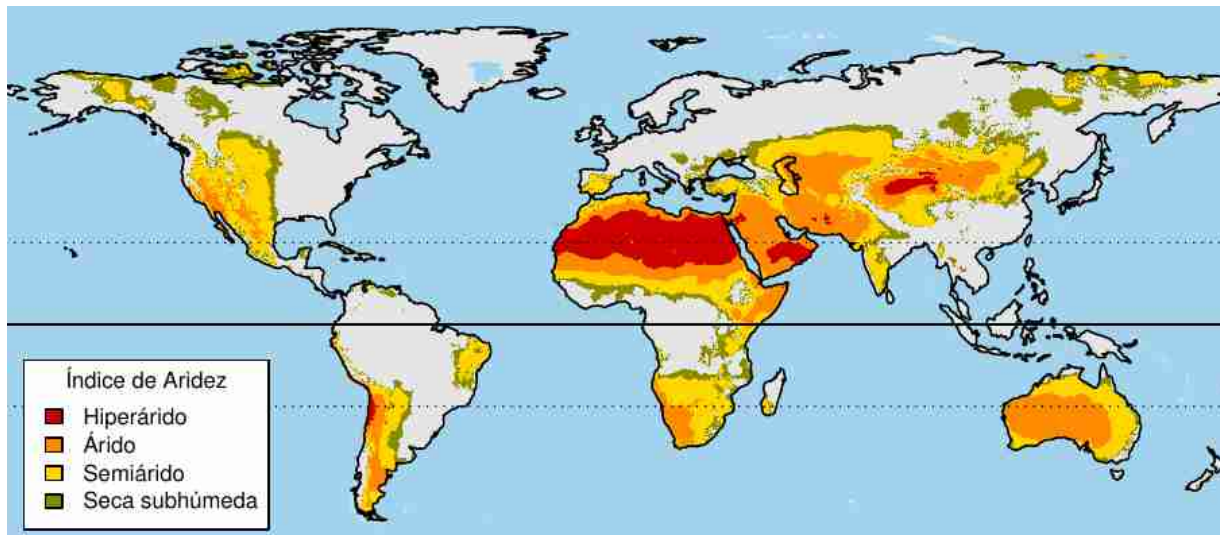


Figura 5. Zonas áridas del mundo según el índice de Aridez de Unesco (Trabucco y Zomer 2009)

A partir de estos índices, se puede observar que las zonas áridas ocupan prácticamente un tercio de la superficie emergida de la Tierra (aproximadamente 49 millones de km²; **Figura 5**) localizándose principalmente en las zonas intertropicales de los hemisferios norte y sur (**Laity, 2008**). Las regiones más áridas del mundo, se encuentran encabezadas por el desierto de Atacama en Chile en Sud América (el más árido), el pequeño desierto del Altar, en el estado de Sonora al norte de México, el desierto del Sahara al norte de África (el más extenso), el de Namibia al sur de África, el desierto Somalí-Chalib en la costa del mar Rojo al noreste Africano, los desiertos Nubo Índico y Árábigo en la península del mismo nombre, el desierto del Thar en la frontera

¹ Existen muchos métodos para estimar la tasa de evapotranspiración. Por ejemplo, **Heargreaves (1985)** utiliza la temperatura promedio mensual (tmean), el rango de temperatura promedio mensual (TD) y la radiación promedio mensual (RA): $PET = 0.0023 * RA * (tmean + 17.8) * TD * 0.5$ (mm/día)

Indo-Paquistaní, el gran desierto de Taklamakan en la región noroeste de China y el desierto del Gobi, en Mongolia. Las regiones áridas tienen mayor extensión que las hiperáridas y se encuentran, salvo para la región del desierto Chihuahuense en México, periféricas a las zonas de aridez extrema.

ADAPTACIONES A LA ARIDEZ

Los desiertos poseen una sorprendente diversidad de flora y fauna. La vegetación de los desiertos se caracteriza por la escasez de cubierta vegetal, baja biomasa vegetal y fuerte temporalidad en la productividad vegetal relacionada con la lluvia y una gran heterogeneidad espacial en ámbitos edáficos (composiciones minerales, nutrientes, contenido orgánico, retención de agua, etc.), topográficos y pluviométricos.

La vegetación desértica presenta diversas adaptaciones que les permiten poder vivir en ambientes áridos mediante tres principales estrategias: evitar, escapar y resistir (Laity, 2008; Ward, 2017), incluyendo adaptación a condiciones de temperatura extrema, al uso eficiente del agua, uso de nutrientes, estrategias para lograr una reproducción exitosa y adaptaciones a condiciones salinas, principalmente. Escapan cuando las plantas (generalmente anuales) solo crecen y se establecen cuando se presentan condiciones óptimas de agua y no se establecen durante las épocas de mayor sequía; evaden cuando son capaces de establecer sus propias condiciones de supervivencia mediante el desarrollo de raíces profundas, succulencia, fotosíntesis tipo CAM, entre otros; resisten cuando presentan modificaciones fisiológicas de intercambio de gas, durante el período de estrés hídrico, como cerrar estomas durante la desecación, disminuir la conductancia del xilema, etc...

Independientemente del grupo de estrategias que se trate, las plantas de los desiertos presentan, a fin de cuentas, varias adaptaciones que les permite funcionar bajo altas temperaturas ambientales. Algunas especies disminuyen su temperatura interna moviendo la orientación del área expuesta de sus hojas hacia zonas de menor calor, como en el caso de la inclinación de las cactáceas columnares *Cephalocereus* spp. (viejitos); pigmentaciones que reflejan el calor; mientras que otras especies generan una capa de aire con baja insolación en su superficie, cubriéndose de pelos y espinas que absorben y reflejan la radiación; y otras más se enfrían, aumentando su transpiración y disminuyendo su proporción área-volumen (Nobel, 1980; Lipiec et. al., 2013).

Para tolerar las condiciones de ausencia de agua, las plantas tienden a presentar bajas tasas de crecimiento, y han desarrollado diferentes estrategias para evitar la pérdida de agua: cutículas gruesas que aíslan y evitan la pérdida de agua; estomas hundidos formando una bóveda que evitan la transpiración excesiva y con sistemas de cierre rápido; pelos en la superficie que disminuyen la evapotranspiración; presencia de tejidos de almacenamiento; raíces con sistemas de fuerte presión de succión (sobre 100bar; 10,000 kPa) para poder tomar agua del suelo de manera eficiente, y presencia de raíces laterales superficiales para tomar agua de la superficie; pérdida o reducción de hojas para disminuir la evapotranspiración.

La fotosíntesis tipo Metabolismo Ácido Crasulaceo (CAM, por sus siglas en inglés), es una ruta fotosintética (además de la C3 y C4) que presentan muchas plantas suculentas de zonas áridas. Es un tipo de fotosíntesis que se presenta en dos fases, una durante el día y otra durante la noche. Cuando la radiación solar es menor y la temperatura desciende, la planta abre sus estomas facilitando la entrada de CO₂ y su conversión y almacenamiento como ácido málico. Cuando la radiación solar es mayor, los estomas se cierran y el ácido málico se metaboliza hacia azúcar mediante la RbcL carboxilasa (Yamori, Hikosaka y Way, 2014). Algunas plantas, como los Agaves, son capaces de cambiar su ruta fotosintética entre de CAM a C3 cuando hay agua disponible en el medio (Hartsock y Nobel, 1976)

Debido a las variación en la disponibilidad de recursos y de polinizadores, las plantas también presentan adaptaciones reproductivas para poder subsistir: suelen sincronizar la reproducción cuando las condiciones ambientales son propicias para el establecimiento de plántulas y suprimirla cuando no; pueden alargar los tiempos de dispersión de semillas o retrasar y extender los períodos de germinación incluso por varios años hasta que coincida con temporadas adecuadas para el establecimiento (como con fenómenos tipo El Niño; Bowers, 1997). Muchas plantas también presentan mecanismos para evitar la dispersión a larga distancia y asegurar el ambiente de la plántula o favorecer el nodricismo.

La suculencia es otra adaptación para la vida en los desiertos. El incremento en contenido de agua en los tejidos vegetales con respecto a la superficie celular diluye la concentración de electrolitos en el protoplasma cuando las plantas se encuentran en suelos demasiado salinos y aumenta la cantidad de agua disponible para las funciones celulares.

HISTORIA Y EVOLUCIÓN DE LOS DESIERTOS

Aunque existen registros de condiciones de aridez desde hace 1.8 mil millones de años (Ross,

1983), la conformación de los desiertos modernos del mundo (exceptuando algunos como el de Atacama en Chile y el del Namib en Namibia y Angola), es mucho más nueva. Las condiciones recientes de aridez se conforman en los últimos 3 Ma, en el límite entre el Plioceno y Pleistoceno, una vez que concluyeron los levantamientos orogénicos de las cordilleras de Norte América y de que cambiaron los patrones de circulación de los vientos en el Último Ciclo Glacial y el clima en el Cuaternario (Williams, 2009). Los datos geológicos indican que los desiertos más antiguos del mundo son los del Atacama en Chile, los de Australia, el Sahara al norte de África y el del Namib en la costa occidental del sur de África.

El Atacama presenta los datos geológicos más antiguos de todos los desiertos del mundo, pues se tiene evidencia sedimentaria no sólo de haber surgido como desierto hace 150 Ma (Jurásico tardío), sino que el registro indica estabilidad como desierto árido o semiárido desde entonces hasta el presente, aunque las condiciones de hiperaridez se establecen hasta hace 3 o 4 Ma. cuando se los Andes alcanzan su altitud actual (Hartley et al., 2005). Se cree que esta prolongada estabilidad ambiental pudo haber existido debido a la subsidencia atmosférica asociada a una de las ramas de la celda de Hadley (movimiento de aire caliente hacia el ecuador que genera zonas de alta presión) así como el efecto de interior continental (hace 150 Ma por su posición en Gondwana) y la presencia, de la corriente fría ascendente de Humboldt (Hartley et al., 2005).

En el desierto del Namib, los registros sedimentológicos indican presencia de clima desértico desde hace 80 MA (Ward et al., 1983), sin embargo el patrón de corrientes necesarios para el establecimiento del clima moderno de los márgenes del suroeste africano (corriente de Bengüeala) se establece hasta hace 10 MA en el Mioceno tardío (Siesser, 1980), por lo que se considera que el desierto moderno de esta región no puede ser previo.

En el Sahara, aunque el registro más antiguo de dunas eólicas es de hace 7 millones de años (Mioceno tardío, Schuster, et al., 2006), los registros palinológicos indican la presencia de vegetación árida hasta el límite del Plioceno-Pleistoceno, aproximadamente hace 2.5 Ma (Bonafille, 1983).

Los registros de desecación de lagos y cambios de fauna asociados a la aridez en Australia se remontan a finales del Mioceno tardío Plioceno temprano, hace entre 10 y 17 Ma, pero no es sino hasta el Pleistoceno (2.5 Ma) que con los cambios climáticos globales se empiezan a observar registros de diversidad árida y semiárida moderna en las dunas, suelos y lagos del desierto de Australia. Se cree que dentro de las principales causas de la expansión de desiertos

modernos en Australia se encuentran el efecto de interior continental, aunado a la disminución del nivel del mar, junto con los cambios de circulación atmosférica que disminuyeron los niveles de precipitación (Bowler, 1976).

Como se puede observar, los cambios climáticos Pleistocénicos tuvieron un papel fundamental en la conformación de los desiertos modernos del mundo. Cuando inician los ciclos glaciales, las corrientes marinas se modifican, el hielo se expande, el albedo se incrementa, se modifican los patrones de circulación global, desciende la temperatura global y la continentalidad aumenta (Hewitt, 2000). Durante el Cuaternario tardío, los desiertos del mundo sufrieron cambios climáticos y de vegetación y cambiaron su extensión (Laity, 2008). Al parecer durante el Último Máximo Glacial (18 ka), las dunas de arena áridas ocuparon cinco veces su extensión actual en los desiertos de África, Australia y Asia, que experimentaron una aridez mayor (Sarnthein, 1978), mientras que el sudeste Americano era más frío y húmedo.

DESIERTOS DE NORTE AMÉRICA

En Norte América existe una extensa zona árida/semiárida a lo largo de gran parte de la divisoria continental de Norte América, desde la frontera con el estado de Washington en la costa oeste, frontera con Canadá (50° latitud Norte), hasta Tehuacán Puebla, al sur de México (17° latitud Norte; [Figura 6](#)).



Figura 6. Regiones Áridas de Norte América según el índice de Aridez de Unesco (Trabucco y Zomer 2009)

Esta área incluye ambientes sumamente variados caracterizados por bajos niveles de precipitación anual (Smith 2012). Abarca matorrales espinosos subtropicales, matorrales áridos, matorrales fríos, desiertos arenosos extremadamente cálidos, extensos pastizales áridos templados o fríos hasta estepas frías de mayor latitud (Smith 2012).

Con el objeto de identificar y delimitar los distintos desiertos de Norte América se han desarrollado diversos sistemas de clasificación en los que se consideran factores climáticos, biológicos, de comunidades o incluso políticos, para establecer los límites entre los distintos desiertos. Este trabajo, como en cualquier otro bio-sistema, ha sido muy difícil, pues depende del criterio que se utilice en su demarcación, por lo que en muchos casos los límites deben ser considerados como zonas de transición, más que como líneas claramente demarcadas por el clima o por algún cambio abrupto de fauna o vegetación.

En 2001, Olson y colaboradores, desarrollaron un mapa detallado de 867 eco-regiones terrestres del mundo que busca ser un consenso de diversas fuentes de análisis como regionalizaciones biogeográficas clásicas (*i.e.*, Udvardy, 1975; Pielou, 1979), mapas florísticos y

faunísticos globales, y mapas regionales de provincias bióticas, y de vegetación (*i.e.*, **Rzedowski, 2006**). Una ecoregión es un área relativamente grande que contiene un ensamble distintivo de comunidades naturales con especies compartidas, dinámicas ecológicas y condiciones ambientales similares y que funcionan como unidad de conservación (**Dinerstein et al., 1995**).

Dentro del área correspondiente a zonas hiperáridas, áridas o semi-áridas de norte América, se pueden observar dos grupos de biomas según la clasificación de **Olson y colaboradores (2001)**: los pastizales, sabanas y matorrales por un lado, y los desiertos y matorrales desérticos de Norte América por el otro.

Pastizales, sabanas y matorrales templados de Norte América.

La porción noreste de las zonas semiáridas de Norte América está ocupada por las Grandes Planicies de Norte América correspondientes a los pastizales, sabanas y matorrales templados de Norte América. Este sistema es una amplia meseta localizada desde el sur de Canadá en Saskatoon y Calgary, Alberta, pasando por los estados de Montana, Dakota, Wyoming, este de Colorado, este de Nuevo México, oeste de Nebraska, Kansas, Oklahoma y de Texas y pasa por México al noreste de Coahuila, y de Nuevo León y al norte de Tamaulipas. Dentro de los sistemas de vegetación que se pueden distinguir están los pastizales de *Bouteloua spp* (buffalograss, blue grama, pasto navajilla o navajita), *Agropyron spp.*, y *Andropogon spp.*, con presencia de *Artemisa spp.* (*fringed sage*, ajenjo), *Yucca spp.*, y algunas cactáceas (*Cylindropuntia spp.* o chollas) combinaciones de arbustos y pastizales como *Acacia spp.* y mezquites (*Prosopis spp.*), sistemas de encinos enanos (*Quercus fusiformis*) y pinos piñoneros (*Pinus spp.*) y varias combinaciones de pastizales (*Buchloe dactyloides*) (**Robin-Abbott y Pardo, 2011**).

La región más sureña de las grandes planicies, es el Mezquital Tamaulipeco. Esta zona semi-árida localizada en el noreste de México y sur de Texas es una ecoregión con clima estepario seco subtropical, en los que las tierras bajas están cubiertas por vegetación de pastizales y sabana con matorrales.

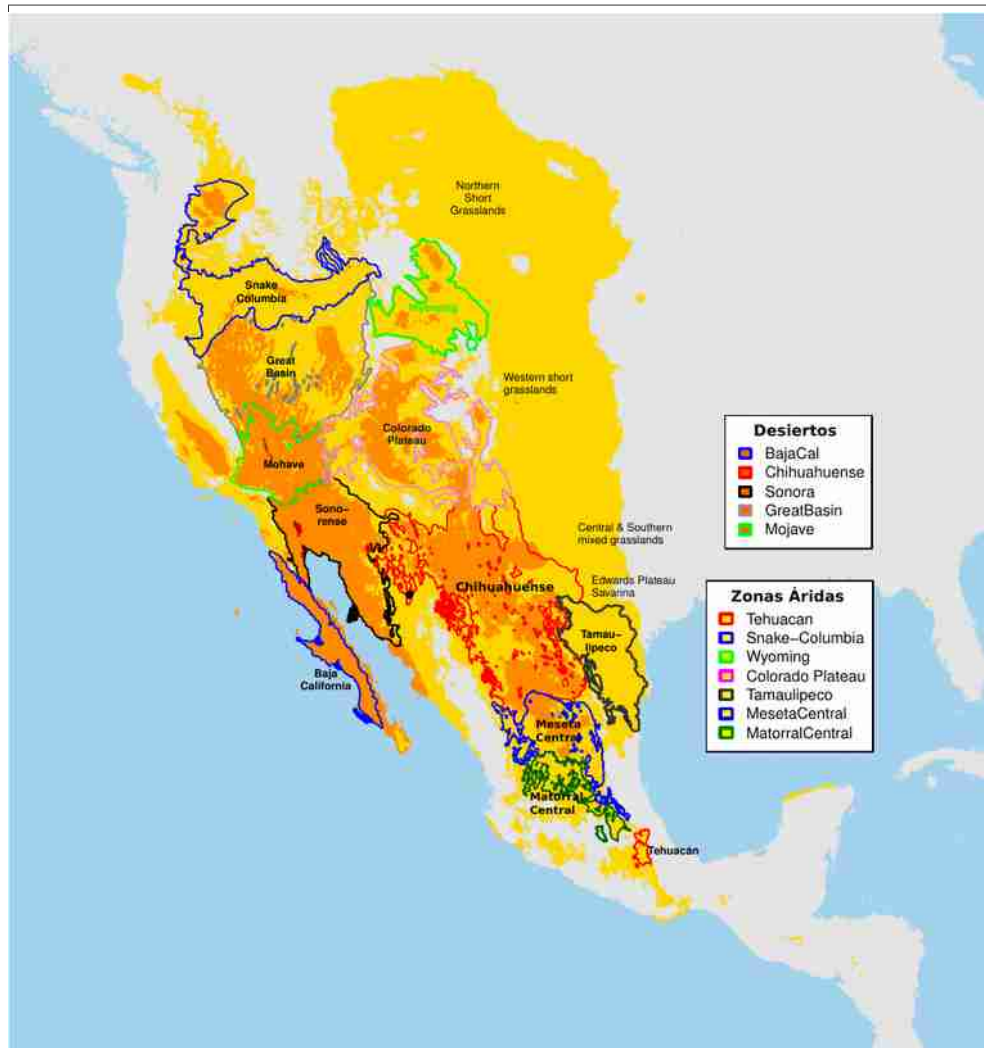


Figura 7. Ecoregiones de zonas áridas (Olson et al., 2001) y clasificación de aridez de Norte América según Unesco . En fondo anaranjado se muestran los desiertos y en fondo amarillo las zonas áridas según índice de Aridez de Uesco (Trabucco y Zomer 2009)

Matorrales xerófilos y desiertos de Norte América

El área semiárida y árida restante de Norte América está conformada por los matorrales xerófilos y desiertos de Norte America (**Figura 7**). Los desiertos de Norte América deben su aridez al efecto de sombra orográfica que genera la divisoria continental, que impide el paso de humedad del Océano Pacífico en el invierno y del Golfo de México en verano, a la presencia de celdas de alta presión subtropical por la ubicación latitudinal y a la presencia de corrientes frías costeras. Geomorfológicamente, los desiertos de Norte América están dominados por efectos de depósito y erosión por agua, con tectónica joven e inestable (Laity, 2008).

Aunque son sumamente variados, los desiertos tropicales o subtropicales tienen algunas características climáticas en común: altas temperaturas de verano, exceso de evaporación potencial respecto a la precipitación, alta variación en el total de precipitación, la distribución e intensidad de la precipitación, efecto prominente del viento, cielos despejados el 70% del tiempo y baja humedad ambiental (Laity, 2008). El monzón de Norte América tiene un papel muy importante en la determinación climática de los desiertos de Norte América. Se centra en el Norte de México y actúa incrementando la precipitación de verano hacia los desiertos del sur.

La región correspondiente a los desiertos áridos se extiende principalmente desde los estados de Nevada y California en el Norte, y se extienden hacia Arizona en Estados Unidos y Baja California, Sonora, Chihuahua, Coahuila, Zacatecas y San Luis Potosí en México. Aquí podemos distinguir los desiertos fríos del Great-Basin y de Baja California y los desiertos cálidos de Mohave, Sonorense y Chihuahuense. En su clasificación inicial de los desiertos de Norte América, Shreve (1942) se enfocó únicamente a a estos desiertos cálidos.

Las regiones semi-desérticas, por su parte, se extienden desde el estado de Washington (Moses Lake), bordeando toda la zona árida pasando por el Altiplano Central mexicano y extendiéndose hasta el área de Tehuacán en Puebla. Aquí podemos distinguir las estepas arbustivas de Snake-Columbia, y de la Cuenca de Wyoming, los matorrales xerófilos de la meseta del Colorado, Tamaulipeco, de la Meseta Central, y Mexicano Central y finalmente el Matorral del Valle Central de Tehuacán.

Todos estos biomas, desde los pastizales templados, las zonas semi-desérticas hasta los desiertos fríos o cálidos, pertenecen al reino biogeográfico Neártico, con la excepción del Matorral del Valle Central de Tehuacán que pertenece al reino biogeográfico Neotropical (Morrone, 2005). Originalmente, Shreve (1942) caracterizó la vegetación desértica como regiones de "un sistema de comunidades no uniformes, mayoritariamente influenciadas por el clima y el suelo con formas de vida muy diversas". En 1978, J. Rzedowski clasificó los tipos de vegetación de México y determinó que todas las comunidades de porte arbustivo, propias de las zonas áridas y semiáridas de México bajo el rubro colectivo de matorral xerófilo (Rzedowski, 2006). El 12% de los desiertos de Norte América están ocupados por extensas comunidades monótonas en las que el 90% a 95% están conformada por dos o tres especies (*i.e. Larrea spp.*, *Artemisa spp.*, *Fouquieria spp.*) que ocupan largas áreas de distribución (Shreve, 1942).

Clasificación de los desiertos de América del Norte

Inicialmente, **Shreve (1942)** clasificó únicamente las zonas áridas de Norte América (excluyendo las semi-áridas) basado en su fisionomía, formas de vida, estructura de comunidades y composición de la flora. De esta forma, dividió a los desiertos de Norte América en uno frío: **Great Basin**, localizado en los estados de Nevada y Utah, al norte de los Estados Unidos; y tres cálidos: el desierto de **Mojave**, localizado al sur del Great Basin en la intersección de los estados de California, Nevada y noroeste de Arizona en E.U.A, el desierto **Sonorense** (en el que Shreve incluye el desierto de Baja California) en el sur de los estados de California y Arizona, EUA y Sonora en México, y por último, el desierto **Chihuahuense**, localizado principalmente en los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango en México (**Figura 7**). La diferenciación entre desiertos fríos y cálidos es debida a la presencia de temperaturas de congelación durante el invierno, que en los desiertos fríos generan precipitaciones en hasta el 60% en forma de nieve (**MacMahon, 2000; Smith et al., 2012**).

El Great-Basin desert es un desierto árido y frío de gran altitud y que recibe el 60% de la humedad en invierno y en forma de nieve. Su temperatura promedio anual es de 9°C, aunque de diciembre a febrero es de 0°C, por lo que la mayoría del tiempo se encuentra bajo hielo, con aproximadamente 80 a 150 días al año sin hielo. Su región central se encuentra atravesada por diversos sistemas montañosos que corren de norte a sur que presentan elevaciones desde 85 hasta 4,340 msnm. Debido a las bajas temperaturas, la vegetación es esteparia dominada por especies del género *Artemisia* spp. (sagebrush), *Artiplex confertifolia* (shadscale), *Coleogyne ramosissima* (black-brush) y *Sarcobatus vermiculatus* (greasewood).

El desierto del Mohave es el desierto árido mas pequeño de Norte América (140,000 km²). Su rango altitudinal va de los 1,000 a 2,000 msnm. El rango de precipitación va de los 76 a los 102 mm anuales, aumentando con la altitud hasta los 279 mm. El clima es sumamente extremo, pues en la parte este se generan muchas tormentas de verano, causando inundaciones y erosión significativa del suelo. En verano las temperaturas exceden los 40°C por más de tres meses y los inviernos son mucho más fríos que en el Desierto de Sonora. El desierto de Mojave incorpora elementos de vegetación del *Great Basin* y del desierto Sonorense. Dominan las comunidades de *Larrea tridentata* (creosote bush) con plantas características como *Ambrosia dumosa* (white bursage), *Yucca shidigera* (Mojave yucca), *Yucca brevifolia* (Joshua tree) y *Salvia mohavensis* (Mohave sage). Dentro de este desierto se encuentra el desierto hiper-árido del Valle de la Muerte (*Death Valley*). Un poco más al sur se encuentran algunas áreas de dunas arenosas (Kelso Dunes,

Devil's Playground area, Ibex Dunes, Dumnt Dunes, Cadiz and Palen valleys).

Desiertos Sonorense y de Baja California. A pesar de que actualmente son considerados dos unidades de conservación distintas, de manera tradicional el desierto Sonorense y el desierto de Baja California han sido tratados como una misma unidad (Shreve, 1942). El Desierto Sonorense-Baja California cubre aproximadamente 275,000 km² a lo largo de la Península de Baja California y en el estado de Sonora. Contiene flora única por su diversidad de afinidad subtropical, y caracterizada por su abundancia de elementos arborescentes, leguminosos arbustivos y grandes cactus columnares. Las plantas características incluyen, *Parkinsonia florida* (palo verde), *Olneya tesota* (palo fierro), *Larrea tridentata* (gobernadora), *Fouquieria* spp. (candelabros, ocotillos, cirio, vara de José), y cactaceas columnares como *Carnegia gigantea* (sahuaro) y *Stenocereus thurberi* (pitayo). En el límite de división entre el desierto Sonorense y el desierto de Baja California, se encuentra el área de dunas de arena más grande de Norteamérica (5,700 km²), en una zona hiper-árida conocida como "El Gran desierto del Altar" en la parte mexicana o "Algodones Dunes" en la parte de Arizona.

Desierto Chihuahuense es el mayor (518,000 km²) y más diverso de los desiertos de Norteamérica (Olson y Dinerstein, 2002). Se extiende principalmente en los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango en México y en el suroeste de Texas, sur de Nuevo México y sureste de Arizona. Presenta rangos altitudinales de 600 a 1500 msnm y recibe promedios de 235 mm de lluvia mensual. La mayoría de la lluvia proviene de tormentas de verano asociadas al monson. Dentro de la flora característica de este desierto podemos mencionar *Florensia cernua*, *Larrea tridentata* (gobernadora), *Acacia* spp., *Parthenium* spp. (copalillo o guayule), *Euphorbia antisyphilitica* (candelilla), y *Agave lechugilla* (lechugilla).

Fisiografía y geología de los desiertos cálidos de Norteamérica

Los desiertos cálidos de norteamérica se encuentran dentro del área fisiográfica conocida como *Basin and Range Province of North America*. Esta región está conformada por grandes cuencas con varios sistemas montañosos esparcidos por la región (MacMahon, 2000). Las cuencas tienen altitudes que van desde -83 msnm en el Valle de la Muerte, hasta 1525 msnm en Utah. A lo largo de la región, son característicos la existencia de pequeños depósitos (menos de 100 km²) de sales de calcio y sodio generados por la evaporación del agua conocidos como "playas" y la presencia de depósitos en forma de segmentos de cono generados en las salidas bajas de los cañones conocidos como "abanicos aluviales" (MacMahon, 2000). Las marcas de relieve que destacan en los desiertos cálidos de Norteamérica, son (Figura 8):

- 1) La divisoria continental (Montañas Rocallosas y Sierra Madre Occidental) que divide a los desiertos Sonorense y Chihuahuense;
- 2) Las sierras de San Pedro Martir y San Bernardino Mountains que con la falla de San Andrés y el Mar de Cortés separan al desierto del Mohave en California del de Baja California;
- 3) Las Black Hills Mountains en el estado de Arizona que limitan el desierto del Mohave y el Sonorense y el Chihuahuense;
- 4) La Sierra Madre Oriental que divide las planicies Tamaulipecas del Chihuahuense;
- 5) Los ríos Sonora, Yaqui y Fuerte que atraviesan al desierto Sonorense;
- 6) Los ríos Bravo, Conchos y Nazas, que dividen al desierto Chihuahuense en cuatro regiones: noreste (Trans-Pecos en Texas y Nuevo Mexico), noroeste (Chihuahua, Nuevo México y Arizona), centro (Coahuila, Durango y Chihuahua) y sur (Zacatecas, San Luis y Altiplano Central).

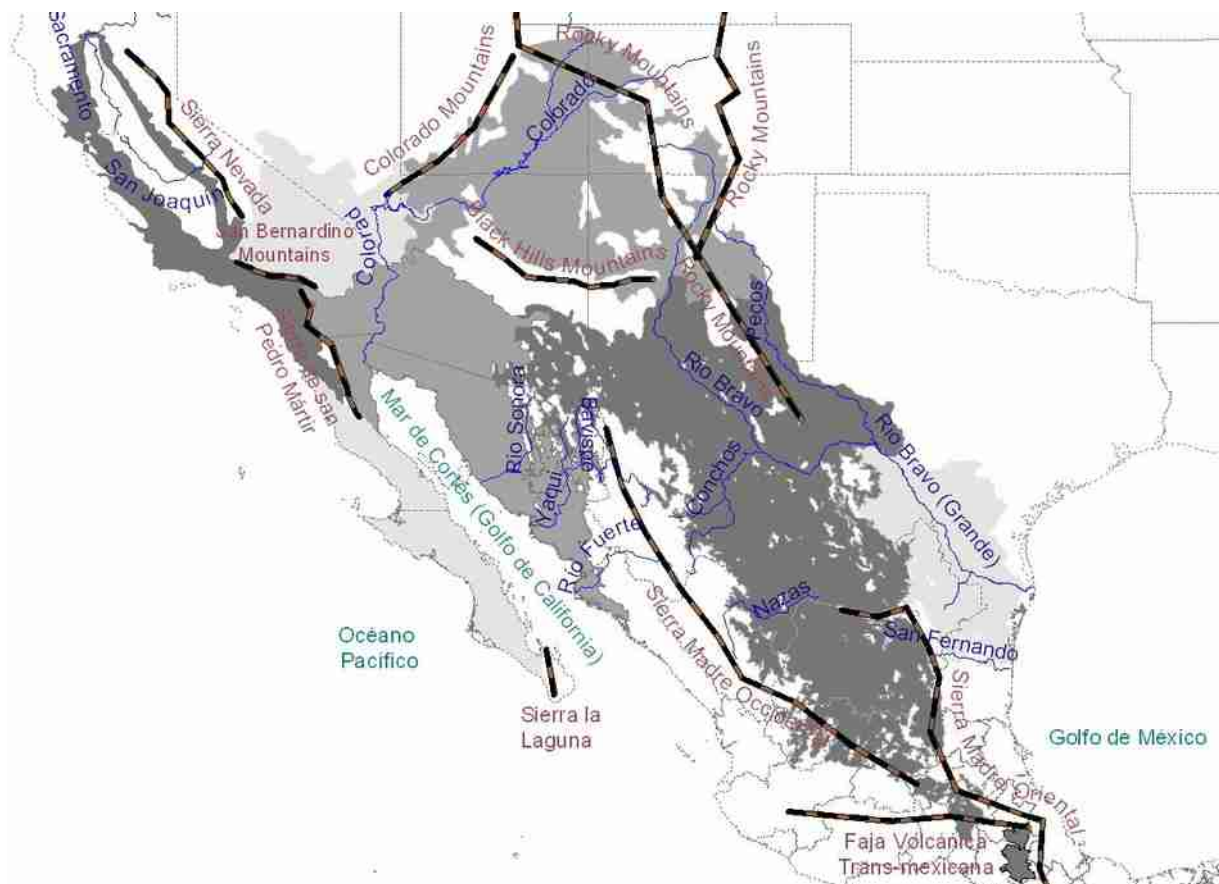


Figura 8. Principales rasgos hidrológicos y orográficos. En azul, se muestran los ríos. Las barras negras con café muestran los sistemas montañosos y en tonos de gris los distintos desiertos cálidos de Norte América *sensu* Riddle (1995). Mapa realizado a partir del modelo de elevación de la USGS (<http://eros.usgs.gov/>), ecoregiones del mundo (Olson et al., 2001) e

hidrografía (Maderey y Torres, 1990).

DESIERTO CHIHUAHUENSE

El desierto Chihuahuense es el desierto árido más grande y diverso de Norte América. Tiene una extensión aproximada de 518,000 km² (Olson y Dinerstein, 2002). Se localiza en una inmensa meseta en el sur de Norte América. Se sitúa en la cuenca del Río Grande de Nuevo México y este de Texas (EUA) y en los estados de Chihuahua, Coahuila, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí desde los 35° de latitud norte y hasta los 22°. Morafka (1977) reconoce el límite sur del desierto disyunto relictual Chihuahuense hasta los estados de Hidalgo y parte de Puebla. El Desierto Chihuahuense presenta clima desértico estepario marcado por veranos cálidos e inviernos húmedos. La temperatura promedio anual está entre los 17° y 20° C. La precipitación promedio anual es de 340 mm (varía entre 200 y 635 mm), ocurriendo principalmente en verano. El Chihuahuense es un desierto de altura, al ubicarse principalmente dentro del altiplano mexicano. La mayoría de su territorio se encuentra entre los 1159 y 1700 msnm. Las zonas bajas se encuentran entre los 745 y 1036 msnm en la región del Río Grande (zona oriental del Río Bravo en los Estados Unidos) y al este de Monclova y las zonas altas están entre los 1852 y 2121 msnm definiendo la Meseta Central y el Matorral Central.

El inventario de especies vasculares de México registra un total de 23,314 especies de plantas vasculares (Villaseñor, 2016), de las cuales se estima que en las zonas áridas de México poseen poco más del 25% de la flora total de México (ca. 6,000 especies) y de estas, el Desierto Chihuahuense presenta un alto grado de endemismo con 826 taxa, 560 solo se distribuyen en el área (endémicos estrictos), 165 son cuasi-endémicos y 176 micro endémicos (Rzedowski, 1993; Villareal Quintanilla et al., 2017).

El desierto Chihuahuense con su gran extensión (518,000 m²), es el desierto cálido más diverso de Norte América (Hernández et al., 2001; Olson & Dinerstein, 2002). Es la región con la mayor diversidad total de Cactáceas a nivel continental (Hernández y Godínez 1994; Hernández y Bárcenas 1995) y tiene una gran importancia en la distribución de especies de *Agave*.

Diversas áreas del desierto Chihuahuense, han sido identificadas como sitios en los que la biota árida del norte se refugió durante los cambios climáticos Pleistocénicos y a partir de la cual

recolonizó la distribución actual cuando las condiciones medioambientales eran más adecuadas (Van Devender 1977; Van Devender y Spaulding 1979; Lanner y Van Devender 1981; Van Devender y Burgess 1985; Castoe et al. 2007; Gándara y Sosa, 2014; Castellanos Morales 2016; Angulo et al., 2017; Gámez et al., 2017; Loera, Ickert Bond y Sosa, 2017; Scheinvar et al., 2017). Cerca del 50% de los endemismos del Desierto Chihuahuense, puede encontrarse en Maderas del Carmen y Cuatro Ciénegas en Coahuila, Cañón de Santa Elena, El parque Nacional Big Bend y Mapimí (Villareal Quintanilla et al., 2017; Villaseñor, 2016;)

La vegetación de zonas áridas tiene altos valores de diversidad de especies pero se caracteriza por la presencia de numerosas formas dominantes determinadas por la competencia de recursos. La estructura de sus comunidades no es uniforme en su estructura, organización y características sociales (Shreve, 1942).

En el desierto Chihuahuense dominan las formas arbustivas y semi-arbustivas; los árboles suelen ser pequeños, pocos y confinados a los márgenes de los caminos o pendientes rocosas. Las suculentas son abundantes pero no conspicuas. Las *Opuntia* son muy abundantes y los *Echinocactus* son conspicuos más que abundantes. *Yucca*, *Nolina* y *Dasylyrion* son las plantas grandes más conspicuas y *Agave* y *Hechtia* son abundantes en regiones particulares.

Fouquieria es común a lo largo del desierto Chihuahuense (Shreve, 1942). *Larrea tridentata* (gobernadora), *Fouquieria splendens*. y *Prosopis* spp.(mezquites) son géneros o especies compartidas con el desierto de Sonora. Hacia la parte de Nuevo México, son comunes los pastos perennes, *Larrea* y *Prosopis*.

BIBLIOGRAFÍA

Angulo DF, Amarilla LD, Anton AM, Sosa V. 2017. Colonization in North American Arid Lands: The Journey of Agarito (*Berberis trifoliolata*) Revealed by Multilocus Molecular Data and Packrat Midden Fossil Remains. Plos One 12(2): e0168933.

Bonefille R, 1983. Evidence for a cooler and drier climate in the Ethiopian uplands towards 2.5 Myr ago. Nature 303:487-491.

Bowers, JE. 1997 Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. Plant Ecology 133, 37–48.

- Bowler, JM. 1976. Aridity in Australia: Age, origins and expression in aeolian landforms and sediments. *Earth-Science Reviews*, 12(2–3), 279–310.
- Castellanos Morales G, Gámez N, Castillo Gámez R y Eguiarte LE. 2016. Peripatric speciation of an endemic species driven by Pleistocene climate change: the case of the Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 171–181.
- Castoe TA, Spencer CL, y Parkinson CL. 2007. Phylogeographic structure and historical demography of the western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*): A perspective on North American desert biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42(1), 193–212.
- Dinerstein E, Olson N, Graham D, Webster A, Rimm SA, Bookbinder M, y Ledec G. 1995. A conservation assessment of the terrestrial ecosystems of Latin America and the Caribbean, 4.
- Gámez N, Nihei SS, Scheinvar E, Morrone JJ. 2017. A temporally dynamic approach for cladistic biogeography and the processes underlying the biogeographic patterns of North American deserts. *Journal of Zoological Systematics and evolutionary research* 55(1):11-18.
- Gándara E, y Sosa V. 2014. Spatio-temporal evolution of *Leucophyllum pringlei* and allies (Scrophulariaceae): A group endemic to North American xeric regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 76:93-101
- Grove AT. 1977. The geography of semi-arid lands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*278:457-475
- Hartley AJ, Chong G, Houston J, y Mather AE. 2005. 150 million years of climatic stability: evidence from the Atacama Desert, northern Chile. *Journal of the Geological Society* 162, 421–4..
- Hartsock TL, y Nobel PS. 1976. Watering converts a CAM plant to daytime CO₂ uptake. *Nature*, 262, 574–6.
- Hernández HM, Gómez Hinojosa C, y Bárcenas RT. 2001. Diversity, spatial arrangement, and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot-spot in the Chihuahuan Desert. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1097–1112.
- Hernández H y Bárcenas R. 1995. Endangered Cacti in the Chihuahua Desert: 1 Distribution Patterns. *Conservation Biology* 9(5): 1176-1188

- Hernández H y Godínez H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26:33-52
- Hewitt, GM. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907–13.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25(15):1965-1978.
- Laity J. 2008. *Deserts and desert environments*. John Wiley & Sons. 360pp.
- Lanner RM y Van Devender TR. 1981. Late Pleistocene Piñon Pines in the Chihuahuan Desert. *Quaternary Research*, 15, 278–290.
- Lipiec J, Doussan C, Nosalewicz A, Kondracka K. 2013. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. *International Agrophysics* 27:463-477
- Loera I, Ickert Bond SM y Sosa V. 2017. Pleistocene refugia in the Chihuahuan Desert: the phylogeographic and demographic history of the gymnosperm *Ephedra compacta*. *Journal of Biogeography*. 44(12): 2706-2716
- MacMahon J A. 2000. Warm Deserts. In *North American Terrestrial Vegetation*. pp. 285:322.
- Maderrey RLE y Torres Ruata C. 1990."Hidrografía", Extraído de Hidrografía e hidrometría, IV.6.1. Atlas Nacional de México Vol. II Escala 1:4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Maliva R y Missimer T. 2012. *Arid Lands Water Evaluation and Management*. Environmental Sciences and Engineering, Springer-Verlag, New York, pp: 21: 39.
- Morafka DJ. 1977. *A biogeographical analysis of the Chihuahuan Desert through its herpetofauna*. Springer Science & Business Media.
- Morrone JJ. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76(2):207-252
- Nobel PS. 1980. Morphology, surface temperatures, and northern limits of columnar cacti in the Sonoran Desert. *Ecology* 61, 1–7.
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GV, Underwood EC, y Loucks CJ 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938.

- Olson DM, Dinerstein E. 2002. The Global 200: Priority Ecoregions for Global Conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **89**, 199–224.
- Pielou EC. 1979. Biogeography. New York: John Wiley and Sons.
- Robin Abbott M J, y Pardo LH. 2011. Ecosystem classification. In Assessment of Nitrogen deposition effects and empirical critical loads of Nitrogen for ecoregions of the United States pp. 9:14. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station.
- Ross GM. 1983. Bigbear erg: a Proterozoic intermontan eolian sand sea in the Hornby Bay Group, Northwest Territories, Canada. En: Brookfield ME y Ahlbrandt TA. (eds.), Eolian Sediments and Processes. Elsevier, Amsterdam, pp. 483–519.
- Rzedowski J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of México. Pp 109–144. En: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, & J. Fa (eds). Biological diversity of Mexico: Origins and distribution. Oxford University Press, New York, USA.
- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México (1a Ed. Digital). Nacional, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 504pp.
- Sarnthein M. 1978. Sand deserts during glacial maximum and climatic optimum. *Nature*, 272(5648), 43–46.
- Scheinvar E, Gámez N, Castellanos Morales G, Aguirre Planter E y Eguiarte LE. 2017. Neogene and Pleistocene history of *Agave lechuguilla* in the Chihuahuan Desert. *Journal of Biogeography*, 44(2):322–334.
- Schuster M, Düringer P, Ghienne JF, Vignaud P, Mackaye HT, Likius A, Brunet M. 2006. The Age of the Sahara Desert. *Science* 311: 821-821.
- Shreve F. 1942. The desert vegetation of north america. *The botanical review*, 8(4):195:246.
- Siesser WG. 1980. Late Miocene Origin of the Benguela Upwelling System off Northern Namibia. *Science*, 208 (4441):283–5.
- Smith SD, Monson RK, y Anderson JE. 2012. Physiological Ecology of North American Desert Plants. Springer.
- Spinoni J, Vogt J, Naumann G, Carrao H, Barbosa P. 2014. Towards identifying areas at climatological risk of desertification using the Köppen–Geiger classification and FAO aridity index. *International Journal of Climatology*. 35(9):2210-2222

- Stadler SJ. 2005. Aridity indexes. En JE Oliver (Ed.), *Encyclopedia of world climatology*. Heidelberg: Springer. pp. 89–94.
- Thornthwaite CW. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, 38(1):55–94.
- Trabucco A y Zomer RJ. 2009. *Global Aridity Index (Global-Aridity) and Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Geospatial Database*. CGIAR Consortium for Spatial Information. Publicado en línea, disponible en el portal CGIAR-CSI en: <http://www.csi.cgiar.org>.
- Udvardy MDF. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. Morges (Switzerland): International Union of Conservation of Nature and Natural Resources. IUCN Occasional Paper no. 18. [UNESCO]
- Van Devender TR. 1977. Holocene Woodlands in the Southwestern Deserts. *Science*, 198 (4313):189–192.
- Van Devender TR y Burgess TL. 1985. Late Pleistocene Woodlands in the Bolson de Mapimi: A Refugium for the Chihuahuan Desert Biota? *Quaternary Research*, 24:346–353.
- Van Devender TR y Spaulding WG. 1979. Development of Vegetation and Climate in the Southwestern United States. *Science*, 204(4394): 701–710.
- Villareal Quintanilla JA, Bartolomé Hernández JA, Estrada Castellón E, Ramírez Rodríguez H y Martínez Amador SJ. 2017. El elemento endémico de la flora vascular del Desierto Chihuahuense. *Acta Bontánica Mexicana* 118:65-96.
- Villaseñor JL. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3):559-902.
- Ward JD, Seely MK y Lancaster N. 1983. On the Antiquity of the Namib. *South African Journal of Science* 79:175-183.
- Ward D, 2016. *The Biology of Deserts*. Oxford University Press. 370 pp.
- Williams MAJ. 2009. Cenozoic Climates in Deserts. En: *Geomorphology of Desert Environments*. Dordrecht: Springer Netherlands. pp. 799–824.
- Yamori W, Hikosaka K, Way DA. 2014. Temperature response of photosynthesis in C3, C4 and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research* 119:101-117

Zomer RJ, Trabucco A, Bossio DA, Verchot LV. 2008. Climate change mitigation: A spatial analysis of global land suitability for clean development mechanism afforestation and reforestation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 126: 67-80.

2.- LOS AGAVES

Los agaves constituyen un grupo de plantas importantes tanto por su abundancia como por los recursos que otorgan a los ecosistemas en los que se encuentran. Su variedad de formas, tamaños y colores así como sus majestuosas inflorescencias hacen que no puedan pasar desapercibidas a los ojos del visitante, a grado tal que junto con el chile, el maíz y el nopal han sido considerados íconos de lo mexicano en todo el mundo. Esta apreciación no es del todo errónea, pues en México tenemos el mayor número de especies y endemismos del género *Agave*. El checklist de familias de plantas del Royal Botanical Garden consultado en 2017 (WCSP, 2017) reporta la existencia de 266 especies en el género *Agave* en el mundo (incluyendo los antiguos géneros *Agave*, *Manfreda* y *Prochnyanthes*). De todas estas especies, 210 (el 78.9%) se encuentran en territorio mexicano y 176 (83.8%) son endémicas a México (Tabla 1. García-Mendoza, 2002; WCSP, 2017; Villaseñor, 2016).

Anteriormente *Agave* estaba clasificada dentro de la familia Agavaceae. En un esfuerzo por buscar la clasificación natural de las plantas mediante las filogenias, actualmente el *Angiosperm Phylogeny Group*, en su tercer versión, coloca a todos los agaves, yucas y parientes dentro de la familia Asparagaceae, subfamilia Agavoideae (Chase et al., 2009).

La familia Asparagaceae (Clase Monocotyledoneae, Orden Asparagales) es un vasto grupo de composición incierta, que incluye 120 géneros y 3,101 especies (WCSP, 2017) de hierbas, arbustos o plantas arborescentes con inflorescencias desde solitarias a espigadas; actualmente incluye a las antiguas familias Agavaceae, Aphyllanthaceae, Convallariaceae, Hesperocallidaceae, Hyacinthaceae, Lomandroideae (antes Laxmanniaceae), Rusceae (incluyendo a su vez a Nolinaceae) y Themidaceae (Martínez Gordillo, 2014). Aunque dentro de la familia existen grupos con características distinguibles claras, si se buscara alguna característica que defina a este diverso grupo, su apomorfía sería el endospermo helobial² con pared gruesa y picado hemicelulósico; sin embargo, la ausencia de caracteres diagnósticos del grupo, hacen que sea una familia insatisfactoria en términos sistemáticos (Stevens, 2001).

² Tipo de formación del endospermo (tejido de nutrición de la semilla) en el que luego de la primera división del núcleo madre se forma una pared celular que separa los núcleos hijos.

LA SUBFAMILIA AGAVOIDEAE

El género *Agave* pertenece a la familia Asparagaceae, subfamilia Agavoideae, endémica del continente Americano y mayor presencia en México. Este es un grupo de angiospermas monocotiledóneas (orden Asparagales) en forma de roseta con hojas acomodadas en espiral, sin rafidios, con inflorescencias terminales y flores bisexuadas triloculadas con 6 estambres, semillas negras por fitomelano y cariotipo $x=30$ (Dahlgren, Clifford y Yeo, 1985; Garcia-Mendoza, 1998).

Actualmente la subfamilia Agavoideae, está dividida en cinco tribus: Anamarrheneae, Agaveae, Behnieae, Herrerieae y Anthericeae que anteriormente estaban catalogadas a nivel de familia. Esta gran y diversa subfamilia incluye 26 géneros y más de 600 especies. La tribu Agaveae, fue inicialmente descrita en 1829 por Dumortier (a nivel de Familia) en su libro “Familles des plantes”. En la actualidad, aunque aún no queda claros los límites de este grupo, se ha considerado como la describió Dahlgren, Clifford y Yeo (1985). En esta clasificación, el grupo está formado por 9 géneros (*Agave*, *Manfreda*, *Polianthes*, *Prochnyanthes*, *Furcraea*, *Beschorneria*, *Hesperaloë*, *Hesperoyucca* y *Yucca*) de los cuales el 76.5% de las especies tienen sus áreas de distribución en México y el 78.5% son endémicas, haciendo a nuestro país el más rico y diverso en este grupo (Tabla 1).

McKein y colaboradores (2016) utilizaron el genoma completo de los cloroplastos de Agavoideae para resolver las relaciones filogenéticas del grupo basándose en la clasificación de Bogler y colaboradores (2006). En esta se observa a *Hosta* como el grupo basal del clado al que denominaron ABK (Agavoideae Bimodal Karyotype) el cual está formado por el grupo de las especies con cariotipo bimodal con 25 cromosomas cortos y 5 largos: *Hosta*, *Hesperaloë*, *Hesperoyucca*, *Yucca*, *Furcraea*, *Beschorneria*, *Polianthes*, *Manfreda*, *Prochnyanthes* y *Agave* y por el grupo con variantes del cariotipo bimodal (12s+3l a 18s+6l): *Schoenolirion*, *Hesperocallis*, *Hastingsia*, *Chlorogalum* y *Camassia* (ver Tabla 1; McKein et al., 2012 y 2016).

Tabla 1. Número total de especies del clado Agavoideae Bimodal Karyotype (ABK *sensu* McKein et al., 2016) y su endemismo en México.

Género	Total de especies (WCSP, 2017)	Especies en México (Villaseñor, 2016)	Especies endémicas de México (Villaseñor, 2016)
<i>Agave</i> ^a	266	210 (78.9%)	176 (83.8%)
(<i>Agave</i> , <i>Manfreda</i> , <i>Poliathes</i> , <i>Prochnyanthes</i>)	--	(160, 31, 18, 1)	(133, 25, 17, 1)
<i>Furcraea</i> ^a	24	15 (62.5%)	9 (60.0%)
<i>Beschorneria</i> ^a	8	7 (87.5%)	6 (85.7%)
<i>Hesperaloë</i> ^a	8	7 (87.5%)	5 (71.4%)
<i>Hesperoyucca</i> ^a	2	2 (100%)	1 (50.0%)
<i>Yucca</i> ^a	50	33 (66.0%)	18 (54.5%)
<i>Hosta</i> ^a	20	0 (0%)	0 (0%)
<i>Schoenolirion</i> ^b	3	0 (0%)	0 (0%)
<i>Hesperocallis</i> ^b	1	1 (100%)	0 (0%)
<i>Hastingsia</i> ^b	4	0 (0%)	0 (0%)
<i>Chlorogalum</i> ^b	5	1 (20%)	0 (0%)
<i>Camassia</i> ^b	6	0 (0%)	0 (0%)
Total	397	276 (69.5%)	215 (77.9%)

^aGrupo de cariotipo bimodal tipo 25s+5l. ^bGrupo con cariotipo distinto al 25s+5l

Dentro del grupo denominado ABK se distinguen cuatro clados: uno conformado por las especies del género *Yucca*, hermano del segundo clado conformado por el género *Beschorneria* (y por el género *Fourcraea*, *sensu* Flores Abreu, 2007 y Good Avila et al., 2006) junto con el grupo denominado *Agave sensu lato* por Eguiarte et al., 2013 (*Agave*, *Manfreda*, *Polianthes* y

Prochnianthes, y actualmente reconocido como género *Agave* en la WCSP), y dos clados más conformados por los grupos con cariotipos distintos a 25s+5l (*Hesperocallis*, *Chlorogalum* y *Camassia*) y un cuarto clado conformado por *Hesperoyucca*, *Hesperaloe* (ambos con cariotipo 25s+5l) y *Schoenolirion* (con cariotipo distinto a 25s+5l) (McKein et al., 2012 y 2016).

El cariotipo bimodal con 25 cromosomas cortos y 5 cromosomas largos muestra ser un carácter basal del grupo aparentemente generado por una aloploidía ancestral que genera al clado ABK (McKain et al., 2012) pero que después parece reducirse a otras cariotípicas cuando menos en dos ocasiones dentro del grupo (Figura 9).

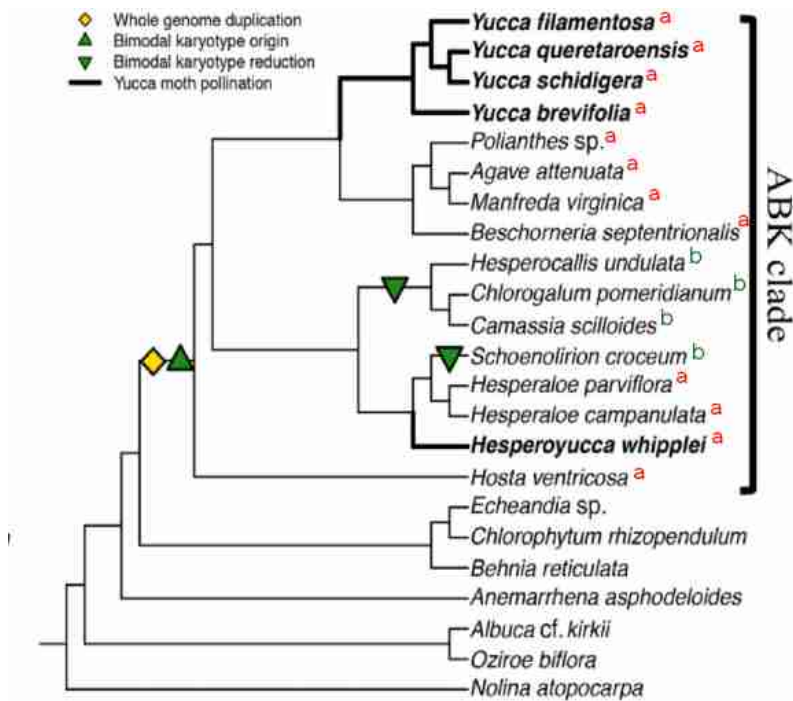


Figura 9. Cladograma de relaciones obtenido a partir de la filogenia de máxima verosimilitud. Figura extraída de McKein et al., 2016. Con letra a se indican las especies con cariotipo bimodal 25s+5l y con letra b los distintos a 25s+5l.

Análisis moleculares realizados con regiones de cloroplasto, indican fechas recientes para el origen de los miembros de todo este grupo (Tabla 2). Siendo que el género *Agave* (*sensu lato*) reporta las fechas más recientes de entre 11.8 M.A. (Flores Abreu, 2007) y de 3.09 (Mc Kain, et al., 2016). Considerando que son 266 especies y asumiendo una tasa de especiación constante sin extinción, implicaría la formación de 22.54 a 86.08 especies cada millón de años según el autor.

Tabla 2. Fechas de divergencia estimadas para distintos grupos en diferentes estudios.

Grupo	Good Avila et al., 2006	Flores Abreu, 2007	Mc Kain et al., 2016
<i>Agave s.l. (Agave, Manfreda, Polianthes y Prochnyanthes)</i>	7.9 - 9.8	11.8	3.09
<i>Yucca</i>	13.4 – 18.3	12.6	12.4
Clado ABK (<i>Agave, Fourcraea, Beschorneria, Hesperocallis, Chlorogalum, Camasia, Hesperaloe, Hesperoyucca</i>)	20.5 – 25.8	31	41.27

EL GÉNERO AGAVE

En función de su estructura floral, **Gentry (1998)**, dividió al género *Agave* (*sensu stricto*) en dos subgéneros: *Littaea* que incluye a todas los agaves con inflorescencia espigada y el subgénero *Agave* o *Euagave* con inflorescencias paniculadas (ramificadas). Ningún análisis molecular ha podido rescatar estos grupos (**Bogler y Simpson, 1996; Eguiarte et al. 2000; Rocha Munive et al. 2005 y 2006; Good-Avila et al. 2006; Flores-Abreu, 2007; Bogler et al, 2006**).

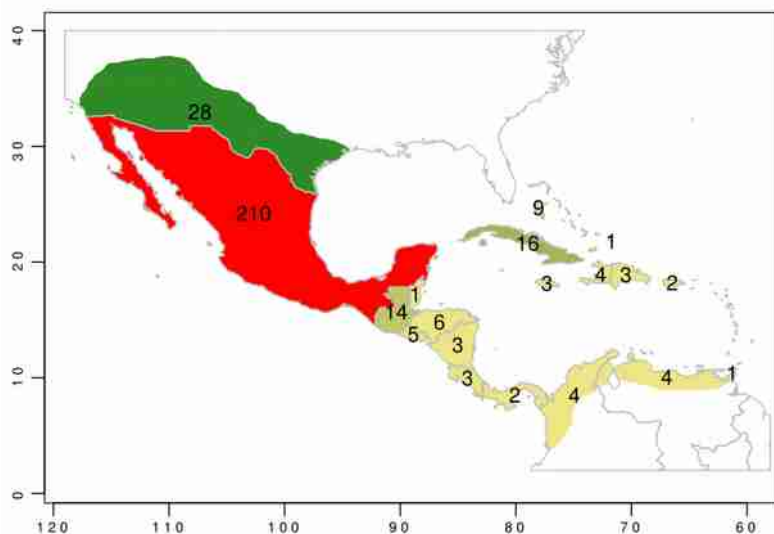


Figura 10. Distribución del género *Agave*. Las cantidades y los colores indican número de especies del género. Mapa generado a partir de datos del checklist del KEW Botanical Garden (**WCSP, 2017**).

En la actualidad, los agaves han sido introducidos en prácticamente todo el mundo, llegando incluso a ser reportados como especies de comportamiento invasivo (Badano y Pugnaire, 2004) sin embargo, su área de distribución natural abarca desde el sur de los Estados Unidos y Florida hasta el Norte de Colombia y Venezuela incluyendo las islas del Caribe (Figura 10).

En México, salvo por el estado de Tabasco (Figura 11) las poblaciones naturales de *Agave* habitan prácticamente en todo el territorio nacional, prefiriendo matorrales xerófilos de altiplanos aunque también puede encontrarse en bosque templado de montañas y ambientes tropicales costeros de las Antillas, en altitudes que van desde el nivel del mar (*A. angustifolia*) hasta por encima de los 3400 msnm. El área de mayor diversidad se encuentra en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, con 15 spp. seguido por la Barranca de Metztitlán con 11 especies (García-Mendoza, 2002; Rocha Munive et al., 2005, 2006; Eguiarte et al., 2013).

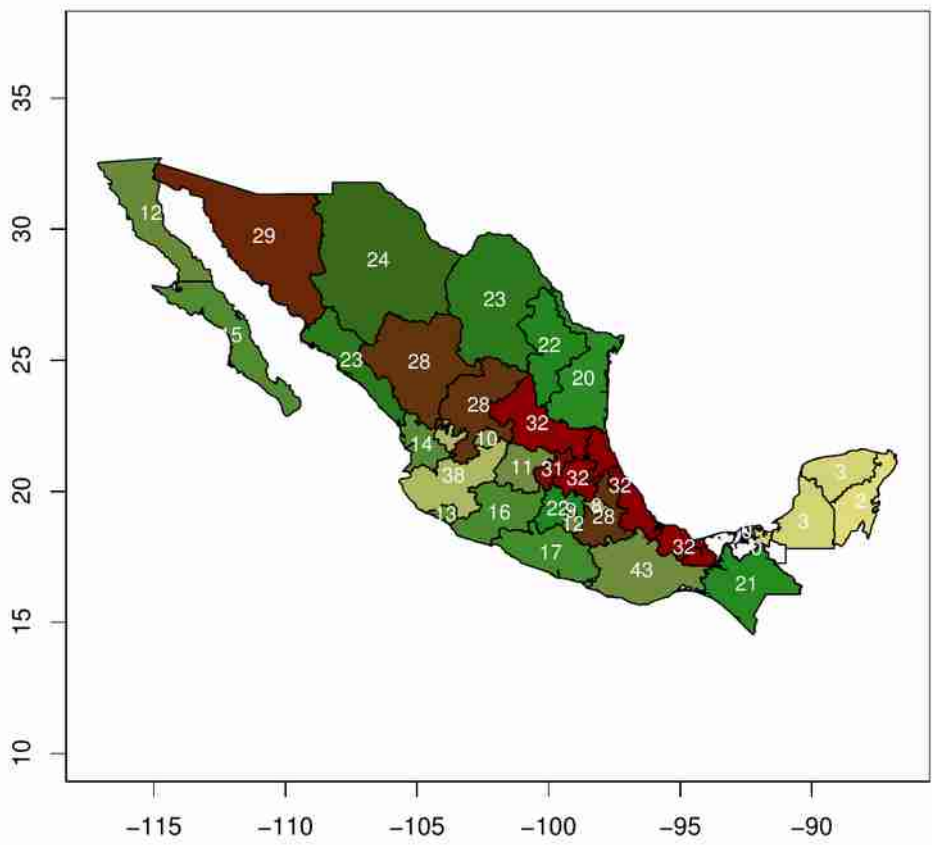


Figura 11. Distribución del género *Agave* por Estados en México. Las cantidades y los colores indican número de especies del género. Mapa generado a partir de datos de Villaseñor, 2016.

Los agaves son plantas con hojas agrupadas en rosetas suculentas al final de un tallo con una notable diversidad de morfologías y estrategias reproductivas. Tienen una de las inflorescencias más espectaculares y costosas del reino vegetal y una gran variedad de adaptaciones fisiológicas, morfológicas, y funcionales a medios áridos y semiáridos.

Las flores son protándricas con 6 estambres, 3 nectarios y ovario trilocular, el fruto se seca con 2 hileras de semillas negras aplanadas por lóculo (**Gentry, 1998**). Presentan diversos caracteres asociados a la adaptación en ambientes áridos: en los bordes de las hojas la mayoría de las plantas tienen dientes córneos que nacen sobre mamilas y casi siempre presentan espina terminal muy dura y afilada que les brindan una gran protección contra depredadores y que disminuye el área de transpiración en las regiones más expuestas a la radiación solar. Tienen raíces superficiales que permiten capturar eficientemente el agua. Su fotosíntesis es tipo CAM (estomas con apertura nocturna y fijación de energía principalmente en la forma de ácidos como el málico; aunque algunos agaves son C3 facultativos) y una cutícula gruesa con cera; la forma de las hojas disminuye el área expuesta a la radiación y dirige el agua hacia el centro de la planta (**García-Mendoza, 2002**)

El número cromosómico básico del género es de 30 cromosomas con 5 largos y 25 cortos. Aunque también la mayor parte de los agaves son diploides, la poliploidia no es rara en el género. Por ejemplo se ha citado que *A. ornithobroma* es triploide, *A. mapisaga* y *A. sisalana* son pentaploides, *A. salmiana* es hexaploide aunque también los hay diploides: *A. karwinskii* y *A. macroacantha* en la región de Tehuacán, aunque se necesitan estudios modernos y cuidadosos que verifiquen estas observaciones, ya que en una misma población a veces se reportan ploidias diferentes. En algunos estudios citogenéticos, se mencionan que es común observar individuos con características intermedias entre dos especies en donde sus áreas de distribución se sobreponen y los períodos de floración son simultáneos (**Backman, 1944; Pinkava y Baker, 1985**)

Como se indicó arriba, el carácter más impresionante de los agaves es su reproducción sexual, pues su gran inflorescencia puede llegar a medir hasta 15 veces la altura de la planta, de forma que sus flores, al sobresalir por encima del nivel de las demás especies, son fácilmente distinguibles por una gran diversidad de polinizadores como los murciélagos, polillas, abejas, colibríes, entre otros (**Trejo-Salazar, 2015; Gómez Ruiz y Lacher, 2017**). La gran mayoría son semélparas (se reproducen una sola vez en su vida y después mueren) aunque algunas pocas son

iteróparas (se reproducen varias veces en su vida). Presentan ciclos de vida largos que van de los 4 o 5 años en las especies chicas hasta los 10 o 20 años para las especies grandes. La mayoría de las especies además tiene reproducción asexual por medio de estolones o bulbilos, que se pueden desarrollar tanto en la base de la planta como a lo largo del escapo floral, facilitando el rápido aumento en sus tamaños poblacionales.

Los visitantes florales y polinizadores más comunes suelen ser murciélagos (*Leptonycteris yerbabuena*, *Leptonycteris nivalis*, *Choeronycteris mexicana* y *Glosophaga* spp.), himenópteros (principalmente *Apis mellifera*), esfíngidos, lepidópteros, colibríes y otras aves (Trejo-Salazar et al., 2015).

GENÉTICA Y EVOLUCIÓN DE AGAVE

Los niveles de diversidad, así como los de endemismo, otorgan a México la gran responsabilidad de ser centro de origen, mayor riqueza y diversidad del grupo, por lo que su preservación debería ser considerada en planes de conservación de germoplasma (García-Mendoza y Galván, 1995; García-Mendoza, 2002 y 2004; Good-Avila et al., 2006; Rocha Munive, 2006; Eguiarte et al., 2013).

Mediante análisis de secuenciación masiva de RNA, McKein y colaboradores (2012) encontraron evidencia de dos eventos de formación de paleo-polyploidías: uno en el ancestro que dio origen al linaje de *Chlorophytum* y otra alepoliploidía en el ancestro que da origen al clado *Yucca-Agave* dando origen a los cariotipos bimodales característicos (5 cromosomas largos y 25 cromosomas cortos en su forma haploide) del grupo (McKein et al., 2012)

Análisis filogenéticos bayesianos con fragmentos de cloroplasto, realizados por Flores-Abreu (2007), indican que el género *Agave* se originó hace apenas 11 millones 800 mil años, con una espectacular radiación de especies, en los que se formaron entre 0.48 a 0.75 especies por millón de años. Estos niveles de especiación son comparables con casos emblemáticos de radiación adaptativa como el de las *silverswords* hawaianas de 0.56 especies por millón de años (Baldwin y Sanderson, 1998). A pesar de que aún no conozcamos las causas de esta impresionante radiación, creemos que podría estar relacionado a la conjunción de eventos de intensa selección, eventos de flujo génico mediada por polinizadores en sus inmensas inflorescencias (Rocha Munive et al., 2006; Eguiarte et al., 2013) y a eventos históricos de aislamiento geográfico y diferenciación genética en refugios plehistocénicos durante los períodos glaciales (Scheinvar et al., 2017).

El DNA es el reservorio de información genética que conforma todas las proteínas de los organismos y donde se imprime la huella de los eventos históricos de sus poblaciones. De esta forma la Selección Natural incrementará la proporción de alelos cuyos productos favorezcan el crecimiento de sus poblaciones y reducirá la proporción de los que la desfavorezcan, la deriva génica modificará las frecuencias alélicas de los distintos sitios del genoma de manera aleatoria de poblaciones pequeñas y aisladas generando divergencia entre ellas, y el flujo génico homogenizará la composición alélica de las poblaciones entre las que hay migración .

A partir del análisis de las frecuencias alélicas de las poblaciones, la genética de poblaciones permite inferir los procesos que han ocurrido en las poblaciones. Comparativamente con el número de especies que existen, hay muy pocos estudios de diversidad genética del grupo (Tabla 3).

Tabla 3. Variación y estructura genética de diversas especies de Agave.

Especie	Marcador molecular	No. Loci	N	He	P_No Haps	Fst	Cita
<i>A. angustifolia</i>	AFLP	393	87	0.261	65.16	0.165	Barraza Morales et al., 2006
<i>A. salmiana crassispina</i>	AFLP	91	60	0.403	100	-	LaraAvila 2016
<i>A. cocui</i>	Aloenzimas	17	229	0.054	38.65	0.057	Figueredo y Nassar, 2011
<i>A. cupreata</i>	Aloenzimas	9	34	0.467	93	0.042	Martínez Palacios, et al., 2011
<i>A. delamateri</i>	Aloenzimas	27	363	0.064	38.5	0.243	Parker et al., 2007
<i>A. lechuguilla</i>	Aloenzimas	13	36	0.394	96	0.083	Silva Montellano et al., 2003b
<i>A. murpheyi</i>	Aloenzimas	27	508	0.098	44.4	0.113	Parker et al., 2007
<i>A. parryi cultivada</i>	Aloenzimas	30	240	0.079	25	0.361	Parker, et al., 2010
<i>A. parryi wild</i>	Aloenzimas	30	270	0.114	47.8	0.1	Parker, et al., 2010
<i>A. victoriae-reginae</i>	Aloenzimas	10	35.5	0.334	8 3	0.236	Martínez Palacios et al., 1999
<i>A. lechuguilla</i>	cloroplasto	1	289	0.931	28 **	0.78	Scheinvar et al., 2017
<i>A. striata falcata</i>	cloroplasto	1	54	0.713	5 **	0.679	Martínez-Ainsworth, 2013
<i>A. stricta</i>	cloroplasto	1	57	0.524	3 **	0.898	Martínez-Ainsworth, 2013
<i>A. angustifolia cultivada</i>	ISSR	69	960	0.27	69.28	0.36	Vargas Ponce, et al., 2009
<i>A. angustifolia silvestre</i>	ISSR	69	228	0.322	87.93	0.17	Vargas Ponce, et al., 2009
<i>A. celsii</i>	ISSR	47	156	0.248	89.4	0.13	Rocha Munive, 2006
<i>A. cupreata</i>	ISSR	34	153	0.257	88.8	0.145	Aguirre Dugua y Eguiarte 2013
<i>A. cupreata</i>	ISSR	99	134	0.3566	94.44	0.112	Scheinvar, 2008
<i>A. cupreata vivero</i>	ISSR	99	100	0.3219	84.44	0.101	Scheinvar, 2008

<i>A. difformis</i>	ISSR	51	158	0.202	62.7	0.113	Rocha Munive, 2006
<i>A. garcia-mendozae</i>	ISSR	65	133	0.24	72.4	0.098	González González, 2005
<i>A. hidalguensis</i>	ISSR	43	276	0.205	71.5	0.064	Rocha Munive, 2006
<i>A. potatorum</i>	ISSR	34	179	0.246	83.3	0.084	Aguirre Dugua y Eguiarte 2013
<i>A. potatorum</i>	ISSR	99	311	0.3122	93.33	0.113	Scheinvar, 2008
<i>A. striata falcata</i>	ISSR	47	310	0.265	80.85	0.279	Trejo, 2006
<i>A. striata striata</i>	ISSR	53	150	0.237	76.7	0.103	Rocha Munive, 2006
<i>A. striata striata</i>	ISSR	47	231	0.191	70.27	0.192	Trejo, 2006
<i>A. striata striata</i>	ISSR	27	221	0.407	0.933	0.672	Rives, 2009
<i>A. tequilana Var Azul</i>	ISSR	69	45	0.08	20.2	-	Vargas Ponce, et al., 2009
<i>A. xylonacantha</i>	ISSR	65	132	0.183	67.69	0.063	Colín, 2006
<i>A. xylonacantha</i>	ISSR	57	155	0.199	75.4	0.059	Rocha Munive, 2006
<i>A. inaequidens cultivada</i>	ssr nuclear	10	200	0.698	7.1 *	-	Figueredo et al., 2015
<i>A. inaequidens manejada</i>	ssr nuclear	10	90	0.733	7.7 *	-	Figueredo et al., 2015
<i>A. inaequidens silvestre</i>	ssr nuclear	10	169	0.704	7.6 *	-	Figueredo et al., 2015
<i>A. hookeri</i>	ssr nuclear	10	19	0.485	3.4*	-	Figueredo et al., 2017
<i>A. cupreata wild</i>	ssr nuclear	10	19	0.51	4.0	0.069	Figueredo et al., 2017
<i>A. cupreata cultivado</i>	ssr nuclear	10	19	0.48	3.2*	0.069	Figueredo et al., 2017
<i>A. palmeri</i>	ssr nuclear	7	30	0.6589	100 *	-	Lindsay et al., 2012
<i>A. parryi cultivado</i>	ssr nuclear	4	158	0.433	78.6 *	0.76	Parker, et al., 2010
<i>A. parryi silvestre</i>	ssr nuclear	4	192	0.621	100 *	0.148	Parker, et al., 2010
<i>A. parryi silvestre</i>	ssr nuclear	7	30	0.5502	85.7 *	-	Lindsay et al., 2012
<i>A. potatorum</i>	ssr nuclear	7	232	0.88	100 *	0.39	Felix-Valdez, 2015
<i>A. cerulata</i>	RAPD	42	199	0.181	77.62	0.098	Navarro et al., 2003
<i>A. desertii</i>	RAPD	53	289	0.21	68.23	0.14	Glz. Chauvet, 2001
<i>A. karwinskii</i>	RAPD	122	41	0.21	49	0.49	Lopez Urrutia, 2004
<i>A. subsimplex</i>	RAPD	42	102	0.143	78.56	0.084	Navarro et al., 2003

Niveles de variación y estructura encontrados en los diferentes estudios publicados en los que se trabajó con alguna especie *Agave*. Marcador= Marcador molecular utilizado en el trabajo; No. Loci= Número de loci amplificados en el trabajo; N= Número de individuos amplificados; He= Heterocigosis esperada poblacional; P= Polimorfismo (** en el caso de cloroplasto se reporta el número de haplotipos; * en el caso de ssr se reporta la riqueza alélica). Fst= estructura poblacional

Los valores de diversidad obtenidos dependen del tipo de marcador molecular utilizado en cada estudio (**Figura 12a; Tabla 4**). La mayoría de los trabajos utilizaron ISSR como marcador molecular. El cloroplasto y los microsatélites presentan los mayores rangos de diversidad genética (promedio: He 0.723 ISSR y He 0.659 para ssr; Tabla 3) y de estructura (Fst 0.43 y Fst 0.78). Los marcadores nucleares (dominantes y codominantes) muestran niveles de variación intermedios de entre 0.18 (RAPD) a 0.33 (AFLP) y de estructura relativamente baja (Fst 0.15 a Fst 0.20; **Figura 12a**). Estos valores de variación y estructura corresponden con los de especies monocotiledóneas de polinización cruzada (**Hamrick y Godt, 1996**).

Tabla 4. Datos de diversidad genética y estructura promedio por marcador molecular para distintas especies de *Agave*.

Marcador	No. de						
	estudios	NoLoci	N	He Tot	P_NoHaps	Fst	Nm
AFLP	2	242	73.5	0.332	82.58	0.165	-
Aloenzimas	8	20.37	214.43	0.200	58.29375	0.154	3.98
cloroplasto	3	1	133.33	0.723	12	0.785	-
ISSR	18	59.66	224	0.252	71.642	0.168	2.575
ssr nuclear	8	7.37	137.62	0.659	60.8387	0.4326	10.066
RAPD	4	64.75	157.75	0.186	68.352	0.203	3.298

Niveles de variación y estructura promedio para diferentes especies en distintos estudios publicados. Marcador= Marcador molecular utilizado en el trabajo; No. Loci= Número de loci amplificados en el trabajo; He= Heterocigosis esperada poblacional; P= Polimorfismo (** en el caso de cloroplasto se reporta el número de haplotipos; * en el caso de ssr se reporta la riqueza alélica). Fst= estructura poblacional

Los valores de diversidad de marcadores nucleares (no hipervariables como microsatélites) muestran que las especies de *Agave* tienen niveles de heterocigosis entre He= 0.1 y He=0.4 (promedio He=0.23) y niveles de estructura de entre Fst= 0.1 y Fst= 0.3 (promedio Fst=0.169; **Figura 12b**). Estos niveles de variación, son revisados en **Eguiarte et al., 2013**.

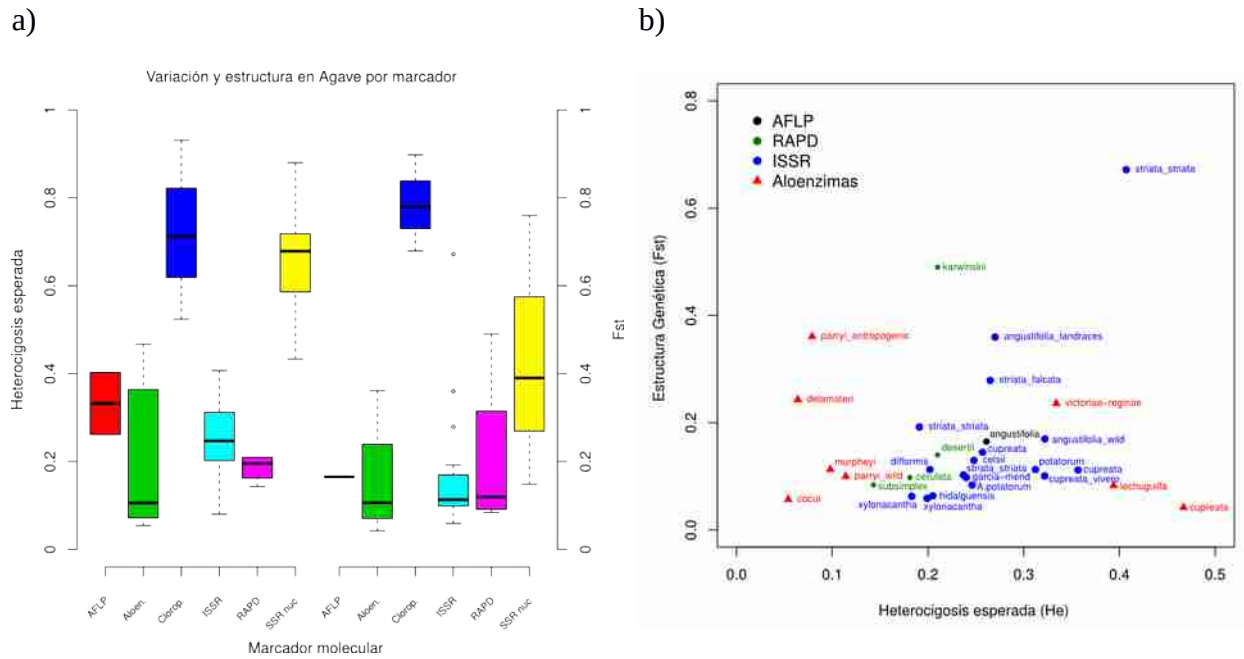


Figura 12. Diversidad y estructura genética en *Agave*. a) Niveles generales de variación y estructura en estudios de genética de *Agave* por marcador molecular. b) Diversidad contra estructura en estudios de genética de *Agave* sin considerar estudios de cloroplasto ni microsatélites nucleares. Datos obtenidos a partir de citas según tabla 2.

La distribución espacial de la diversidad genética de las poblaciones de diferentes especies de agave muestra mayor diversidad en el centro de México y menor diversidad hacia el norte o hacia el sur (**Figura 13**), sin embargo, aún faltan datos de diversidad genética, como para confirmar el patrón latitudinal (**Figura 14**), particularmente fuera de México.

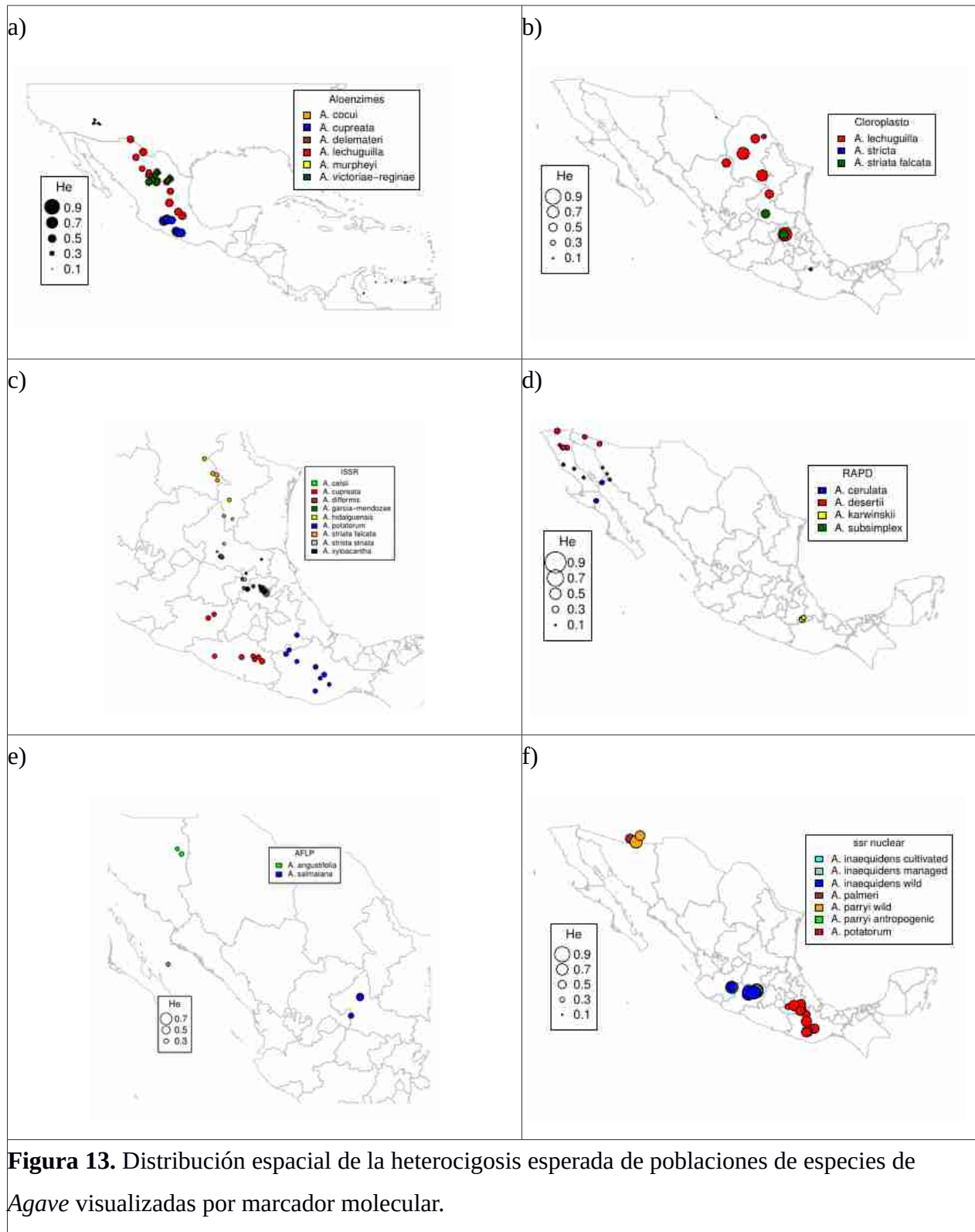


Figura 13. Distribución espacial de la heterocigosis esperada de poblaciones de especies de *Agave* visualizadas por marcador molecular.

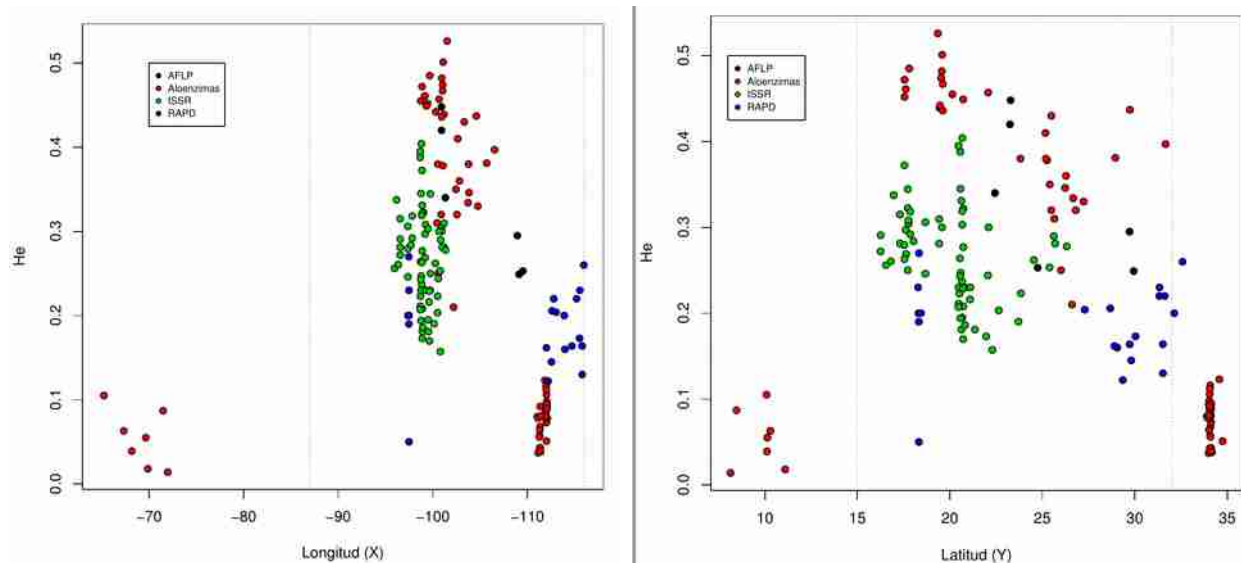


Figura 14. Patrones latitudinales y longitudinales de la variación genética. En colores se observan los distintos marcadores moleculares. Las líneas punteadas indican los límites geográficos de México. Datos a partir de citas en tabla 2.

En caso de corroborarse esta relación, podríamos decir que México presenta mayores niveles de variación genética, particularmente en el patrón latitudinal.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre Dugua X y Eguiarte LE. 2013. Genetic diversity, conservation and sustainable use of wild *Agave cupreata* and *Agave potatorum* extracted for mezcal production in Mexico. *Journal of Arid Environments* 90:36-44.
- Backman EG. 1944. A karyosystematic Study of the Genus *Agave*. *American Journal of Botany*. 31(5):283-298.
- Badano EI y Pugnaire FI. 2004. Invasion of *Agave* species (Agavaceae) in south-east Spain: invader demographic parameters and impacts on native species. *Diversity and Distributions* 10:493-500.
- Baldwin BG y Sanderson MJ. 1998. Age and rate of diversification of the Hawaiian silversword alliance (Compositae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 95:9402-9406.

- Barraza Morales A, Sánchez TFL, Robert M, Esqueda M y Gardea A. 2006. Variabilidad genética en *Agave angustifolia* Haw. de la sierra sonorensis, México, determinada con marcadores AFLP. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29(01):1-8
- Bogler DJ y Simpson BB. 1996. A chloroplast DNA study of the Agavaceae. *Systematic Botany* 20(2):191-205.
- Bogler DJ, Pires JC, Francisco Ortega J. 2006. Phylogeny of Agavaceae based on *ndhF*, *rbcL*, and its sequences. *Aliso* 22(1):313-328.
- Chase MW, Reveal JL, Fay MF. 2009. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 132-136.
- Colín NR. 2006. Análisis de la diversidad genética y estructura poblacional de *Agave xylonacantha* (Agavaceae) utilizando "inter simple sequence repeat" (ISSR) como marcador molecular. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Dahlgren RMT, Clifford HT y Yeo PF. 1985. The families of the Monocotyledons. Springer Verlag. 520pp.
- Eguiarte LE, Souza V y Silva Montellano A. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: Filogenia, Biología Reproductiva y Genética de poblaciones. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 66:131-150
- Eguiarte LE, Aguirre Planter E, Aguirre X, Colín R, González A, Rocha M, Scheivar E, Trejo L y Souza V. 2013. From Isozymes to Genomics: Population Genetics and Conservation of *Agave* in México. *The Botanical Review* 79(4): 483–506.
- Felix Valdez LI, Vargas Ponce O, Cabrera Toledo D, Casas A, Cibrian Jaramillo A y Cruz Larios L. 2015. *Genetic Resources and Crop Evolution* 63(7):1255-1271.
- Figueredo JC, Casas A, González Rodríguez A, Nassar JM, Colunga GarcíaMarín P y Rocha Ramírez V. 2015. Genetic structure of coexisting wild and managed agave populations: implications for the evolution of plants under domestication. *AoB Plants* 7(1):1-14
- Figueredo JC, Casas A, Torres García I. 2017. Morphological and genetic divergence between *Agave inaequidens*, *A. cupreata* and the domesticated *A. hookeri*. Analysis of their evolutionary relationships. *Plos One* 12(11):e0187260.

- Figueredo JC y Nassar JM. 2011. Population genetics of *Agave cocui*: Evidence for low genetic diversity at the southern geographic limit of genus agave. *Journal of Heredity*, 102(3): 306–314.
- Flores Abreu IN. 2007. Coevolución entre género *Agave* sensu lato y sus murciélagos polinizadores (Phyllostomidae). Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. 79 pp.
- García Mendoza A. 2002. Distribution of the genus *Agave* (Agavaceae) and its endemic species in México. *Cactus and Succulent Journal*, 74:177-187.
- García Mendoza A. 2004. Agavaceae. En: García Mendoza A, Ordoñez MJ y Salas MB (Eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México. pp. 159–170
- García Mendoza A y Galván VR. 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. *Botanical Sciences* 56:7-24
- Gentry HS. 1998. *Agaves of Continental North America*. University of Arizona Press. 670 pp.
- González Chauvet R. 2001. Análisis de variación genética de *Agave deserti* en el desierto soorense por medio de marcadores moleculares (RAPDs). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 60 pp.
- Gómez Ruiz EP y Lacher TE. 2017. Modelling the potential geographic distribution of an endangered pollination corridor in Mexico and the United States. *Diversity and Distributions* 23:67-78
- González González A. 2005. Biología Reproductiva y Genética de Poblaciones de *Agave garciae-mendozae*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM 89 pp.
- Good Avila SV, Souza V, Gaut BS y Eguiarte LE. 2006. Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(24): 9124–9
- Hamrick JL y Godt MJW. 1996. Effects of Life History Traits on Genetic Diversity in Plant Species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 351(1345):1291–1298.
- Lara Ávila JP y Alpuche Solíz AG. 2016. Análisis de la diversidad genética de Agaves mezcaleros del centro de México. *Rev. Fitotec. Mex* 39(3):323-330.

- Linsay DL, Edwards CE, Jung MG, Biley P y Lance RF. 2012. Novel microsatellite loci for *Agave parryi* and cross-amplification in *Agave palmeri* (Agavaceae). *American Journal of Botany* 99(12):e295-e297.
- Lopez Urrutia RE. 2004. Diversidad genética de la población de *Agave karwinskii* Zucc. en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. 42 pp.
- Martínez Palacios A, Eguiarte LE y Furnier GR. 1999. Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. *American Journal of Botany* 86(8):1093-1098.
- Martínez Palacios A, Gómez Sierra JM, Sáenz Romero C, Pérez Nasser N y Sánchez Vargas N. 2011. Diversidad genética de *Agave cupreata* Trel. & Berger. Consideraciones para su conservación. *Rev. fitotec. mex* 34(3):159-165.
- Martínez Ainsworth NE. 2013. Genética de poblaciones de *Agave stricta* Salm-Dyck, especie endémica al Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 112 pp.
- Martínez Gordillo M. 2014. Atlas de familias de angiospermas de México. Edit. Las prensas de ciencias. 274 pp.
- McKain MR, Wickett N, Zhang Y, Ayyampalayam S, McCombie WR, Chase MW, Pires JC, dePamphilis CW y Leebens-Mack J. 2012. Phylogenomic analysis of transcriptome data elucidates co-occurrence of a paleopolyploid event and the origin of bimodal karyotypes in Agavoideae (Asparagaceae). *American Journal of Botany* 99(2):397-406.
- McKain MR, McNeal JR, Kellar PR, Eguiarte LE, Pires JC y Leebens Mack J. 2016. Timing of rapid diversification and convergent origins of active pollination within Agavoideae (Asparagaceae). *American Journal of Botany* 103(10):1717-1729
- Navarro Quezada A, González Chauvet R, Molina Freaner F y Eguiarte LE. 2003. Genetic differentiation in the *Agave deserti* (Agavaceae) complex of the Sonoran desert. *Heredity* 90:220-227.
- Parker KC, Hamrick JL, Hodgson WC, Trapnell DW, Parker AJ y Kuzoff RK. 2007. Genetic consequences of pre-Columbian cultivation for *Agave murpheyi* and *A. delamateri* (Agavaceae). *American Journal of Botany* 94(9):1479-1490

- Parker KC, Tranpneil DW, Hamrick JL, Hodgson WC y Parker AJ. 2010. Inferring ancient *Agave* cultivation practices from contemporary genetic patterns. *Molecular Ecology* 19:1622-1637.
- Pinkava DJ y Baker MA. 1985. Chromosome and hybridization studies of *Agave*. *Desert Plants* 7(2):93-100.
- Rives GC. 2009. Diversidad clonal y estructura genética espacial en escala fina de *Agave striata* Zucc. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 89 pp.
- Rocha Munive MG. 2006. Ecología evolutiva comparada en cinco especies de *Agave*. Tesis de Doctorado, Instituto de Ecología, UNAM. 164 pp.
- Rocha Munive, Valera A, y Eguiarte LE. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave littaea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany* 92(8):1330–1341.
- Rocha Munive MG, Good Avila SV, Molina Frenner F, Arita HT, Castillo A, García Mendoza A, Silva Montellano A, Gaut BS, Souza V y Eguiarte LE. 2006. Pollination biology and adaptive radiation of agavaceae, with special emphasis on the genus *Agave*. *Aliso*. 22:329–344.
- Scheinvar E. 2008. Genética de poblaciones silvestres y cultivadas de dos especies mezcaleras: *Agave cupreata* y *Agave potatorum*. Tesis de Maestría, Instituto de Ecología, UNAM. 109 pp.
- Scheinvar E, Gámez N, Castellanos Morales G, Aguirre Planter E y Eguiarte LE. 2017. Neogene and Pleistocene history of *Agave lechuguilla* in the Chihuahuan Desert. *Journal of Biogeography*, 44(2): 322–334.
- Silva Montellano A y Eguiarte LE. 2003a. Geographic patterns in the reproductive ecology of agave lechuguilla (Agavaceae) in the chihuahuan desert I. Floral characteristics, visitors and fecundity. *American Journal of Botany* 90(3):377-387.
- Silva Montellano A y Eguiarte LE. 2003a. Geographic patterns in the reproductive ecology of agave lechuguilla (Agavaceae) in the chihuahuan desert II. Genetic variation, differentiation and inbreeding estimates. *American Journal of Botany* 90(5):700-706.
- Stevens PF. 2001 en adelante. Angiosperm Phylogeny Website, Versión 12, consultado en enero de 2017. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Trejo HL. 2006. Genética de Poblaciones de *Agave striata* Zucc. Tesis de Maestría, Instituto de Ecología, UNAM. 80 pp.

- Trejo Salazar RE, Scheinvar E y Eguiarte LE. 2015. ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de *Agave* (*Agavoideae: Asparagaceae*). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2):358–369.
- Vargas Ponce O, Zizumbo Villarreal D, Martínez Castillo J, Coello Coello J, Colunga García Marín P. 2009. Diversity and structure of landraces of *Agave* grown for spirits under traditional agriculture: a comparison with wild populations of *A. angustifolia* (*Agavaceae*) and commercial plantations of *A. tequilana*. *American Journal of Botany*, 96(2):448-457.
- Villaseñor JL. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87:559-902.
- WCSP, 2017. World Checklist of Selected Plant Families, facilitado por la Royal Botanic gardens, KEW, Publicado en internet: <http://wcsp.science.kew.org>, consultado en febrero de 2017.



Neogene and Pleistocene history of *Agave lechuguilla* in the Chihuahuan Desert

Enrique Scheinvar, Niza Gámez, Gabriela Castellanos-Morales, Erika Aguirre-Planter and Luis E. Eguiarte*

Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n anexo al Jardín Botánico, Ciudad Universitaria, 04510 México D.F., México

ABSTRACT

Aim The history of *Agave lechuguilla*, a characteristic and dominant plant of the Chihuahuan Desert, was reconstructed in order to determine the importance of the Neogene orogenic uplift and the Quaternary glacial–interglacial climatic changes on the genetic patterns of a native Chihuahuan Desert species.

Location Chihuahuan Desert, Mexico and United States.

Methods Chloroplast DNA data from *A. lechuguilla* were analysed to describe levels of genetic diversity and structure and to infer the species' demographic history, using traditional methods and approximate Bayesian computation (ABC). The time of divergence of the different haplogroups was estimated with a Bayesian approach. In addition, ecological niche modelling was used to identify possible refugia.

Results Molecular dating analyses showed that *A. lechuguilla* originated 4.46 Ma and later differentiated into four haplogroups. The average chloroplast genetic diversity was low (Hd , 0.24), with high levels of genetic differentiation (G_{ST} , 0.780). Demographic analysis, niche modelling and ABC indicated a recent expansion from at least five glacial refugia located south of the species' current distribution.

Main conclusion *Agave lechuguilla* originated in the Neogene, and the glacial–interglacial events of the Pleistocene resulted in the expansion and contraction of its range, playing an important role in its intraspecific diversification. These contraction–expansion events are consistent with biogeographical regions previously identified in the Chihuahuan Desert.

Keywords

Agave lechuguilla, Chihuahuan Desert, Neogene, North American warm desert, phylogeography, Pleistocene refugia, population genetics

*Correspondence: Luis E. Eguiarte, Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n anexo al Jardín Botánico, Ciudad Universitaria, 04510 México D.F., México.
E-mail: fruns@unam.mx

INTRODUCTION

The Chihuahuan Desert is the largest and most diverse warm desert in North America (Hernández *et al.*, 2001; Olson & Dinerstein, 2002). Nevertheless, there is still little evidence on the role and importance of the Neogene orogenic uplift and the Pleistocene climate changes on the genetic structure and diversity and the geographical range of its flora (Soltis *et al.*, 2006; Loera *et al.*, 2012; Gándara & Sosa, 2014; Hernández-Hernández *et al.*, 2014).

The Neogene was a period of intense geomorphological and climatic change in the Chihuahuan Desert, involving biological diversification and major environmental changes

(Axelrod, 1948; Raymo & Ruddiman, 1992). Palaeontological and molecular evidence suggest that the glacial climate cycles that occurred over the last 2.5 Myr affected the distribution, diversity and genetic structure of North American plant and animal populations (Richmond & Fullerton, 1986; Rutter *et al.*, 2012; Gámez *et al.*, 2014; Castellanos-Morales *et al.*, 2016). Using herpetofauna distribution data, Morafka (1977) divided the Chihuahuan Desert into the Trans-Pecos, Mapi-mian and Saladan subprovinces and the Río Pánuco relict desert. More recently, Arriaga *et al.* (1997) divided the Chihuahuan Desert into the *altiplano norte* or northern altiplano (Chihuahuense) and *altiplano sur* or southern altiplano (Zacatecano–Potosino) provinces.

The genus *Agave* originated in the Miocene (7.9–9.8 Ma; Good-Avila *et al.*, 2006). As one of the most important elements of North American warm deserts, it can provide important clues about the processes that affected the areas where the genus occurs (Eguiarte *et al.*, 2013). *Agave lechuguilla* Torr., a characteristic and dominant component of the Chihuahuan Desert biota, is a long-lived monocarpic species propagated by seeds and clonally, with a generation time of 10–35 years (Gentry, 1998; Eguiarte *et al.*, 2013).

A previous study on *A. lechuguilla* using nuclear allozyme loci reported generally high levels of genetic variation and low levels of genetic differentiation between populations (Silva-Montellano & Eguiarte, 2003a,b). The authors also found a latitudinal gradient in its genetic diversity, with an excess of heterozygotes in more southerly populations. The effective population size of the haploid and maternally inherited chloroplast genome is one quarter that of diploid neutral nuclear genes. Haplotype frequencies may thus reach equilibrium more rapidly and show higher levels of differentiation than nuclear data and can be used to infer historical relationships among the different genetic lineages in *A. lechuguilla*.

Phylogeographical analyses are useful for explaining population structure and assessing the roles of past climate and orographic changes in determining current patterns of differentiation and diversity. One pattern that has been observed in warm-desert biota is one of repeated Pleistocene cycles of range contraction towards suitable conditions in southern refugia during adverse environmental conditions and range expansion towards the north when conditions improve (Hewitt, 2004; Gámez *et al.*, 2014; Gavin *et al.*, 2014; Castellanos-Morales *et al.*, 2016). Our aim was therefore to use statistical phylogeography to test whether refugia existed for *A. lechuguilla*. Four non-coding chloroplast fragments (3378 bp) were analysed in 15 populations of *A. lechuguilla*, and ecological niche modelling (ENM) was conducted to infer the species' past geographical history. A Bayesian approach was also used to date the species' main diversification events and test whether Pleistocene refugia existed and, if so, when.

Under a refugial scenario, we would expect high total genetic diversity, but low intrapopulation diversity as a result of differentiation between populations in separate refugia. In addition, a high proportion of unique haplotypes and monomorphic populations would be found outside refugia, with higher levels of diversity in populations located in refugia, and demographic analyses should detect signals of demographic expansion. Under this refugial scenario, ecological niche modelling should also reveal a reduced predicted area during periods of adverse conditions. In contrast, under a 'no refugia' scenario, we would expect both high total diversity and high intrapopulation diversity, with haplotypes shared between populations and similar numbers of unique haplotypes across regions. Moreover, demographic analyses should be consistent with historical population stasis, and

ecological niche models should show the same predicted distribution at different times.

MATERIALS AND METHODS

Plant sampling

Fifteen populations representing the broad distribution of *Agave lechuguilla* were analysed (Fig. 1). To avoid repeated sampling of the same clone, tissue was collected from individuals at least 2 m apart, as described in Silva-Montellano & Eguiarte (2003b). Samples were stored at -80°C in an ultra-freezer in the tissue collection of the Instituto de Ecología, UNAM (see Table S1 in Appendix S1 in Supporting Information for the location of each population).

Genetic data analysis

Total genomic DNA was extracted from approximately 0.5 cm² of plant tissue using a modified CTAB method (Doyle, 1987). Four non-coding chloroplast fragments – *psbJ-petA*, *3'rps16-5'trnK*, *rpl32-trnL* (Shaw *et al.*, 2007) and *trnL-trnF* (Taberlet *et al.*, 1991) – were amplified and sequenced from 289 individuals. All sequences were deposited in the NCBI GenBank (see Table S3 and Methods S1 in Appendix S1 for the full procedures and accession numbers).

Population genetic diversity

The observed number of haplotypes, with indels (h) and without indels (h^*), haplotype diversity (Hd), nucleotide diversity (π) and Watterson's theta (θ_w) were estimated for each population and lineage of haplotypes or haplogroup (identified by genetic structure analysis; see below) using PEGAS 0.4 (Paradis, 2010) in R 2.15.1 (R Core Team, 2012).

A minimum-spanning network was generated with TCS 2.1 (Clement *et al.*, 2000), considering indels as missing data and using a 95% identity criterion to define connection limits.

To test for the presence of phylogeographical structure, diversity and differentiation parameters were estimated for unordered and ordered haplotypes (G_{ST} and N_{ST}) with 100,000 permutations using PERMUT 2.0 (Pons & Petit, 1996). Isolation by distance (IBD) was tested with a Mantel test with 10,000 permutations of the pairwise estimates of the linear function $F_{ST}/(1 - F_{ST})$ against geographical distance using ARLEQUIN 3.5.1.3 (Excoffier & Lischer, 2010). To infer population genetic structure, a Bayesian approximation of individual genetic mixture with linked loci was used, as implemented in BAPS 6.0 (Corander & Tang, 2007), using five independent runs and testing 1–20 groups.

Demographic analysis

To test for departures from neutrality with constant population size, Tajima's D and Fu's F_S were calculated with PEGAS

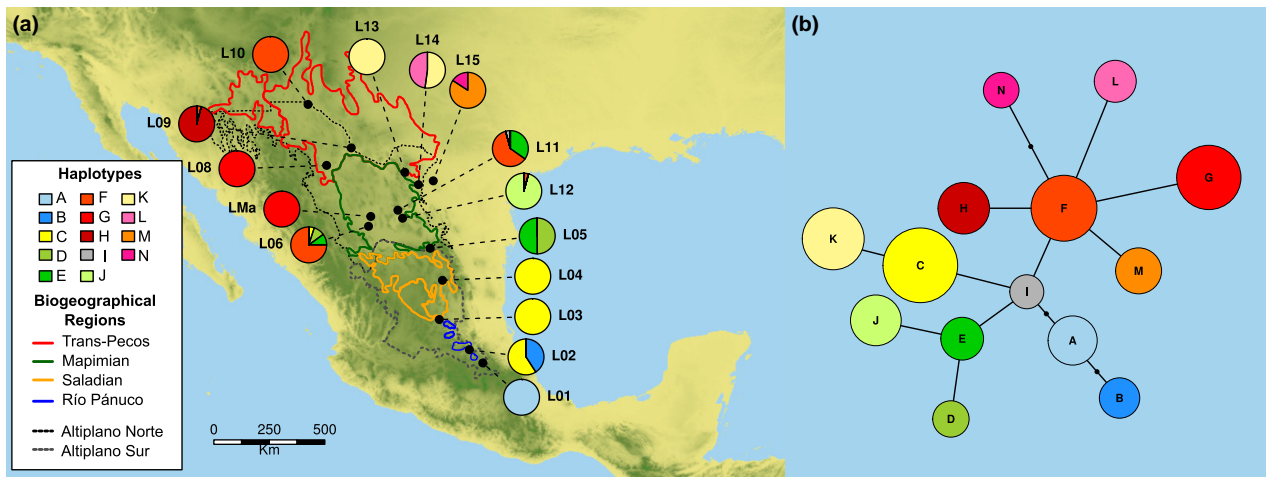


Figure 1 (a) Geographical distribution and frequency of *Agave lechuguilla* haplotypes for each sampled population and biogeographical region where the species occurs according to Morafka (1977, solid lines) and Arriaga *et al.* (1997, dotted lines) and (b) minimum spanning network of *A. lechuguilla* haplotypes, where circle diameter is proportional to haplotype frequency.

and DNASP 5.10 (Librado & Rozas, 2009) respectively. Mismatch distributions for the observed and expected distributions under pure demographic expansion were calculated in ARLEQUIN 3.5.1.3. To validate the fit of the models, the sum of squared deviations (SSD; Schneider & Excoffier, 1999) between the observed and expected distribution as well as the raggedness index (*Rd*) of the observed distribution were obtained.

The expansion time was estimated from the mismatch distribution using the tau statistic, $\tau = 2uT$, and translated into absolute time in years using the equation $T = \tau (2u)^{-1}$, where $u = \mu kg$, μ is the substitution rate in substitutions per site per year, k is the average sequence length of the DNA region, and g is the generation time in years (Harpending, 1994). Substitution rates of 1.1×10^{-9} and 1.6×10^{-9} substitutions per site per year were used based on the minimum and maximum estimates for the maize/wheat chloroplast genes in Wolfe *et al.* (1987). An average generation time of 15 years was used for *A. lechuguilla*, as a value intermediate between 10 and 35 years.

To describe the behaviour of effective population size (N_e) over time, a coalescence analysis based on a Bayesian skyline plot was performed in BEAST 1.8 (Drummond *et al.*, 2005). Five independent runs were conducted using the HKY substitution model and 10 million generations for each run, sampling every 1000 generations. A relaxed lognormal clock and a piecewise linear model were used. The time and effective population size values were transformed using the rate of 1.1×10^{-9} substitutions per site per year, as described above. Approximate effective sample sizes were calculated using TRACER 1.5.

Divergence times

BEAST was used to date the main divergence events in *Agave lechuguilla*. Sequences from various members of the

Agavoideae clade, including species of *Yucca* (28 GenBank accession numbers given in Table S3 in Appendix S1), were downloaded from NCBI for the chloroplast spacers analysed here (*psbJ-petA*, *3'rps16-5'trnK*, *rpl32-trnL* and *trnL-trnF*) as well as the genes for maturase K (*matK*), NADH dehydrogenase subunit J (*ndhJ*), RNA polymerase beta chain (*rpoB*) and RNA polymerase beta chain (*rpoC1*), and the *trnL-trnF* intergenic spacer. For each cpDNA region, the best model of sequence evolution was determined based on the Bayesian information criterion, implemented in jMODELTEST 2.1.4 (Darriba *et al.*, 2012), using a relaxed clock with a lognormal model and the Yule speciation process as the tree prior. One hundred million Markov chain Monte Carlo (MCMC) generations were run, sampling every 10,000 steps.

To calibrate the tree in years, two calibration points were used: (1) a uniform prior of 7–12 Ma to date the origin of the *Agave sensu lato* clade, in order to include the date of 8–10 Ma obtained by Good-Avila *et al.* (2006); and (2) a normal prior with a mean of 15.6 Ma and a standard deviation of 1.4 Myr (12.86–18.34 Ma) to date the origin of the *Yucca* clade, as provided by the fossil record (Tidwell & Parker, 1990). The final maximum-clade-credibility tree was calculated with a 10% burn-in and a 0.5 posterior limit using TREEANNOTATOR 1.6.1.

Ecological niche model

An ecological niche model (ENM) was produced for the species and projected onto environmental conditions of the Last Interglacial period (LIG, *c.* 120–140 ka) and the Last Glacial Maximum (LGM, *c.* 21 ka) using MAXENT 3.3.3e (Phillips *et al.*, 2006). We used 19 bioclimatic layers from WorldClim database and six topographical layers from the USGS (see Methods S2 in Appendix S1 for the complete procedure).

To identify stable climatic areas or refugia, the ENM of *A. lechuguilla* was projected onto the LGM and LIG periods,

in addition to the current model. A sum of the binomial raster layers was then calculated for each period (current, LGM and LIG).

Finally, the predicted logistic value of the current model was obtained as an estimate of the relative environmental suitability for the species of a site compared to another site (Elith *et al.*, 2011). This value was used to test for correlation with genetic diversity values and the latitudinal position of the data using the `stats` package in R. Bioclimatic variable values were also obtained for all the pixels located within a radius of 2500 m of each population's coordinates to describe the area's general conditions at the different modelled times.

Approximate Bayesian computation

An approximate Bayesian computation (ABC) approach was used to test for two possible dates of the last population expansion event (LGM population expansion vs. LIG population expansion). `DIYABC 2.0.3` (Cornuet *et al.*, 2014) was used to generate six million simulated data sets with the same number of gene copies and loci as the observed data. For each simulated data set, the program estimated 22 summary statistics (including the number of haplotypes, number of segregating sites, mean pairwise differences and the number of paired haplotypes), which were compared with the values estimated from the observed data.

Simulated scenarios consisted of an initial divergence in four different lineages (haplogroups) t_1 generations ago with an increase in effective population size in each lineage or haplogroup over the LGM (Scenario 1) or the LIG (Scenario 2). Priors were given uniform distributions except for the times tested (LIG and LGM), which were given normal distributions (see Table S2 and Fig. S1 in Supporting Information). A uniform prior mean mutation rate ranging from 10^{-11} to 10^{-7} substitutions per site per year was used, assuming the HKY mutation model with 8% of invariant sites.

The posterior probability of each scenario was estimated by fitting a weighted logistic regression to the 1% of the simulated data sets closer to the observed data. To assess confidence in the chosen models, 500 pseudo-observed data sets were simulated for each scenario to estimate Type I and Type II error rates.

RESULTS

Genetic data analysis

Genetic diversity

The four chloroplast regions had a total length of 3378 bp: *psbJ-petA*, 1113 bp; *3'rps16-5'trnK*, 679 bp; *rpl32-trnL*, 652 bp; *trnL-trnF*, 934 bp (see Table S4 and Table S5 in Appendix S1 for sequences and haplotype frequencies). A large, 214-bp indel was detected in the *rpl32-trnL* region in 13 individuals. A total of 28 haplotypes were found when

indels were treated as a fifth character state, or 14 haplotypes when indels were treated as missing data (Table 1). To reduce the probability of homoplasy, the data that considered indels as missing data were used for all analyses.

Total haplotype diversity was high (Hd , 0.931), but average intrapopulation diversity was much lower (Hd , 0.24), indicating strong genetic differentiation among populations (Table 1).

Relationships among haplotypes

The network of 14 haplotypes was well resolved, with only three missing inferred ancestral mutations (Fig. 1b). Except for haplotype F, the most common haplotypes (C, G and K) were located at the tips of the network. The least common haplotype was I, located at the centre of the network and found in a single individual in population L11 (near to Cuatro Ciénegas valley in the state of Coahuila; Fig. 1a). Eight of the 14 haplotypes (A, B, H, I, J, L, M and N) were exclusive to one population, and almost half of the populations (L1, L3, L4, LMa, L8, L10 and L13) were fixed for a particular haplotype (Fig. 1b; Table S5 in Supporting Information S1).

The network showed four main lineages or haplogroups around the rare haplotype I: (1) the northern haplogroup, comprising haplotype F and the haplotypes surrounding it (haplotypes G, H, L, M and N), with a northern geographical distribution restricted to the *altiplano norte*; (2) the southern haplogroup, including haplotypes A and B, with a distribution restricted to the southern Río Pánuco region; (3) the central haplogroup, comprising haplotypes D, E and J, found in the Mapimian region; and (4) the north-central haplogroup, comprising haplotypes C and K, spanning the south-central and northern areas of the species' distribution in the Saladan and Trans-Pecos regions (Fig. 1b).

Population structure

A permutation test on ordered versus unordered haplotypes showed strong structure in both ordered (N_{ST} , 0.814; S.E., 0.072) and unordered (G_{ST} , 0.780; S.E., 0.069) alleles, but the differences were not significant ($P > 0.05$), indicating a lack of phylogeographical signal. Accordingly, the Mantel test also showed no IBD (r^2 , 0.12; P , 0.18).

The analysis of population structure performed with `BAPS` showed that the optimal partition consisted of five genetic clusters (log-likelihood, -2797.19), recovering the same structure as that observed in the haplotype network, but separating the two most distant haplotypes of the north-central haplogroup into two different groups (Figure S2 in Appendix S1).

Demographic analysis

A sudden demographic expansion was detected in the southern haplogroup through the raggedness value ($P > 0.05$; Table 1) as well in the north-central and central haplogroups

Table 1 Estimates of genetic diversity and demographic parameters for *Agave lechuguilla* populations and haplogroups in the Chihuahuan Desert, Mexico.

Population	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>h</i> *	<i>Hd</i> (SE)	π (SE)	θ_w (SE)	<i>D</i>	<i>F_S</i>	τ	(95% CI)	SSD	<i>Rd</i>	<i>T</i>	(95% CI)
L01 Pachuca	20	0	1	1	0.000	(0.00000)	(0.000000)	0.000000	—	—	—	—	—	—	—
L02 Zimapán	22	5	2	2	0.788	(0.009)	(0.000106)	0.000406	2.51*	6.675*	10.9	(0.000–99.916)	0.155^{n.s.}	0.202*	(0.00–895.256.71)
L03 Zaragoza	20	0	2	1	0.000	(0.00000)	(0.000000)	0.000000	—	—	0.8	(0.312–1.408)	0.028^{n.s.}	0.279^{n.s.}	(2800.03–12.617.60)
L04 Matehuala	18	1	2	1	0.503	(0.015)	(0.000035)	0.000086	1.38 ^{n.s.}	1.335 ^{n.s.}	0.8	(0.191–1.439)	0.023^{n.s.}	0.253^{n.s.}	(1715.05–12.897.60)
L05 Saltillo	4	1	2	2	0.667	(0.102)	(0.000111)	0.000161	1.63 ^{n.s.}	0.540 ^{n.s.}	3.6	(0.000–6.281)	0.334*	1.00^{n.s.}	(0.00–56,280.58)
L06 Bermejillo	20	4	5	4	0.511	(0.029)	(0.000053)	0.000333	–0.27 ^{n.s.}	0.039 ^{n.s.}	0.0	(0.000–0.184)	0.323*	0.251^{n.s.}	(0.00–1644.98)
LMa Mapimí	18	0	1	1	0.000	(0.00000)	(0.000000)	0.000000	—	—	—	—	—	—	—
L08 Aldama	21	0	1	1	0.000	(0.00000)	(0.000000)	0.000000	—	—	—	—	—	—	—
L09 Ojinaga	24	1	2	2	0.083	(0.015)	(0.000025)	0.000079	–1.16 ^{n.s.}	–1.028 ^{n.s.}	3.0	(0.705–3.000)	0.010^{n.s.}	0.854^{n.s.}	(6317.58–26,880.28)
L10 Cd. Juárez	10	0	1	1	0.000	(0.00000)	(0.000000)	0.000000	—	—	—	—	—	—	—
L11 La Naval	23	2	5	3	0.715	(0.012)	(0.000048)	0.000160	1.77 ^{n.s.}	1.294 ^{n.s.}	6.7	(0.000–59.717)	0.066^{n.s.}	0.139^{n.s.}	(0.00–535.068.01)
L12 Australia	23	3	2	2	0.087	(0.016)	(0.000078)	0.000240	–1.73 ^{n.s.}	0.402 ^{n.s.}	3.0	(0.641–3.000)	0.011^{n.s.}	0.848^{n.s.}	(5740.01–26,880.28)
L13 La Peña	24	0	1	1	0.000	(0.00000)	(0.000000)	0.000000	—	—	—	—	—	—	—
L14 Muzquiz	23	5	2	2	0.522	(0.007)	(0.000101)	0.000401	2.71*	6.944*	0.0	(0.000–0.000)	0.544*	0.773^{n.s.}	(0.00–0.00)
L15 Allende	19	3	2	2	0.281	(0.027)	(0.000252)	0.000254	–0.05 ^{n.s.}	2.452 ^{n.s.}	3.0	(0.449–3.000)	0.108*	0.674^{n.s.}	(4025.05–26,880.28)
Haplogroups:															
North	133	7	10	6	0.829	(0.001)	(0.0000516)	0.000379	0.78 ^{n.s.}	1.812 ^{n.s.}	12.4	(4.264–16.922)	0.030*	0.066*	(38,202.87–151,621.60)
North-central	88	2	6	2	0.759	(0.003)	(0.000157)	0.000117	0.46 ^{n.s.}	0.742 ^{n.s.}	10.0	(0.086–62.969)	0.133^{n.s.}	0.179*	(89,600.92–770.03–564,205.78)
Central	39	4	8	4	0.667	(0.011)	(0.000251)	0.000278	0.88 ^{n.s.}	0.918 ^{n.s.}	4.7	(0.000–11.849)	0.161^{n.s.}	0.383*	(0.00–106,173.59)
South	29	2	4	2	0.500	(0.018)	(0.000265)	0.000151	1.53 ^{n.s.}	2.978 ^{n.s.}	0.0	(0.000–0.184)	0.337*	0.309^{n.s.}	(0.00–1644.98)
All data	289	18	28	14	0.931	(0.000)	(0.0000907)	0.000853	(0.0000893)						

n, sample size; *S*, number of segregating sites; *h*, number of haplotypes considering indels as a fifth state; *h**, number of haplotypes considering indels as missing data; *Hd*, haplotype diversity; π , nucleotide diversity; θ_w , Watterson estimator of theta (with standard error, SE, in parentheses); *D*, Tajima's *D*; *F_S*, Fu's *F_S*; τ , tau value with confidence intervals (CI; 5%–95%); SSD, difference in the sum of squares of the mismatch distribution (sudden expansion model); *Rd*, raggedness index (sudden expansion model); *T*, time of expansion in years (sudden expansion model) using $\mu = 1.1 \times 10^{-9}$. Values with demographic effect are marked in bold. n.s., not significant ($P > 0.05$); *, significant ($P < 0.05$).

through the sum of squared deviations (SSD) (Table 1). In these populations, and assuming a mutation rate of 1.1×10^{-9} site⁻¹ year⁻¹, expansion was estimated to have occurred in the Pleistocene. In contrast, the northern haplogroup showed no signal of demographic change (Table 1). The skyline plot of the whole species showed that it had not yet reached equilibrium, but revealed a tendency to a decrease in population size followed by a recent expansion to current conditions (Figure S3 in Appendix S1).

Divergence times

The chronogram of the most probable tree (Fig. 2) indicated that *A. lechuguilla* originated *c.* 4.46 Ma (95% HPD, 2.47–6.71 Ma) in the Neogene. It depicted the same groups as obtained in the minimum-spanning network and by BAPS. The northern haplogroup originated *c.* 2.6 Ma (95% HPD, 1.01–4.62 Ma) at the Neogene–Quaternary transition; it includes a clade, comprising haplotypes L and N and located in the north-eastern area, that diverged later, at around

0.87 Ma (95% HPD, 0.05–2.27 Ma). The other groups coalesced during the Pleistocene (Quaternary): the central haplogroup in the Mapimian region originated *c.* 1.51 Ma (95% HPD, 0.22–3.55 Ma); the southern haplogroup 1.09 Ma (95% HPD, 0.06–2.97 Ma), and the north-central haplogroup 0.93 Ma (95% HPD, 0.01–2.87 Ma).

Ecological niche analysis

The predictive performance of bioclimatic models was adequate (area under the curve of the receiver operating characteristic, AUC >0.980). The LIG model predicted the most reduced (*c.* 41,191 km²) and fragmented species distribution (Fig. 3), with six isolated areas along the base of the Sierra Madre Oriental. The LGM model predicted a distribution area of intermediate size (*c.* 299,968 km², seven times larger than that of the LIG), forming a continuous area that included the LIG areas as well as an expanded area in the north-west. The most extensive distribution was obtained using the present-day model (*c.* 774,277 km², 2.5 times

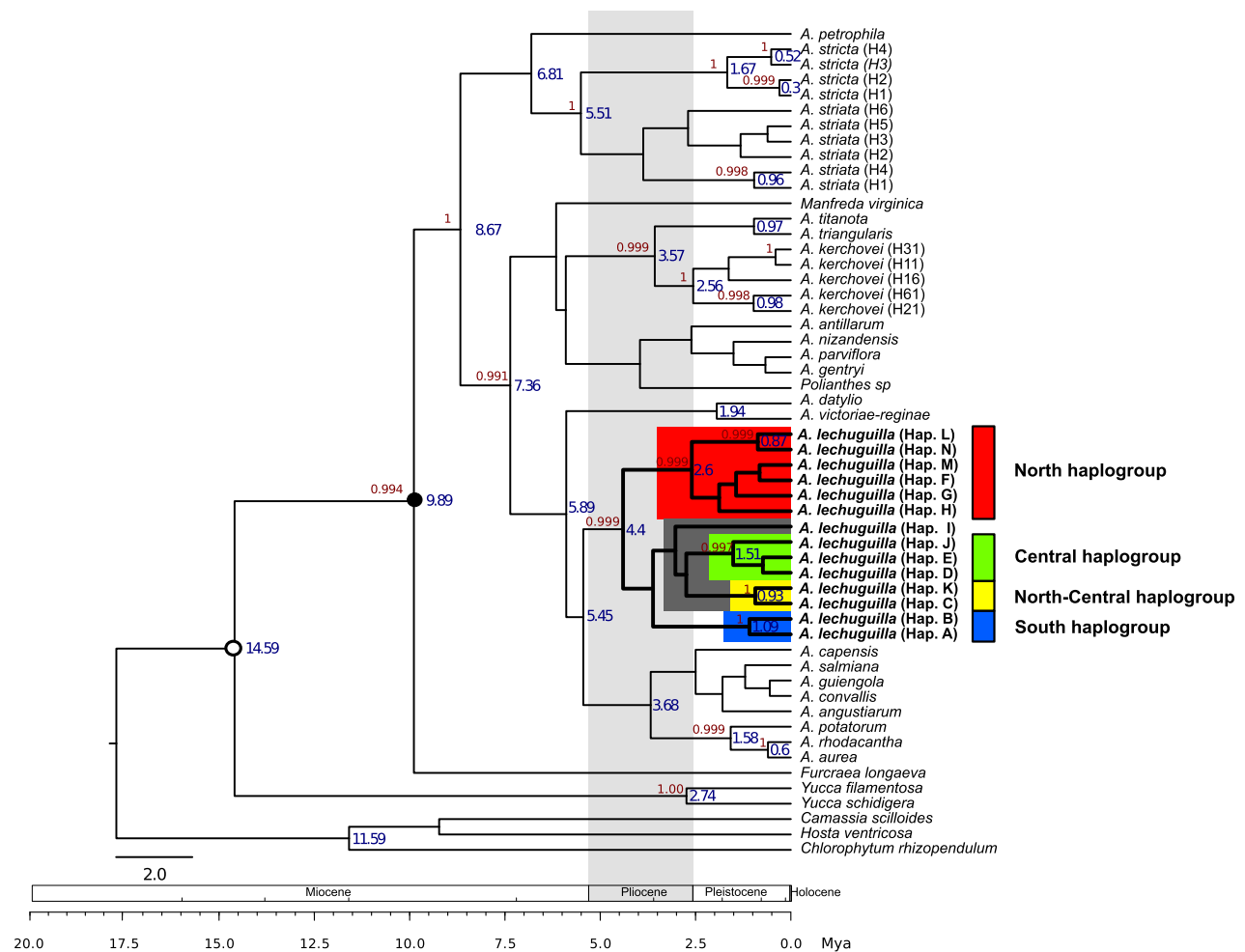


Figure 2 Chronogram of the Agavoideae subfamily constructed with BEAST. Posterior probabilities are shown above each branch (values below 0.9 not shown) and estimated ages are shown at nodes. The black and white points at nodes represent the calibration points. Boxes show the different *Agave lechuguilla* haplogroups.

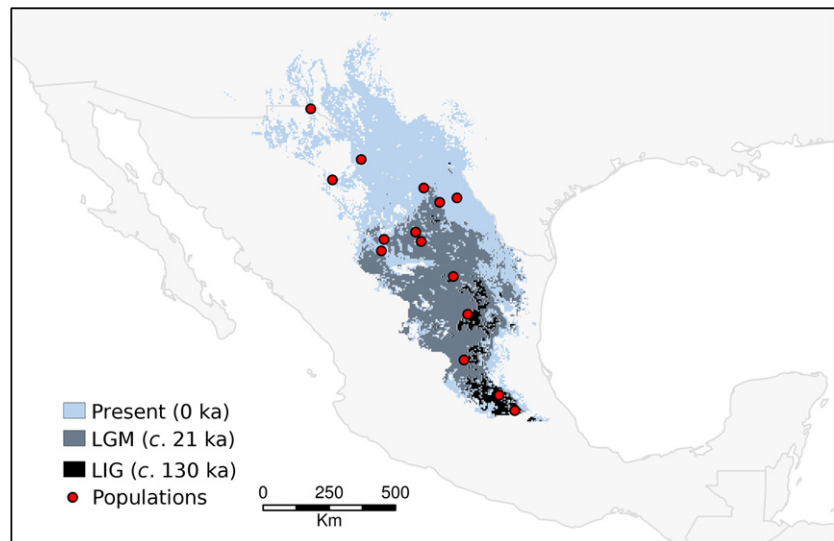


Figure 3 Ecological niche model for *Agave lechuguilla* in the Chihuahuan Desert at present (light blue) and projected to the LGM (c. 21 ka, dark grey) and LIG (c. 130 ka, black) climatic conditions. Red points show the location of the populations analysed.

larger than that of the LGM) and comprised all the pixels from the LGM model as well as a recently colonized north-western area.

An area was predicted with continuous presence of *A. lechuguilla* over the three periods (Fig. 4). This area of c. 35,145 km² had almost the same extent as that obtained for the LIG and showed a species distribution fragmented into the following populations along the base of the Sierra Madre Oriental: Zimapán–Metztlán, Sierra Gorda, Sierra de Álvarez, Sierra Plegada, Saltillo and Cuatro Ciénegas valley.

A significant correlation was detected between the predicted logistic value of the ENM and the chloroplast genetic diversity of *A. lechuguilla* in current ($r = 0.4258$, $P \ll 0.001$), LGM ($r = 0.4896$, $P \ll 0.001$) and LIG ($r = 0.3404$, $P \ll 0.001$) environmental conditions (Fig. 5). Genetic diversity was also correlated with latitude

($r = -0.46$, $P \ll 0.001$), with less variation towards the north (Fig. 5).

Approximate Bayesian computation

The posterior probability of the ABC model for the scenario of demographic expansion after the LGM (c. 21 kyr BP) was significantly higher (Table 2) than for the scenario of demographic expansion after the LIG (c. 120–140 kyr BP). The expansion time was estimated to be c. 19,200 years ago.

DISCUSSION

Our data support a Neogene origin for *A. lechuguilla*, with two ancient lineages formed in the biogeographical regions of *altiplano norte* and *altiplano sur*, congruent with the

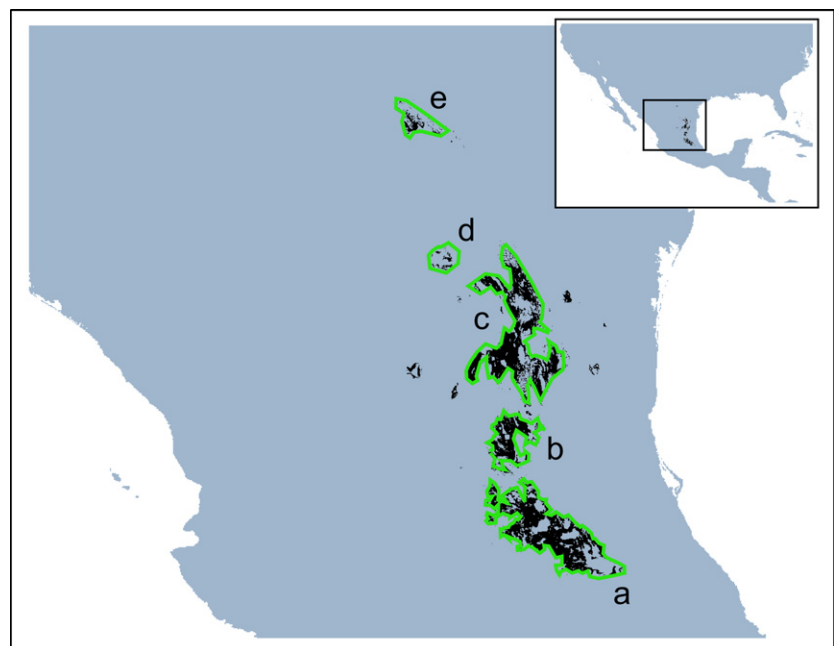


Figure 4 Pleistocene refugia for *Agave lechuguilla* (black area with green outline) in the Chihuahuan Desert over the LIG (c. 130 ka), LGM (c. 21 ka), and present. (a) Zimapán–Metztlán and Sierra Gorda; (b) Sierra de Álvarez; (c) Sierra Plegada; (d) Saltillo; (e) north of Cuatro Ciénegas.

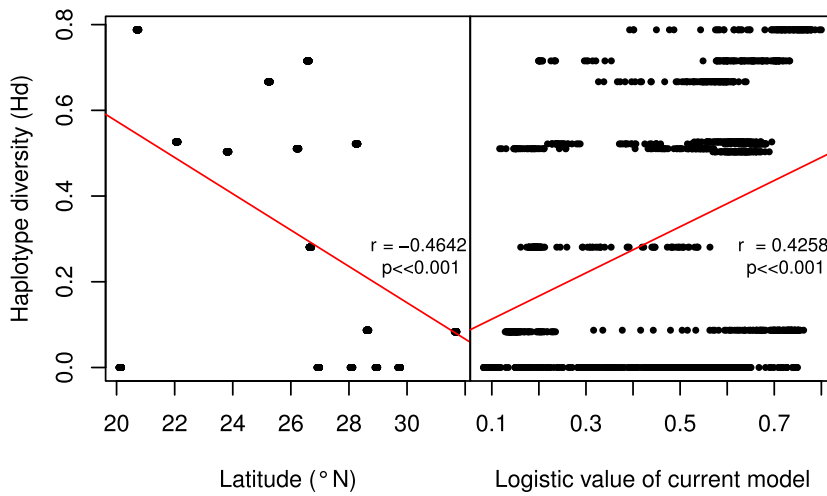


Figure 5 Correlation between haplotype diversity and latitudinal location (left) and haplotype diversity and logistic value of the ecological niche model for the current predicted population areas of *Agave lechuguilla* in the Chihuahuan Desert (right; all pixels are within a radius of 2500 m).

Table 2 Estimated time parameters and model confidence values from the approximate Bayesian computation (ABC) analysis of *Agave lechuguilla* in the Chihuahuan Desert using DIYABC.

	LGM expansion	LIG expansion
Posterior probability	0.9886 (0.9869, 0.9904)	0.0114 (0.0096, 0.0131)
Model performance		
PODs LGM expansion	0.85	0.17 (Type I error)
PODs LIG expansion	0.33 (Type II error)	0.67
Outlying summary statistics	6	7
Composite θ parameters ($N\mu$)		
N1	1.55×10^{-5} (1.25×10^{-5} , 3.03×10^{-5})	–
N2	2.64×10^{-4} (8.73×10^{-5} , 7.22×10^{-4})	–
N3	3.28×10^{-4} (1.02×10^{-4} , 9.23×10^{-4})	–
N4	1.77×10^{-4} (9.04×10^{-5} , 4.17×10^{-4})	–
N1past	2.68×10^{-4} (4.85×10^{-5} , 7.54×10^{-4})	–
N2past	3.46×10^{-5} (2.96×10^{-6} , 1.82×10^{-4})	–
N3past	9.91×10^{-4} (1.98×10^{-4} , 1.54×10^{-3})	–
N4past	3.02×10^{-4} (1.03×10^{-4} , 6.88×10^{-4})	–
Time parameters (generations)		
LIG		8420 (8070–8670)
LGM	1280 (1210–1380)	–
T_1	242,000 (140,000–448,000)	–

Posterior probabilities (using a logistic approach) are given with 95% confidence intervals. PODs LGM expansion: proportion of cases where each scenario was selected using 500 pseudo-observed data sets simulated under the LGM expansion scenario; PODs LIG expansion: proportion of cases where each scenario was selected using 500 pseudo-observed data sets simulated under the LIG expansion scenario. Median composite parameter estimates are given with 5% and 95% quantiles. Time parameters are given in generations.

divisions of the Chihuahuan Desert suggested by Arriaga *et al.* (1997). The data also suggest that Pleistocene climate changes had an important role in a second haplotype diversification event across the Chihuahuan Desert, which is consistent with the divisions suggested by Morafka (1977). The genetic data, ENM, demographic analyses and ABC simulations all support a recent expansion towards the north from southern LGM (Pleistocene) refugia located at the base of the Sierra Madre Oriental.

Genetic diversity and structure

Different studies have examined the population genetics of *Agave* using nuclear genes (reviewed in Eguiarte *et al.*, 2013).

This is, however, the first study to examine it with chloroplast data. Although it is difficult to compare studies using different markers, *Agave* nuclear data general show high levels of diversity (H_e , 0.05–0.39) and relatively low to moderate levels of structure (F_{ST} or G_{ST} , 0.05–0.27), as expected for such a recent and diverse group.

Agave lechuguilla showed relatively high levels of total chloroplast genetic variation, low average intrapopulation diversity and high levels of genetic structure ($G_{ST} = 0.780$), as could be expected under a refugial scenario. Similar chloroplast genetic diversity values were obtained for two perennial plants from xeric habitats in the Chihuahuan Desert: *Hunnemannia fumariifolia* (H_d , 0.947; Sosa *et al.*, 2009) and *Fouquieria shrevei* (H_d , 0.743; Aguirre-Liguori

et al., 2014). Furthermore, nuclear allozyme data showed that *A. lechuguilla* has higher genetic variation (H_e , 0.393; Silva-Montellano & Eguiarte, 2003b) than other *Agave* species (Eguiarte *et al.*, 2013), which is consistent with this species having one of the widest distribution areas of any *Agave* species, at more than 1500 km².

The genetic differentiation values obtained here are higher than reported from nuclear data (F_{ST} , 0.083; Silva-Montellano & Eguiarte, 2003b). This can be attributed to the gravitational dispersal of seeds, and thus of maternally inherited chloroplasts, being restricted compared to the dispersal of pollen by bats and other pollinators. In addition, as cpDNA reaches equilibrium faster, it has been reported to show stronger effects of genetic drift than nuclear data (Petit *et al.*, 2005).

The latitudinal gradient in the genetic diversity of *A. lechuguilla*, described by Silva-Montellano & Eguiarte (2003b) using a nuclear marker, was confirmed in this study by chloroplast markers. The higher genetic diversity of the southern populations than the northern ones can be explained by the existence of southern refugia from which populations expanded. Furthermore, the lack of IBD and phylogeographical structure can be explained by independent range shifts from several Pleistocene refugia, followed by secondary contact, as shown by the disjunct distribution of haplotypes C and K (north-central haplogroup).

Neogene origin

Our estimate of 9.89 Ma (95% HPD, 7.21–10.16 Ma) for the origin of *Agave sensu lato* agrees with the date of 8–10 Ma obtained by Good-Avila *et al.* (2006). Our estimated origin of *A. lechuguilla* is, however, older than the date of 2.5 Ma obtained by Good-Avila *et al.* (2006). The species appears to have originated in the Pliocene (late Neogene), *c.* 4.46 Ma (95% HPD, 2.47–6.71 Ma), and diversified into two clades (one consisting of the northern haplogroup and the other containing the other haplogroups) shortly after. These clades are partly congruent with the biogeographical areas of the *altiplano norte* (north haplogroup) and *altiplano sur* (central, north-central and southern haplogroups) suggested by Arriaga *et al.* (1997).

Over the Neogene, atmospheric CO₂ concentrations and air temperature both decreased and the North American Cordillera rose, doubling in size over the last 15 Myr, more rapidly from 7 Ma to 5 Ma (Raymo & Ruddiman, 1992). These events created geographical barriers that increased aridity, promoting the formation of new habitats and arid deserts in North America (Wilson & Pitts, 2010; Bryson & Riddle, 2012; Loera *et al.*, 2012). Aridification provided new opportunities for colonization and allopatry, which resulted in speciation and adaptive radiations (Jaeger *et al.*, 2005; Castoe *et al.*, 2007; Bryson & Riddle, 2012; Hernández-Hernández *et al.*, 2014).

Decreased global atmospheric CO₂, and the concomitant increase in aridity (Petit *et al.*, 1999; Pearson & Palmer, 2000), has been suggested as the main process promoting the

expansion of plants with C₄ photosynthesis along the newly formed North American steppes and semidesert habitats (Axelrod, 1985; Arakaki *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2014). The ability of CAM plants such as *A. lechuguilla* to use water efficiently and maintain carbon gain under extreme water stress seems to have represented a clear adaptive advantage for expanding and colonizing newly formed environments such as the Chihuahuan Desert (Eguiarte *et al.*, 2013; Hernández-Hernández *et al.*, 2014).

Pleistocene refugia

Our data suggest that the current *A. lechuguilla* haplotypes differentiated during the late Neogene and the Pleistocene. Over these periods, arid-adapted species decreased their distributional areas and population sizes and became isolated into smaller populations or refugia, increasing the population structure. When environmental conditions became favourable, these isolated populations came into contact, preventing speciation but increasing genetic variation (Sosa *et al.*, 2009; Wilson & Pitts, 2010, 2012; Gámez *et al.*, 2014).

The Pleistocene was an important diversification period for *A. lechuguilla* and other agaves. The first diversification signal was found in the northern haplogroup, in the *altiplano norte*, at the Pliocene–Pleistocene transition (*c.* 2.6 Ma). This date is consistent with the first and most widespread Pliocene glaciation in western North America, the late Gauss (2.9–2.58 Ma; Richmond & Fullerton, 1986). Throughout this period, low temperatures could have promoted range fragmentation in *A. lechuguilla* and the isolation of populations in different refugia, where they survived and later differentiated into the haplotypes found in the *altiplano norte* (Trans-Pecos and Mapimian regions). The division between the central and north-central haplogroups corresponds to the limit between the *altiplano norte* (Mapimian) and *altiplano sur* (Saladian). Other arid-adapted species have shown genetic differentiation patterns congruent with our results (Castoe *et al.*, 2007; Bryson & Riddle, 2012; Loera *et al.*, 2012).

The second and third events of lineage divergence coincide with two early Pleistocene interglacial periods when *A. lechuguilla* populations could have come into contact after periods of isolation. The second event (*c.* 1.5 Ma) occurred in the central haplogroup, located in the Mapimian region of the *altiplano norte*, and coincides with the interglacial period of the Pre-Illinoian H stage (between 1.54 and 1.33 Ma; Rutter *et al.*, 2012). The third event (1.09 and 0.93 Ma in the north-central and southern haplogroups respectively) occurred in the Río Pánuco relict desert region and coincides with the end of upper Matuyama glaciation (Morafka, 1977; Rutter *et al.*, 2012). These events are consistent with the regional divisions suggested by Morafka (1977).

LIG refugia and LGM expansion

Agave lechuguilla experienced its greatest range contraction during the LIG, with a later expansion to northern areas over

the LGM. These range dynamics are supported by the gradient of genetic diversity showing higher diversity at southern latitudes, the demographic expansion signal found in the South, Central and North-central haplogroups, and the ENM. The ABC model also suggests a higher probability of population expansion in the LGM than in the LIG. The same pattern of range contraction during the LIG and population expansion over the Pleistocene and Holocene has been reported for other arid-adapted taxa (Jaeger *et al.*, 2005; Rebernick *et al.*, 2010; Castellanos-Morales *et al.*, 2016).

In the Chihuahuan Desert, the late Pleistocene was characterized by cool summers and mild, wet winters (Metcalfe, 2006). The Chihuahuan Desert was warmer and wetter in the LIG than it is today, with more rain in its coldest quarter (see Methods S3 and Figure S4 in Appendix S1). It was colder in the LGM than today, with a winter rain regime (Metcalfe, 2006). According to our data, the populations of *A. lechuguilla* that survived the LIG did so in areas that represent the species' maximum range contraction, where they found shelter from the warm and humid conditions. During the LGM, the Chihuahuan Desert's climate became drier and colder than during the LIG; *A. lechuguilla* started expanding to the north, and populations became more connected. After this Last Glacial Period, favourable environmental conditions allowed *A. lechuguilla* to widen its distribution and increase the connectivity between its populations even more.

According to ENM, there have been three large continuous areas and two small, isolated areas with adequate environmental conditions for *A. lechuguilla* for the last 130 kyr (Fig. 4). As in Gavin *et al.* (2014), these areas were defined here as Quaternary refugia for *A. lechuguilla* in the Chihuahuan Desert, that is, locations where the taxon has survived periods of regionally adverse climate. These areas coincide with the following current localities: (1) the area of Zimapán–Metztlán–Sierra Gorda de Querétaro–Cadereyta, in the states of Hidalgo and Querétaro (populations L01 and L02 in the Río Pánuco region); (2) Sierra de Álvarez, state of San Luis Potosí (population L03, also in the Río Pánuco region); (3) Sierra Plegada, state of Nuevo León (population L04 in the Saladian region); (4) south of Saltillo, state of Coahuila (population L05); and (5) north of Cuatro-Ciénegas, state of Coahuila (between populations L11 and L14 in the Mapimian region), the last of these being the most isolated area. Another small area north of Big Bend National Park, USA, was found to be a refugium during the LIG and current times. All these areas have been previously identified as having high species diversity and endemism (Hernández *et al.*, 2001) and as possible refugia for high-latitude species (Lanner & Van Devender, 1981; Van Devender & Burgess, 1985; Castoe *et al.*, 2007; Sosa *et al.*, 2009; Rebernick *et al.*, 2010; Wilson & Pitts, 2012).

Fossil data from packrat (*Neotoma*) middens collected in the northern Chihuahuan Desert, with radiocarbon dates associated with the late Pleistocene and the Holocene, confirm the presence of *A. lechuguilla* at two sites: the Rio Grande Village (Big Bend National Park) and Bolsón de Mapimí–Cuatro Ciénegas (Meyer, 1973; Betancourt

et al., 1990; Minckley & Jackson, 2007). No fossil records from packrat middens are known from the southern regions of the Chihuahuan Desert (Betancourt *et al.*, 1990).

The areas with the highest environmental suitability for *A. lechuguilla* over the three periods were significantly correlated with high levels of chloroplast genetic variation, suggesting that the identified refugia did indeed serve as reservoirs of genetic diversity.

Populations of *Agave lechuguilla* expanded from these areas and experienced secondary contact until the late Holocene (less than 3000 years ago), when populations in the last northern refugia started to expand, recolonizing the northern area of the species' current distribution. This pattern of southern refugia and recolonization towards the north has been reported for other species inhabiting arid lands of North America (Rebernick *et al.*, 2010; Wilson & Pitts, 2010; Castellanos-Morales *et al.*, 2016).

We are aware of the limitations of using uniparental molecular markers. Similar patterns of genetic structure and diversity were, however, obtained by Silva-Montellano & Eguiarte (2003a,b) using nuclear isozymes. Moreover, the fine resolution achieved in this study allows us to make historical inferences about *A. lechuguilla*.

Agave lechuguilla is an important and characteristic element of the Chihuahuan Desert biota, endemic to this area. Its evolutionary history can therefore be expected to reflect the patterns that have been described for other elements of this biota. In this sense, the divergence of the species' northern haplogroups over the late Neogene is consistent with the division of the Chihuahuan Desert into the *altiplano norte* and *altiplano sur* regions proposed by Arriaga *et al.* (1997), and could relate to ancient events of intense geomorphological and climatic changes associated with the secondary uplift of North America, which affected a large part of the Chihuahuan Desert biota. The diversification of current *A. lechuguilla* haplotypes is consistent with the regional divisions proposed by Morafka (1977) and could reflect the contraction–expansion dynamics of the Chihuahuan Desert over the Pleistocene. These biogeographical patterns should thus be tested with other taxa from the Chihuahuan Desert.

Our analysis showed that the history of *A. lechuguilla* is congruent with the geological and climatic events that occurred over the last 5 Myr in the Chihuahuan Desert. The origin of the species coincides with the Neogene decrease in global atmospheric CO₂ and the secondary uplift of North America. Chloroplast data also showed strong structure and a demographic history that appears to have been produced by complex and diverse expansion–contraction events over the last 2.5 Myr in the Chihuahuan Desert. During this time, the different populations of *A. lechuguilla* retreated into different refugia, where they diverged from each other. Over the Neogene, Pleistocene and Holocene, the Chihuahuan Desert has undergone a complex geological and climatic history, generating a wide set of conditions at the local and regional levels (at least from the Miocene) that have promoted climatic niche evolution and population diversification.

ACKNOWLEDGEMENTS

This paper forms part of the doctoral research conducted by Enrique Scheinvar, who thanks the Doctorado en Ciencias Biomédicas and, especially, the Universidad Nacional Autónoma de México, and acknowledges the scholarship provided by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (grant no. 168429). This project was supported by grants from the CONACyT (CB2011/167826 and SEP 2004-C01-46475-Q) and PAPIIT-DGAPA, UNAM (IN202712 and IN224309-3). The authors thank James H. Leebens-Mack at the University of Georgia for providing the chloroplast sequence used to identify variable regions; Isabelle Gamache, Ph.D. translator, for her professional and rigorous revision of the manuscript and for her stylistic and grammatical corrections; Laura Espinosa, Manuel Rosas, Alejandra Vázquez-Lobo and Silvia Barrientos for laboratory support; Jonas Aguirre, Natalia Martínez and Celeste Rives for academic discussions and field assistance; Arturo Silva and grants from the PAPIIT-DGAPA (IN211997) and CONACYT (27983) for the collected samples. We are also grateful to Jaime Gasca, Alejandra Moreno-Letelier and Lev Jardón for constructive comments on and for reviewing of the manuscript. Thank you to Camilo and Luciana Scheinvar for bringing motivation and happiness of life.

REFERENCES

- Aguirre-Liguori, J.A., Scheinvar, E. & Eguiarte, L.E. (2014) Gypsum soil restriction drives genetic differentiation in *Fouquieria shrevei* (Fouquieriaceae). *American Journal of Botany*, **101**, 730–736.
- Arakaki, M., Christin, P.-A., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R.M., Spriggs, E., Moore, M.J. & Edwards, E.J. (2011) Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **108**, 8379–8384.
- Arriaga, L.C., Aguilar, D., Espinosa-Organista, R. & Jiménez, R. (1997) *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*. Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), Mexico City.
- Axelrod, D.I. (1948) Climate and evolution in western North America during Middle Pliocene time. *Evolution*, **2**, 127–144.
- Axelrod, D.I. (1985) Rise of the grassland biome, central North America. *Botanical Review*, **51**, 163–201.
- Betancourt, J.L., Van Devender, T.R. & Martin, P.S. (1990) *Packrat middens: the last 40,000 years of biotic change*. University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- Bryson, R.W. & Riddle, B.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.
- Castellanos-Morales, G., Gámez, N., Castillo-Gámez, R.A. & Eguiarte, L.E. (2016) Peripatric speciation of an endemic species driven by Pleistocene climate change: the case of the Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **94**, 171–181.
- Castoe, T.A., Spencer, C.L. & Parkinson, C.L. (2007) Phylogeographic structure and historical demography of the western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*): a perspective on North American desert biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **42**, 193–212.
- Clement, M., Posada, D. & Crandall, K.A. (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, **9**, 1657–1659.
- Corander, J. & Tang, J. (2007) Bayesian analysis of population structure based on linked molecular information. *Mathematical Biosciences*, **205**, 19–31.
- Cornuet, J.-M., Pudlo, P., Veysier, J., Dehne-Garcia, A., Gautier, M., Leblois, R., Marin, J.-M. & Estoup, A. (2014) DIYABC v2.0: a software to make approximate Bayesian computation inferences about population history using single nucleotide polymorphism. DNA sequence and microsatellite data. *Bioinformatics*, **30**, 1187–1189.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada, D. (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, **9**, 772.
- Doyle, J.J. (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, **19**, 11–15.
- Drummond, A.J., Rambaut, A., Shapiro, B. & Pybus, O.G. (2005) Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 1185–1192.
- Eguiarte, L.E., Aguirre-Planter, E., Aguirre, X., Colín, R., González, A., Rocha, M., Scheinvar, E., Trejo, L. & Souza, V. (2013) From isozymes to genomics: population genetics and conservation of *Agave* in México. *Botanical Review*, **79**, 483–506.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E. & Yates, C.J. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, **17**, 43–57.
- Excoffier, L. & Lischer, H.E.L. (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.
- Gámez, N., Escalante, T., Espinosa, D., Eguiarte, L.E. & Morrone, J.J. (2014) Temporal dynamics of areas of endemism under climate change: a case study of Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography*, **41**, 871–881.
- Gándara, E. & Sosa, V. (2014) Spatio-temporal evolution of *Leucophyllum pringlei* and allies (Scrophulariaceae): a group endemic to North American xeric regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **76**, 93–101.
- Gavin, D.G., Fitzpatrick, M.C., Gugger, P.F. *et al.* (2014) Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist*, **204**, 37–54.
- Gentry, H.S. (1998) *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press, Tucson, AZ.

- Good-Avila, S., Souza, V., Gaut, B.S. & Eguiarte, L.E. (2006) Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **24**, 9124–9129.
- Harpending, H.C. (1994) Signature of ancient population growth in a low resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Human Biology*, **66**, 591–600.
- Hernández, H.M., Gómez-Hinostrosa, C. & Bárcenas, R.T. (2001) Diversity, spatial arrangement, and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot-spot in the Chihuahuan Desert. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 1097–1112.
- Hernández-Hernández, T., Brown, J.W., Schlumpberger, B.O., Eguiarte, L.E. & Magallón, S. (2014) Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytologist*, **202**, 1382–1397.
- Hewitt, G.M. (2004) Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **359**, 183–195.
- Jaeger, J.R., Riddle, B.R. & Bradford, D.F. (2005) Cryptic Neogene vicariance and Quaternary dispersal of the red-spotted toad (*Bufo punctatus*): insights on the evolution of North American warm desert biotas. *Molecular Ecology*, **14**, 3033–3048.
- Lanner, R.M. & Van Devender, T.R. (1981) Late Pleistocene piñon pines in the Chihuahuan Desert. *Quaternary Research*, **15**, 278–290.
- Librado, P. & Rozas, J. (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, **25**, 1451–1452.
- Loera, I., Sosa, V. & Ickert-Bond, S.M. (2012) Diversification in North America arid lands: niche conservatism, divergence and expansion of habitat explain speciation in the genus *Ephedra*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **65**, 437–450.
- Metcalf, S.E. (2006) Late Quaternary environments of the northern deserts and central trans-volcanic belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **93**, 258–273.
- Meyer, E.R. (1973) Late Quaternary paleoecology of the Cuatro Ciénegas Basin, Coahuila, México. *Ecology*, **54**, 982–995.
- Minckley, T.A. & Jackson, S.T. (2007) Ecological stability in a changing world? Reassessment of the palaeoenvironmental history of Cuatrociénegas, Mexico. *Journal of Biogeography*, **35**, 188–190.
- Morafka, D.J. (1977) *A biogeographical analysis of the Chihuahuan Desert through its herpetofauna*. Junk Publishers, The Hague.
- Olson, D.M. & Dinerstein, E. (2002) The Global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **89**, 199–224.
- Paradis, E. (2010) pegas: an R package for population genetics with an integrated-modular approach. *Bioinformatics*, **26**, 419–420.
- Pearson, P.N. & Palmer, M.R. (2000) Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature*, **406**, 695–699.
- Petit, J.R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N.I., Barnola, J.-M., Basile, I., Bender, M., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V.M., Legrand, M., Lipenkov, V.Y., Lorius, C., Pépin, L., Ritz, C., Saltzman, E. & Stievenard, M. (1999) Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, **399**, 429–436.
- Petit, R.J., Duminil, J., Fineschi, S., Hampe, A., Salvini, D. & Vendramin, G.G. (2005) Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology*, **14**, 689–701.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.
- Pons, O. & Petit, R.J. (1996) Measuring and testing genetic differentiation with ordered *versus* unordered alleles. *Genetics*, **144**, 1237–1245.
- R Core Team (2012) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raymo, M.E. & Ruddiman, W.F. (1992) Tectonic forcing of late Cenozoic climate. *Nature*, **359**, 117–122.
- Rebernick, C.A., Schneeweiss, G.M., Bardy, K.E., Schönswetter, P., Villaseñor, J.L., Obermayer, R., Stuessy, T.F. & Weiss-Schneeweiss, H. (2010) Multiple Pleistocene refugia and Holocene range expansion of an abundant southwestern American desert plant species (*Melampodium leucanthum*, Asteraceae). *Molecular Ecology*, **19**, 3421–3443.
- Richmond, G.M. & Fullerton, D.S. (1986) Summation of Quaternary glaciations in the United States of America. *Quaternary Science Reviews*, **5**, 183–196.
- Rutter, N., Coronato, A., Helmens, K., Rabassa, J. & Zárata, M. (2012) *Glaciations in North and South America from the Miocene to the Last Glacial Maximum: comparisons, linkages and uncertainties*. SpringerBriefs in Earth System Sciences. Springer, Dordrecht.
- Schneider, S. & Excoffier, L. (1999) Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA. *Genetics*, **152**, 1079–1089.
- Shaw, J., Lickey, E.B., Schilling, E.E. & Small, R.L. (2007) Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany*, **94**, 275–288.
- Silva-Montellano, A. & Eguiarte, L.E. (2003a) Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity. *American Journal of Botany*, **90**, 377–387.

- Silva-Montellano, A. & Eguiarte, L.E. (2003b) Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. II. Genetic variation, differentiation, and inbreeding estimates. *American Journal of Botany*, **90**, 700–706.
- Soltis, D.E., Morris, A.B., McLachlan, J.S., Manos, P.S. & Soltis, P.S. (2006) Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology*, **15**, 4261–4293.
- Sosa, V., Ruiz-Sanchez, E. & Rodriguez-Gomez, F.C. (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.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J. (1991) Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology*, **17**, 1105–1109.
- Tidwell, W.D. & Parker, L.R. (1990) *Protoyucca shadishii* gen. et sp. nov., an arborescent monocotyledon with secondary growth from the Middle Miocene of Northwestern Nevada, U.S.A. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **62**, 79–95.
- Van Devender, T.R. & Burgess, T.L. (1985) Late Pleistocene woodlands in the Bolson de Mapimi: a refugium for the Chihuahuan Desert Biota? *Quaternary Research*, **24**, 346–353.
- Wilson, J.S. & Pitts, J.P. (2010) Phylogeographic analysis of the nocturnal velvet ant genus *Dilophotopsis* (Hymenoptera: Mutillidae) provides insights into diversification in the Nearctic deserts. *Biological Journal of the Linnean Society*, **101**, 360–375.
- Wilson, J.S. & Pitts, J.P. (2012) Identifying Pleistocene refugia in North American cold deserts using phylogeographic

analyses and ecological niche modelling. *Diversity and Distributions*, **18**, 1139–1152.

- Wolfe, K., Li, W.-H. & Sharp, P.M. (1987) Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **84**, 9054–9058.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Appendix S1 Supplementary methods and results.

BIOSKETCH

Enrique Scheinvar is interested in population genetics and phylogeography, with a view to understand the historical diversification patterns of native Mexican biota, especially adaptive radiation in *Agave*. He is currently finishing his PhD in the Biomedical Sciences program at the UNAM, supervised by L.E.E.

Author contributions: E.S. and L.E.E. conceived the ideas, designed the study and wrote the manuscript; L.E.E. led the research team; E.S. collected new samples and obtained and analysed the data; N.G., a biogeographer, participated in the collection of new samples, analysed the niche modelling data and revised the manuscript; E.A.-P. and G.C.-M. participated in the laboratory work and in the analyses and revised several drafts of the manuscript.

Editor: Jim Provan

4.- PLEISTOCENE EFFECTS ON DISTRIBUTION AND DIVERSITY OF *AGAVE* IN MEXICO.

Enrique Scheinvar, Niza Gámez and Luis E. Eguiarte

INTRODUCTION

Understanding the mechanisms of diversification is a central problem in evolutionary ecology. Environmental variability is one of the most important drivers of genetic diversification and subsequent speciation because variable environments can allow different specialized genotypes to evolve and coexist (Ackermann & Doebeli, 2004).

Over time, as climates change, populations move, tracking the geographic extent of the environmental variables where they can survive (their fundamental niches), changing demographic parameters (population size, age structure, reproduction patterns), sometimes colonizing new areas, during which some populations may experience local extinction, or experience genetic change by adaptation or by genetic drift (Holt, 1990; Peterson et al., 2011). For populations to persist, local extinctions must be balanced by migration from other populations (Levins, 1969). This model refers to metapopulation dynamics, on which metapopulations are a collection of spatially delimited local populations, which are loosely connected by migration and isolated from the remainder of the species (Levins, 1970; Hanski & Gaggiotti, 2004).

Range shifts involve considerable demographic and genetic changes and provide opportunities for differentiation among local populations and for local adaptation to occur (Hewitt, 2004). When environmental conditions are not adequate for populations to persist, population sizes could be reduced to levels where effective population sizes are smaller than selection coefficients, and in such cases evolution would be dominated by genetic drift. Hence genetic variation within populations will decrease, and genetic differentiation among populations will increase. If isolation occurs for a long enough time, then speciation can occur. Alternatively, if environmental conditions change, allowing for population expansion and increasing connectivity and gene flow, then genetic variation will increase and the speciation process maybe inhibited.

Ecological niche modelling is one of the most robust and used methods to analyse diversity and change of environmental variables experienced by species (Soberón, 2010). This approximation has undergone a tremendous growth in the last years, showing to be robust. For instance, it has been used to determine the distribution of species of different groups of animals and plants (Peterson et al., 2002), to predict the current and past distribution of several biological groups (Martinez-Meyer & Peterson, 2006; Hufford et al., 2012; Ramírez-Barahona y Eguiarte, 2013; Scheinvar et al., 2017), to design conservation strategies (Castellanos-Morales et al., 2016a), to model disease distributions and risks (González et al., 2010), to test ecological differentiation (Moreno-Letelier et al., 2014), to predict genetic diversity of species (Lira-Noriega & Manthey, 2014) or to predict the species abundance (Martínez-Meyer et al., 2012). Martinez-Meyer and co-workers, had demonstrated strong negative correlation between population abundance and ecological distance in multiple taxa using ecological niche modelling and ecological data, so sites with optimal predicted niche conditions support many more individuals (Martínez-Meyer et al., 2012; Tôrres et al., 2012).

The factors that determine species distributions can be analysed as the intersection between three elements: 1) the environmental conditions that allow populations to grow, 2) the biotic interactions or the relationships with resources that allow population growth, and 3) the total space that the populations have been able to occupy during a relevant period of time (historically possible) (Soberón, 2010). The intersection between the first two elements (environmental and biotic factors) represents the area that could be potentially invaded, and the intersection between the three elements represents the real current distribution area of a species (Soberón, 2010).

Agave species are typical components of the arid and semiarid environments of North America, including Mexico. It is a very diverse group with more than 250 species as it phylogenetically includes the genera *Manfreda*, *Polianthes* and *Prochnyanthes*, sometimes this larger clade is called *Agave sensu lato* (Eguiarte et al., 2013) and almost 75% of the species are distributed in México and most (ca. 69%) are endemic to the country (García-Mendoza, 2004; Eguiarte et al., 2013). Phylogenetic and molecular clock analyses indicate an origin for all the genera of about 10 MY and with mean rate of diversification per million years of 0.32 (species/MY; Good-Avila, et al., 2006; Flores Abreu, 2007).

Rocha and Eguiarte (Rocha Munive et al., 2006; Eguiarte, 2013) associate this impressive radiation to the multiple aridity adaptations, that allowed the group to colonize the newly arid environments when desertification of North America occurred (8-15 MYA), coupled with remarkably

heterogeneous habitats throughout Mexico acting as natural barriers to gene flow (Rocha et al., 2006; Eguiarte, 2013).

Besides the current environmental change driven by human activities, the last most intense environmental changes were those that occurred over the climatic oscillations of the Pleistocene. Over this period, the Arctic ice cap advanced and retrated several times, influencing ocean currents and global wind patterns, resulting in climate change over most of the world (Graham, 1999; Pielou, 2008). Accordingly, fossil and molecular data provide substantial evidence about changes in biota composition in different places due to Pleistocene climate changes (Betancourt et al. 1990; Angulo et al., 2017; Loera, Ickert-Bond & Sosa, 2017; Scheinvar et al., 2017).

In this work, we reconstruct the current, Last Glacial Maximum (LGM) and Last Inter Glacial (LIG) distributions of different *Agave* species, to infer the effect of climate change on these periods. Asuming a relationship between the environmental suitability and the abundance of species (Martínez-Meyer et al., 2012), we expect that expansion and contraction in the distributions of the *Agave* species could be associated to a metapopulations dynamic's. When the species distribution contract, their populations get isolated and could diverge by genetic drift; when the species distribution expand, it's populations get secondary contact, promoting local adaptation and strong natural selection, resulting on the increase of genetic diversity and diferentiation between populations.

MATERIALS AND METHODS

DATA SET

We constructed a dataset of presence records of all the *Agave* species included in different biological databases (GBIF, <http://data.gbif.org/>; REMIB, <http://conabio.gob.mx/>; UNIBIO, <http://unibio.unam.mx>) as well as personal observations. For each species we homogenized the species name, and validated each presence record using the description, map and distribution included in Gentry (1998). We removed all the presence records with uncertainty about their distributions. Species with less than 4 observations were eliminated. We obtained a database including 2,655 unique presence records representing 135 taxa (118 species and 17 subspecies) from the 153 *Agave* species described by Gentry (See [Table S1](#) in Supplementary one). From these, only 89 taxa had more than 4 observations, so the dataset included this 89 taxa.

NICHE RECONSTRUCTION

One implementation for niche reconstruction is the MAXENT program that uses observed presence data, and associates the spatial distribution to environmental conditions using machine-learning techniques, resulting in the estimation of the predicted suitability of conditions for the species on each pixel over a map (Phillips *et al.*, 2006).

To perform niche reconstruction for each species, 19 current bioclimatic layers were downloaded from the WorldClim 1.4 data set (Hijmans *et al.*, 2005) and six topographical layers from the HYDRO1k Elevation Derivative Database (available at <http://lta.cr.usgs.gov/HYDRO1K>). To project the ecological niche modelling (ENM) to past conditions, we used the last interglacial (LIG) model (c. 120,000–140,000 ka; Otto-Bliesner *et al.*, 2006) and the Last Glacial Maximum (LGM) model (c. 21,000 ka), based on the general circulation model CCSM (Collins *et al.*, 2006). For North American desert species, the MIROC and CCSM general circulation models have previously resulted in models of identical quality (Wilson & Pitts, 2012), but CCSM has already been widely used in the reconstruction of past distributions in this region, and considered in general an adequate model for the area (Martínez-Meyer & Peterson, 2006; Peterson & Nyári, 2007; Gámez *et al.*, 2014; Castellanos-Morales *et al.*, 2016b; Scheinvar *et al.*, 2017). For this reason we worked with CCSM. All current and past layers were resampled to the same projection and to a resolution of 30 arc-seconds (c. 1 km) with the RASTER R package (Hijmans, 2015).

To avoid model overfitting, for each species a principal components analysis was performed in R to identify highly correlated environmental layers for the area of interest. For each species, a subset of the less correlated layers was selected (commonality > 0.7 for the most representative and Spearman's rank correlation coefficient < 0.85 for the less correlated) from the first principal components, which represented at least 80% of the total variation.

For each *Agave* species with four or more presence record points, we performed two independent MAXENT 3.3.3e runs (Phillips *et al.*, 2006), one for each past projection layer. Each run was performed with 20 replicates using the logistic model without clamping or extrapolation, and 20% random test percentage by bootstrap. All the distribution models were evaluated using AUC scores.

To approximate the true spatial distribution of a species, and to incorporate the historical spatial component, the final average models were cropped using the limits of the basins in which there would

be at least one presence record. Basins represent an environmental independent factor limiting the dispersion of plants. In the microendemic species, we used the North American Basins layers (level 2 for species with wider distribution or level 3 for the narrower; **USGS: <https://nhd.usgs.gov>**).

The models were transformed into binomial ones, using an inferior limit of 10 percentile value from the environmental suitability of presence records; when the models had less than five presence records, instead of 10 percentile, we use as cut-off the minimum value of environmental suitability of the presence records.

For each modelled species, we identified areas with environmental stability over the LIG, LGM to current time and LGM to current time from the modelled binomial maps. For this, we constructed the map of the intersection of the current, LGM and LIG binomial model and the intersection of the LGM and current times for each species. To identify the areas with more stable environmental conditions, we performed the sum of all individual refugia for all species.

ENVIRONMENTAL DESCRIPTION

To describe the general conditions of the environmental conditions over *Agave* distributes, for each observed presence record in our database, we extracted the current environmental conditions from the layers of World Clim V. 1.4 (**Hijmans, et al., 2005**) at 30 ArcSec resolution (~1km) and from six topographical layers descriptors from the HYDRO1k Elevation Derivative Database from the USGS (available at: <http://lta.cr.usgs.gov/HYDRO1K>). The variables obtained for each observed presence record were, for each moth: average temperature (°C), total precipitation (mm) and maximum and minimum temperatures (°C), aspect, compound topographic index, flow accumulation, flow direction, slope and altitude.

DYNAMISM OF NICHE EXTENT

To obtain a measure of the geographical extent of the predicted niche, for each binomial *Agave* model, we counted the number of pixels with environmental suitability for each time (current, LIG and LGM). Then we calculated the rate of change between niche extension at two times: change of extension from LIG to LGM and from LGM to current using the formula: $N_T - N_{T-1}$ (where N is the number of pixels and T is the time considered). This formula gives positive values when the predicted niche area

increases between two modelled times and negative values when it reduces. According to this formula, all species were classified as having increased or decreased their niche geographical area from the LIG to LGM and as having increased or decreased its niche geographical area from the LGM to the current time.

To analyse geographic dynamics of the niche, we performed a principal component analyses with the current environmental conditions of the *Agave* species classified as increase or decrease in niche geographic extent over the two different periods of time (LIG to LGM and LGM to CURR).

AGAVE RICHNESS MAPS

To obtain a map of observed species richness for *Agave*, we used the unique observed presence record database and constructed a reference raster map of ~100km by ~100km. For each pixel, we counted the number of different species observed in the database. All calculations were performed using the RASTER R package.

To obtain a more detailed map, and to avoid the effects of the sampling bias on collected points, we obtained a second richness map (expected richness maps) using the modelled distribution of each species performed in MAXENT 3.3.3e. We obtained three expected richness maps as the sum of all individual binomial presence-absence models at present, LGM and LIG times. To compare the observed current richness map and the modelled current richness map, we performed a chi-square test between the maps.

RESULTS

NICHE MODELS AND RICHNESS MAPS

We obtained a total of 94 *Agave* species distribution models with AUC values up to 0.933 (except *A. toumeyana* with 0.791 and *A. parviflora* with 0.905). For each species, individual current, LGM and LIG models are in [supplementary one](#) and the AUC values and its threshold values are in [Table S1 of Supplementary two](#).

For the present, the richness map obtained with the observed presence data ([Fig 1a](#)) shows that the area with highest *Agave* diversity is the Tehuacán-Cuicatlán valley and the mountains of the state of

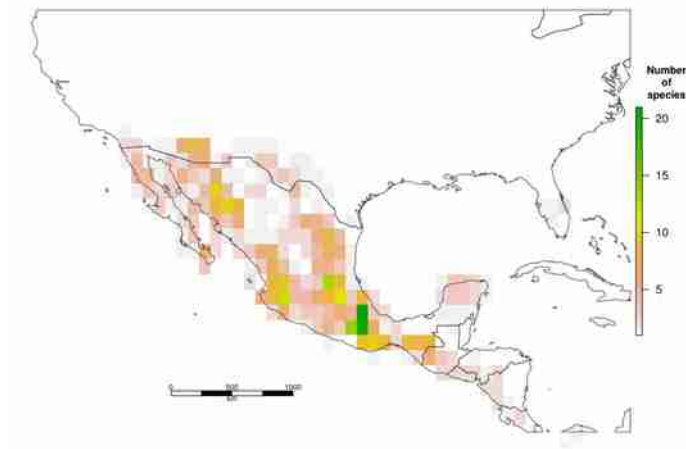
Oaxaca (20 spp.), The Mezquital Valley (13 spp.) the center of Jalisco State, the area of the Sierra Gorda in the intersection of the states of Queretaro, Guanajuato and San Luis Potosí, and in third place, the southern Sonoran desert.

The current modelled *Agave* richness map (**Fig. 1b**) shows *Agave* species ranging from southern California, Arizona, New Mexico and Texas throughout nearly all of Mexico and extending to southern Guatemala, El Salvador, Honduras and Nicaragua. We did not detect *Agave* species on the Gulf of Mexico slope at the Isthmus of Tehuantepec in the states of Veracruz, Tabasco, and Campeche. The chi-squared test between the observed and the modelled current richness maps showed non significant differences between the richness values obtained with point data or with the modelled data (Chi-squared=388.64, df=135, $p < 2.2e-16$). The most diverse area of *Agave* is located in the Tehuacán-Cuicatlán valley in the states of Oaxaca and Puebla with more than 19 species. The next most diverse areas are the central mountains of Oaxaca State, around the main mezcal production zone, the Mezquital valley in Hidalgo State and another area in the north of the Sierra Madre Occidental in the southern Sonoran Desert.

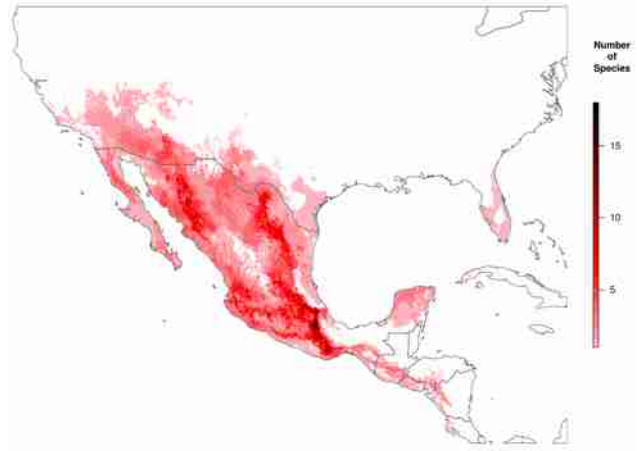
The LGM richness map (**Fig. 1c**) is similar to the current richness map in terms of the location of areas with highest species richness, but with less total number of species. The highest species richness is located in the area of the Tehuacán-Cuicatlán valley (more than 15 species), followed by the mountains of central Oaxaca and the Mezquital valley (more than 13 species) and in third place the Sonoran Desert (more than 10 species).

In contrast, the LIG richness map (**Fig. 1c**) shows less total number of species and the highest richness is 14 species. The areas with suitable environmental conditions for the presence of most of the species from the Chihuahuan desert disappear and there is a displacement of the area with highest species richness to the Sonoran Desert, with more than 12 *Agave* species. The Tehuacán-Cuicatlán valley, the central mountains of Oaxaca and the Mezquital Valley, appear as the only sites in eastern Mexico with one or more *Agave* species.

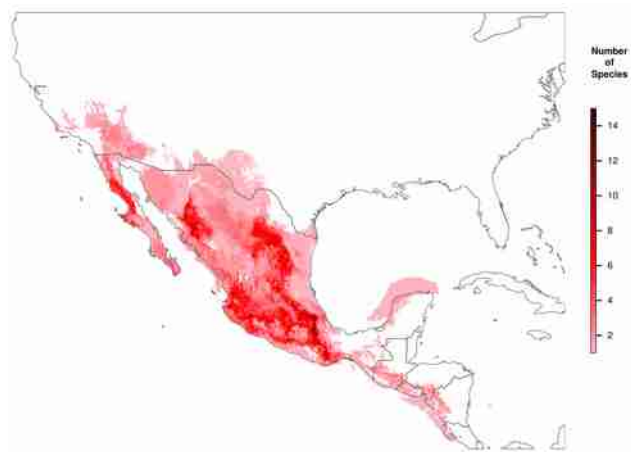
a) Agave Richness



b) Current expected richness



c) LGM (31 Kyr) expected richness



d) LIG (130 Kyr) expected richness

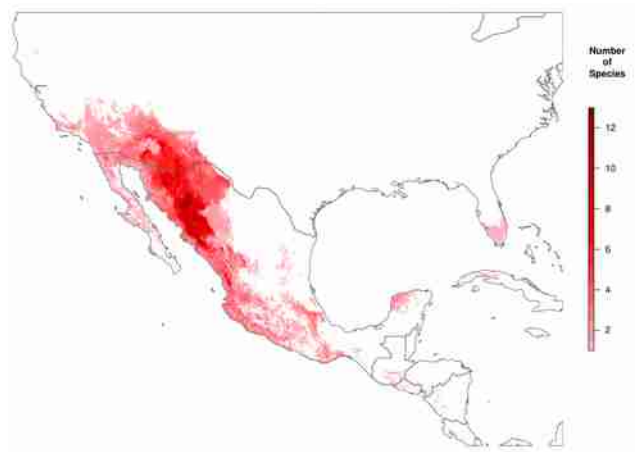


Figure 1. Richness maps of *Agave* species. a) Species richness estimated from unique presence records; b) expected richness map for current period; c) expected richness map for LGM; and d) expected richness map for LIG.

The maps of environmentally stable areas over time ([Fig. 2](#)) differed on its patterns over the different periods analysed. From the LGM to the present, the stable areas was at the base of the continental side of the Sierra Madre Oriental and in part of the Sierra Madre del Sur on the Pacific side. When we incorporated the most ancient time (LIG), the pattern changes and shows stable areas over the Sonoran Desert in north-western Mexico. That the most recent refugia (LGM to current) do not

coincide with the ancient refugia (LIG to LGM to current) could indicate that at the same locality, we can observe different responses to Pleistocene environmental changes, making very dynamic the species composition in each period in the same place. Today we can observe diverse response to the same environmental change, species only with current niche prediction (i.e., *albomarginata*, *A. celsii albicans*, *A. nizandensis*) or species for which niche almost disappear over the LGM (i.e., *A. fourcroydes*, *A. schottii schottii*, *A. decipens*) or disappear over the LIG (more than 20 species including *A. macroacantha*, *A. karwinskii*, *A. potatorum*, *A. kerchoveii*) (see [Supplementary 1](#)).

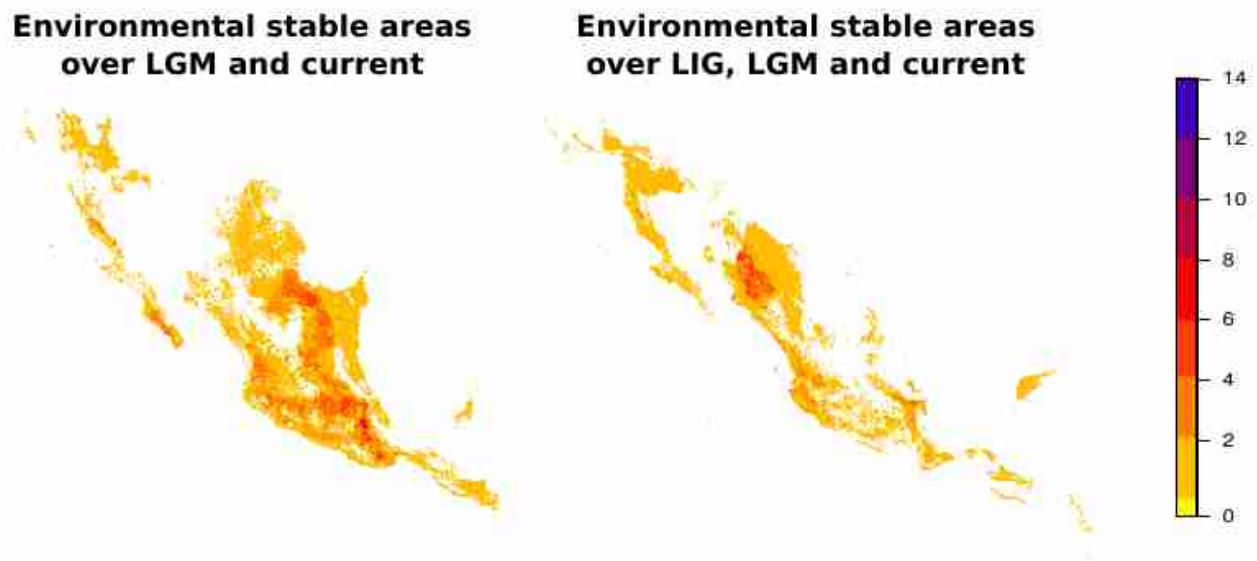


Figure 2. Sum of individual refugia (environmental stable areas) from LGM to current periods of time (left) and LIG to current periods of time (right) for all the *Agave* species included in the analysis.

The predicted richness of *Agave* species over the three times modelled, shows an increase over time in the *Agave* species richness per unit area ([Fig. 3](#)). While at the LIG period the richest area had 13 or 12 species (554 or 2,430 pixels), the LGM period had areas with 14 to 17 species (721 pixels) and current model shows areas with 18 to 20 species (107 pixels). The richness areas at each time, also vary in extent, reducing their area from the LIG to current period.

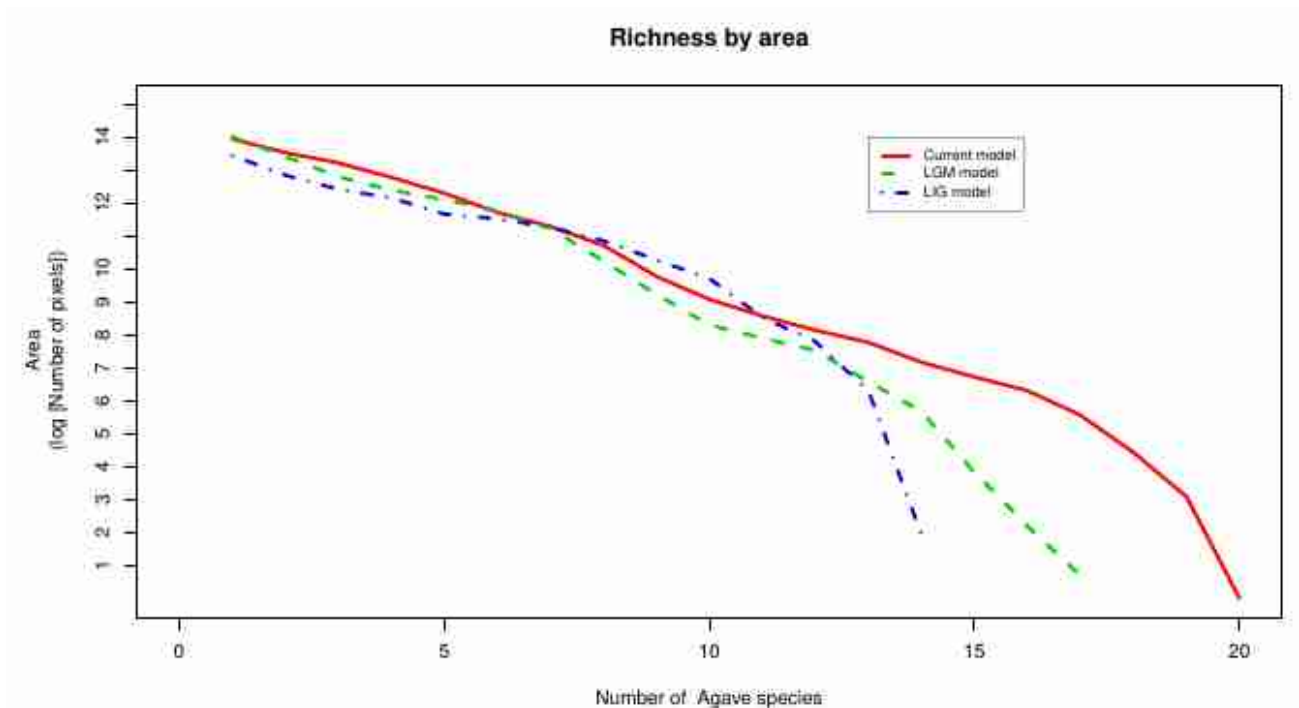


Figure 3. Difference in values of species richness over three modelled times for *Agave*.

To get an idea of the changes in the geographic extent of the niche for each species over time, we estimated the difference in number of predicted pixels between two times (**Figure 4**). The figure shows very diverse patterns, as some species had an increase in extension from the LIG to the LGM (i.e., *A. funkiana*), others decreased (i.e., *A. parviflora parviflora*), others decrease from the LGM to current (i.e., *A. funkiana*) and others increased in the same period (i.e., *A. parviflora*). Some species show an increase in their niche extent from the LIG, to LGM and current times (i.e. *A. difformis* or *A. lechuguilla*) and others show a decrease from the LIG to current times (i.e. *A. parviflora flexiflora*).

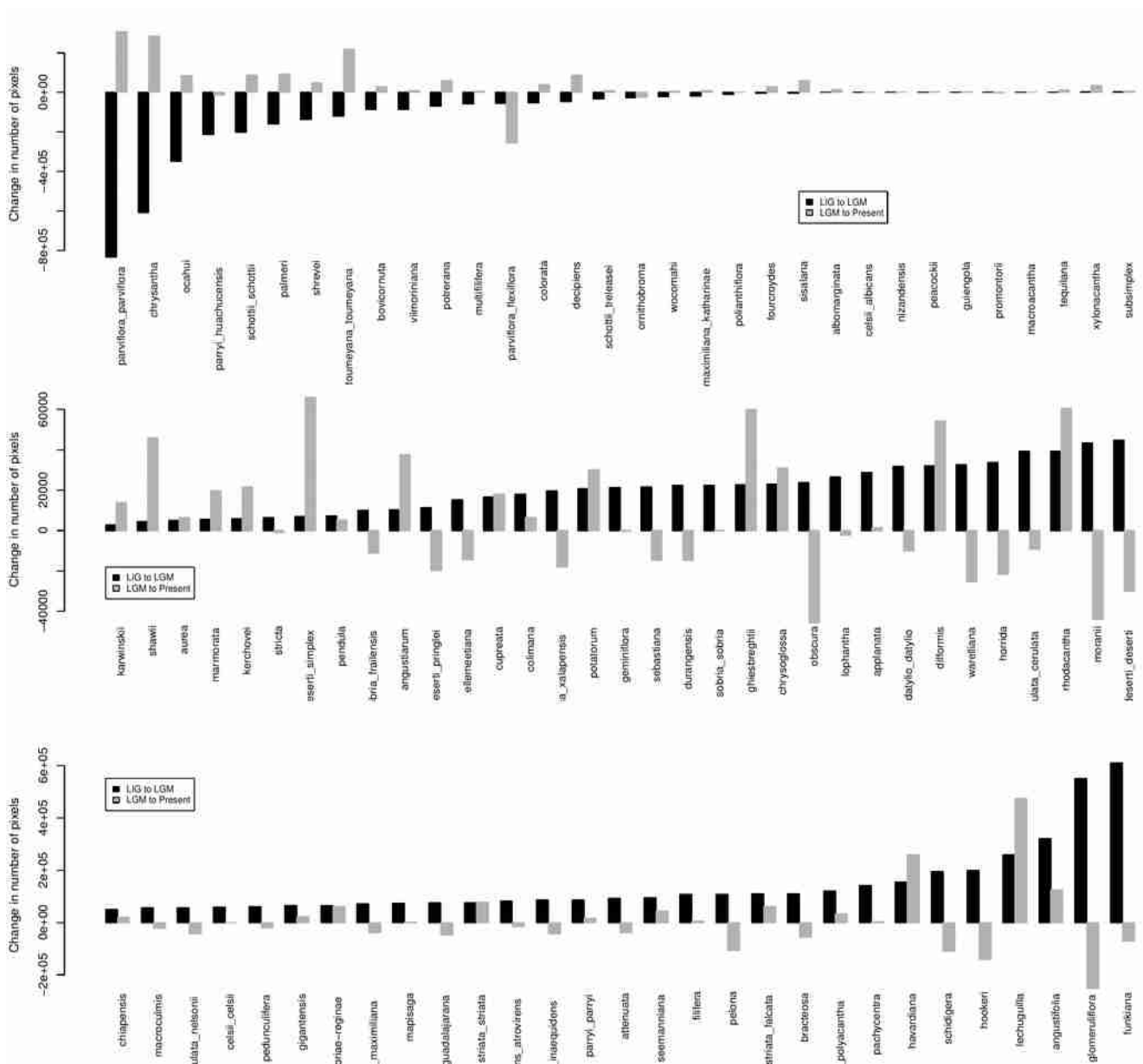


Figure 4. Change in the extension of environmental niche prediction (measured as number of pixels predicted for the species on it's model) for each *Agave* species over the LIG to LGM (black) or LGM to present time (gray). Negative values indicate reduction in niche extension and positive values indicate an increase in niche extension.

The environmental variables for all *Agave* observed points in our database show that the current *Agave* species distribute from 0 meters above sea level (m.a.s.l.) to 3,600 m.a.s.l., with a mean of 1500 m.a.s.l., but there are several species living under 200 m.a.s.l (Figure S3 in Supplementary material

2).

A principal component analysis of environmental variables for the observed presence data, shows that there are differences in past niche dynamics among species differentiated as their niche may have increased or decreased its geographic range over the LIG to LGM or over LGM to current times. This analysis shows differences between the species that increase from the LIG to LGM (blue and green in Fig. 5) and those that decrease (orange and pink in Fig. 5) over the same period.

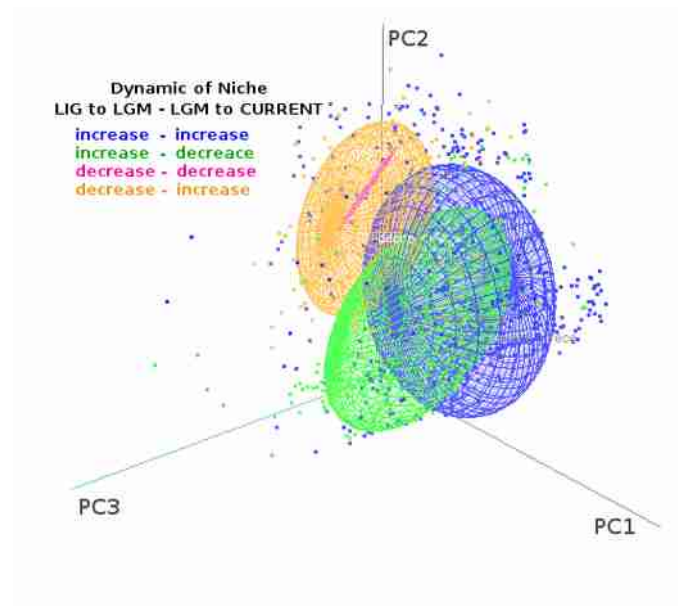


Figure 5. Principal component analysis for current environmental and physiographic variables. The colours represent change on niche dynamics for *Agave* over two modelled periods: LIG to LGM and LGM to current times. The circles represent the concentration ellipsoids of each group.

DISCUSSION

The map of species richness obtained in this study using species distribution models shows non-significant differences with the richness map obtained with only observed data. Most importantly, both maps are consistent with areas previously described as having high levels of *Agave* diversity. Our results are also consistent with the distribution point maps included in Gentry (1998), the standard

reference for *Agave* taxonomy and distribution.

The analysis of the geographic pattern of species richness over time shows that the modelled distribution for the LGM and current times had a similar pattern, but distributions were quite different for the LIG. The environmental conditions in the LIG and LGM were very different, and in consequence the composition of species was also different. Some models failed to predict the environmental conditions occupied by *Agave* species over the LIG (40 species with less than 30 pixels or no pixels), suggesting a strong reduction of their populations and as a result a reduction in their levels of genetic diversity. Some species showed a dramatic change in their predicted distributions (i.e. *A. chrysantha*, *A. hookeri* or *A. lechuguilla*). This suggests that the distribution areas of *Agave* species have been very dynamic through time and will allow making predictions on the expected levels of genetic variation and the expected patterns of genetic structure in accordance to the evolutionary history of each species.

The most diverse areas are located in the Tehuacán-Cuicatlán valley, Puebla and the Mezquital valley in Hidalgo (Barranca de Metztitlán). Both areas were already identified as areas of high diversity and high endemism for cacti and *Agave* (Eguiarte y Scheinvar, *prep*; Eguiarte, 2006; Gentry, 1998; Villaseñor, 2016). Metztitlán at the southernmost limit of the Chihuahuan desert became a common refugia for different taxa mainly over the LGM.

Our work also suggests other sites as centres of great diversity: 1) Sierra sur de Chihuahua-norte de Sinaloa, with a high level of species richness level but that originated from a refugium over the LIG; 2) Sierra Madre del Sur with refugia over the LGM; and 3) Sierra Californiana with species from refugia over the LGM and LIG.

The scenarios used to model past distributions in this study are only two points in time over the last 2 My, the Last Interglacial (21 Mya) and the Last Glacial Maximum (130 Mya). This period of time is characterized by its intense change in environmental conditions. Over the Pleistocene, North America underwent more than eleven glacial-interglacial periods. Our analyses indicate high geographic dynamism in the *Agave* species over the modelled times, reflecting multiple and complex events of contraction and expansion. In this intense climate change scenarios, to avoid extinction, species can respond to rapid climatic change by changing their distribution and abundance without evolving or by actually adapting to climatic changes, perhaps coupled with an altered distribution or abundance (Holt, 1990). Because species respond individualistically to the environment, there will be

no typical evolutionary response to climate change, so understanding how climate change affects microevolutionary patterns requires the assessment of the relative significance of abiotic and biotic selective factors for each species (Holt, 1990). Moreover, understanding how species have responded to past climatic changes will allow making predictions about how species will respond to future climatic change. To avoid extinction a species must either track the geographic extent of its environmental variables from its niche (scenopoetic existing fundamental niche), or be able to change it via evolutionary responses in physiological or behavioral traits (Holt 1990).

This intense dynamism observed over the different species of *Agave*, could reflect: 1) that there is no niche conservatism in *Agave* species, and populations adapt quickly to very different environmental conditions; 2) there is niche conservatism in *Agave* and populations are moving over the geographic space following suitable environmental conditions; or 3) there is niche conservatism but current distribution does not reflect the complete environmental conditions that a species could inhabit (environmental plasticity).

Although the first option (no niche conservatism) might seem attractive to explain the adaptive radiation observed in *Agave*, it is difficult to prove for several reasons: 1) the absence of a fossil record in *Agave*, 2) there is vast evidence demonstrating niche conservatism in other taxa, and 3) the fact that all the modelled species in our study were correctly predicted using an algorithm that assumes niche conservatism.

The second option, that species are following their niche, is possible. Nevertheless, the dispersion of *Agave* through large areas in a short time is probably not the only explanation for this phenomenon, given that their seeds are dispersed by gravity so they fall not far from their mothers. Therefore, the third case could be the most viable explanation. If today each *Agave* species is using only a portion of the total environmental conditions they are able to occupy, then this could explain the presence of relict populations in the limits of the current conditions on which could be sub-optimal conditions (respect to current conditions) and it could explain the prevalence of small populations even if the conditions are not adequate.

All scenarios imply dynamism of the environmental conditions occupied by *Agave* species and hence dynamism at the population level. When the environmental conditions are not adequate or sub-optimal compared to current environmental conditions, the populations should reduce in size. This reduction implies a decrease of the effective population size and hence a decrease of the within

population genetic variation, which in turn increases the genetic differentiation among populations leading to divergence.

When the environmental conditions change and result in better conditions when compared to the previous time, the different subpopulations could expand their range and increase their genetic variation, even getting in genetic contact with other populations. Nectarivorous bats that can move long distances (in some case more than 200 km in one night) and which are *Agave* main pollinators can promote gene flow among populations, and have been suggested to play an important role in the diversification of *Agave*. Nevertheless, it is necessary to also model the distribution of these bat species in past scenarios to explore their role on *Agave* diversification more carefully.

There are models that suggest the maintenance of genetic polymorphism when there is variable selection in space or time (Hedrick, 2006, 2011), as seems to be the case in several *Agave* species. If multiple abiotic and biotic factors influence demographic rates, selection is likely to affect many characters simultaneously (Holt, 1990).

According to our analyses, the metapopulations model is adequate to explain the behaviour of *Agave* in Mexico. Several criteria have been proposed to adjust the metapopulation concept, including: (i) that suitable metapopulation habitats are in spatially separated patches; (ii) that all patches can become extinct, but not at the same time; and (iii) that recolonization of each patch after local extinction is possible (Honnay et al. 2009). Accordingly, a metapopulation model fits the criteria for different populations of *Agave* in which the response of each species to environmental conditions is independent, and the different demes get isolated at different times so that genetic drift furthers the divergence between them. If the time until a population gets in contact with other conspecific population is not enough to drive speciation, gene flow will mix the different alleles of each deme. Over this period of time, as the effective population size of the demes increases, lower selection coefficients could act, promoting the local adaptation of the population. If, for instance, the trait under selection is related to inflorescence characteristics, then in a model of metapopulations with selection we can expect to observe the same δ evolutionary? signal for the trait but with accumulated differences. This hypothesis could explain the great diversity of inflorescences structures (sizes, shapes, number and size of the flowers, etc) observed in *Agave*.

Metapopulation dynamics could also explain the high diversity of vegetative morphologies found in *Agave*, the high levels of genetic diversity observed in most species, and the low genetic

differentiation between them. Therefore, the demographic dynamics of metapopulations could be an important factor explaining the divergence among the different species of *Agave*.

REFERENCES

- Ackermann M y Doebeli M. 2004. Evolution of niche width and adaptive diversification. *Evolution* 58(12):2599-2612
- Angulo DF, Amarilla LD Anton AM & Sosa V. 2017. Colonization in North American Arid Lands: The Journey of Agarito (*Berberis trifoliata*) revealed by multilocus molecular data and packrat midden fossil remains. *Plos One* 12(2):e0168933
- Betancourt JL, Van Devender TR, & Martin PS, Paul S. 1990. *Packrat middens : the last 40,000 years of biotic change*. University of Arizona Press.
- Castellanos Morales G, Gutiérrez Guerrero YT, Gámez N, Eguiarte LE. 2016b. Use of molecular and environmental analyses for integrated in situ and ex situ conservation: The case of the Mexican prairie dog. *Biological Conservation* 204, 284-295
- Castellanos Morales G, Gámez N, Castillo Gámez RA & Eguiarte LE. 2016a. Peripatric speciation of an endemic species driven by Pleistocene climate change: the case of the Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94: 171–181.
- Collins WD, Bitz CM, Blackmon ML, Bonan GB, Bretherton CS, Carton JA, Chang P, Doney SC, Hack JJ, Henderson TB, Kiehl JT, Large WG, McKenna DS, Santer BD & Smith RD. 2006. The Community Climate System Model version 3 (CCSM3). *Journal of Climate*, 19, 2122–2143.
- Eguiarte LE, y Scheinvar E. (edits). *prep*. Agaves y Cactáceas de Metztitlán: Ecología, Evolución y Conservación. En *prep*. 128pp.
- Eguiarte LE, Aguirre Planter E, Aguirre X, Colín R, González A, Rocha M, Scheinvar E, Trejo L & Souza V. 2013. From Isozymes to Genomics: Population Genetics and Conservation of Agave in México. *The Botanical Review*, 79(4): 483-506.
- Flores Abreu IN. 2007. *Coevolución entre género Agave sensu lato y sus murciélagos polinizadores (Phyllostomidae)*. Tesis de Maestría, Instituto de Ecología, UNAM.

- Gómez N, Escalante T, Espinosa D, Eguiarte LE & Morrone JJ. 2014. Temporal dynamics of areas of endemism under climate change: a case study of Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography*, 41, 871–881.
- García Mendoza A. 2002. Distribution of the genus *Agave* (Agavaceae) and its endemic species in México. *Cactus and Succulent Journal*, 74: 177-187.
- García Mendoza A. 2004. Agavaceae. In A. García-Mendoza, M. J. Ordoñez, & M. B. Salas (Eds.), *Biodiversidad de Oaxaca* (pp. 159–170). Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México.
- Gentry SH. 1998 *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press. Tucson, AZ.
- González C, Wang O, Strutz SE, González Salazar C, Sánchez Cordero V, 2010. Climate change and risk of leishmaniasis in North America: predictions from ecological niche models of vector and reservoir species. *PLoS Negl Trop Dis* 4 (1), e585
- Good Avila SV, Souza V, Gaut BS & Eguiarte LE. 2006. Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(24):9124–9129
- Graham A. 1999. *Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation: north of Mexico*. Oxford University Press.
- Hanski I, Gaggiotti OE. 2004. Metapopulation biology: Past, Present and future. In: *Ecology Genetics and Evolution of Metapopulations*, Hanski & Gaggiotti (eds). Elsevier Academic press pp: 3-22
- Hedrick PW., 2006. Genetic polymorphism in heterogeneous environments: the age of genomics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 37:67-93
- Hedrick PW., 2011. *Genetics of populations*. Jones and Bartlett Publishers, 674 pp.
- Hewitt GM. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 359(1442), 183–95; discussion 195
- Hijmans, R.J. , 2015. Raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.5. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>

- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25:1965–1978.
- Holt RD. 1990. The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(9): 311–315.
- Hufford MW, Martínez Meyer E, Gaut B, Eguiarte LE, Tenaillon MI. 2012. Inferences from the historical distribution of wild and domesticated Maize Provides Ecological and Evolutionary Insight. *Plos One*, 7(11):e47659
- Levins R, 1969. Some Demographic and genetic consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *American Entomologist*, 15(3):237-240.
- Levins R, 1970 Extinction. *Lecture Notes on Mathematics 2*: 75-107.
- Lira Noriega A & Manthey JD. 2014. Relationship of genetic diversity and niche centrality: a survey and analysis. *Evolution*. 68(4):1082-1093.
- Loera I, Ickert-bond SM & Sosa V. 2017. Pleistocene refugia in the Chihuahuan Desert: the phylogeographic and demographic history of the gymnosperm *Ephedra compacta*. *Journal of Biogeography* 44(12):2706-2716
- Martínez Meyer E, Peterson AT. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene to Recent transition. *Journal of Biogeography*, 33 (10): 1779-1789.
- Martínez Meyer, E. & Peterson, AT. 2006 Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography*, 33:1779–1789.
- Martínez Meyer E, Díaz Porras D, Peterson TA & Yañez Arenas C. 2012. Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. *Biology Letters* 9(1):1:5
- Moreno Letelier A, Mastretta Yanes A., Barraclough TG. 2014. Late Miocene lineage divergence and ecological differentiation of rare endemic *Juniperus blancoi*: clues for the diversification of North American conifers. *The new phytologist*, 203(1):335-347.

- Otto Bliesner BL, Marshall SJ, Overpeck JT, Miller GH, Hu A & CAPE Last Interglacial Project members. 2006. Simulating Arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science*, 311:1751–1753.
- Peterson AT, Ball LG, Cohoon KP, 2002. Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modelling methods. *Ibis*, 144(1): E27-E32
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martinez Meyer E, Nakamura M., & Arajo MB. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press.
- Peterson AT & Nyári ÁS. 2007. Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the Thrush-like Mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. *Evolution*, 62, 173–183.
- Phillips SJ, Anderson RP & Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231–259.
- Pielou EC. 2008. *After the Ice Age: The Return of Life to Glaciated North America*. University of Chicago Press.
- Ramirez Barahona S. y Eguiarte LE. 2013. The role of glacial cycin les promoting genetic diversity in the neotropics: the case of cloud forests during last Glacial Maximum. *Ecology and evolution* 3(3):725-738.
- Rocha Munive M, Good Avila SV, Molina Freaner F, Arita HT, Castillo A, Garcia Mendoza A, Silva Montellano A, Gaut BD, Souza V, Egiarte LE. 2006. Pollination biology and adaptive radiation of agavaceae, with special emphasis on the genus *Agave*. *Aliso* 22:329-344
- Scheinvar E., Gamez N, Castellanos-Morales G, Aguirre-Planter E. & Eguiarte LE. 2017. Neogene and Pleistocene history of *Agave lechuguilla* in the Chihuahuan Desert. *Journal of Biogeography* 44(2):322-334.
- Soberón J. 2010. Niche and area of distribution modeling: A population ecology perspective. *Ecography* 33(1): 156-167.
- Tôrres NM, Marco Júnior PD, Santos T, Silverira L, Jácomo ATdeA & Diniz Filho AF. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diversity and Distributions* 18:615-627

5.- CONCLUSIONES

México es megadiverso, no sólo por su diversidad de especies, ambientes y climas, sino también por su reciente y compleja diversidad de historias que en este territorio se entremezclan. En este trabajo vimos que la diversidad en estrategias e historias ambientales puede influir en el aumento de la varianza de formas y contribuir a la radiación de especies. En particular, el desierto Chihuahuense es una región sumamente diversa de México, que permite analizar con más cuidado los patrones de diversidad biológica y ecológica, ya que presenta altos niveles de endemismo y ha tenido una historia reciente sumamente rica y compleja.

Los últimos 2.5 millones de años (Pleistoceno), están marcados por intensos cambios climáticos a nivel mundial que fueron precedidos por períodos de intensos cambios geológicos (Neogeno). Todos estos cambios reorganizaron los ecosistemas, alteraron la abundancia de las especies y generaron cambios en la distribución de la biodiversidad. Durante los períodos de cambio climático, las poblaciones se movían buscando las condiciones adecuadas para su desarrollo. A los sitios en los que los taxa sobrevivieron durante los períodos de clima adverso, se les conoce como refugios (Gavin, et al., 2014).

Los múltiples eventos de aislamiento Pleistocénico reportados en la historia del desierto Chihuahuense, actuaron de manera intensa en las poblaciones de sus especies generando dinámicas metapoblacionales que incrementaron la variación de sus poblaciones, en particular en *Agave*, que estudie cómo un caso representativo de las especies de zonas áridas de México.

Durante los períodos en los que las condiciones medioambientales no eran las adecuadas, las poblaciones de *Agave* decrecían, disminuyendo sus tamaños efectivos, iniciando procesos de divergencia por deriva génica aumentando la variación entre poblaciones. Cabe mencionar, que el frío representa un elemento condicionante para la distribución de los murciélagos nectarívoros, uno de los principales polinizadores del género *Agave* quienes seguramente durante los períodos de frío, disminuían el flujo génico entre poblaciones favoreciendo los procesos de divergencia entre poblaciones ocasionado por la deriva.

Cuando las condiciones medioambientales eran adecuadas, las poblaciones aumentaban su distribución y los polinizadores aumentaban su actividad incrementando los niveles de flujo génico entre las poblaciones. Si el tiempo de aislamiento no fue suficiente como para favorecer los procesos de

especiación, se favorece entonces el contacto secundario, aumentando la variación dentro de las poblaciones, y homogenizando la variación genética entre las poblaciones, aunado a que los tamaños efectivos pasarían a ser suficientemente grandes como para disminuir el efecto de la deriva a niveles muy por debajo de los coeficientes de Selección Natural favoreciendo los procesos de adaptación local.

Agave es un género sumamente diverso tanto en su genética como en su morfología o en su cantidad de especies que parece haber tenido un comportamiento metapoblacional y que se encuentra actualmente en un proceso de diversificación guiado por intensos y variados eventos de aislamiento y contacto secundario que han moldeado su diversidad. En particular, como un modelo de estudio del género, trabajé con *A. lechuguilla*, que surgió en el Neogeno, en un momento de grandes cambios geológicos en el territorio de Norte América.

Durante los cambios orogénicos del neogeno, las condiciones medioambientales globales se modifican y las plantas CAM pueden tener una ventaja selectiva sobre otras plantas para colonizar nuevos ambientes en Norte América. La formación de nuevas barreras geográficas ocasionadas por esta nueva orografía, pudo constituir un elemento importante en los procesos de aislamiento y diversificación de las especies recién llegadas a las nuevas zonas áridas de Norte América. Cambios climáticos globales durante el Pleistoceno, moldearon posteriormente la diversidad genética de estas nuevas especies, de manera que cuando las condiciones no eran las adecuadas para el desarrollo de sus poblaciones, se generaron diferentes demes que divergieron, para luego entrar en contacto secundario y aumentar la variación total de los demes. En los momentos de expansión poblacional, la principal fuerza modelando las poblaciones pudo ser el flujo génico y la selección natural, mientras que en los momentos de disminución poblacional, la principal fuerza fue la deriva génica.

En el caso particular de *A. lechuguilla*, pudimos relacionar los principales grupos genéticos observados en la actualidad con eventos particulares de glaciaciones o deglaciaciones en los que las poblaciones de esta especie se refugiaron y desde donde re-colonizaron a la distribución que ocupan actualmente. A pesar de ser un caso aislado, es importante resaltar que la historia y estructura genética de *A. lechuguilla* coincide con las clasificaciones biogeográficas de Arriaga et al., (1997) durante el Neogeno y con la de Morafka (1977) a partir del Pleistoceno. Debido a que las clasificaciones biogeográficas se obtienen a partir de la concordancia en distribución de múltiples especies, podríamos esperar que el patrón observado en nuestra especie refleje los patrones observados en el desierto Chihuahuense y por ende, que su historia pueda ser compartida.

Aunque obviamente quedó fuera del alcance del presente trabajo el poder explorar la genética de poblaciones y filogeografía del resto de las especies de *Agave*, pudimos contrastar las posibles historias ambientales que se encuentran en el resto del género. Mediante estos análisis, fue posible constatar que el resto de las especies, también pudieran presentar patrones metapoblacionales similares a los observados en *A. lechuguilla*.

A pesar de constituir un porcentaje considerable de la flora de nuestro país, aún es muy poco lo que se sabe sobre los procesos que moldean y generan la diversidad de las especies de zonas áridas y semiáridas de nuestro país. En el caso particular de *Agave*, el presente constituye uno de los primeros estudios filogeográficos en el género. Hace falta indagar mucho más en el resto de las especies.

El actual desarrollo de herramientas moleculares permiten analizar de manera fácil y económica los genomas completos de distintas poblaciones (la era ómica) que hacen posible abordar estudios de manera masiva que puedan incorporar no sólo los aspectos de estructura histórica de las poblaciones, sino que, al incluir regiones del genoma sujetas a selección natural, nos permita incorporar este aspecto de la historia durante los períodos de crecimiento poblacional y contacto secundario, en el que el medio ambiente no solo diferencia por azar, sino que selecciona caracteres adaptativos específicos que permitirán y ampliarán el contacto secundario y diferenciación local en las especies de *Agave*.

APENDICE 1. RESUMEN DE ALGUNOS PATRONES FILOGEOGRÁFICOS DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE

INTRODUCCIÓN

Durante millones de años, las fuerzas evolutivas han generado, eliminado, modificado y seleccionado cada una de las características de los taxones existentes en las poblaciones de nuestro planeta. Las frecuencias genéticas observables hoy en día, son resultado de la acción de factores intrínsecos y extrínsecos que actuaron en las poblaciones y en sus linajes en tiempos pasados (Hedrick 2005; Hamrick y Godt, 1996; Nybom, 2004; Avise, 2000; Hein, 2005; Wakeley, 2007).

El análisis de patrones de variación genética y filogenética en un contexto geográfico (Avise, 2000; Knowles y Maddison, 2002; Hickerson et al., 2010) permite probar hipótesis que se refieren a procesos históricos como la detección de refugios (Haffer, 1969; Carnaval et al., 2008), factores de vicarianza (Moreno Letelier y Piñero, 2009), patrones y rutas de migración-flujo génico (Zink et al., 2000), cambios históricos en los tamaños efectivos de las poblaciones y estimación de tiempos de divergencia (Knowles y Maddison, 2002; Castoe et al., 2007; Drummond et al., 2005; Beaumont et al., 2010; Beaumont y Moritz 1998).

La comparación de patrones geográficos de variación genética entre múltiples taxa co-distribuidos e independientes, es decir, los enfoques desde una perspectiva comparada, permiten comprender las respuestas históricas comunes a los cambios en el paisaje como procesos guiados por los cambios climáticos del pasado, identificar regiones histórica y evolutivamente comunes e independientes, entre otros (Jaramillo Correa et al., 2009; Zink, 2000; Soltis, et al., 2006; Riddle, 1995; Dumolin Lapegue et al., 1997; Taberlet et al., 1998).

En la última década, ha aumentado sustancialmente el enfoque geográfico para estudios evolutivos, sin embargo, gran parte de estos trabajos se han realizado en áreas como Europa (Hewitt, 2000, 2004; Taberlet et al., 1998; Dumolin et al., 1997), noroeste de Norte América (Brunsfeld et al., 2001; Soltis et al., 1997), este de Norte América (Avise et al., 1987; Soltis et al., 2006) o especies de ambientes templados (Moreno Letelier y Piñero, 2009; Jaramillo Correa et al., 2006, 2008, 2009; Aguirre Planter et al., 2000; Ortiz Medrano et al., 2008). Muy pocos estudios han trabajado

ambientes áridos y semiáridos de Norte América. Aún es poco lo que se sabe de la genética de poblaciones y filogeografía comparada de la flora mexicana, en particular las de zonas áridas y semi áridas (Sosa et al., 2009; Duran et al., 2005; Silva Montellano y Eguiarte, 2003; Navarro Quezada et al., 2003; Martínez Palacios et al., 1999; Redfen, 2008; Rocha et al., 2005; Rives, 2009).

En el presente trabajo se realizó una revisión de los trabajos de genética que establecieran o brindaran evidencia sobre patrones filogeográficos de especies que habitan en zonas áridas y semi-áridas de Norte América y México, con el objeto de determinar los patrones generales que han afectado la historia evolutiva de las especies en estas áreas, particularmente las discontinuidades al flujo génico y posibles refugios pleistocénicos. Se espera encontrar un efecto de los cambios climáticos del Pleistoceno en los patrones de diversificación de las especies, concordancia en los diversos patrones de las biotas que muestren rupturas filogeográficas asociadas con las mayores barreras y ubicación de diversos sitios (comunes o no) que funcionaron como refugios pleistocénicos de la biota durante el último máximo glacial.

GLACIACIONES PLEISTOCÉNICAS

El Pleistoceno (2.58 a 0.0117 millones de años (ma)) se caracterizó por ser una época de glaciares masivos que cubrían gran parte de Eurasia y Norte América resultado de ligeras variaciones cíclicas milenarias de la órbita de la Tierra alrededor del sol (cada 100,000 años), de la oblicuidad o inclinación del eje de rotación (cada 41,000 años), y de la presesión axial de la tierra (cada 23,000 años) conocidos en conjunto como ciclos de Milankovitch. Dichos ciclos resultaron en una serie de períodos glaciales e interglaciales que se sucedieron durante aproximadamente 2.5 millones de años (Hofreiter y Stewart, 2009; Clark, 2009).

El último Máximo Glaciar es el intervalo de tiempo más reciente en el que el casquete polar se encontraba en su máxima extensión. El casquete Lauréntido inicia su último crecimiento hace entre 29,000 y 33,000 años antes del presente (A.P.), llega a su máxima extensión a los 26,500 a.p.. y se mantiene hasta hace 19,000 años, tiempo en el que inicia la deglaciación y el actual período interglacial (Clarck et al., 2009). Sin embargo, este último período fue precedido de cuatro períodos glaciales (270-246 ka, 184-130 ka, 115-104 ka y 71-55 ka) y sus 4 respectivos períodos inter-glaciales.

Estas oscilaciones climáticas remodelaron la genética de las poblaciones al modificar constantemente la dinámica demográfica de las poblaciones (Hewitt, 1996, 2000). Cuando las condiciones ambientales no eran las adecuadas para su crecimiento, muchas poblaciones desaparecían, dejando aisladas a las sobrevivientes en los llamados refugios pleistocénicos (Pielou, 1991; Haffer, 1969). Luego de varias generaciones de aislamiento, las frecuencias alélicas se podían modificar por efecto de la deriva génica hasta que las condiciones climáticas cambiaran y pudieran expandir su área de distribución, colonizar áreas nuevas o entrar en contacto con otras poblaciones, generando entonces un patrón de efecto fundador con el que muchos de los alelos existentes antes del período glacial-interglacial se perdían (Hewitt, 2000; Carnaval y Moritz, 2008; Petit et al., 2003; Haffer, 1969; Jaramillo Correa et al., 2009; Taberlet et al., 1998; Soltis et al., 2006). Una vez que las poblaciones expandían su rango de distribución se iniciaba un proceso de selección y adaptación a los nuevos ambientes y a la composición de vecindario (Hewitt, 2004). Con oscilaciones climáticas repetidas y cambios de rango, las poblaciones pudieron pasar por muchas adaptaciones y reorganizaciones de su estructura genética, contribuyendo sustancialmente en los procesos de divergencia y expansión del rango de distribución (Hickerson et al., 2010; Hewitt, 1996).

Los niveles de diferenciación y de variación que tienen las poblaciones naturales están relacionados con características biológicas como la forma de vida, sistemas de apareamiento, estatus sucesional, sistemas de dispersión, tamaño del cuerpo o tasa metabólica (Hamrick y Godt, 1996; Nybom, 2004; Smith y Donoghue, 2008; Gillooly et al., 2005) y a factores de demografía histórica relacionados al efecto de la deriva por los cambios en el tamaño efectivo de las poblaciones (Hedrick, 2005; Knowles y Madison, 2002; Knowles, 2004; Knowles y Richards, 2005). De esta forma, se espera que los sitios identificados como refugios glaciales tienen mayor variación genética, mientras que las regiones con colonización post-glacial tienen menor variación genética con muchas áreas con un solo haplotipo fijo (e.g. Petit et al., 1997, Soltis et al., 1997, Comes y Kadereit, 1998, Zink et al., 2000).

DESIERTOS DE NORTE AMÉRICA

En su trabajo original, Shreve (1942) clasifica a los desiertos de Norte América en uno frío (Great Basin) y tres cálidos (Chihuahuense, Mojave y Sonorense), sin embargo, hoy en día se identifican cinco fríos: Grandes Planicies, las Cuencas Intermontanas del Norte, The Great Basin y Wyoming Basin y

siete cálidos: Baja California Norte, Baja California Sur, Mojave, Desierto de Sonora, Deserto Chihuahuense, Planicie costera del Golfo y la meseta de Colorado (Riddle, 1995; Griffith, 2010).

A partir de la combinación de las capas de regionalización ecológica del mundo (Olson et al., 2001), de las capas de vegetación potencial de matorrales xerófilos y bosques espinosos de Rzewendowsky (1981, 1990), de las capas de provincias biogeográficas de Conabio (Conabio, 1997), así como con la información obtenida de la descripción general de Shreve (1942) y la clasificación de zonas áridas de Riddle, 1995 y Griffith, 2010, se elaboró un mapa de los principales desiertos cálidos de Norte América (Figura 1).



Figura 1 Desiertos Cálidos de Norte América. En color se muestran los principales desiertos cálidos de Norte América. En azul pálido se muestran los desiertos Fríos *sensu Riddle*. Las líneas grises indican las ecoregiones del mundo (Olson, et al., 2000).

Dependiendo del sistema de clasificación biogeográfica, los desiertos de la Barranca de Metztitlán y el desierto de Tehuacán pueden ser considerados como parte del desierto Chihuahuense (Olson, 2000), o del Eje Neovolcánico (Morrone, 2005) o conformar una provincia propia (Rzewendowsky, 1981). En el presente trabajo, se decidió seguir la clasificación de Rzewendowsky (1981) e indicarlos como entidades separadas al eje Neovolcánico o al chihuahuense, ya que estas áreas se

encuentran aisladas del Desierto Chihuahuense por el sector oriental del Eje Neovolcánico (corredor biológico Chihunahutzin) cuyo levantamiento se estima en el cuaternario –últimos 2.58 ma (Ferrari, 2000; Marquez et al., 1999).

Los desiertos cálidos de Norte América tienen su límite norte en la Sierra Nevada, Montañas de Colorado, las Montañas Rocallosas y el río Bravo y terminan al sur en las vertientes continentales de la Sierra la Laguna (Baja California Sur), Río Fuerte, (Sinaloa), Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Trans-mexicana y río San Fernando en Tamaulipas (Fig. 2).

Las marcas de relieve que destacan en los desiertos cálidos de Norte América, además de las anteriores son (Fig. 2): la divisoria continental (Montañas Rocallosas y Sierra Madre Occidental) que divide a los desiertos Sonorense y Chihuahuense, Las sierras de San Pedro Martir y San Bernardino Mountain que con la falla de San Andrés, y el Mar de Cortés separan al desierto de California de el de Baja California Sur; las Black Hills Mountains en los estados de Arizona y Nuevo México que limitan el desierto del Mojave y los Sonorense y Chihuahuense, la Sierra Madre Oriental que divide las planicies Tamaulipecas del Chihuahuense, los ríos Sonora, Yaqui y Fuerte que dividen al desierto Sonorense, y los ríos Bravo, Conchos y Nazas que dividen al desierto Chihuahuense en cuatro regiones: noreste (Trans-Pecos en Texas y Nuevo Mexico), noroeste (Chihuahua, Nuevo México y Arizona), centro (Coahuila, Durango y Chihuahua) y sur (Zacatecas, San Luis y Altiplano Cetral).

pleistoceno medio (0.781 ma) (Riddle y Hafner, 2006a y 2006b), el último levantamiento de aprox. 1800 mts. de la Sierra Nevada hace de 9 a 4 m.a. (Christensen, 1966); último levantamiento (de 1,1000 metros) del Colorado plateau hace 5 m.a. (Sahagian et al., 2002); último pulso de actividad evento extensional de la franja más oeste de la Sierra Madre Occidental (de origen principalmente en el Eoceno) en Sonora, Chihuahua y Sinaloa entre los 12 y 9 m.a. en el mioceno tardío resultando principalmente en el plegamiento de la sierra madre occidental en su porción norte y la formación de diversas fallas y rompimientos (Aranda Gomez et al., 2000; Ferrari, et al., 1999, 2005); y la reciente actividad volcánica en la región oriental con la formación de la sierra del Chichinahutzin en el Holoceno de 1 m.a. a los 40,000 años (Ferrari, 2000; Marquez et al., 1999).

Clima en el pasado

Las áreas semi-desérticas alcanzaron su área máxima durante el plioceno temprano (5.33 m.a.) y redujeron su área durante el húmedo Plioceno tardío (2.5 m.a.) y durante los intervalos pluviales del pleistoceno (Axelrod, 1979, 1983). Los desiertos regionales se formaron durante los períodos interglaciales y llegaron a su extensión máxima luego del glacial Wisconsiniano durante los intervalos calientes (11,000 años AP) (Axelrod, 1979, 1983).

Durante el último máximo glacial (18 a 30 ka) en México, la temperatura promedio era aproximadamente 5 °C más baja que la actual y el nivel del mar descendió 100 m, exponiendo las planicies costeras arenosas y aumentando los territorios áridos colonizables (Lozano-García, 2004). Los registros paleoclimáticos indican que en la región norte de México la precipitación de invierno y las condiciones de temperatura fueron favorables para que en las tierras de mediana y gran altitud se establecieran densas comunidades de bosque mixto con abundantes elementos de afinidad templado-húmedo (*Picea*, *Abies*, *Pseudotsuga*) ~ 800m por debajo de su distribución actual, y que en altitudes bajas (hoy ocupadas por comunidades xéricas), se establecieron bosques abiertos de pino encino, con escasos elementos xéricos (Lozano-García, 2004).

La región del ahora desierto Chihuahuense pasó por fuertes cambios climáticos: durante el pleistoceno medio (270 a 134 ka) era más seco que el presente a bajas elevaciones y muy húmedo en altas elevaciones (presencia de *Picea sp.* y *Pinus*) y durante el pleistoceno tardío (134 a 8 ka) estaba marcado por veranos fríos e inviernos templados y húmedos. No fue sino hasta el Pleistoceno tardío que comenzó un cambio hacia la precipitación de verano seguido por condiciones áridas hacia el

holoceno entre los 9000 y 5000 a.p. y establecimiento de comunidades áridas actuales a los 4500 a.p. (Metcalf, 2006; Lozano-García, 2004).

Durante el Wisconsiano tardío (22,000 a 11,000 años a.p.) los bosques de pinos piñoneros, juníperos y encinos cubrían las pendientes rocosas de prácticamente todo el desierto Chihuahuense (Lanner y Van Devender, 1981) aunque la región del bolsón del Mapimí muestra la permanencia de varios elementos de especies desérticas aisladas como *Agave lechuguilla* y *Larrea tridentata*, por lo que ha sido propuesta como posible refugio pleistocénico (Van Devender y Burgues, 1985; Van Devender, 1990a). La región del cañón de las maravillas (Frontera con y del río Grande (río Bravo) también tienen paleo-registros de vegetación desértica desde los 22,000 años -i.e. *Agave lechuguilla* desde los 20,450 años- (Van Devender, 1990a).

En el Desierto de Sonora, durante el Wisconsiano tardío 22,000 a 11,000 años, dominaban los bosques de piñones y juníperos con encinos enanos y algunas yuccas, el holoceno temprano (11,000 a 8,000 años) tenía juniperos y algunos encinos enanos, y árboles riparios desérticos; en el holoceno medio el desierto de Sonora ya mostraba elementos desérticos mezclados con plantas de selva baja y para el holoceno tardío ya muestra elementos clásicos del desierto Sonorense como *Encelia farinosa* (brittle bush) y saguaro. (Van Devender, 1990b)

El desierto del Mohave, al igual que los otros dos, tenía juníperos y pinos piñoneros de los 18 a 12 mil años (Wisconsiano tardío), sin embargo, esta región ya comienza a mostrar elementos desérticos en zonas bajas en plena época glaciaria (hace 17,500 años en el Valle de la Muerte) con elementos como *Yucca whipplei* (Sapulding, 1990).

MÉTODO

En una búsqueda en ISI Web of Knowledge, en 2010, bajo el tópico “North America” AND “Phylogeography” AND “Deserts” OR “Arid” mostró un total de 84 artículos, de un total de 1840 obtenidos con la búsqueda “Phylogeography”. Al refinar la búsqueda bajo el criterio de “plant” OR “chloroplast”, la lista se redujo a tan solo 10 artículos (de los cuales uno era de China, otro de Atacama y dos de animales que vivían en plantas). A partir del listado inicial, se seleccionaron aquellos trabajos que abordaran los patrones filogeográficos de plantas y/o animales de desiertos cálidos de Norte América.

A partir de la información obtenida en los principales trabajos de descripción de zonas áridas (Shreve, 1942; Riddle, 1995; Rzewendowsky, 1981; Morrone, 2005) y utilizando como referencia cartográfica las ecoregiones del mundo (Olson et al., 2000), se elaboró un mapa de los desiertos cálidos de Norte América (Fig. 1). Se tomó como referencia las ecoregiones, ya que éstas resumen información sobre los patrones climáticos y biogeográficos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Patrones filogeográficos

Las **Tablas 1 y 2** muestran los trabajos realizados con especies distribuidas en alguno de los desiertos cálidos de Norte América en plantas (**Tabla 1**) o en animales (**Tabla 2**) y la **Figura 4** muestra un esquema resumen de los principales patrones detectados: barreras al flujo genético en color azul y posibles sitios de refugio pleistocénico y rutas de migración en color rojo.

La Figura 3 indica la ubicación y los valores de diversidad haplotípica ($Hd=1 - \sum(p_i^2)$) o heterocigosis ($He=1 - \sum(p_i^2)$) para los trabajos que presentaban coordenadas y valores de diversidad; llama la atención la falta de costumbre en la presentación de estos valores en los trabajos de animales. En total se presentan 7 géneros y 16 especies: 10 especies de zonas áridas: *Agave lechuguilla* (Scheinvar, prep. - Cloroplasto; Silva y Eguiarte, 2003), *A. cerulata*, *A. deserti*, *A. subsimplex* (Navarro Quezada et al., 2003 – RAPDS), *A. xylonacantha* (Colín, 2006 – ISSR), *A. striata* (Trejo, 2006 – ISSR), *A. victoria-reginae* (Martinez Palacios et al., 1999 – Aloenzimas), *Encelia farinosa* (Fahlberg y Ranker, 2009 – Aloenzias), *Larrea tridentata* (Duran et al. 2005 – Aloenzimas) y *Hunnemannia fumarifolia* (Sosa et al., 2009 – cloroplasto) y de zonas templadas (6): *Palicourea padifolia* (Gutiérrez Rodríguez et al., 2011 - Cloroplasto), *Pinus strobiformis* (Moreno Letelier y Piñero, 2009 – Microsatélites de cloroplasto), *Abies religiosa*, *A. flinckii*, *A. guatemalensis* y *A. hickeli* (Jaramillo et al., 2008 – mitocondria; Aguirre et al., 2000).

A continuación se presentan los patrones más recurrentes en los trabajos reportados.

Barrera Sierra madre Oriental – Tehuacán Cuicatlán: El valle de Tehuacán-Cuicatlán es uno de los principales centros de diversidad de México (Dávila, et al., 2002). Aunque este patrón solo es

reportado por Sosa et al., (2009), consideramos que debe ser incluido ya que puede representar un patrón recurrente (Scheinvar *en elaboración*) en la distribución sureña de zonas áridas, sin embargo aún hace falta estudios que demuestren este patrón. Patrón vicariante ocasionado por la reciente formación del sector oriental de la faja volcánica trans-mexicana (Ferrari, 2000; Marquez et al., 1999). Datos paleo climáticos indican que durante el período glacial el sur del eje Neovolcánico era mucho más frío y húmedo que en la actualidad, se encontraba cubierto de paleo lagos con vegetación húmeda-templada, (Metcalf, et al., 2000; Metcalf, 2006), sin embargo, los registros paleo climáticos están incompletos para el área.

Barrera Baja California – Sonora: Esta área tiene buena representación en número de trabajos, es un patrón común observado con plantas y animales (Wilson y Pits, 2008; Jaeger, et al., 2005; Fehlberg y Ranker, 2009; Garrick et al., 2009; Riddle y Haffner 2006a y 2006b) generado por una serie de eventos recientes relacionados con el desprendimiento de la península de Baja California, (12 – 4 ma) que culmina en la apertura del Mar de Cortés (Barajas, 2000) y la formación de la Sierra Nevada, Sierra de San Pedro Martir.

Barrera Baja California norte- baja California sur: Patrón común observado al interior de la península de Baja California, (Castoe, et al., 2007; Riddle, et al., 2000; Fehlberg y Ranker, 2009; Garrick et al., 2009; Riddle y Haffner 2006a y 2006b) posterior al desprendimiento de la península de Baja California y relacionado con la formación de las sierras de San Pedro Mártir y La Laguna, la inundación del Istmo de La Paz y del pasaje Marino del Vizcaíno durante el Holoceno.

Barrera Sonora- Chihuahuense: La diferenciación de las biotas de las dos mayores áreas continuas de desierto cálido en Norte América, muestra ser el resultado de múltiples episodios de aislamiento y divergencia antiguos durante el Neogeno tardío (4-2 m.a.) y afectado en los últimos tiempos por la actividad del desprendimiento de la Península de Baja California que ocasionó el último levantamiento y plegamiento de la Sierra Madre Occidental (entre los 12 y 9 m.a.). Este patrón se observó en los siguientes estudios: Wilson y Pits, 2008; Jaeger et al., 2005; Reberning et al., 2010; Riddle y Haffner 2006a y 2006b y Castoe et al., 2007.

Chihuahuense norte, centro y sur: Aún son muy pocos los trabajos que abordan los procesos de diferenciación al interior del desierto Chihuahuense, sin embargo, los estudios (Reberning et al., 2010; Peakall et al., 1995; Silva y Eguiarte, 2003; Riddle y Haffner 2006a y 2006b) parecen indicar procesos mucho más recientes con la diferenciación en las cuencas de los ríos Bravo, Concho y Nazas, resultado de la conjunción de actividad ocasionada por el desprendimiento de Península de Baja California y subsiguiente plegamiento de la porción norte de la Sierra Madre Occidental y elevación y plegamiento de la porción norte de la Sierra Madre Oriental junto con la actividad y formación de los volcanes de la porción este de la Faja Volcánica Trans-mexicana durante el Holoceno medio y tardío.

Refugio al norte de la Sierra Madre Oriental-Planicies Tamaulipecas: Detectado con *Huneemannia fumariifolia* (Sosa et al., 2009; Reberning et al., 2010; Castoe et al., 2007; Hunter et al., 2001). Aún faltan datos paleo climáticos para la zona.

Refugio en zona centro de Chihuahuense: Diversos estudios filogeográficos (Reberning et al., 2010; Riddle y Haffner, 2006a; Hunter et al., 2001; Castoe et al., 2007) o paleo climáticos (Van Devender y Burgues, 1985; Van Devender, 1990a) apuntan a que aunque no existían las condiciones climáticas idóneas, la zona de Mapimí – Cuatro ciénegas, podría haber albergado diversas especies de ambientes áridos durante los períodos glaciales.

Refugio en Cuenca baja del colorado: Reberning et al., 2010, Jaeger et al., 20005; Castoe et al., 2007; Fehlberg y Ranker, 2009; Hunter et al., 2001; Ayoub y Riech. Los datos paleo climáticos apuntan a la presencia de ambientes áridos en la cuenca baja del colorado desde los 12 a 18 mil años, por lo que este podría funcionar como refugio pleistocénico.

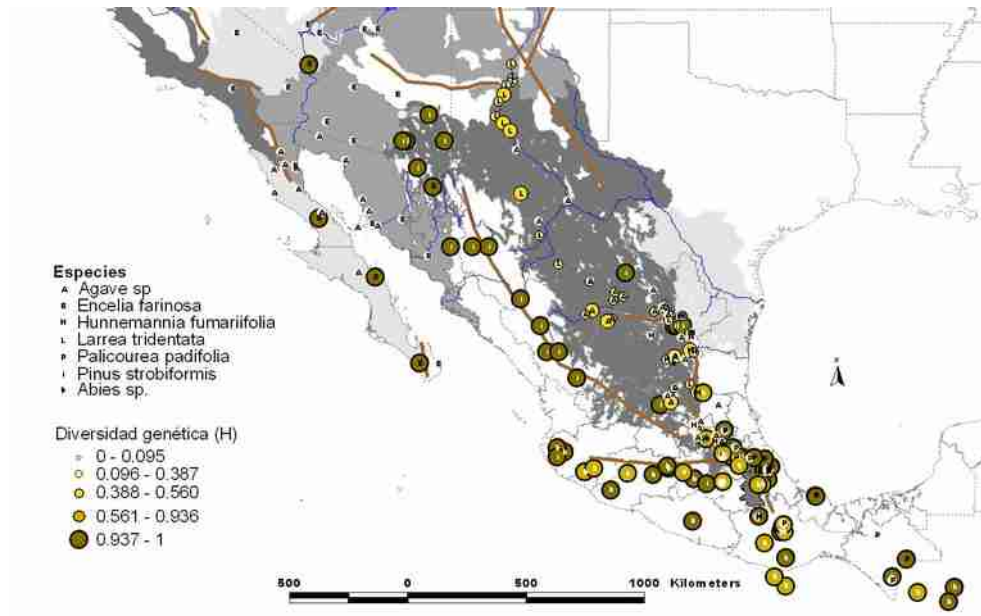


Figura 3 Diversidad genética (Heterocigosis y/o diversidad haplotípica para diversas especies de plantas. $H=1 - \sum (p_i^2)$) de 7 géneros mexicanos (5 áridos y 2 templados). El tamaño y color de los círculos indican la diversidad genética, las letras indican los géneros: A: *Agave victoria-reginae* (Martínez Palacios et al., 1999), *A. desertii*, *A. cerulatta* y *A. subsimplex* (Navarro Quezada, et al., 2003), *A. xylonacantha* (Colín, 2006), *A. striata* (Trejo, 2006; Rives, 2009); *A. lechuguilla* (Silva y Eguiarte, 2003); E: *Encelia farinosa* (Fehlberg y Ranker, 2009); H: *Hunnemannia fumariifolia* (Sosa, et al., 2009); P: *Pinus strobiformis* (Moreno Letelier y Piñero, 2009); A: *Abies flinckii*, *A. religiosa*, *A. guatemalensis* y *A. hickelii* (Jaramillo Correa et al., 2008; Aguirre et al., 2000).

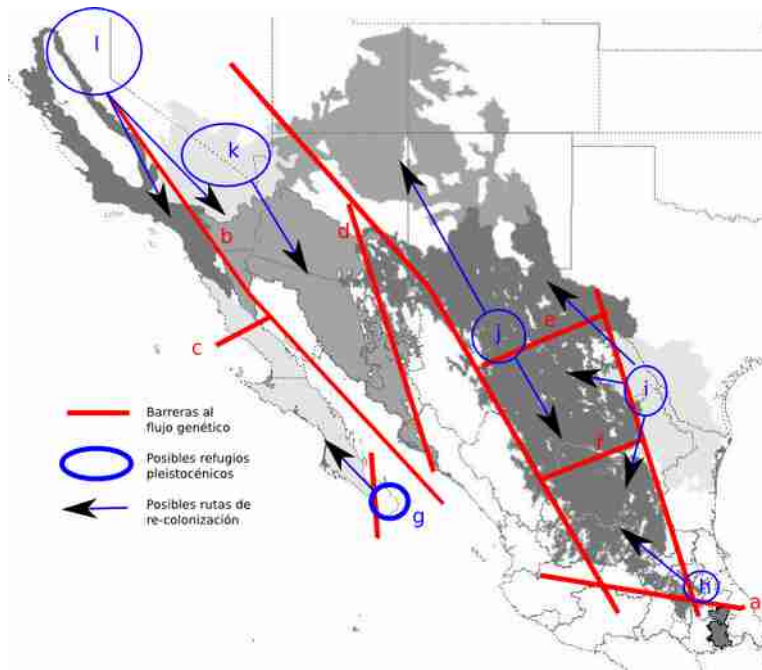


Figura 4 Principales patrones detectados en los desiertos cálidos de Norte América.

Tabla 1. Trabajos filogeográficos con plantas revisados.

<p>Especie (Nombre, Familia, hábito) Distribución área de estudio</p>	<p>Patron</p>	<p>Marcador / metodo</p>	<p>Referencia</p>
<p><i>Hunnemannia fumariifolia</i>* (Amapola, Papaveraceae, Herbácea). Sierra Madre Oriental, Tehuacán.</p>	<p>Refugio en norte de la Sierra Madre Oriental. Fragmentacion alopatica al interior de la Sierra Madre Oriental: desierto chihuahuense y Tehuacán- Cuicatlán Aislamiento por distancia.</p>	<p>Cloroplasto NCPA; Amova, Mismatch</p>	<p>Sosa et al., 2009</p>
<p><i>Melampodium leucanthum</i> (Blackfoot daisy, Compositeae. Herbácea). Desierto Chihuahuense y Sonorense.</p>	<p>Tres refugios separados: Cuenca baja del Colorado, Centro-sur del desierto Chihuahuense, Planicie Tamaulipeca. Patrón diferenciado de Desierto chihuahuense (con dos linajes en la región trans-pecos este y oeste) y Desierto Sonorense.</p>	<p>Cloroplasto, AFLP Componentes principales, Beast, Modelo Nicho.</p>	<p>Rebernick et al., 2010</p>
<p><i>Encelia farinosa</i>* (Incienso o Brittle bush, Asteraceae arbustiva). Sonora, Mojave y Baja California.</p>	<p>Refugios pleistocenicos en la cuenca baja del río colorado, planicies del este de sonora y en Baja California sur. Diferenciacion de poblacione de desierto sonorense, California y Baja California Sur.</p>	<p>Cloroplasto (psbA-trnH) NCPA, SAMOVA.</p>	<p>Fehlberg y Ranker, 2009.</p>
<p><i>Larrea tridentata</i>* (Gobernadora, Zygophyllaceae, Arbustiva).</p>	<p>Expansión reciente hacia el norte del desierto chihuahuense y Nuevo México a partir del sur-oeste de México</p>	<p>Aloenzimas. Genética de poblaciones</p>	<p>Duran et al., 2005.</p>

Especie (Nombre, Familia, hábito) Distribución área de estudio	Patron	Marcador / metodo	Referencia
Desierto Chihuahuense.		(estimadores básicos de diversidad-estructura, UPGMA)	
<i>Agave victoria-reginae</i> * (Maguey Noa, Agavaceae, rosetófila). Desierto Chihuahuense	Mayor diversidad al oeste menor al este. $H_e = 0.33$ (oeste: 0.405, centro: .33, este=0.29) Se estima poblaciones grandes (+7000 inds) sin cuello de botella reciente.	Aloenzimas. Genética de poblaciones (estimadores básicos, UPGMA)	Martinez-Palacios et al., 1999
<i>Agave deserti</i> * (Agave, Agavaceae, rosetófila) BajaCalifornia y Sonora.	Aislamiento por distancia. $H_s = 0.199$	RAPDS. Genética de poblacione (estimadores básicos, UPGMA)	Navarro Quezada et al., 2003.
<i>Buchloe dactyloides</i> (Zacate chino o buffalo grass,	Refugio pleistocénico al sur del Desierto Chihuahunse (en San Luis potosí) y dispersión hacia Texas y Grandes Planicies de EU por	Aloenzimas y RAPDS.	Peakall et al., 1995

Especie (Nombre, Familia, hábito) Distribución área de estudio	Patron	Marcador / metodo	Referencia
Poaceae, hierba). Great Plains, Desierto Chihuahuense.	Bisontes.	Genética de poblaciones.	
<i>Larrea tridentata</i> (Gobernadora, Zygophyllaceae, Arbustiva). Desierto Chihuahuense, Mojave y Sonora.	4 refugios pleistocénicos: Lower Rio Grande (oeste de Texas que luego se expandió hacia el norte del Desierto Chihuahuense), Cuenca baja del Río Colorado (que se expandió hacia los límites norte del Desierto Sonorense y hacia el de Mojave) y 2 refugios pleistocénicos al este y oeste de la Sierra Madre Occidental (a 650 km una de la otra).	Poliploidias de células guarda y datos fósiles.	Hunter et al., 2001.
<i>Euphorbia lomelii</i> (Candelilla, Euphorbiaceae, hierba) Baja California.	Ruptura vicariante en el Istmo de La Paz y en la mitad de la península de Baja California con dos expansiones recientes del rango de distribución a partir de dos puntos: zona al sur del istmo de La Paz y otra hacia el Norte y zona continental.	Cloroplasto (gen matK, gen NADH, trnT- trnL, trnL-trnF) y RFLP. Simulación coalescencia, NCPA, Geneland.	Garrick et al., 2009.
<i>Pinus strobiformis</i>	Se forman dos grupos principales: Sierra Madre occidental y Sierra	Microsatélites	Moreno Letelier y

<p>Especie (Nombre, Familia, hábito) Distribución área de estudio</p>	<p>Patron</p>	<p>Marcador / metodo</p>	<p>Referencia</p>
<p>(Pino piñonero, Pinaceae, árbol) Sierra Madre Oriental, Occidental, Sky Islands y Eje Neovolcánico</p>	<p>Madre Oriental-Eje Neovolcánico separados por el desierto Chihuahuense. Expansión del área durante los períodos glaciales. Aislamiento por distancia y posible introresión.</p>	<p>de cloroplasto. Genética de poblaciones (estimadores básicos de diversidad- estructura), NCPA.</p>	<p>Piñero, 2009</p>
<p><i>Agave lechuguilla</i> * (Maguey lechuguilla, Agavaceae, roceta) Desierto Chihuahuense.</p>	<p>Gradiente latitudinal norte sur con mayor diversidad al sur aunque sin aislamiento por distancia.</p>	<p>Aloenzimas. Genética de poblaciones (estimadores básicos de diversidad- estructura), UPGMA.</p>	<p>Silva y Eguiarte, 2003. Scheinvar y Eguiarte <i>En preparación</i></p>
<p><i>Agave xylonacatha</i> * (Maguey, Agavaceae, roceta) Sierra Madre Oriental.</p>	<p>Menor variación al norte, mayor al sur.</p>	<p>ISSR. Genética de poblaciones</p>	<p>Colin, 2006</p>

Especie (Nombre, Familia, hábito) Distribución área de estudio	Patron	Marcador / metodo	Referencia
		(estimadores básicos de diversidad-estructura)	
<i>Agave striata</i> * (Maguey, Agavaceae, Rocetófila) Desierto Chihuahuense.	Gradiente latitudinal norte sur con mayor diversidad al norte. Diferenciación en dos sub especies (<i>A. striata falcata</i> en zona norte y <i>A. striata striata</i> al sur). Aislamiento por distancia.	ISSR. Genética de poblaciones (estimadores básicos de diversidad-estructura)	Trejo, 2006; Rives, 2009.
<i>Fouquieria splendens</i> (Vara de José, Fouruieriaceae, herbácea) Baja California, Sonora y Chihuahua.	Formación de tres linajes principales: Baja California, Sonora y desierto Chihuahuense. No detectan efecto del río Conchos pero sí del río Nazas en desierto Chihuahuense. Aislamiento por distancia.	AFLP. Genética de poblaciones (estimadores bayesianos de diversidad y estructura)	Redfen, 2008.

Tabla 2. Trabajos filogeográficos con animales revisados.

Animales: Taxon (Nombre, Familia) Distribución	Patron	Marcador / metodo	Referencia
22 clados: 9 mamíferos, 7 aves, 4 reptiles, 1 anfibio y 1 cactus.	Detectan 6 eventos vicariantes: Pasaje Marino del Vizcaíno, Embahiamientos Trans-Golfos, Apertura del Golfo, Formación de la planicie mexicana de la Sierra Madre oriental y Levantamiento de la Sierra Madre. 11 áreas de endemismo. Regugio en Chihuahuense central.	Áreas de endemismo. Biogeografía filogenética.	Riddle y Haffner, 2006a, 2006b
<i>Agelenopsis aperta</i> (Araña del desierto, Arachnida, insecto) Suroeste de E.U: Rocky Mountains y Sierra Nevada.	Fragmentación por aislamiento en refugios hace 2.5 m.a y posterior expansión del rango. Ubican 3 refugios pleistocénicos: este de Rocky Mountains, entre Rocky Mountains y Sierra nevada y al este de Sierra Nevada. Formación de 3 grandes linajes: este (desierto chihuahuense), intermontano (desierto del Mojave) y este de Sierra Nevada (desierto de California). Expasión de ranngo	Mitocondria (Cyt I). Filogenia por máxima verosimilitud y estadística	Ayoub y Riechert, 2004.

Animales: Taxon (Nombre, Familia) Distribución	Patron	Marcador / metodo	Referencia
	post-pleistocénica hacia Rocky Mountains.	bayesiana. NCPA. Analisis de diversidad genética.	
<i>Bufo punctatus</i> (Sapo manchas rojas, Bufonidae, anfibio) Desiertos Chihuahuense, Sonorense, Mojave y Colorado Plateau.	División Este (Chihuahuense-Colorado) y Oeste (Mojave-Sonora) en el Mioceno tardío- Plioceno temprano (6-4 ma). Refugio Pleistocénico en Desierto Chihuahuense y cuenca baja del Colorado.	Mitocondria (cyt b) Máxima verosimilitud e inferencia Bayesiana. NCPA.	Jaeger et al., 2005
<i>Crotalus atrox</i> (Cascabel diamantada del oeste, Viperidae, reptil) Desiertos Chihuahuense, Sonorense, Sur de Great Plains y Tamaulipas.	Dos eventos de divergencia, primero entre linages continentales y de Baja California en el pleistoceno tardío (3.26 ma) y luego entre los desiertos Sonorense y Chihuahuense y planicies del sur y Tamaulipas (1.36 ma). Aislamiento en múltiples refugios (Centro y sur de sonora, valle del río Colorado, Mapimí y Tamaulipas) con crecimiento post-glacial y expansión del rango.	Mitocondria (ND4 y Leu). Maxima Parsimonia y Bayesianos. NCPA. Coalescencia.	Castoe et al., 2007.

Animales: Taxon (Nombre, Familia) Distribución	Patron	Marcador / metodo	Referencia
<p><i>Perognathus sp.</i>, <i>Chaetodipus sp.</i>, y <i>Onychomys sp.</i></p> <p>(Pocket mice y Grasshopper mice; Heteromyidae y Cricetidae; Mamíferos)</p> <p>Great Plains, Tamaulipas, Chihuahuense, sonoreense, Sinaloense, Mojave, Great Basin, California y Baja California.</p>	<p>Vicarianza de en oeste (Sonora, Sinaloa y Mojave) del este (Chihuahua). Expansión del desierto de Sonora hacia Sierra Nevada</p>	<p>Mitocondria (COIII y cyt b)</p> <p>Cladograma de áreas (Análisis de parsimonia de Brooks)</p>	<p>Riddle. 1995.</p>
<p><i>Moneilema gigas</i> y <i>M. armatum</i></p> <p>(Escarabajos de cactus; Cerambycidae, Insectos)</p> <p>Desierto de Sonora y Desierto Chihuahuense</p>	<p>Fragmentación en el pasado con expansión hacia el norte desde refugio previa al período glacial (1.5 MA). Divergencia entre las regiones de Río Grande y Pecos River y entre las porciones norte y sur de Sonora (Valle del río Yaqui y valle del Río Sonora). Las poblaciones de Mapimí se diferenciaron de las otras del desierto Chihuahuense hace al menos 1.6 MA.</p>	<p>Mitocondria (Cit Ox I).</p> <p>Parsimonia, Máxima verosimilitud y Análisis</p>	<p>Irwin Smith y Farrell, 2005</p>

Animales: Taxon (Nombre, Familia) Distribución	Patron	Marcador / metodo	Referencia
		Bayesiano. NCPA y modelación coalescente.	
<i>Trimorphodon biscutatus</i> (Culebra lira cabeza negra, Colubridae, reptil) Desierto de Sonora, Baja California, Mojave y costa pacífico de México y Sud Amperica.	Distinción de grupos Sonora-Chihuahua, Jalisco-Sinaloa, Baja California, Oaxaca-Michoacán-Jalisco y Centro America	Mitocondria. Máxima Verosimilitud y Bayesiano. Tiempos de divergencia	Devitt, 2006
<i>Ammospermophilus leucurus</i> (Ardilla antílope, Sciuridae, Mamífero) Baja California, Sonora y Mojave.	Un grupo homogenio de Oregon a Baja California y otro al sur de la península de Baja California. Rápida expansión postglacial hacia el norte a partir de un refugio al sur de la península de Baja California.	Mitocondria (Cyt b y región control). Neighbour- joining y medidas de diversidad genética.	Whorley et al., 2004.
4 especies de <i>Crotalus sp</i>	Estructura entre Baja California y Continente (Plioceno-Mioceno)	Mitocondria	Douglas et al., 2006.

Animales: Taxon (Nombre, Familia) Distribución	Patron	Marcador / metodo	Referencia
(Serpientes ratoneras, Viperidae, Reptil) Baja California, Sonora, Mojave.	tardío) con subsecuente separación vicariante en dos subclados. Por aislamiento en refugios pleistocénicos. Proponen 3 refugios: uno al norte del Valle de la muerte, otro en la punta de la península de Baja California.	(ATPasa 8 y 6) Maximum likelihood; NCPA. Análisis de diversidad bajo neutralidad.	
<i>Dilophotopsis sp.</i> (Avispa, Mutillidae, insecto) Todos los desiertos de Norte América (cálidos y fríos)	Concordancia entre la filogenia y la distribución geográfica marcando patrones claros de vicarianza entre Tamaulipas, Chihuahense, Sonorense, Mojave, Colorado, y entre los desiertos fríos.	Morfología e ITS1 ITS2 (nuclear) Mr. Bayes. Analisis filogenético y geográfico.	Wilson y Pitts, 2008.
<i>Uta sp.</i> Baja California	Determinan pasaje marino de BC por 1ma {en Wilson y Pitts}	Filogenia.	Upton y Murphy, 1997
<i>Pocket Mouse</i> Baja California			Riddle, Hafner y Alex

Animales: Taxon (Nombre, Familia) Distribución	Patron	Marcador / metodo	Referencia
<i>Boa</i> <i>Baja California</i>			Wood et al., 2008.
<i>Pseudacris regilla</i> <i>California, Sonora BajaCal</i>			Recuero et al.,
<i>Baja Cal</i>	Paso del Vizcaino fue hace 2-3 ma		Lindell et al., 2005 y 2006

BIBLIOGRAFÍA

- Soltis, D.E., Gitzendanner, M.A., Strenge, D.D., Soltis, P.S., 1997. Chloroplast DNA intraspecific phylogeography of plants from the Pacific Northwest of North America. *Plant Syst. Evol.* 206, 353–373.
- Aguirre Planter E., Furnier G.R., y Eguiarte L.E. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* 87(3):362-371
- Aranda Gómez J.J. Henry C.D. y Luhr J.F. 2000. Evolución tectonomagmática post-paleocéica de la Sierra Madre Occidental y de la porción meridional de la provincia tectónica de Cuencas y Sierras, México. *Boletín de la sociedad Geológica Mexicana.* 53:59-71.
- Avise J. DeEte W. Johns G. 1998. Speciation durations and pleistocene effects on vertebrate phylogeography. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265:1707-1712
- Avise J., Arnold J., Ball M.R., Bermingham E. Bamb T, Neigel J, Reeb C. y Saunders C. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:489-522
- Avise J.C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species.* Harvard University press, Cambridge, Massachusetts. 447pp.
- Axelrod, D.I., 1979. Age and origin of Sonoran Desert vegetation. *Occasional Papers of the California Academy Of Sciences* 132, 1–74.
- Axelrod, D.I., 1983. Paleobotanical history of the western deserts. In: Wells, S.G., Haragan, D.R. (Eds.), *Origin and Evolution of Deserts.* University of New Mexico Press, Albuquerque, pp. 113–129.
- Ayoub N.A. y Riechert S.E. 2004. Molecular evidence for Pleistocene glacial cycles driving diversification of a North American desert spider, *Agelenopsis aperta*. *Molecular Ecology* 13:3453-3465.
- Barajas A.M. 2000. Vulcanismo y extensión en la provincia extensional del Golfo de California. *Boletín de la Sociedad Geológica mexicana.* 53:72-78
- Beaumont AM, Nielsen R, Robert C, Hey J, Gaggiotti O Knowles L, Estoup A, Panchl M, Corander J, Hickerson M, Sisson SA, Fagundes N, Chikhi L, Beerli P, Vitalis R, Cornuet JM, Huelsenbeck J, Foll M, Yang Z, Rousset F, Balding D y Excoffier L. 2010. In defence of model-based inference in phylogeography. *Molecular Ecology* 19:436-446
- Beaumont AM, Zhang W, Balding DJ. 2002. Approximate Bayesian Computation in Population Genetics. *Genetics* 162:2025-2035
- Bermingham E. y Moritz C., 1998. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology* 7:367-369
- Brunsfeld S.J., Sullivan J., Soltis D.E., Soltis P.S. 2001. comparative phylogeography of northwestern North America: a synthesis. In Silvertown J., Antonovics J. (Eds). *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial context.* Blackwell Publishing, Oxford, pp. 319-339

- Carnaval A.C., y Moritz C., 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35:1187-1201.
- Castoe T.A., Spencer C.L y Parkinson C.L. 2007. Phylogeographic structure and historical demography of the western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*): A perspective on North American desert biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42:193-212.
- Cervantes Zamora, Y., Cornejo-Olgín, S. L., Lucero-Márquez, R., Espinoza-Rodríguez, J. M., Miranda-Viquez, E. y Pineda-Velázquez, A. 1990. "Provincias Fisiográficas de México". Extraído de Clasificación de Regiones Naturales de México II, IV.10.2. Atlas Nacional de México. Vol. II. Escala 1:4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México y obtenido de Conabio (<http://www.conabio.gob.mx>)
- Charlesworth B., 2009. Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature reviews Genetics* 10:195-205
- Christensen M.N. 1966. Late Cenozoic Crustal Movements in the Sierra Nevada of California. *Geological Society of America Bulletin*. 77(2):163-182.
- Clark P.U., Dyke A.S., Shakun J.D., Carlson A.E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J.X., Hostetler S.W., McCabe A.M. 2009. The Last Glacial Maximum. *Science* 325:710-714
- Colin Núñez R., 2006. Análisis de la diversidad genética y estructura poblacional de *A. xylonacantha* (Agavaceae) utilizando ISSR como marcador molecular, Tesis de Licenciatura, Fac. Ciencias, UNAM, México. Asesor: Luis E. Eguiarte. 62 p.
- Comes, H.P., Kadereit, J.W., 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends Plant Sci.* 3, 432–438.
- Devitt T.J., 2006. Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic-Neotropical transition. *Molecular Ecology* 15:4387-4407.
- Douglas M.E., Douglas M.R., Schuett G.W., Porras L.W., 2006. Evolution of rattlesnake (Viperidae; *Crotalus*) in the warm deserts of western North America shaped by Neogene vicariance and Quaternary climate change. *Molecular Ecology* 15:3353-3374.
- Drummond A.J., Rambaut A., Shapiro B., y Pybus O.G. 2005. Bayesian Coalescent Inference of Past Population Dynamics from Molecular Sequences. *Molecular Biology and Evolution* 22(5):1185-1192;
- Dumolin Lapegue S., Demesure B., Fineschi S., Le Corre V. y Petit R.J. 1997. Phylogeographic structure of white oaks throughout the European Continent. *Genetics* 146:1475-1487.
- Duran K.L., Lowrey T.K., Parmenter R.P. y Lewis P. 2005. Genetic diversity in chihuahuan desert populations of creosotebush (Zygophyllaceae: *Larrea tridentata*)
- Fehlberg S.D. y Ranker T.A., 2009. Evolutionary history and phylogeography of *Encelia farinosa* (Asteraceae) from the Sonoran, Mojave and Peninsular Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50:326-335.
- Ferrari L., Lopez Martínez M., Aguirre Díaz G., y Carrasco Núñez G. 1999. Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in central Mexico: From the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. *Geology* 27:303-306

- Ferrari L., Valencia Moreno M. y Bryan S., 2005. Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 57(3):343-378
- Ferri L., 2000. Avances en el conocimiento de la Faj volcánica Transmexicana durante la última década. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 53:84-92.
- Garrick R.C., Nason J.D., Meadows C.A. y Dyer R.J. 200. Not just vicariance: phylogeography of a Sonoran Desert euphorb indicates a major role of range expansion along the Baja peninsula. *Molecular Ecology* 18:1916-1931
- González Chauvet R., 2001. Análisis de variación genética de *Agave desertii* en el desierto sonorense por medio de marcadores moleculares (RAPDs), Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. Asesor: Luis E. Eguiarte. 69
- Griffith G., 2010. Level III North American terrestrial Ecoregions: United States Descriptions. North American Commission for Environmental Cooperation. 65 pp.
- Guilooly J.F., Allen a.p., West G.B., y Brown J.H. 2005. The rate of DNA evolution: effects of body size and temperature on the molecular clock. *PNAS* 102(1):140-145.
- Gutierrez Rodríguez C., Ornelas J.F., y Rodríguez Gómez F., 2011. Chloroplast DNA phylogeography of a distylous shrub (*Palicourea padifolia*, Rubiaceae) reveals past fragmentation and demographic expansion in Mexican cloud forests. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:603-615.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonia Forest birds. *Science* 165(3889):131-137
- Hamrick J.L. y Godt J.W.. 1996 *Effects of Life History Traits on Genetic Diversity in Plant Species*. *Trans. Real Society of London B*. 351(1345):1291-1298
- Hamrick J.L. y Godt M.J.W. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 351:1291-1298
- Hedrick, P.W. 2005. *Genetics of populations*. Jones and Bartlett publishers. 737 pp.
- Hewitt G.M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58:247-276.
- Hewitt G.M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907-913.
- Hewitt G.M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the quaternary. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 354:183-195.
- Hewitt, G.M. 2001. Speciation hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology* 10:537-549.
- Hickerson M.J., Carstens B.C., Cavender Bares J., Crandall K.A., Graham C.H., Johnson J.B. Risler L., Victoriano P.F. y Yoder A.D. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2010. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54:291-301.
- Hofreiter M. y Stewart J., 2009. Ecological Change, Range Fluctuations and Population Dynamics during the Pleistocene. *Current Biology* 19(14):R584-R594.
- Hunter K.L., Betancourt J.L., Riddle B.R., Van Devender T.R., Cole K.L. y Spaulding W.G. 2001. Ploidy race distributions since the Last Glacial Maximum in the North American desert shrub, *Larrea tridentata*. *Global Ecology and Biogeography* 10:521-533.

- Irwin Smith C. y Farrell B.D. 2005. Range expansions in the flightless longhorn cactus beetles, *Moneilema gigas* and *Moneilema armatum*, in response to Pleistocene climate changes. *Molecular Ecology* 14:1025-1044.
- Jaeger J.R., Riddle B.R., Braford D.F. 2005 Cryptic Neogene vicariance and Quaternary dispersal of the red-spotted toad (*Bufo punctatus*): insights on the evolution of North American warm desert biotas. *Molecular Ecology* 14:3033-3048.
- Jaramillo Correa J.P., Beaulieu J., Ledig T., Bousquet J. 2006. Decoupled mitochondrial and chloroplast DNA population structure reveals Holocene collapse and population isolation in a threatened Mexican-endemic conifer. *Molecular Ecology* 15:2787-2800
- Jaramillo Correa J.P., Beaulieu J., Khasa D.P., Bousquet. 2009. Inferring the past from the present phylogeographic structure of North American forest trees: seeing the forest for the genes. *Can. J. For. res.* 39:286-307.
- Jaramillo Correa J., Aguirre Planter E., Khasa D.P., Eguiarte L.E., Piñero D., Furnier G. y Bousquet J., 2008. Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. *Molecular Ecology* 17:2476-2490.
- Knowles L.L y Richards C., 2005. Importance of genetic drift during Pleistocene divergence as revealed by analyses of genomic variation. *Molecular Ecology*. 14:4023-4032.
- Knowles L.L y Maddison W.P. 2002. Statistical phylogeography. *Molecular Ecology* 11:2623-2635
- Knowles L.L. 2004. The burgeoning field of statistical phylogeography. *Journal of evolutionary biology* 17(1):1-10.
- Lanner R.M., y Van Devendder T.R. 1981. Late Pleistocene Piñon Pines in the Chihuahuan Desert. *quaternary Research* 15:278-290.
- Lozano García S., 2004. Evidencia de cambio climático: cambios en el paisaje. En J. Martínez y A. Fernández Bremauntz (Comps.) *Cambio Climático. una visión desde México*. Instituto Nacional de Ecología, México. pp: 65-76.
- Maderey-R, L. E. y Torres-Ruata, C. 1990. Extraído de *Hidrografía e hidrometría*, IV.6.1 (A). Atlas Nacional de México. Vol. II. Escala 1: 4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Marquez A., Oyarzun R., Doblaz M., y Verma S.P. 1999. Alkalic (ocean-island basalt type) and calc-alkalic volcanism in the Mexican volcanic belt: A case for plume-related magmatism and propagating rifting at an active margin?. *Geology*. 27:51-54
- Martínez Palacios, Eguiarte L.E., y Gurnier G. R., 1999. Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriareginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert, *Am. Jour. Bot.* 86(8):1093-1098
- Metcalfe, S.E. O Hara S., Caballero M., y Davies S., 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico – a review. *Quaternary Science Reviews* 19:699-721.
- Metcalfe, S.E. 2006. Late Quaternary environments of the northern deserts and central transvolcanic belt of Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93: 258-273.
- Moreno Letelier A. y Piñero D., 2009. Phylogeographic structure of *Pinus strobiformis* Engelm. across the Chihuahuan Desert filter-barrier. *Journal of Biogeography* 36:121-131
- Morrone J.J., 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76(2):207-252.

- Navarro Quezada A., González Chauvet R., Molina Freaner F. y Eguiarte L.E. 2003. Genetic differentiation in the *Agave deserti* (Agavaceae) complex of the Sonora desert. *Heredity* 90:220-227
- Nybom H. 2004. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* 13(5):1143-1155
- Olson, D.M., E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'Amico, I. Itoua, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, T.H. Ricketts, Y. Kura, J.F. Lamoreux, W.W. Wettengel, P. Hedao, and K.R. Kassem. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. 2001. *BioScience* 51:933-938. (Obtenido de wwf.org)
- Ortiz Medrano A., Moreno Letelier A. y Piñero D., 2008. Fragmentación y expansión demográfica en las poblaciones mexicanas de *Pinus ayacahuite* var. *ayacahuite*. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 83:25-36.
- Peakall R., Smouse P.E. y Huff D.R., 1995. Evolutionary implications of allozyme and RAPD variation in diploid populations of dioecious buffalograss *Buchloë dactyloides*. *Molecular Ecology*. 4: 135-147.
- Petit R.,J., Aguinagalde I., Jakes-lousi de Beaulieu, Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., et al., 2003. Glacial Refugia: Hotspots But not melting pots of genetic diversity. *Science* 300:1563-1565
- Petit R.J., Pineau E., Demesure B., Bacilieri R., Ducouso A., Kremer A., 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 9996–10001.
- Pielou, E.C. 1991. *After the Ice Age*. University of Chicago Press. Chicago, USA. 366pp.
- Rebernic C., Schneeweiss G.M., Barty K.E., Schönswetter P., Villaseñor J.L., Obermayer R., Stuessy TF., y Weiss-Schneeweiss. 2010. Multiple pleistocene refugia and Holocene range expansion of an abundant southwestern American desert plant species (*Melampodium leucanthum*, Asteraceae). *Molecular Ecology* 19:3421-3443.
- Redfen Joanna. 2008. Phylogeny and phylogeography of Fouquieriaceae: Evolutionary History of a North American Warm Desert Plant Family. Tesis Doctoral. The University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico. 127 pp.
- Riddle B. y Hafner D., 2006a. A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. *Journal of Arid Environments* 66:435-461.
- Riddle B. y Hafner D., 2006b. Biogeografía histórica de los desiertos cálidos de norteamérica. en: Vázquez-Domínguez y Hafner D.J. eds. 2006. *Genética y mamíferos mexicanos: presenta y futuro*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin No. 32.
- Riddle B.R., 1995. Molecular Biogeography in the Pocket Mice (*Perognathus and Chaetodipus*) and Grasshopper mice (*Onychomys*): the Late cenozoic Development of a North American Aridlands rodent Guild. *Journal of Mammalogy* 76(2):283-301.
- Rives Guendulain, R.C. 2009. Diversidad clonal y estructura genética espacial en escala fina de *Agave striata* Zucc. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. Asesor: Enrique Scheinvar. 89 pp.
- Rocha M., Valera A., y Eguiarte L.E. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave littaea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany* 92(8):1330-1341.
- Rzedowski J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa Noriega editores. México. 432pp

- Rzedowski, J. 1990. "Vegetación Potencial". IV.8.2. Atlas Nacional de México. Vol II. Escala 1:4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Sahagian D., Proussevitch A., y Carlson W., 2002. Timing of Colorado Plateau uplift: initial constraints from vesicular basalt-derived paleoelevations. *Geology* 30:807-810.
- Shreve, F., 1942. The desert vegetation of North America. *The Botanical Review* 8, 195–246.
- Silva Montellano A. y Eguiarte L.E., 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the chihuahuan desert. II. Genetic vaiation, differentiation and imbreeding estimates. *American Journal of Botany* 90(5): 700-706
- Smith S.A., y Donoghue M.J. 2008. Rates of molecular Evolution are linked to life History in Flowering Plants. *Science*. 322:86-89
- Soltis D.E., Morris A.B., McLachlan J.S., Manos P.S. y Soltis P. 2006. Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology* 15:4261-4293.
- Sosa V., Ruiz Sanchez E., y Rodriguez Gomz F.C., 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
- Spaulding W.G. 1990. Vegetational and Climatic Development of the Mojave Desert: The Last Glacial Maximum to the Present. En: Betancourt, J.L. Van Devender T.R. y Martin P.S. *Packrat Middens: the last 40,000 years of biotic chage*. The University of Ariozona Press. pp:134-165.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust Saucy A.G., Cosson J.F., 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7:453-464
- Trejo Hernández L., 2006. Genética de Poblaciones de *Agave striata* Zucc, Tesis de Maestría, Inst. Ecología, UNAM. Asesor: Luis E. Eguiarte. 73
- Van Devender T.R. 1990a. Late Quaternary Vegetation and Climate of the Chihuahuan Desert, United States and Mexico. En: Betancourt, J.L. Van Devender T.R. y Martin P.S. *Packrat Middens: the last 40,000 years of biotic chage*. The University of Ariozona Press. pp:104-133.
- Van Devender T.R. 1990a. Late Quaternary Vegetation and Climate of the Sonoran Desert, United States and Mexico. En: Betancourt, J.L. Van Devender T.R. y Martin P.S. *Packrat Middens: the last 40,000 years of biotic chage*. The University of Ariozona Press. pp:134-165.
- Van Devender T.R. y Burgues T.L. 1985. Late Pleistocene Woodlands in the Bolson de Mapimi: A Refugium for the Chihuahua Desert Biota?. *Quaternary Research* 24:346-353.
- Wakeley J. 2007. *Coalescent theory: an introduction*. Roberts & Co. Publishers. 121pp.
- Whorley J.R., Alvarez Castañeda T. y Kenagy G.J. 2004. Genetic structure of desert ground squirrels over a 20 degree latitude transect from Oregon through the Baja California peninsula. *Molecular Ecology* 13:2709-2720.
- Wilson J. S. y Pitts J., 2008. Revision of Velvet Ant genus *Dilophotopsis* Schuster (Hymenoptera: Mutillidae) by using molecular and morphological Data, with Implications for desert biogeography. *Annals of the entomological society of America* 101(3):514-524.
- Zink R.M., Blckwell Rago R.C., y Ronquist F., 2010. The shifting roles of dispersal and vicariace in biogeography. *Proc. R. Soc. Lond B* 267:497-503.

APÉNDICE 2. NEOGENE AND PLEISTOCENE HISTORY OF AGAVE LECHUGUILLA IN THE CHIHUAHUAN DESERT

Journal of Biogeography

SUPPORTING INFORMATION

Neogene and Pleistocene history of *Agave lechuguilla* in the Chihuahuan Desert

Enrique Scheinvar, Niza Gámez-Tamariz, Gabriela Castellanos-Morales,
Erika Aguirre-Planter and Luis E. Eguiarte

APPENDIX S1 Supplementary methods and results.

CONTENTS

Table S1 Identification (ID), Mexican location and state, elevation and geographic coordinates of the sampled populations.

Methods S1 PCR procedure.

Methods S2 Ecological niche modelling procedure.

Table S2 Priors for the demographic scenarios used in approximate Bayesian computation (ABC) analyses.

Figure S1 Demographic scenarios simulated in DIYABC.

Table S3 GenBank numbers for the cpDNA sequences used in phylogenetic analysis and for the *Agave lechuguilla* haplotypes.

Table S4 Definition of haplotypes and variable sites in each chloroplast region included in the analyses.

Table S5 Haplotype frequency in each population.

- Figure S2** Voronoi tessellations depicting *Agave lechuguilla* genetic structure from the best partition of the Bayesian analysis of population structure (BAPS).
- Figure S3** Bayesian skyline plot of *Agave lechuguilla* chloroplast sequences.
- Methods S3** Environmental palaeoreconstruction of the Chihuahuan Desert.
- Figure S4** Scatterplots of punctual environmental palaeoreconstruction data (a–e) for 70,000 random points (10% of total pixel area) along the Chihuahuan desert, for the current (black), LIG (red) and LGM (blue) environmental conditions.

Table S1 Identification (ID), Mexican location and state, elevation and geographical coordinates of the sampled populations

ID	Location	State	Elevation (m a.s.l.)	Longitude (W)	Latitude (N)
L01	Pachuca	Hidalgo	1950	98° 43'	20° 07'
L02	Zimapán	Hidalgo	1800	99° 19'	20° 43'
L03	Zaragoza	San Luis Potosí	2100	100° 40'	22° 04'
L04	Matehuala	San Luis Potosí	1920	100° 31'	23° 49'
L05	Saltillo	Coahuila	1980	101° 04'	25° 15'
L06	Bermejillo	Durango	1260	103° 49'	26° 13'
LMa	Mapimí	Durango	1260	103° 43'	26° 40'
L08	Aldama	Chihuahua	1380	105° 42'	28° 57'
L09	Ojinaga	Chihuahua	990	104° 36'	29° 43'
L10	Ciudad Juárez	Chihuahua	1530	106° 31'	31° 40'
L11	La Naval	Coahuila	1206	102° 31'	26° 57'
L12	Australia	Coahuila	850	102° 18'	26° 35'
L13	La Peña	Coahuila	916	102° 12'	28° 38'
L14	Múzquiz	Coahuila	560	101° 36'	28° 05'
L15	Allende	Coahuila	464	100° 56'	28° 15'

Methods S1 PCR procedure.

PCR was performed on all chloroplast fragments using 20 mL of total master mix, containing 80 ng of template DNA, in 1× PCR Buffer, 2 mM MgCl₂, 2.5 mM dNTP, 0.3 mM of forward primer, 0.3 mM of reverse primer, and 1 U μ L⁻¹ of Amplificasa BioTecMol.

The PCR cycles were as follows: an initial template denaturation step at 94 °C for 5 min; followed by 35 denaturation cycles of 30 s at 94 °C, annealing for 50 s at 55 °C for *psbJ-petA*, at 55.5 °C for 3'-*rps16-5'-trnK*, at 61 °C for *rpl32-trnL*, and at 60.5 °C for *trnL-trnF*, and extension for 70 s at 72 °C; and a final extension step of 8 min at 72 °C.

All products were visualized by gel electrophoresis (2% agarose in 0.5× TAE) stained with ethidium bromide. Fragments of sufficient weight and quality were sequenced in duplicate (at the University of Washington's High Throughput Genomic Center, Seattle, WA, USA) to detect sequencing

errors. The quality of the sequences and the forward and reverse assembly were assessed by direct inspection using the software PHRED/PHRAP/CONSED 19.0 (Gordon *et al.*, 1988; Ewing *et al.*, 1998).

REFERENCES

- Figura 1. Ewing, B., Hillier, L., Wendl, M.C. & Green, P. (1998) Base-calling of automated sequencer traces using *phred*. I. Accuracy assessment. *Genome Research*, **8**, 175–185.
- Figura 2. Gordon, D., Abajian, C. & Green, P. (1988) *Consed*: a graphical tool for sequence finishing. *Genome Research*, **8**, 195–202.

Figura 3.

Methods S2 Ecological niche modelling procedure

To elaborate an ecological niche model (ENM) for the species, a database was constructed with 96 unique presence records of *A. lechuguilla* from different biological databases (GBIF, <http://data.gbif.org/>; REMIB, <http://conabio.gob.mx/>; UNIBIO, <http://unibio.unam.mx/>) as well as personal observations. All data were geographically verified according to Gentry (1998) and the authors' field experience with the species.

Nineteen current bioclimatic layers were downloaded from the WorldClim 1.4 data set (Hijmans *et al.*, 2005) and six topographical layers from the HYDRO1k Elevation Derivative Database (available at: <http://lta.cr.usgs.gov/HYDRO1K>), using a resolution of 30 arc-seconds (*c.* 1 km). To avoid model overfitting, a principal components analysis was performed in R (using a script available from the authors and based on the *STATS* package for R) to identify highly correlated layers for the area of interest. A subset of the less correlated layers was selected (commonality > 0.7 for the most representative and Spearman's rank correlation coefficient < 0.7 for the less correlated) from the first six principal components (which represented 86.7% of total variation).

The final 14 selected layers were: mean annual temperature (Bio1), mean diurnal temperature range (Bio2), annual temperature range (Bio7), mean temperature of the driest quarter (Bio9), mean temperature of the warmest quarter (Bio10), mean temperature of the coldest quarter (Bio11), precipitation of the driest month (Bio14), precipitation seasonality (Bio15), precipitation of wettest

quarter (Bio16), flow accumulation (FlowAccum), flow direction (FlowDir), slope, compound topographic index (TopoInd) and aspect.

To project the Ecological Niche modelling (ENM) onto past conditions, the last interglacial (LIG) model (c. 120,000–140,000 ka; Otto-Bliesner *et al.*, 2006) and the Last Glacial Maximum (LGM) model (c. 21,000 ka), based on the general circulation model CCSM (Collins *et al.*, 2006), were downloaded and resampled to obtain the same resolution with the RASTER R package. For North American desert species, the MIROC and CCSM general circulation models have previously resulted in models of identical quality (Wilson & Pitts, 2012), but CCSM has already been widely used in the reconstruction of past distributions in this region (Martínez-Meyer & Peterson, 2006; Peterson & Nyári, 2007; Gámez *et al.*, 2014; Castellanos-Morales *et al.*, 2016).

Two independent MAXENT 3.3.3e runs (Phillips *et al.*, 2006) were performed, one for each past projection layer. Each run included 30 replicates using the logistic model without clamping or extrapolation, and 20% random test percentage by bootstrap. All the distribution models were evaluated using AUC scores. The final average models were cropped to the physiographical regions associated with presence records. The models were transformed into binomial ones, with a minimum total presence value of 0.0822 as the cut-off. The final extension area of each polygon was calculated considering the total number of pixels and transforming it into a geographical area based on the raster resolution.

REFERENCES

- Castellanos-Morales, G., Gámez, N., Castillo-Gámez, R.A. & Eguiarte, L.E. (2016) Peripatric speciation of an endemic species driven by Pleistocene climate change: the case of the Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **94**, 171–181.
- Collins, W.D., Bitz, C.M., Blackmon, M.L., Bonan, G.B., Bretherton, C.S., Carton, J.A., Chang, P., Doney, S.C., Hack, J.J., Henderson, T.B., Kiehl, J.T., Large, W.G., McKenna, D.S., Santer, B.D. & Smith, R.D. (2006) The Community Climate System Model version 3 (CCSM3). *Journal of Climate*, **19**, 2122–2143.
- Gámez, N., Escalante, T., Espinosa, D., Eguiarte, L.E. & Morrone, J.J. (2014) Temporal dynamics of areas of endemism under climate change: a case study of Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography*, **41**, 871–881.

- Gentry, S.H. (1998) *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press. Tucson, AZ.
- 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. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965–1978.
- Otto-Bliesner, B.L., Marshall, S.J., Overpeck, J.T., Miller, G.H., Hu, A. & CAPE Last Interglacial Project members (2006) Simulating Arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science*, **311**, 1751–1753.
- Martínez-Meyer, E. & Peterson, A.T. (2006) Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography*, **33**, 1779–1789.
- Peterson, A.T. & Nyári, Á.S. (2007) Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the Thrush-like Mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. *Evolution*, **62**, 173–183.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.
- Wilson, J.S. & Pitts, J.P. (2012) Identifying Pleistocene refugia in North American cold deserts using phylogeographic analyses and ecological niche modelling. *Diversity and Distributions*, **18**, 1139–1152.

Table S2 Priors for the demographic scenarios used in approximate Bayesian computation (ABC) analyses. All priors were given a uniform distribution, with the indicated minimum and maximum values, except for expansion times (LGM and LIG), which were given a normal distribution.

Parameter	Distribution	Values
Current N_e		
N1	Uniform	10–100,000
N2	Uniform	10–100,000
N3	Uniform	10–100,000
N3	Uniform	10–100,000
Past N_e		
N1a	Uniform	10–40,000
N2a	Uniform	10–40,000
N3a	Uniform	10–40,000
N4a	Uniform	10–40,000
Expansion time (generations)		
LGM	Normal	1300 ± 100
LIG	Normal	8350 ± 350
TI	Uniform	100,000–500,000

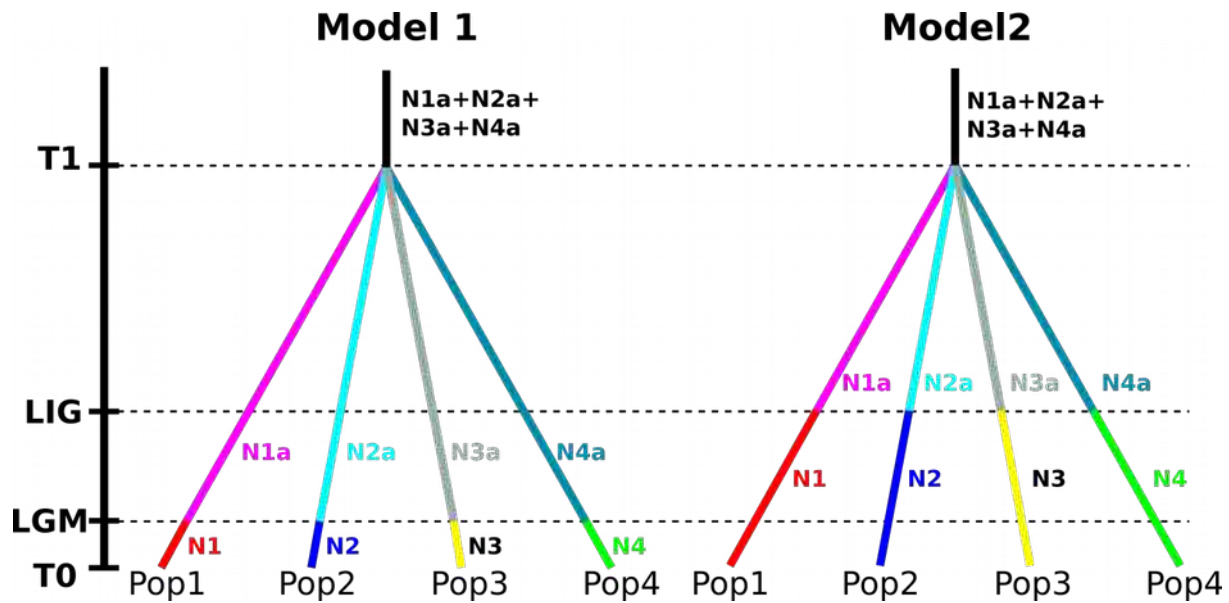


Figure S1 Demographic scenarios simulated in DIYABC. Scenario of demographic expansion in the LGM (left) and the LIG (right). Pop: haplogroup; N1: expanded population size of Pop1; N2: expanded population size of Pop2; N3: expanded population size of Pop3; N4: expanded population size of Pop4; N1a: ancestral population size of Pop1; N2a: ancestral population size of Pop2; N3a: ancestral population size of Pop3; N4a: ancestral population size of Pop4; LGM: time (in generations) to population expansion over the Last Glacial Maximum; LIG: time (in generations) to population expansion over the last interglacial; T1: time (in generations) to the divergence of the four haplogroups.

Table S3 GenBank numbers for the cpDNA sequences used in phylogenetic analysis and for the *Agave lechuguilla* haplotypes. Gene abbreviations: *trnL5'–trnF*, intergenic spacer and gene; *matK*, maturase K; *ndhJ*, NADH dehydrogenase; *psbA–trnH*, intergenic spacer; *rpoB*, RNA polymerase beta chain (chloroplast); *rpoC1*, RNA polymerase beta chain (chloroplast).

Species	<i>trnL5'–trnF</i>	<i>matK</i>	<i>ndhJ</i>	<i>psbA–trnH</i>	<i>rpoB</i>	<i>rpoC1</i>
<i>Agave angustiarum</i>	—	AM884156.1	AM882652.1	AM884846.1	AM851057.1	AM850881.1
<i>Agave antillarum</i>	—	AM884168.1	AM882664.1	AM884858.1	AM851069.1	AM850893.1
<i>Agave aurea</i>	—	AM884154.1	AM882650.1	AM884844.1	AM851055.1	AM850879.1
<i>Agave capensis</i>	—	AM884155.1	AM882651.1	AM884845.1	AM851056.1	AM850880.1
<i>Agave convallis</i>	—	AM884157.1	AM882653.1	AM884847.1	AM851058.1	—
<i>Agave datylio</i>	—	AM884162.1	AM882658.1	AM884852.1	AM851063.1	AM850887.1
<i>Agave gentry</i>	—	AM884171.1	AM882667.1	AM884861.1	AM851072.1	AM850896.1
<i>Agave guiengola</i>	—	AM884169.1	AM882665.1	AM884859.1	AM851070.1	AM850894.1
<i>Agave kerkovei</i>	DQ500922.1	AM884161.1	AM882657.1	AM884851.1	AM851062.1	AM850886.1
<i>Agave lechuguilla</i>	EU092542.1	AM884170.1	AM882666.1	AM884860.1	AM851071.1	AM850895.1
<i>Agave nizandensis</i>	—	AM884172.1	AM882668.1	AM884862.1	AM851073.1	AM850897.1
<i>Agave parviflora</i>	AF508510.1	AM884173.1	AM882669.1	AM884863.1	AM851074.1	AM850898.1
<i>Agave petrophila</i>	DQ500953.1	AM884158.1	AM882654.1	AM884848.1	AM851059.1	AM850883.1
<i>Agave potatorum</i>	DQ500924.1	AM884174.1	AM882670.1	AM884864.1	AM851075.1	AM850899.1
<i>Agave rhodacantha</i>	—	AM884163.1	AM882659.1	AM884853.1	AM851064.1	AM850888.1
<i>Agave salmiana</i>	—	AM884164.1	AM882660.1	AM884854.1	AM851065.1	AM850889.1
<i>Agave striata</i>	—	AM884159.1	AM882655.1	AM884849.1	AM851060.1	AM850884.1
<i>Agave stricta</i>	DQ500921.1	AM884160.1	AM882656.1	AM884850.1	AM851061.1	AM850885.1
<i>Agave titanota</i>	—	AM884165.1	AM882661.1	AM884855.1	AM851066.1	AM850890.1
<i>Agave triangularis</i>	—	AM884166.1	AM882662.1	AM884856.1	AM851067.1	AM850891.1
<i>Agave victoria-reginae</i>	DQ500930.1	AM884167.1	AM882663.1	AM884857.1	AM851068.1	AM850892.1
<i>Camassia scillioides</i>	—	JQ276385.1	JQ276968.1	—	JQ274430.1	JQ274573.1

Species	<i>trnL5'-trnF</i>	<i>matK</i>	<i>ndhJ</i>	<i>psbA-trnH</i>	<i>rpoB</i>	<i>rpoC1</i>
<i>Chlorophytum rhizopendulum</i>	—	HQ180859.1	HQ181277.1	—	HQ182867.1	HQ182909.1
<i>Fourcraea longaeava</i>	—	AM884175.1	AM882672.1	AM884866.1	AM851077.1	AM850901.1
<i>Hesperaloe parviflora</i>	—	—	HQ181286.1	—	HQ182876.1	HQ182918.1
<i>Hosta ventricosa</i>	—	JQ276387.1	JQ276970.1	—	JQ274432.1	JQ274575.1
<i>Manfreda virginica</i>	—	JQ276388.1	JQ276971.1	—	JQ274433.1	JQ274576.1
<i>Poliathes grammiflora</i>	—	JQ276389.1	AM882674.1	AM884868.1	AM851079.1	AM850903.1
<i>Yucca filamentosa</i>	—	JQ412302.1	—	KC704201.1	—	JF972799.1
<i>Yucca schidigera</i>	—	DQ069588.1	EU016699.1	—	DQ069558.1	DQ069552.1

Agave lechuguilla petA-psbJ intergenic spacer: KX443999 - KX444026

Agave lechuguilla rps16-trnK intergenic spacer: KX444027 - KX444054

Agave lechuguilla trnL-rpl32 intergenic spacer: KX444055 - KX444082

Agave lechuguilla tRNA-Leu gene and trnL-trnF intergenic spacer: KX444083 - KX444110

Agave striata petA-psbJ intergenic spacer: KX443113 - KX443118

Agave striata trnL-rpl32 intergenic spacer: KX443123 - KX443128

Agave striata tRNA-Leu gene and trnL-trnF intergenic spacer: KX443133 - KX443138

Agave stricta petA-psbJ intergenic spacer: KX443119 - KX443122

Agave stricta trnL-rpl32 intergenic spacer: KX443129 - KX443132

Agave stricta tRNA-Leu gene and trnL-trnF intergenic spacer: KX443139 - KX443142

Agave kerchovei petA-psbJ intergenic spacer: KX444111 - KX444115

Agave kerchovei rps16-trnK intergenic spacer: KX444116 - KX444120

Agave kerchovei trnL-rpl32 intergenic spacer: KX444121 - KX444125

Agave kerchovei tRNA-Leu gene and trnL-trnF intergenic spacer: KX444126 - KX444130

Table S4 Definition of haplotypes and variable sites in each chloroplast region included in the analyses. haplotypes that differ when indels are treated as missing data are marked in bold, and haplotypes that differ only by indels are marked in italics. Hap., haplotype.

Hap.	<i>petA-psbJ</i>										<i>trnK-rps16</i>					<i>rpl32-trnL</i>					<i>trnL-F</i>		N	N*							
A	A	—	A	A	G	A	-	C	A	A	G	C	AAA-	-	T	A	A	A	-	T	—	AAAAT	AAAAT	G	G	G	G	G	T	20	20
B	A	—	A	A	G	A	-	A	A	A	G	C	AAAA	-	T	C	A	A	-	T	—	—	AAAAT	G	G	G	G	G	T	9	3
<i>2 b.1</i>	A	—	A	A	G	A	-	A	A	A	G	C	AAAA	-	T	C	A	A	-	T	—	—	AAAAT	G	G	G	G	G	-	5	
<i>4 b.2</i>	A	—	A	A	G	A	-	A	A	A	G	C	AAAA	-	T	C	A	A	-	—	—	AAAAT	AAAAT	G	G	G	G	G	T	1	
C	-	—	T	A	G	A	-	C	A	G	G	C	AA—	-	T	A	A	A	T	—	—	—	-	-	A	G	G	-	52	6	
<i>5 c.1</i>	-	—	T	A	G	A	-	C	A	G	G	C	AA—	-	T	A	A	A	T	—	—	—	-	-	A	G	G	T	7		
<i>7 c.2</i>	-	—	T	A	G	A	-	C	A	G	G	C	AA—	-	T	A	A	A	T	T—	—	—	AAAAT	G	G	A	G	G	-	10	
<i>8 c.3</i>	-	—	T	A	G	A	-	C	A	G	G	C	AAA-	-	T	A	A	A	T	T—	—	—	AAAAT	G	G	A	G	G	-	17	
<i>9 c.4</i>	-	—	T	A	G	A	-	C	A	G	G	C	AAA-	-	T	A	A	A	-	T—	—	—	AAAAT	G	G	A	G	G	-	11	
<i>12 c.5</i>	-	—	T	A	G	A	-	C	A	G	G	C	A—	-	T	A	A	A	T	T—	—	—	AAAAT	G	G	A	G	G	-	1	
D	A	—	T	A	G	T	T	C	A	A	G	C	—	-	T	A	A	A	T	T—	—	—	AAAAT	-	-	A	G	A	-	4	4
E	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	—	-	T	A	A	A	T	TT-	—	—	AAAAT	G	G	A	G	A	-	12	2
<i>15 e.1</i>	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	A—	-	T	A	A	A	T	T—	—	—	AAAAT	G	G	A	G	A	-	2	
<i>19 e.2</i>	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	—	-	T	A	A	A	T	TTT	—	—	AAAAT	G	G	A	G	A	-	7	
<i>21 e.3</i>	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	A—	-	T	A	A	A	T	TT-	—	—	AAAAT	G	G	A	G	A	-	1	
F	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	A—	-	T	A	A	G	T	T—	—	—	AAAAT	G	G	A	G	G	T	41	24
<i>14 f.1</i>	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	A—	-	T	A	A	G	T	—	—	—	AAAAT	G	G	A	G	G	T	2	
<i>18 f.2</i>	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	A—	-	T	A	A	G	T	TT-	—	—	AAAAT	G	G	A	G	G	-	10	
<i>20 f.3</i>	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	—	-	T	A	A	G	T	T—	—	—	AAAAT	G	G	A	G	G	T	4	
<i>23 f.4</i>	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	A—	-	T	A	A	G	T	T—	—	—	AAAAT	G	G	A	G	G	-	1	
G	A	—	T	A	G	A	-	C	G	A	G	C	A—	-	T	A	G	G	T	T—	AAAAT	—	—	G	G	A	G	G	T	39	39
H	A	—	T	A	T	A	-	C	A	A	G	C	A—	-	T	A	A	G	T	—	—	—	—	G	G	A	G	G	T	23	23

I	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	A	—	-	T	A	A	A	T	TTT	—	AAAAT	G	G	A	G	G	T	1	1	
J	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	—	A	A	A	A	A	T	T	—	—	AAAAT	G	G	A	G	A	-	22	22	
K	-	AACTA	T	C	G	A	-	C	A	G	G	C	A	—	-	T	A	A	A	T	—	—	AAAAT	G	G	A	G	G	-	36	36	
L	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	G	A	—	-	T	A	A	G	T	T	—	AAAAT	—	T	G	A	G	G	-	11	11
M	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	G	C	A	—	-	T	A	A	G	T	T	—	AAAAT	—	G	G	A	A	G	T	16	16
N	A	—	T	A	G	A	-	C	A	A	A	C	A	—	-	T	A	A	G	T	T	—	AAAAT	—	T	G	A	G	G	T	3	3

Table S5 Haplotype frequencies (A–N) in each population and haplogroup, considering indels as missing data.

Population	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
L01 Pachuca	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
L02 Zimapán	0.00	0.41	0.59	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
L03 Zaragoza	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
L04 Matehuala	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
L05 Saltillo	0.00	0.00	0.00	0.50	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
L06 Bermejillo	0.00	0.00	0.05	0.10	0.10	0.75	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LMa Mapimí	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
L08 Aldama	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
L09 Ojinaga	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.96	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
L10 Cd. Juárez	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
L11 La Naval	0.00	0.00	0.00	0.00	0.35	0.61	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
L12 Australia	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.96	0.00	0.00	0.00	0.00
L13 La Peña	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00
L14 Múzquiz	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.52	0.48	0.00	0.00
L15 Allende	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.84	0.16
Haplogroups	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
North	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.29	0.17	0.00	0.00	0.00	0.08	0.12	0.02
North-central	0.00	0.00	0.59	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.41	0.00	0.00	0.00
Central	0.00	0.00	0.00	0.10	0.31	0.00	0.00	0.00	0.03	0.56	0.00	0.00	0.00	0.00

South	0.69	0.31	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
All data	0.07	0.03	0.18	0.01	0.04	0.14	0.13	0.08	0.00	0.08	0.12	0.04	0.06	0.01

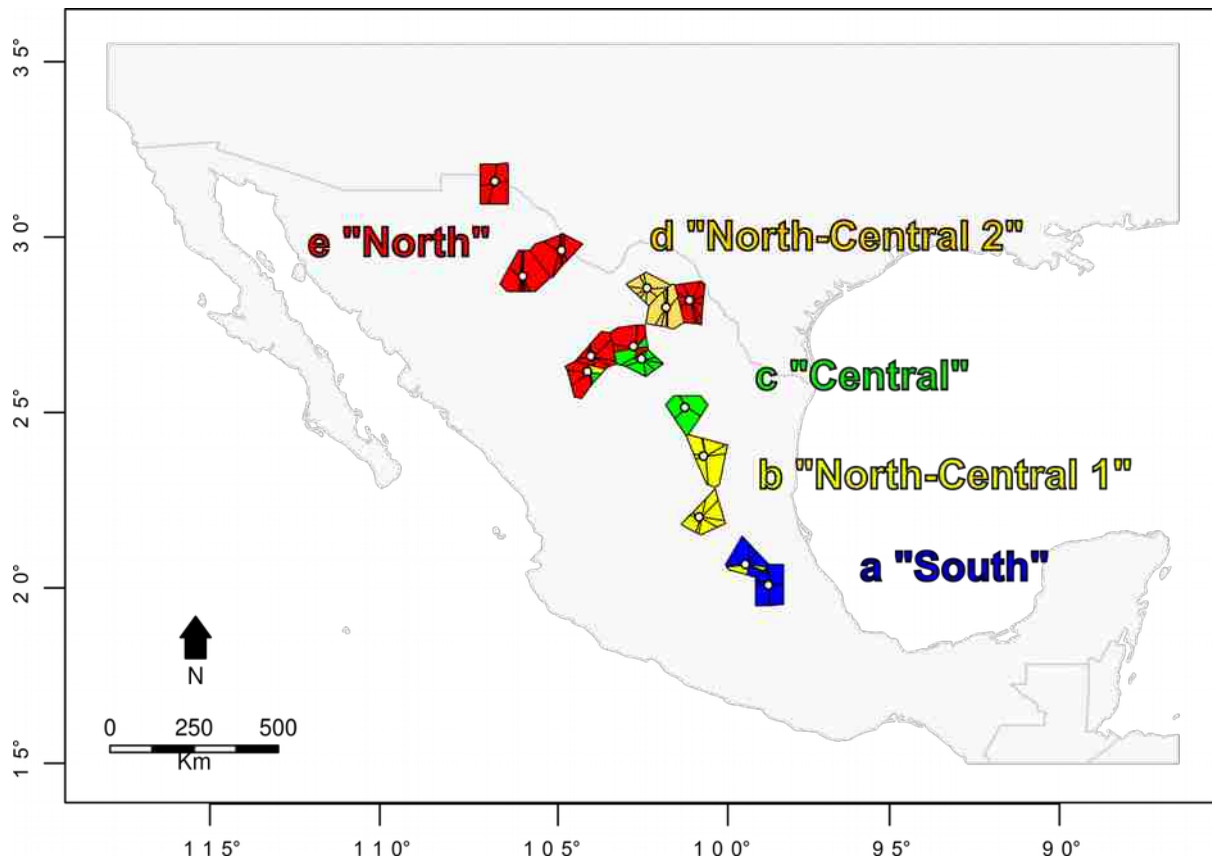


Figure S2 Voronoi tessellations depicting the genetic structure of *Agave lechuguilla* from the best partition given by Bayesian analysis of population structure using BAPS. Colours and letters represent the clusters from the best partition ($K = 5$).

Figure S3 Bayesian skyline plot of *A. lechuguilla* chloroplast sequences. A mutation rate of 1.1×10^{-9} substitutions per site per year and a generation time of 15 years were used to transform substitution rates into years.

Methods S3 Environmental palaeoreconstruction of the Chihuahuan Desert.

To show the environmental structure of the Chihuahuan Desert over the LIG, LGM and the present day, data points were extracted for 70,000 random points (10% of total pixel coverage) from three different data sets: (1) the current WorldClim 1.4 data set (Hijmans *et al.*, 2005); (2) the last interglacial model (LIG, *c.* 120,000–140,000 yr BP; Otto-Bliesner *et al.*, 2006); and (3) the Last Glacial Maximum model (LGM, *ca.* 21,000 yr BP) based on the general circulation model CCSM (Collins *et al.*, 2006; Hijmans *et al.*, 2005). With these data, scatterplots between precipitation and temperature (Fig. S4) were constructed to compare the environmental conditions at these different times. The analyses were performed with the RASTER package in R (Hijmans & Etten, 2012).

REFERENCES

- Figura 4. Collins, W.D., Bitz, C.M., Blackmon, M.L., Bonan, G.B., Bretherton, C.S., Carton, J.A., Chang, P., Doney, S.C., Hack, J.J., Henderson, T.B., Kiehl, J.T., Large, W.G., McKenna, D.S., Santer, B.D. & Smith, R.D. (2006) The Community Climate System Model version 3 (CCSM3). *Journal of Climate*, **19**, 2122–2143.
- Figura 5. 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. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965–1978.
- Figura 6. Hijmans, R.J. & Etten, J.V. (2012) *Raster: geographic data analysis and modeling*. Available at: **HYPERLINK** "http://CRAN.R-project.org/package=raster"<http://>
- Figura 7. Otto-Bliesner, B.L., Marshall, S.J., Overpeck, J.T., Miller, G.H., Hu, A. & CAPE Last Interglacial Project members (2006) Simulating Arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science*, **311**, 1751–1753.

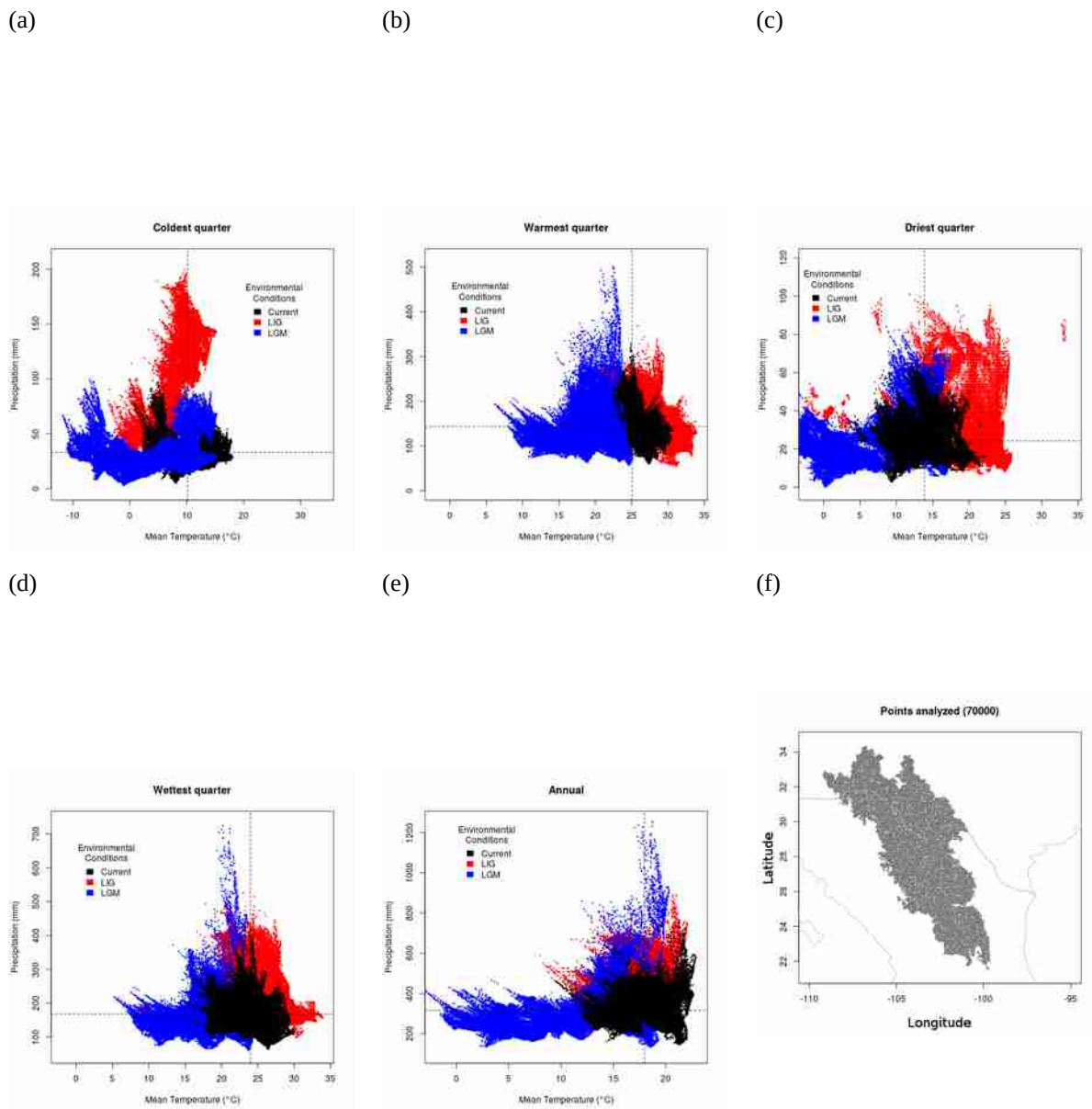


Figure S4 Scatterplots of environmental palaeoreconstruction data points (a–e) for 70,000 random points (10% of total pixel area) across the Chihuahuan Desert, for the current (black), LIG (red) and LGM (blue) environmental conditions. Horizontal and vertical dotted lines show average current conditions. Mean temperature and precipitation of (a) the coldest quarter, (b) the warmest quarter, (c) the driest quarter, (d) the wettest quarter, and (e) the whole year. (f) Map showing the location of all sampled points. For methodology, see Methods S3.

APÉNDICE 3. METAPOPOPULATIONS IN DIVERSIFICATION OF AGAVE. SUPPLEMENTARY ONE.

Enrique Scheinvar, Niza Gámez, and Luis E. Eguiarte

TABLE S1. AGAVE SPECIES INCLUDED IN THE DATABASE.

Especie	Cant.	Especie	Cant.	Especie	Cant.	Especie	Cant.
albomarginata	4	durangensis	20	maximiliana katharinae	7	promontorii	6
angustiarum	19	ellemeetiana	4	maximiliana maximiliana	53	rhodacantha	51
angustifolia	705	felgeri	3	moranii	8	schidigera	32
applanata	22	filifera	28	multifilifera	12	schottii schottii	44
atrovirens							
atrovirens	8	fourcroydes	81	nizandensis	8	schottii treleasei	4
attenuata	11	funkiana	14	obscura	14	sebastiana	8
aurea	20	geminiflora	10	ocahui	7	seemanniana	61
bovicornuta	14	ghiesbreghtii	22	ornithobroma	8	shawii	22
bracteosa	7	gigantensis	7	pachycentra	8	shrevei	27
celsii albicans	3	glomeruliflora	7	palmeri	81	sisalana	15
celsii celsii	36	guadalajarana	13	panamana	6	sobria frailensis	5
cerulata							
cerulata	24	guiengola	5	parryi huachucensis	5	sobria sobria	13
cerulata							
nelsonii	7	havadiana	8	parryi parryi	13	striata falcata	15
chiapensis	9	hookeri	5	parvidentata	5	striata striata	82
chrysantha	10	horrida	20	parviflora flexiflora	3	stricta	11
chrysoglossa	13	impressa	1	parviflora parviflora	8	subsimplex	10
		inaequidens					
colimana	13	inaequidens	40	peacockii	3	tequilana	17
colorata	7	karwinskii	45	pedunculifera	24	titanota	2
						toumeyana	
cupreata	39	kerchovei	25	pelona	4	toumeyana	6

datylio datylio	13	lechuguilla	112	pendula	28	triangularis	1
decipiens	6	lophantha	26	polianthiflora	14	victoriae-reginae	13
deserti deserti	14	macroacantha	20	polyacantha polyacantha	3	vilmoriniana	21
deserti pringlei	7	macroculmis	20	polyacantha xalapensis	6	warelliana	5
deserti simplex	16	mapisaga	7	potatorum	98	wercklei	10
difformis	11	marmorata	36	potrerana	7	wocomahi	13
						xylonacantha	32

TABLE S2. AUC VALUES AND THRESHOLD CUTTING VALUE FOR EACH MODEL

Specie	N	Variables included in maxent	AUC of LGM model	AUC of LIG model	CutOff criteria	CutOff threshold
albomarginata	4	bio17 bio15 FlowAccumulation bio14 bio10 bio14 bio4 bio15 bio3 bio7 bio12 Aspect slope bio16 bio17 bio6 bio2 bio18	0.997	0.998	10	0.526
angustiarum	19	CompoundTopographicIndex bio10 bio11 bio12 bio14 bio15 bio18 bio19 bio3 bio4 bio5 bio6 bio7 bio8	0.997	0.997	10	0.337
angustifolia	705	FlowAccum FlowDir Slope Topoind Aspect bio1 bio14 bio15 bio16 bio19 bio2 bio3 bio4 bio6 bio7 FlowAccum	0.959	0.959	10	0.227
applanata	22	FlowDir Slope Topoind	0.998	0.997	10	0.302
atrovirens	8	Aspect bio11 bio12 bio15 bio17 bio2 bio3 bio4 bio5 bio6 bio7 FlowAccum	0.997	0.997	10	0.318
attenuata	11	bio6 bio4 bio5 bio7 bio16 bio19 bio12 bio2 bio8 Aspect FlowDirection bio18 Aspect bio11 bio12 bio14 bio15 bio16 bio17 bio2 bio4 bio5 bio7 FlowAccum	0.993	0.993	10	0.424
aurea	20	FlowDir Slope Aspect bio11 bio13 bio14 bio15 bio16 bio18 bio2 bio3 bio6 bio7 bio8 Slope	0.999	0.999	10	0.473
bovicornuta	14	Topoind	0.995	0.998	10	0.472
bracteosa	7	bio13 bio17 bio6 slope bio4 bio7 FlowDirection bio15 bio3 bio5 bio8 bio18 bio9	0.992	0.992	10	0.493
celsii albicans	3	bio6 bio13 bio15		1	1 min	0.669
celsii celsii	36	bio5 bio7 bio4 bio19 bio18 bio16 bio2 bio3 bio6	0.989	0.99	10	0.314
cerulata		Aspect bio10 bio15 bio18 bio19 bio2 bio3 bio4 bio7 bio9 FlowAccum FlowDir				
cerulata	24	Slope Topoind	0.999	0.999	10	0.236
cerulata		Aspect bio10 bio15 bio18 bio19 bio2 bio3 bio4 bio7 bio9 FlowAccum FlowDir				
nelsonii	7	Slope Topoind	0.999	0.999	10	0.491
chiapensis	9	bio5 FlowAccumulation bio4 bio17 bio15 bio12 bio6 bio16 bio2 FlowDirection	0.992	0.993	10	0.363

chrysantha	10 bio11 bio15 bio16 bio17 bio2 bio3 bio6 bio8 bio9 Slope	0.984	0.984	10	0.499
chrysoglossa	13 bio1 bio15 bio5 bio2 bio12 bio19 bio17 bio14 bio7 bio16 bio3	0.961	0.965	10	0.335
colimana	13 bio6 bio19 bio7 bio5 bio15 bio17 Aspect bio13 bio12 bio2 bio18	0.991	0.99	10	0.234
colorata	7 bio1 bio10 bio11 bio14 bio16 bio4 bio5 bio6 bio9 FlowAccum FlowDir Slope	0.998	0.998	10	0.447
cupreata	39 bio1 bio15 bio16 bio18 bio19 bio3 bio4	0.997	0.998	10	0.381
datylio	Aspect bio1 bio11 bio12 bio14 bio15 bio17 bio19 bio4 bio6 FlowAccum FlowDir				
datylio	11 Slope	0.993	0.994	10	0.392
decipiens	6 Aspect bio1 bio15 bio17 bio18 bio2 bio3 bio4 bio9 FlowAccum FlowDir	0.997	0.997	10	0.495
	Aspect bio1 bio12 bio14 bio15 bio16 bio4 bio7 bio9 FlowAccum FlowDir				
deserti deserti	14 Topoind	0.996	0.996	10	0.163
deserti					
pringlei	7 bio1 bio14 bio15 bio17 bio18 bio19 bio2 bio4 FlowAccum Slope	0.999	0.999	10	0.456
deserti					
simplex	16 bio1 bio12 bio15 bio2 bio3 bio4 bio5 bio7 bio8 FlowAccum Slope Topoind	0.996	0.998	10	0.341
difformis	11 bio5 bio17 Aspect bio13 bio12 FlowAccumulation bio16 slope bio15 bio4	0.933	0.943	10	0.022
durangensis	20 Aspect bio12 bio13 bio15 bio18 bio19 bio3 bio5 bio6 bio7 bio9 FlowAccum	0.999	0.999	10	0.513
ellemeetiana	4 bio17 FlowDirection slope	1	1 min		0.423
felgeri	3 bio17 FlowDirection slope	0.999			
	bio5 bio2 bio18 bio12 CompoundTopographicIndex bio3 bio13 bio15 bio9 bio19				
filifera	28 slope	0.99	0.991	10	0.235
	Aspect bio10 bio11 bio12 bio13 bio14 bio17 bio18 bio19 bio5 bio6 bio9				
fourcroydes	81 FlowAccum FlowDir Slope	0.996	0.996	10	0.269
	bio1 bio9 bio13 slope FlowDirection bio7 bio15 bio18 FlowAccumulation bio14				
funkiana	14 bio16	0.942	0.95	10	0.36
geminiflora	10 bio11 bio18 FlowAccumulation bio2 bio12 slope bio9 bio4 bio3 bio14 bio10 bio19	0.998	0.998	10	0.393
	bio8 bio3 bio15 bio2 CompoundTopographicIndex slope bio4 bio12 bio13 bio14				
ghiesbreghtii	22 bio7 FlowAccumulation bio19	0.996	0.995	10	0.233
gigantensis	7 bio10 bio15 bio18 bio4 FlowAccum	0.978	0.982	10	0.398
glomeruliflora	bio13 bio5 bio19 bio1 bio3 bio9 bio15 bio11 Aspect FlowDirection				
a	7 CompoundTopographicIndex bio14	0.948	0.941	10	0.446
guadalajarana	13 Aspect bio13 bio15 bio17 bio18 bio19 bio4 bio6 bio7 bio9 FlowDir Slope Topoind	0.998	0.998	10	0.222
guiengola	5 bio18 FlowAccumulation bio13 bio7 CompoundTopographicIndex	1	1	10	0.48
havardiana	8 bio15 bio17 bio5 bio9 FlowDir Topoind	0.977	0.996	0.996	0.44
hookeri	5 Aspect bio14 bio16 bio19 bio4 bio6 bio7 bio9 FlowAccum FlowDir	0.977	0.977 min		0.421
	bio5 bio16 bio14 FlowAccumulation CompoundTopographicIndex bio17 bio19				
horrida	20 slope bio18 bio12 FlowDirection bio2 bio6 bio4	0.998	0.999	10	0.201
inaequidens					
inaequidens	40 bio13 bio14 bio15 bio17 bio18 bio19 bio3 bio4 bio5 bio6 bio7 Slope	0.998	0.997	10	0.362
karwinskii	45 bio13 bio15 bio17 bio18 bio19 bio2 bio3 bio4 bio6 bio7 bio8 Slope Topoind	0.998	0.998	10	0.238
	bio5 bio6 bio15 CompoundTopographicIndex FlowAccumulation bio12 bio4				
kerchovei	25 bio17 bio19 bio14 bio3 bio2 FlowDirection	0.998	0.998	10	0.331
	bio14 bio16 bio7 bio18 bio5 bio9 bio1 bio15 Aspect CompoundTopographicIndex				
lophantha	26 bio3 bio4 slope	0.996	0.997	10	0.313

macroacantha	20	bio13 bio14 bio15 bio16 bio2 bio3 bio5 bio7	FlowAccum Topoind	0.999	0.999	10	0.338
macroculmis	20	Aspect bio13 bio14 bio15 bio18 bio4 bio7	FlowAccum Slope	0.998	0.998	10	0.24
mapisaga	7	bio17 bio18 bio3 bio7	FlowAccum	0.997	0.997	10	0.382
marmorata	36	bio11 bio15 bio16 bio17 bio18 bio2 bio4 bio5 bio6 bio7	Slope Topoind	0.998	0.998	10	0.175
maximiliana							
katharinae	7	Aspect bio11 bio16 bio4	FlowAccum FlowDir	0.999	0.999	10	0.496
maximiliana							
maximiliana	53	bio1 bio12 bio14 bio15 bio17 bio19 bio2 bio3 bio4	Topoind	0.997	0.997	10	0.303
moranii	8	bio1 bio14 bio17 bio4	FlowAccum FlowDir Topoind	0.999	0.999	10	0.37
multifilifera	12	bio5 bio1 bio4 bio17 bio12 bio2 bio7 bio11 bio19	FlowDirection	0.984	985	10	0.229
nizandensis	8	bio6 bio3 Aspect FlowAccumulation bio13 bio14 bio15 bio16 bio4 bio2		0.999	0.999	minim	0.398
obscura	14	bio3 bio9 bio15	FlowAccumulation CompoundTopographicIndex	0.971	0.969	10	0.52
ocahui	7	bio1 slope	FlowAccumulation	0.996	0.996	10	0.469
		bio8 bio2	CompoundTopographicIndex bio5 FlowDirection bio4 slope bio3 bio18				
ornithobroma	8	Aspect bio13 bio15	FlowAccumulation bio17	0.992	0.993	10	0.418
pachycentra	8	bio10 bio12 bio15 bio18 bio19 bio3 bio4 bio7	FlowAccum	0.991	0.993	10	0.246
palmeri	81	bio14 bio15 bio16 bio19 bio3 bio4 bio5 bio6 bio9	Slope	0.995	0.995	10	0.241
parryi							
huachucensis	5	NA		0.998	0.998	10	0.598
		Aspect bio11 bio15 bio16 bio17 bio2 bio3 bio4 bio5 bio9	FlowAccum FlowDir				
parryi parryi	13	Topoind		0.998	0.989	10	0.342
parviflora							
flexiflora	3	slope bio10		0.999	0.999	min	0.575
parviflora							
parviflora	8	bio17 bio9 bio6 bio16 bio4 bio15	FlowAccumulation bio11 bio14	0.905	0.906	10	0.528
peacockii	3	bio6 bio10 slope		1	1	min	0.454
		bio5 bio6 bio17 bio19 slope bio12 Aspect bio16 bio15	FlowDirection bio7				
pedunculifera	24	CompoundTopographicIndex bio4		0.993	0.992	10	0.23
pelona	4	bio9		1	1	min	0.677
		bio11 bio19 bio2 bio18 bio13 bio4 bio14 bio6 bio16	slope				
pendula	28	CompoundTopographicIndex		0.998	0.998	10	0.247
polianthiflora	14	bio11 bio14 bio17 bio15		0.995	0.996	10	0.218
polyacantha							
polyacantha	3	bio6 bio12 bio4		0.976	0.972	min	0.368
polyacantha							
xalapensis	6	bio6 bio16	Topoind bio15 FlowDir	0.979	0.986	10	0.451
potatorum	98	bio12 bio14 bio15 bio16 bio18 bio2 bio3 bio4 bio5 bio6	FlowAccum Topoind	0.995	0.995	10	0.298
		bio14	CompoundTopographicIndex bio5 Aspect FlowDirection bio12 bio15 bio10				
potrerana	7	bio6 bio16 bio2 bio1		0.945	0.944	10	0.288
		Aspect bio11 bio12 bio14 bio15 bio16 bio17 bio2 bio4 bio5 bio7	FlowAccum				
promontorii	6	FlowDir Slope		1	1	NO	0.547
rhodacantha	51	bio1 bio10 bio12 bio13 bio15 bio17 bio4 bio7 bio9		0.995	0.995	10	0.307
schidigera	32	bio1 bio2 bio15 bio17	CompoundTopographicIndex bio12 bio18 bio7 bio4 bio6	0.989	0.988	10	0.299

	bio19 bio3 bio14 bio13 slope					
schottii	bio5 bio17 bio16 bio2 CompoundTopographicIndex bio6 bio15 bio13 slope					
schottii	44 FlowDirection	0.984	0.984	10	0.151	
schottii						
treleasei	4 bio6 bio16 Topoind bio15 FlowDir	0.998	0.998 min		0.482	
sebastiana	8 Aspect bio10 bio14 bio16 bio18 bio9	1	0.999 No		0.312	
	bio11 bio12 bio13 bio14 bio15 bio16 bio17 bio19 bio2 bio3 bio4 FlowAccum					
seemanniana	61 FlowDir Slope Topoind	0.994	0.995	10	0.279	
	Aspect bio10 bio11 bio14 bio15 bio17 bio3 bio4 bio6 bio7 bio8 FlowAccum					
shawii	22 FlowDir Slope Topoind	0.998	0.998	10	0.269	
shrevei	27 Aspect bio12 bio13 bio14 bio15 bio2 bio4 bio5 bio6 bio7 FlowAccum Topoind	0.997	0.997	10	0.163	
	Aspect bio10 bio11 bio12 bio13 bio15 bio16 bio17 bio18 bio2 bio3 bio6 bio8 bio9					
sisalana	15 FlowAccum Slope Topoind	0.995	0.995	10	0.333	
sobria						
frailensis	5 bio1 bio11 bio14 bio16 bio7	1	1 NO		0.391	
sobria sobria	13 Aspect bio11 bio12 bio13 bio14 bio15 bio17 bio3 bio7 FlowAccum FlowDir Slope	0.998	0.998	10	0.533	
striata falcata	15 bio10 bio19 Slope bio13 bio6 bio11 bio15 bio2 bio3	0.971	0.965	10	0.284	
	bio10 bio6 bio3 bio2 bio18 bio9 bio7 bio12 bio14 CompoundTopographicIndex					
striata striata	82 bio1 bio15 bio11 bio4 slope Aspect FlowAccumulation	0.99	0.99	10	0.212	
stricta	11 bio8 bio18 bio17 bio7 bio4 bio15 FlowDirection bio14 bio3 bio2	0.957	0.958	10	0.423	
subsimplax	10 Aspect bio11 bio14 bio15 bio17 bio19 bio2 bio4 bio5 FlowDir Slope Topoind	0.999	0.999	10	0.548	
	bio13 bio14 bio16 bio18 bio19 bio2 bio4 bio5 bio6 FlowAccum FlowDir Slope					
tequilana	17 Topoind	0.999	0.998	10	0.429	
toumeyana						
toumeyana	6 bio18 bio4 bio6	0.791	0.791	10	0.385	
victoriae-						
reginae	13 bio5 bio8 bio14 bio13 Aspect slope bio9 bio3 bio15 bio2 bio16 bio4 bio6 bio11	0.984	0.985	10	0.457	
	bio10 bio12 bio18 CompoundTopographicIndex Aspect bio4 bio11					
vilmoriniana	21 FlowAccumulation slope bio6 bio14 bio7 bio17 bio15 bio9 bio13	0.996	0.993	10	0.369	
warelliana	5 FlowDir bio3 Slope Aspect	0.985	0.981 min		0.448	
	Aspect bio10 bio14 bio15 bio17 bio19 bio2 bio3 bio4 bio5 bio6 bio7 bio9					
wocomahi	13 FlowAccum FlowDir Slope	0.997	0.998	10	0.301	
	bio10 bio18 bio3 bio16 bio2 bio13 bio14 bio17 bio12					
xylonacantha	32 CompoundTopographicIndex bio15 bio7 FlowAccumulation	0.994	0.995	10	0.247	

FIGURE S1. AGAVE PRESENCE RECORD IN OUR DATABASE

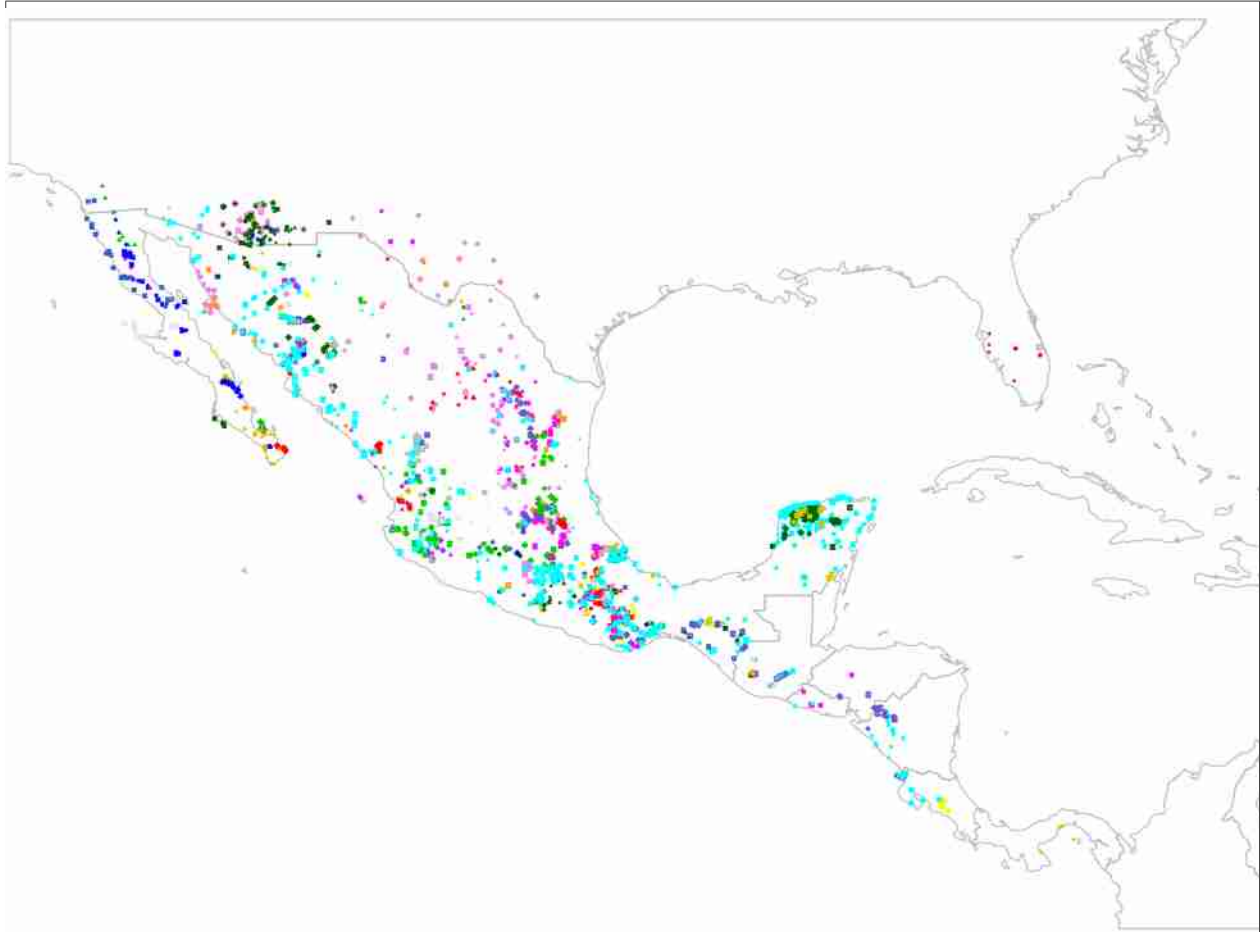


Figure S1. Agave presence records included in the database. Each point represent a observation. Colors and symbols for each species.

FIGURE S2. RICHNESS AND EXTENT.

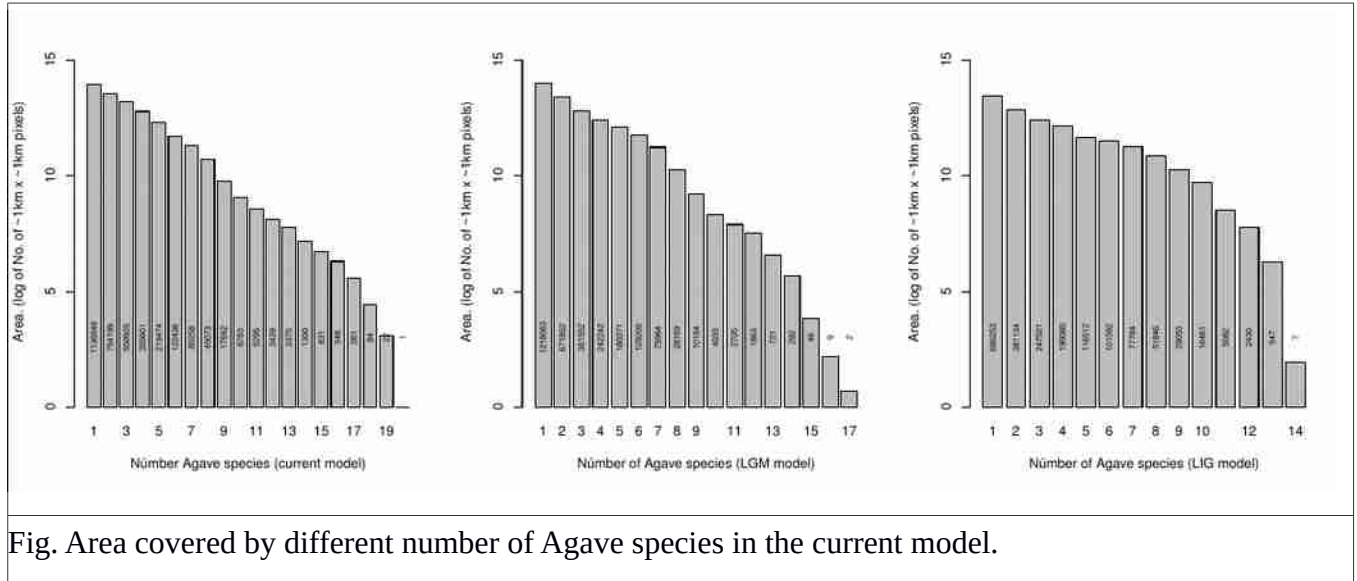
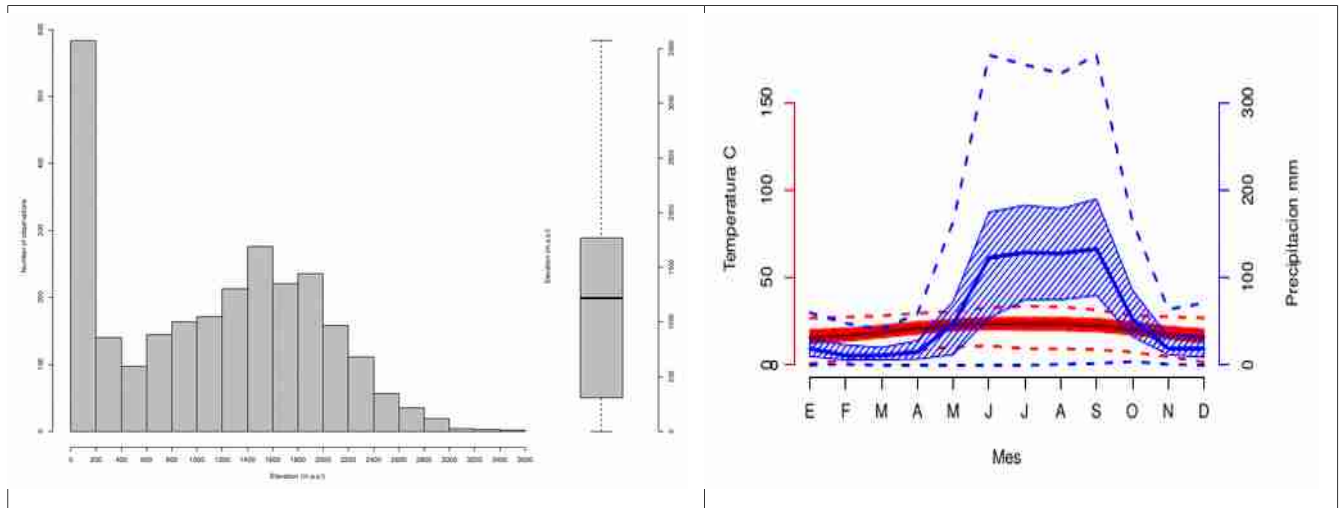


FIGURE S3. ENVIRONMENTAL VARIABLES.



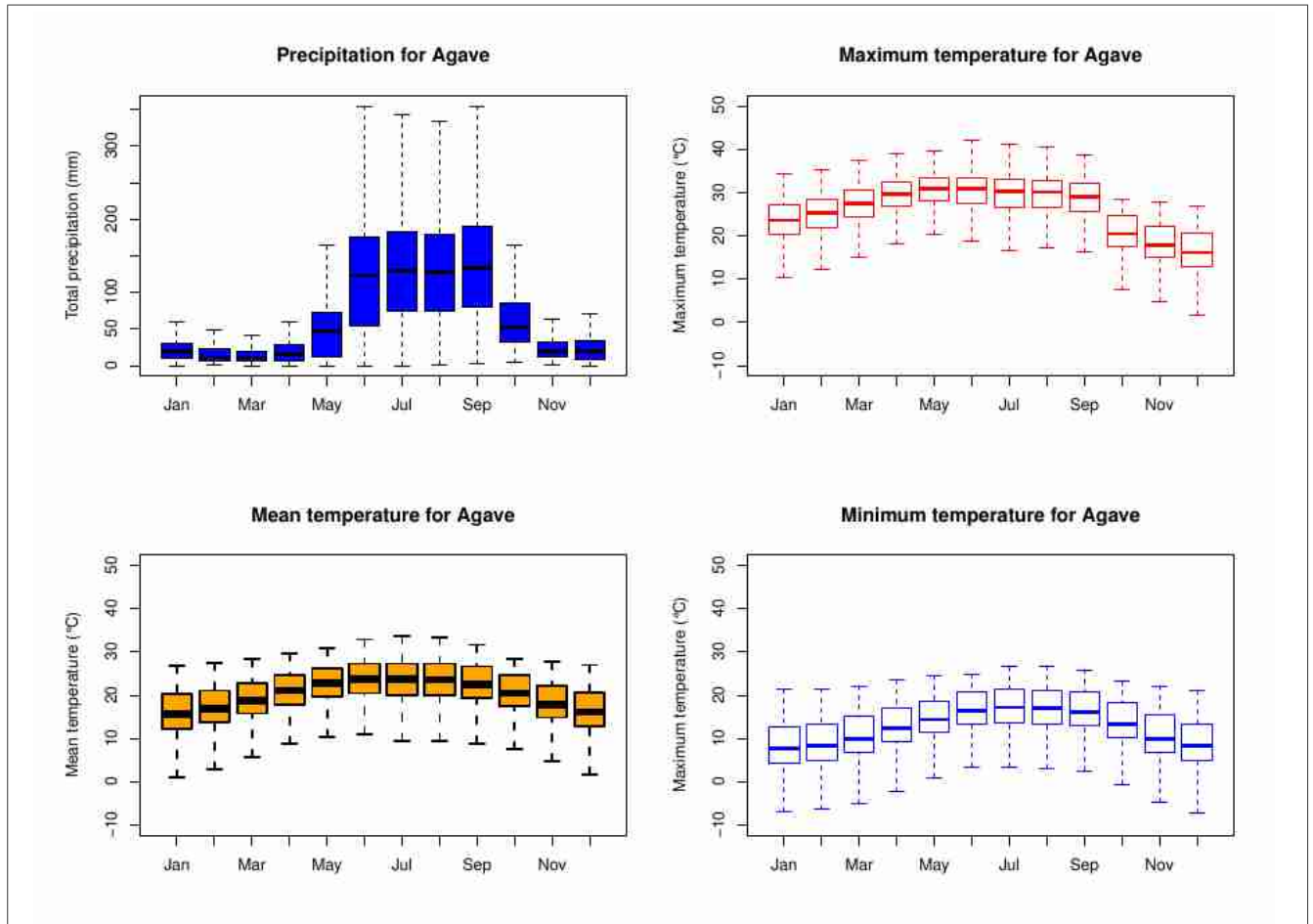


Figure 1. Environmental descriptors of current Agave distribution

APÉNDICE 4. METAPOPOPULATIONS IN DIVERSIFICATION OF AGAVE. INDIVIDUAL MODELS

