



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
LABORATORIO DE RECURSOS NATURALES



**PALEOENDEMISMO Y NEODEMISMO EN LA FAMILIA
CACTACEAE DEL VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN,
MÉXICO**

T E S I S

Para obtener el título de:

B I Ó L O G O

Presenta

FRANCISCO JAVIER ROBLES LARA

Dra. Fabiola Soto Trejo

Directora de tesis



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

El presente trabajo fue apoyado por la UNAM a través de la CARRERA DE BIOLÓGIA de la FES Iztacala, por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la DGAPA proyecto IA205618, realizado a cargo de la Dra. Fabiola Soto Trejo a quien agradezco su apoyo.

DEDICATORIA

A quienes estén interesados en el fenómeno del endemismo y como los procesos evolutivos son direccionados por las condiciones climáticas y espacio temporales. Invito al lector a tener presente que la investigación debe tener el propósito de enaltecer la humanidad y conocimiento, pero también reforzar la humildad humana ante la formidable naturaleza.

AGRADECIMIENTOS

En este paso culminante de mi carrera quiero agradecer primeramente a la Dra. Fabiola, quien durante todo este proceso siempre me ofreció su asesoría de manera profesional y respetuosa, no solo eso, también se preocupó en apoyarme académica y personalmente. A continuación por supuesto, por sus correcciones y participación en el proyecto a la Dra. Sandra Luz Gómez Acevedo, el Dr. Rafael Lira Saade, La Dra. Sofía Solórzano Lujano y La Dra. Norma Isela Rodríguez Arévalo.

También a externos al proyecto como el Dr. Oswaldo Téllez-Valdés, por apoyarnos con su artículo y la delimitación geográfica del Valle y al Dr. Oscar Salomón Sanabria Urban por su apoyo académico y técnico con las secuencias y sus particiones. Por otra parte en mi ámbito profesional en la carrera eh tenido grandes profesores y profesoras, a todos ellos sin excepción gracias por compartir su conocimiento, experiencia, y su amistad, la educación no solo forma profesionales, debe formar también mejores seres humanos.

El hecho que este párrafo sea el último, no refleja la verdadera importancia de quienes aquí son agradecidos pues ustedes son “la roca madre de este afloramiento rocoso” que soy yo mismo, mi familia. Mi madre Isaura Lara, quien día con día hace gala de un amor fuerte y constante, compañía, amistad, y apoyo incondicional. Mi padre Ernesto Robles, un hombre noble, trabajador, honesto y proveedor, siempre me ha inculcado la importancia de ser un hombre que ame la humanidad y el deber de defenderla. Mi hermana mayor Liza, siempre me ha tratado con gran cariño y paciencia, madre de mis

sobrinos Dania y Víctor, que son inspiración y felicidad hecha carne. Mi hermana Ileana, ejemplo de dedicación e inteligencia y madre de mi última sobrina (por el momento), hermosa y futura gran mujer Margarita Sharis. Mi hermano Román, siempre lo eh admirado por ser fuerte e inteligente, le agradezco muchísimo más de lo que él pueda imaginar. A mamá licha y mi tia Lilia por un amor, cariño y confianza inmejorables. Y a quien no es familia por sangre, pero si por elección, mi mejor amiga, mi amor Nancy, Gracias.

Índice

1. Resumen	1
2. Introducción	2
2.1 Endemismo	2
2.2 Paleoendemismo y neoendemismo	3
2.3 Endemismo en México y el Valle de Tehuacán–Cuicatlán (VTC)	4
2.4 El Pleistoceno.....	5
2.5 La familia Cactaceae	6
2.6 Justificación.....	8
2.7 Hipótesis	8
2.8 Objetivos	9
3. Materiales y métodos.....	10
3.1 Área de estudio	10
3.2 Listado actualizado de la flora endémica del VTC	12
3.2.1 Revisión de literatura especializada de la flora del VTC	12
3.2.2 Revisión de la distribución geográfica.....	12
3.2.3 Revisión de la nomenclatura taxonómica	12
3.3 Estimación de tiempos de divergencia de Cactaceae endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán	12
4. Resultados.....	15
4.1 Listado actualizado de la flora endémica del VTC	15
4.2 Tiempos de divergencia de la familia Cactaceae	23
4.2.1 Actualización del listado de Cactaceae endémicas al VTC.....	23
4.2.2 Secuencias de cloroplasto trnK – matK y rpl16.....	26
4.2.3 Alineamientos y Modelos de Sustitución.....	28
4.2.4 Estimación tiempos de divergencia	28
5. Discusión	34
6. Conclusiones	38
7. Literatura citada	39
8. Anexos.....	49
Anexo 1. Listado de las especies endémicas del Valle de Tehuacán – Cuicatlán	49
Anexo 2. Secuencias de Cactáceas no endémicas al VTC, utilizadas para la estimación de tiempos de divergencia.....	57

Anexo 3. Distribución de Cactáceas paleoendémicas al VTC.....	59
Anexo 4. Distribución de <i>M. pectinifera</i> , <i>M. sphacelata</i> subsp. <i>viperina</i> y <i>M. hernandezzi</i> , Cactáceas paleoendémicas al VTC.....	59
Anexo 5. Distribución de <i>L. hollianus</i> y <i>F. flavovirens</i> . Cactáceas paleoendémicas al VTC.....	60
Anexo 6. Distribución de <i>C. pallida</i> subsp <i>pseudoradians</i> y <i>E. pulchellus</i> subsp <i>acanthocetus</i> . Cactáceas paleoendémicas al VTC.....	60
Anexo 7. Distribución de Cactáceas Neoendémicas al VTC.....	61
Anexo 8. Distribución de <i>F.robustus</i> y <i>O. tehuacana</i> . Cactáceas Neoendémicas al VTC.	61
Anexo 9. Distribución de <i>C. columna-trajani</i> y <i>P. chende</i> . Cactáceas Neoendémicas al VTC.....	62
Anexo 10. Distribución de <i>M. varieaculeata</i> , <i>M. discolor</i> susp <i>schmolli</i> y <i>M. haageana</i> subsp <i>conspicua</i> . Cactáceas Neoendémicas al VTC.....	62
Anexo 11. Distribución de <i>M. oteroi</i> , <i>M. napina</i> y <i>M. huitzilopochtli</i> subsp <i>niduliformis</i> . Cactáceas Neoendémicas al VTC.....	63
Anexo 12. Distribución de <i>M. supertexta</i> , <i>M. crucigera</i> subsp <i>crucigera</i> y <i>M. albilanata</i> subsp <i>oaxacana</i> . Cactáceas Neoendémicas al VTC	63

1. Resumen

El endemismo se refiere a una cualidad espacio-temporal de taxones o grupos biológicos en un área restringida, se pueden definir tipos de endemismo en relación al tiempo de origen de las especies. El neoendemismo se refiere a especies de origen reciente que no se han dispersado fuera de su área ancestral, y el paleoendemismo a las especies o taxones antiguos que permanecen restringidos en una región y que probablemente se encontraban más ampliamente distribuidos en el pasado. La región biogeográfica del Valle de Tehuacán–Cuicatlán (VTC) es una zona árida con un alto porcentaje de endemismos en nuestro país, dada su alta estabilidad climática probablemente ha fungido como refugio durante los cambios climáticos ocurridos en el Pleistoceno, permitiendo la supervivencia de especies paleoendémicas, y/o promoviendo la especiación, dando lugar a neoendémicas. En este trabajo se llevó a cabo una actualización del listado de la Flora endémica del VTC y se estimaron los tiempos de divergencia para las especies de Cactaceae, una de las familias mejor representadas en esta región. Para un total de 20 especies de cactus se estimaron los tiempos de divergencia a partir de una filogenia datada usando secuencias moleculares de las regiones de cloroplasto trnK-matK y rpl16; y el criterio para la clasificación en paleoendémicas y neoendémicas fue la transición entre el Plioceno y Pleistoceno (2.58 MA). Los resultados mostraron que el origen de la mayoría de las especies de cactáceas endémicas al VTC tuvo lugar durante el Pleistoceno, lo que sugiere que las condiciones climáticas y físicas de esta región fungieron principalmente como “cuna de especies” para taxones endémicos de la familia Cactaceae.

2. Introducción

2.1 Endemismo

El endemismo se refiere a una cualidad espacio-temporal de taxones o grupos biológicos en un área restringida, la cual es dependiente de una escala geográfica que puede ser establecida a partir de diferentes criterios, por ejemplo, unidades ecológicas o incluso límites políticos (Noguera, 2017). En particular las especies endémicas de plantas vasculares se distribuyen de forma heterogénea en el mundo. A nivel mundial, la mayor parte de ellas se registran en islas cercanas al Ecuador, y son las islas de Nueva Caledonia el principal centro de endemismo. Sin embargo, las tierras continentales tienen mayor riqueza y diversidad de especies, en comparación (Kier *et al.*, 2009).

Gran parte del endemismo se encuentra en zonas conocidas como “hotspots”, que se refieren a áreas geográficas particulares con una enorme riqueza biológica. Se estima que estas áreas solo ocupan de 2-3 % de la superficie del planeta albergando cerca de la mitad de las especies endémicas a nivel mundial (Molina *et al.*, 2016). Los niveles de endemismo responden a factores abióticos como el clima, la geología y la topografía que influyen los mecanismos ecológicos y evolutivos que generan áreas de endemismo (Linder, 2008).

De acuerdo con Harrison y Noss, (2017), la estabilidad climática histórica fue un factor importante en la reducción del efecto de las glaciaciones pleistocénicas, al disminuir los eventos de extinción, dadas las capacidades diferenciales de las especies para adaptarse a cambios climáticos (Svenning *et al.*, 2015). Otro factor importante es la complejidad topográfica resultante de la historia geológica de un área determinada (p. ej. las zonas montañosas) generando ambientes heterogéneos que facilitan los desplazamientos cortos de las especies en elevación y limitan la dispersión, haciendo más fácil para las especies sobrevivir en regiones o espacios geográficos limitados (Fine, 2015, Harrison y Noss, 2017).

2.2 Paleoendemismo y neoendemismo

Los tipos de endemismo se pueden definir en relación al tiempo de origen de las especies (neoendemismo y paleoendemismo). El neoendemismo se refiere a especies de origen reciente que no se han dispersado fuera de su área ancestral, en una filogenia las especies neoendémicas ocupan ramas cortas refiriéndose a la cantidad de cambios genéticos (Mishler *et al.*, 2014). Por otro lado, las especies paleoendémicas son taxones antiguos que permanecen restringidos en una región local pero probablemente se encontraban más ampliamente distribuidos en el pasado, en términos filogenéticos son ramas largas (Mishler *et al.*, 2014). Ambos tipos de endemismo han contribuido de manera importante a la diversidad biológica actual (Harrison y Noss, 2017).

Algunos autores han abordado el tema del endemismo considerando la diferencia entre el paleoendemismo y el neoendemismo. Por ejemplo, Fjeldsa y Lovett (1997) realizaron un estudio de endemismo en un bosque tropical africano, en el cual consideraron a las especies paleoendémicas como aquellas originadas durante el Mioceno/Plioceno (> 5 Ma), y a las neoendémicas como especies relativamente recientes (< 5 Ma). Basados en la teoría de los refugios pleistocénicos propuesta por Haffer (1974), Fjeldsa y Lovett (1997) sugirieron que características geográficas como la complejidad topográfica y el régimen de lluvia en áreas específicas jugaron un papel importante en la persistencia de especies paleoendémicas y principalmente en la formación de especies neoendémicas.

Kraft *et al.*, (2010) identificaron zonas con alto porcentaje de especies desérticas de origen relativamente reciente (neoendemismo) en la flora de California y evaluaron la importancia de estas áreas geográficas para su conservación. Posteriormente, López *et al.*, (2011) realizaron un estudio de endemismo para la flora espermatofita del sur de China; identificaron centros de endemismo. Además identificaron regiones que probablemente han fungido como refugios a los que denominaron “museos de plantas”, así como centros de especiación y evolución “cuna de plantas”.

De acuerdo con Molina *et al.*, (2016), en la zona mediterránea del planeta en el Sistema Bético ubicado al sur de la Península Ibérica y el norte de Marruecos, existen “hotspots” de biodiversidad diferenciados de paleo y neoendemismo de plantas que pueden ser resultado del relieve topográfico y la disponibilidad de agua, influyendo en la diversificación de las especies y destacan la importancia de conservar prioritariamente las

áreas denominadas como “museos naturales” por la presencia de linajes antiguos. Otro ejemplo en la parte austral del planeta, en el archipiélago de Nueva Zelanda, donde también se ha evaluado el endemismo desde una perspectiva filogenética en paleo y neoendemismo, a través de un análisis categórico (CANAPE). Mostró diferencias en la distribución de estas categorías de endemismo, en las islas del norte predomina el paleoendemismo y en las del sur el neoendemismo, la explicación parcial de este evento se relaciona con las transgresiones marinas durante el Plioceno y la persistencia de las tierras en las islas del norte (Heenan *et al.*, 2017).

2.3 Endemismo en México y el Valle de Tehuacán–Cuicatlán (VTC)

México es considerado como un territorio con una gran diversidad biológica y altos niveles de endemismo, lo cual ha sido atribuido principalmente a su compleja historia geológica y geográfica (Mittermeier *et al.*, 2011, Morrone, 2014). Por ejemplo, el desarrollo del Eje Neovolcánico Transversal durante el periodo del Mioceno al Pleistoceno favoreció el aislamiento y posterior establecimiento de zonas áridas relativamente aisladas, por lo que, son sitios con altos porcentajes de especies endémicas (Graham, 1999, Méndez *et al.*, 2004, Ferrusquía y Gonzáles, 2005).

Sosa *et al.*, (2018) evaluaron el paleoendemismo y el neoendemismo en México. Sus resultados mostraron que la mayoría de las áreas evaluadas presentan ambos tipos de endemismo. Las áreas de paleoendemismo fueron localizadas en Baja California, el Desierto Sonorense, el norte del Desierto Chihuahuense, Sierra Madre Oriental, oeste del Eje Neovolcánico Transversal (incluyendo el Valle de Tehuacán–Cuicatlán), Cuenca del Rio Balsas, Sierra Madre del Sur y Sierra Madre de Chiapas. Mientras que las áreas de neoendemismo se restringieron en parte del Desierto Sonorense. Por otro lado, las áreas con ambos tipos de endemismo fueron localizadas en zonas aisladas del norte del país y el área más grande se ubica en la Sierra de Chiapas cerca de Guatemala.

Riemann y Ezcurra (2007) estudiaron la flora endémica de la península de Baja California. Los autores mostraron que una mayor riqueza de especies endémicas está relacionada a las zonas de transición entre tipos de vegetación (ecotonos) que promueven la especiación, lo cual podría asociarse a refugios pleistocénicos.

La región biogeográfica del Valle de Tehuacán–Cuicatlán (VTC) es una zona árida con un alto porcentaje de endemismo en nuestro país, dadas sus características de alta

estabilidad climática probablemente ha servido como refugio durante el Pleistoceno, permitiendo de esta manera la supervivencia de especies paleoendémicas, e igualmente promoviendo la especiación, dando lugar a especies neoendémicas (López *et al.*, 2011).

El VTC alberga más de 2500 especies de plantas vasculares, de las cuales cerca del 10% son consideradas endémicas (Dávila *et al.*, 1993; 2002), habitando en tres principales tipos de vegetación: matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio y bosque seco de encino (Dávila *et al.*, 1993; Méndez *et al.*, 2004). Un alto porcentaje de esta diversidad de plantas se encuentra protegida en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, la cual fue decretada en 1998 con una extensión de 10,000 km² (Dávila *et al.*, 2002).

De acuerdo con Méndez *et al.*, (2004), la porción xerofítica del VTC presenta un total de 1910 especies de angiospermas, de las cuales 207 son consideradas endémicas y pertenecen principalmente a las familias Asteraceae, Cactaceae, Lamiaceae, Crassulaceae, Fabaceae y Euphorbiaceae. En el caso particular de la familia Cactaceae, cabe destacar que México es considerado el principal centro de diversidad de cactáceas en el mundo, con cerca de 913 taxones, siendo el Valle de Tehuacán–Cuicatlán una de las zonas con más riqueza de cactáceas en el país (Cruz y Casas, 2002, Guzmán, 2003, Geffert *et al.* 2015, Jiménez, 2011).

2.4 El Pleistoceno

Los últimos 2.7 millones de años aproximadamente, se han caracterizado por largas y repetidas glaciaciones en el hemisferio norte del planeta generando un clima frío generalizado. Se piensa que pudo iniciar debido a cambios en las corrientes profundas de los océanos por un incremento en las capas de hielo antárticas, pero también los periodos subsecuentes glaciares e interglaciares están claramente relacionados con cambios cíclicos en la órbita de la tierra, inclinación y orientación (Svenning *et al.*, 2015). Estas retracciones repetidas causadas por los cambios climáticos han sido postuladas como promotores de la especiación alopátrica en las regiones de la amazonia, otras regiones de refugio y sus poblaciones asociadas (Haffer, 1969). En México pueden señalarse algunos ejemplos de como el pleistoceno influyo también en la distribución de las especies de fauna, como en los roedores de la península de baja california dados los cambios climáticos y la existencia probable de refugios pleistocénicos (Cab, 2016).

2.5 La familia Cactaceae

La familia Cactaceae incluye alrededor de 2000 especies distribuidas desde Canadá hasta el sur del continente americano en la Patagonia. Estas plantas se han diversificado principalmente en las regiones áridas y semiáridas como desiertos, arenales costeros, matorrales, bosques caducifolios secos y altas estepas alpinas (Barthlott y Hunt, 1993, Jiménez, 2011). En el caso particular de *Rhipsalis baccifera* (J.S. Muell.) Stearn se distribuye fuera del continente americano; algunos autores sugieren que sus semillas fueron transportadas al continente Africano por aves migratorias en el pasado (Rebman y Pinkava, 2001).

En México, la familia Cactaceae está representada por cerca de 63 géneros, 669 especies y 244 subespecies, de las cuales 80% son endémicas para el país. El VTC es una de las regiones más diversas con 81 especies, de las cuales cerca de 25% son endémicas (Guzmán, 2003). Otras regiones con niveles altos de endemismo son el Desierto Chihuahuense, el Desierto de Sonorense, la región Mixteca, el sur del Istmo de Tehuantepec y la Cuenca del Rio Balsas (Guzmán, 2003).

Las cactáceas son plantas adaptadas a hábitats áridos y semiáridos, las cuales se caracterizan por sus tallos suculentos con formas de crecimiento principalmente columnares o globulares. Además, estas plantas muestran una tendencia a la reducción de las superficies sometidas a transpiración para disminuir la pérdida de agua; también presentan modificaciones fisiológicas que aumentan su eficiencia en el consumo hídrico, por ejemplo, el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) (Bravo y Sánchez, 1978, Gibson y Nobel, 1986, Godínez *et al.*, 2003). Otras características morfológicas distintivas de las cactáceas son la presencia de brotes cortos modificados en aréolas, meristemos apicales organizados en cuatro zonas y ovarios en receptáculos cubiertos por brácteas y aréolas (Gibson y Nobel, 1986).

La morfología vegetal y floral de las cactáceas está altamente modificada por lo cual algunos taxónomos generalmente consideran a estas plantas como un grupo distinto y lo colocan en su propio orden Cactales u Opuntiales (Engler, 1892 citado en Nyffeler, 2002). Sin embargo, se ha apoyado una relación cercana con los miembros del orden Caryophyllales; esta relación fue confirmada en estudios filogenéticos moleculares (Manhart y Rettig, 1994). Además, la presencia de pigmentos rojos (betalaínas) en las

especies de la familia Cactaceae apoyan su inclusión en Caryophyllales (Rebman y Pinkava, 2001).

Las hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de la familia Cactaceae han sido apoyadas en el patrón de especialización morfológica, como la reducción de hojas, los tallos, las flores y los frutos (Buxbaum, 1967 citado en Nyffeler, 2002, Barthlott y Hunt, 1993). Sin embargo, filogenias derivadas de diferentes marcadores moleculares o regiones del genoma en Cactaceae han contribuido a entender los patrones de diversificación de la familia al estimar las edades de los linajes endémicos (Harrison y Noss, 2017).

Uno de los marcadores más comúnmente usados en estudios filogenéticos en plantas es la región de cloroplasto conocida como trnK-matK, la cual consiste en el intron trnK y el gen matK. Este gen codifica para una maturasa involucrada en el procesamiento del RNA (splicing) de intrones grupo II que codifican para tRNALys (Wicke y Quandt, 2009). La distribución semejante de sustituciones nucleotídicas en las diferentes posiciones de los codones resulta que el gen matK evolucione rápidamente. Además, en conjunto con el intron trnK que igualmente evoluciona rápidamente, ofrecen una estructura con diferentes grados de variación conveniente para responder preguntas filogenéticas (Wicke y Quandt, 2009).

En la familia Cactaceae la región trnK-matK comprende aproximadamente 2600 pares de bases y ha sido ampliamente utilizada en estudios filogenéticos (Nyffeler, 2002, Bárcenas *et al.*, 2011., Hernández *et al.*, 2011, Hernández *et al.*, 2014). Por ejemplo, Edwards *et al.*, (2005) realizaron un estudio de diversificación temprana de *Pereskia*, género que se considera como uno de los más ancestrales de la familia.

Por otra parte, el intron de cloroplasto rpl16 consiste aproximadamente de 1050 pares de bases con altos niveles de variación, también ha sido utilizado para evaluar las relaciones filogenéticas dentro de la familia Cactaceae (Arias *et al.*, 2003; 2005, Butterworth y Wallace, 2004), particularmente en el género *Mammillaria*. (Butterworth *et al.*, 2002; Crozier, 2005). Otros marcadores moleculares nucleares y plastídicos utilizados en estudios filogenéticos de la familia Cactaceae son por ejemplo: trnL-trnF (Porter *et al.* 2000, Hartmann *et al.* 2002, Nyffeler, 2002, Wallace y Dickie, 2002, Arias *et al.*, 2003; 2005, Griffith y Porter, 2009, Hernández *et al.*, 2011); trnS-trnM (Porter *et al.* 2000, Hartmann *et al.* 2002); rDNA (ITS) (Griffith, 2002, Wallace y Dickie, 2002, Arias *et al.*,

2003, Griffith, 2004, Harpke y Peterson 2006, Griffith y Porter, 2009); psbA-trnH (Butterworth y Wallace, 2004, Edwards *et al.*, 2005); trnC-D (Hartmann *et al.* 2002); rbcL (Edwards *et al.*, 2005); IGS y cox3 (Edwards *et al.*, 2005)

2.6 Justificación

México es un territorio con alta riqueza de especies de plantas endémicas; sin embargo, se han realizado pocos estudios que evalúen el origen y la evolución de la flora endémica, en particular del paleoendemismo y del neoendemismo en relación con patrones filogenéticos y biogeográficos, lo cual constituye un paso en la dirección correcta para abordar y profundizar en la complejidad de los fenómenos evolutivos y geológicos que se vinculan al endemismo. Este proyecto pretende contribuir al estudio de la importancia del paleoendemismo y del neoendemismo del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

2.7 Hipótesis

La región biogeográfica del Valle de Tehuacán–Cuicatlán es una zona árida con un alto porcentaje de endemismo en nuestro país, dada su alta estabilidad climática probablemente ha fungido como refugio durante los cambios climáticos ocurridos en el Pleistoceno, permitiendo la supervivencia de especies paleoendémicas, y/o promoviendo la especiación, dando lugar a especies neoendémicas.

2.8 Objetivos

Objetivo general:

Inferir la importancia relativa del Valle de Tehuacán-Cuicatlán como refugio pleistocénico para la persistencia de taxones antiguos (paleoendémicos) y/o para la especiación (neoendémicos) de la familia Cactaceae.

Objetivos particulares:

- Actualizar el listado de flora endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán con el propósito de tener una lista cotejada que permita identificar cambios en la nomenclatura o distribución de las especies endémicas.
- Estimar una filogenia datada de la familia Cactaceae con el propósito de obtener los tiempos de divergencia de las especies endémicas al Valle de Tehuacán-Cuicatlán.
- Categorizar las especies de la familia Cactaceae endémicas al Valle de Tehuacán-Cuicatlán como paleoendémicas o neoendémicas, con la finalidad de inferir la importancia relativa de esta región como un “museo de plantas” y/o “cuna de plantas”.

3. Materiales y métodos

3.1 Área de estudio

El Valle de Tehuacán–Cuicatlán es una zona árida ubicada al sureste del estado de Puebla y el Noroeste del estado de Oaxaca, posee tres principales tipos de vegetación: matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio y bosque seco de encino (Dávila *et al.*, 1993; Méndez *et al.*, 2004). Un alto porcentaje de su diversidad biológica se encuentra protegida en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, la cual fue decretada en 1998 con una extensión de 10,000 km² (Dávila *et al.*, 2002). La delimitación geográfica del VTC se obtuvo a partir de los datos recientemente publicados por Pérez *et al.*, (2019) y las capas vectoriales en archivo shape de la plataforma de geoinformación de CONABIO (<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>) (Fig. 1). Además, se presentan mapas de usos de suelo y vegetación en el VTC las cuales se obtuvieron de la intersección de las capas Uso del suelo y vegetación, escala 1:250000, serie VI (continuo nacional) con la capa del polígono del VTC.

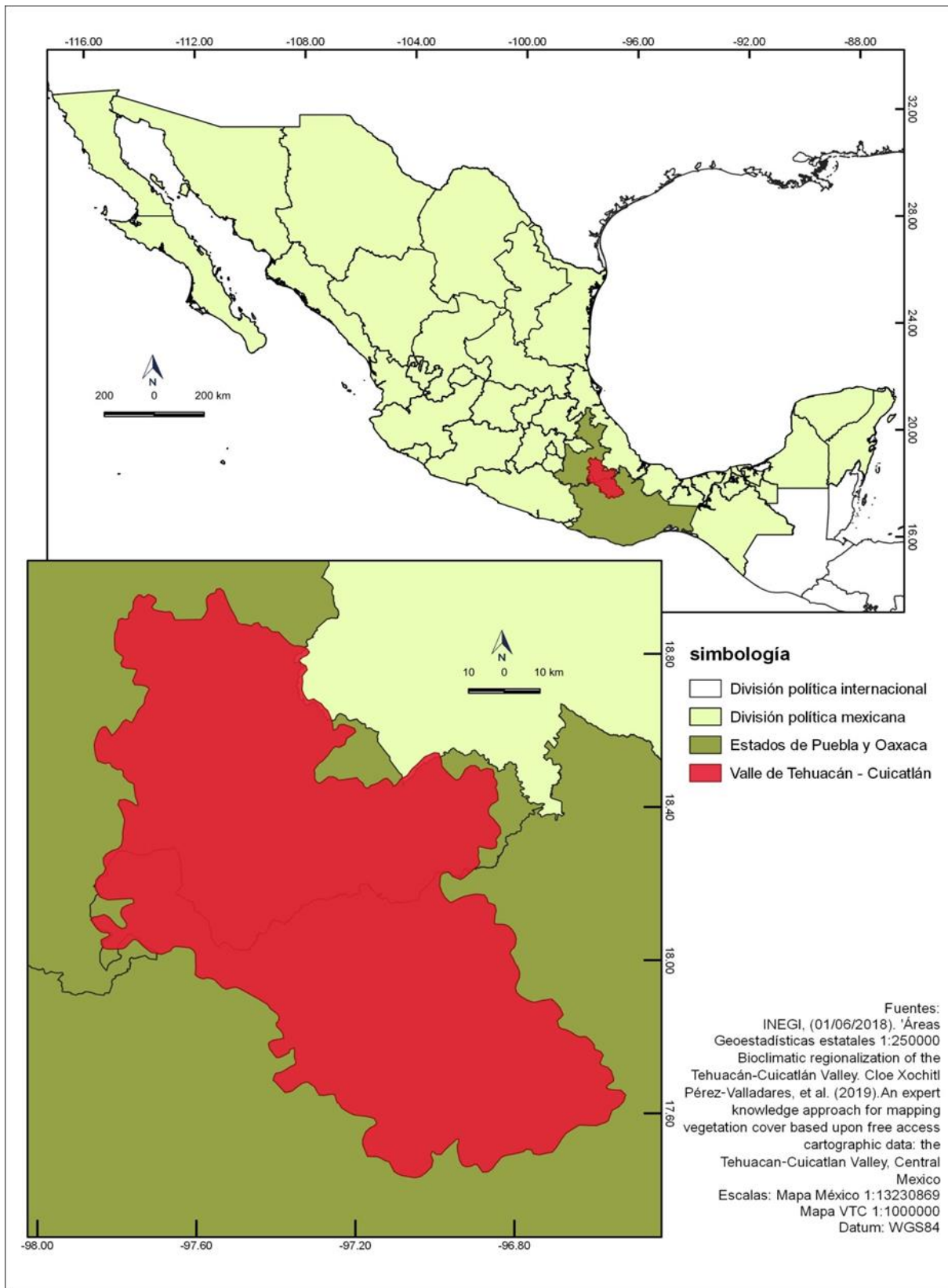


Figura 1. Ubicación y delimitación del VTC.

3.2 Listado actualizado de la flora endémica del VTC

3.2.1 Revisión de literatura especializada de la flora del VTC

Para elaborar el listado actualizado de las especies endémicas del VTC se llevó a cabo una revisión de literatura especializada, utilizando como base el estudio publicado por Méndez *et al.*, (2004). También, se revisó cada uno de los fascículos de la flora del valle de Tehuacán–Cuicatlán publicados por el Instituto de Biología a lo largo de las últimas dos décadas

(http://www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/floras_tehuacan/florastehuacan.htm).

3.2.2 Revisión de la distribución geográfica

Posteriormente, se realizó una revisión de los datos de la distribución geográfica disponibles en el trabajo de Villaseñor (2016). Se revisaron detalladamente las bases de datos de distribución geográfica como Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <https://www.gbif.org>). Los datos georeferenciados que fueron comparados con los límites del VTC en el software libre QGIS v 3.6.0 (2019), esto con la finalidad de observar la distribución de las especies para corroborar su endemismo

3.2.3 Revisión de la nomenclatura taxonómica

Las inconsistencias en la nomenclatura taxonómica fueron revisadas y corroboradas en la base de datos Tropicos del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org>) y en la base The Plant List (2010 <http://www.theplantlist.org/>). Además, otros datos fueron recopilados, como el tipo de vegetación en el cual crece cada especie (matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio y/o bosque de encino); así como la forma de vida de cada especie, para lo cual fue revisado el Portal de Datos Abiertos de la UNAM (<https://datosabiertos.unam.mx/biodiversidad>).

3.3 Estimación de tiempos de divergencia de Cactaceae endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán

Con base en literatura especializada, se realizó una búsqueda de información, que incluyó datos sobre filogenias moleculares y tiempos de divergencia de las especies endémicas de la familia Cactaceae incluidas en el listado actualizado. Para la mayoría de las

especies no fue posible obtener los datos sobre tiempos de divergencia directamente a partir de las filogenias moleculares disponibles en la literatura; entonces, se procedió a estimarlos a partir de las secuencias moleculares de las regiones *trnK-matK* y *rpl16* disponibles en la base Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Además, se utilizaron otras 75 secuencias de especies provenientes del trabajo de Hernández *et al.*, (2014), esto con la finalidad de robustecer la inferencia de tiempos de divergencia.

Las secuencias moleculares fueron editadas en formato FASTA en el programa MEGA v7.0.26 (<https://www.megasoftware.net/home>). El alineamiento de las secuencias se realizó en el programa Muscle (Robert, 2004) implementado en MEGA. Los modelos de sustitución nucleotídica fueron estimados para cada región utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) (Morrone, 2013) que es una medida de la calidad relativa de un modelo en el programa MEGA.

Después, se obtuvieron, archivos tipo NEXUS simplificado, en el software Mesquite y fueron concatenadas ambas regiones, dichos archivos se procesaron en el software Beauti v2.4.2, donde fueron particionados y se establecieron los parámetros para generar un archivo XML. La filogenia y los tiempos de divergencia se estimaron por medio del método de Inferencia Bayesiana utilizando el programa BEAST v2.4.2 (Drummond y Bouckaert, 2014). Los análisis filogenéticos se llevaron a cabo en la plataforma de análisis CIPRES (<http://www.phylo.org/>). Las cuatro cadenas de Markov (MCMC) fueron corridas por 50, 000,000 de generaciones en dos corridas simultáneas e independientes y con una frecuencia de muestreo de cada 1000 generaciones.

Posteriormente, el programa Tracer 1.5 (Drummond y Rambaut, 2007) fue utilizado para confirmar el tamaño efectivo de muestreo (ESS) y la probabilidad posterior de todos los parámetros del modelo. Después, las corridas fueron combinadas en Logcombiner v 1.8 (Drummond y Bouckaert, 2014) y el 25% de árboles iniciales fueron descartados (burn-in). TreeAnnotator (Drummond y Bouckaert, 2014) fue usado para sumarizar la información de los árboles producidos por BEAST para obtener un único árbol (Maximum clade credibility). El árbol fue visualizado y editado mediante el programa FigTree 1.4.2 (Rambaut, 2014).

El criterio para clasificar a los taxones como paleoendémicos o neoendémicos fue el periodo de transición entre el Plioceno y Pleistoceno hace aproximadamente 2.58 millones

de años, en el cual se presentaron los cambios climáticos que podrían haber dado origen a nuevos hábitats para la diversificación de especies en el VTC (Cornejo *et al.*, 2014).

Los mapas de distribución geográfica de las especie fueron elaborados a partir de las coordenadas geográficas de registros de las especies obtenidas de la base de datos GBIF. El programa de computo QGIS fue utilizado para la interpretación en capas de información vectorial en puntos georeferenciados.

Cabe señalar que algunos taxones presentan al menos un registro fuera de los límites del polígono del VTC, cuyos registros fueron excluidos en los mapas, en estos casos se recomienda una revisión a detalle de su distribución geográfica: *Mammillaria hernandezii*, *Mammillaria pectinifera*, *Mammillaria varieaculeata*, *Mammillaria huitzilopochtli* subsp. *niduliformis*, *Mammillaria supertexta*, *Mammillaria haageana* subsp. *conspicua*, *Mammillaria albilanata* subsp. *oaxacana*, *Mammillaria napina*, *Mammillaria krahenbuelli*, *Mammillaria oteroi*, *Mammillaria tepexicensis*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Ferocactus robustus*, *Ferocactus recurvus*, *Polaskia chende*, *Opuntia tehuacana*. Para las especies *Coryphantha pallida* subsp. *pseudoradians* y *Echinocereus pulchellus* subsp. *acanthosetus*, son pocos los registros de distribución y la mayoría están fuera de los límites del polígono del VTC, sin embargo, estos taxones fueron considerados endémicos (Arias *et al.*, 1997; 2012).

Finalmente, se realizó una comparación del paleo y neoendemismo entre las especies del VTC y las 10 especies de cactáceas endémicas a la región del Altiplano Mexicano incluidas en el análisis filogenético, para lo cual se realizó un mapa utilizando las capas de Provincias biogeográficas de México escala 1:400000 y los registros dichas especies.

4. Resultados

4.1 Listado actualizado de la flora endémica del VTC

A partir de la revisión de literatura se encontró que la flora endémica del VTC está compuesta de 180 especies de angiospermas o plantas con flor que pertenecen a 40 familias botánicas (Anexo 1). Las familias con el mayor número de géneros (Fig. 2) y especies (Fig. 3) son Asteraceae (33 especies), Cactaceae (30 especies) y Fabaceae (22 especies). Los géneros con más especies en la flora endémica del VTC son *Hecthia* (5 especies, Bromeliaceae), *Mammillaria* (15 especies, Cactaceae), *Echeveria* (7 especies, Crassulaceae) y *Salvia* (7 especies, Lamiaceae) (Fig. 4).

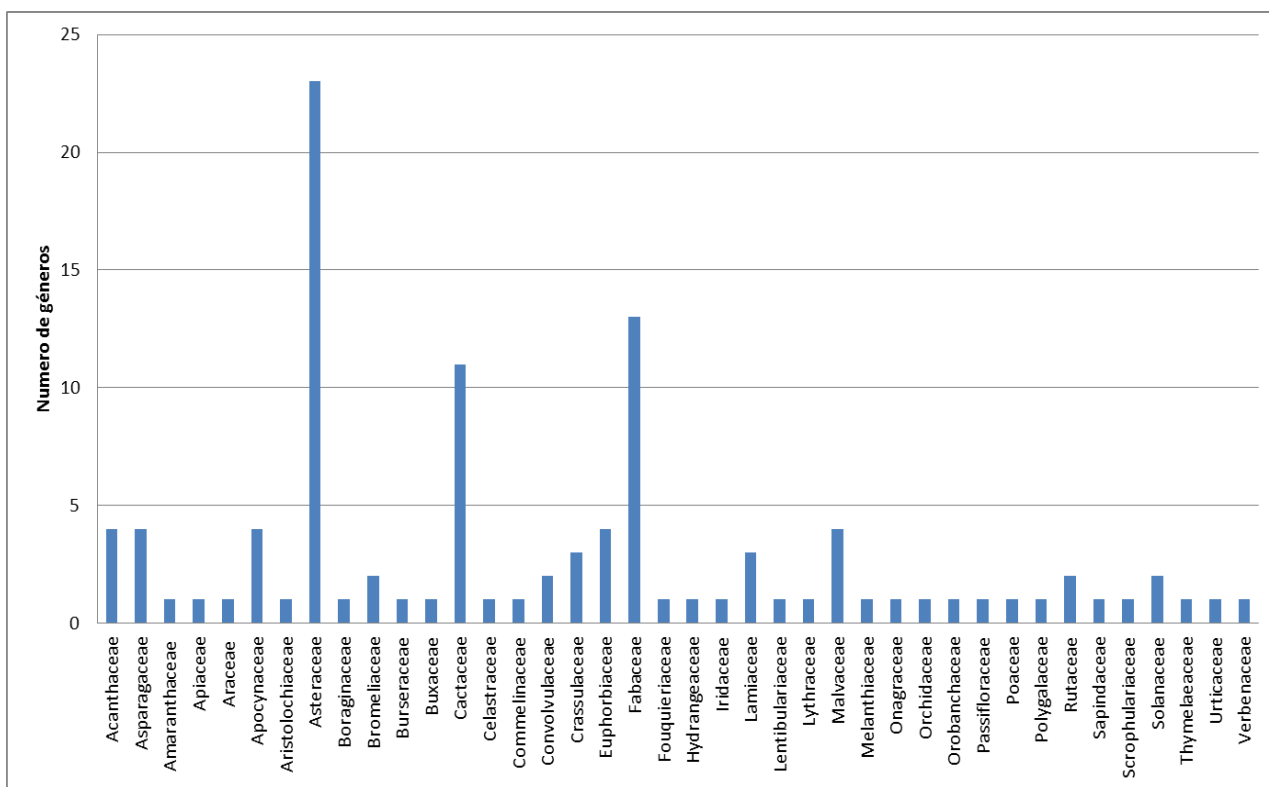


Figura 2. Numero de géneros representados por familia de la flora endémica del VTC.

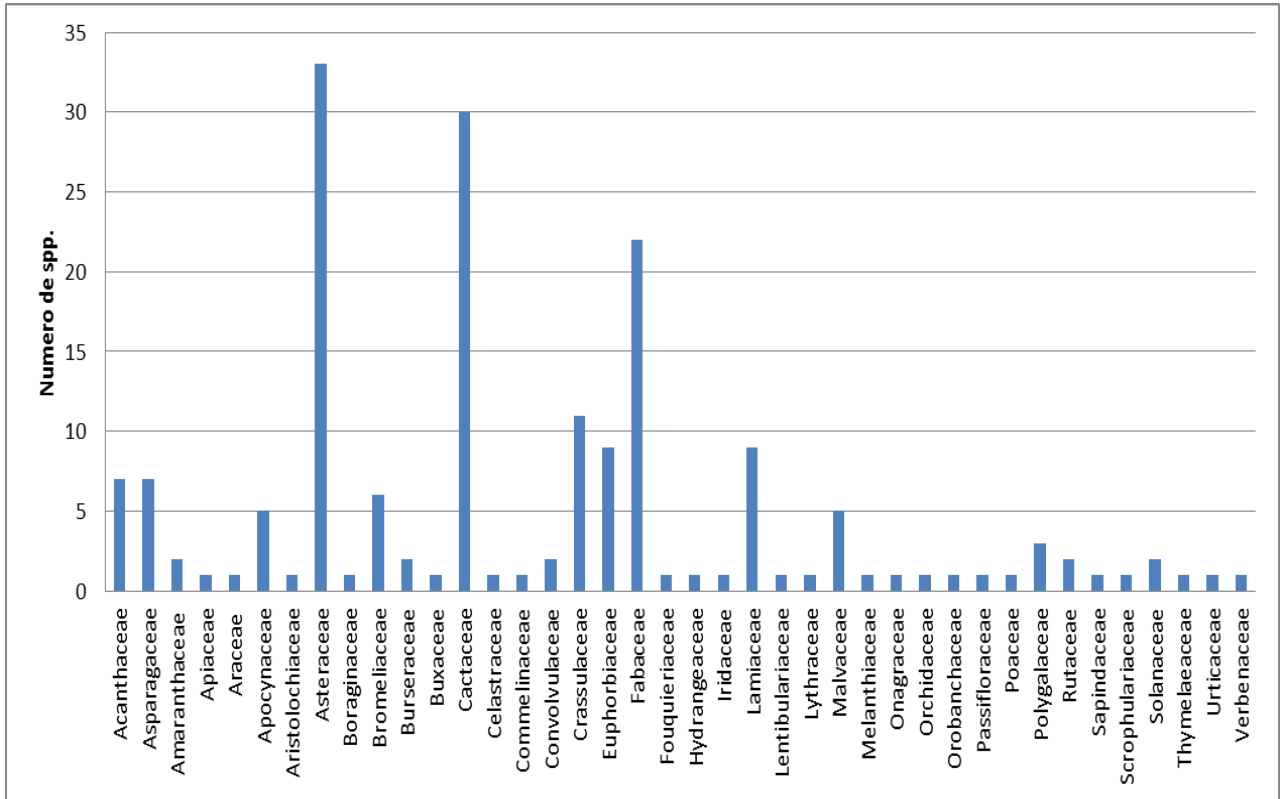


Figura 3. Numero de spp representadas por familia de la flora endémica del VTC

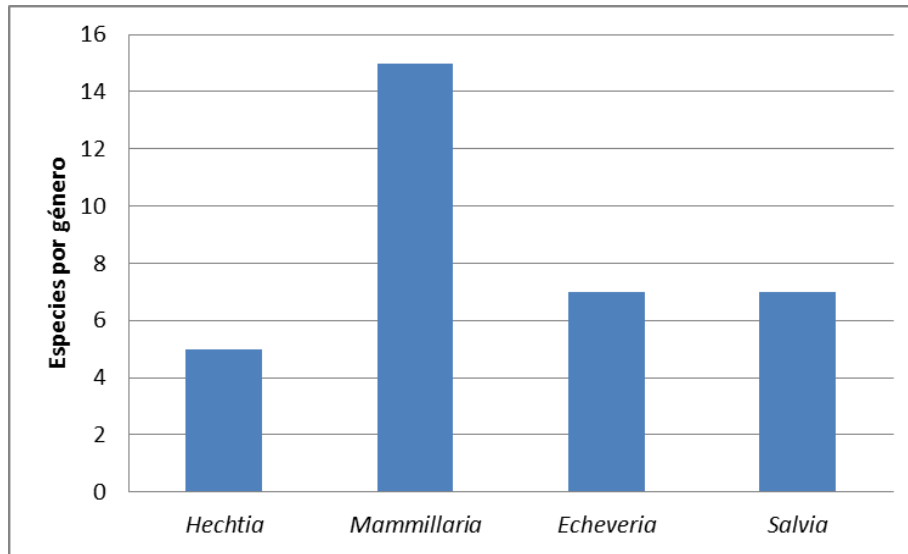


Figura 4. Géneros mejor representados en la flora endémica del VTC.

De acuerdo con Dávila *et al.* (1993), la flora del VTC está compuesta por aproximadamente 2,703 especies de plantas vasculares, de las cuales 2,521 corresponden a angiospermas. Si consideramos esta última cifra, las 180 especies endémicas registradas en este trabajo representan el 7.6% de las angiospermas presentes en el VTC. Estas especies endémicas están asociadas principalmente a tres tipos de vegetación: matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio y bosque de *Quercus* (Fig. 5). Las formas de vida más frecuentes de estas especies son: herbácea, arbustiva, arborescente, rosetófila, crasicaule y trepadora (Fig. 6).

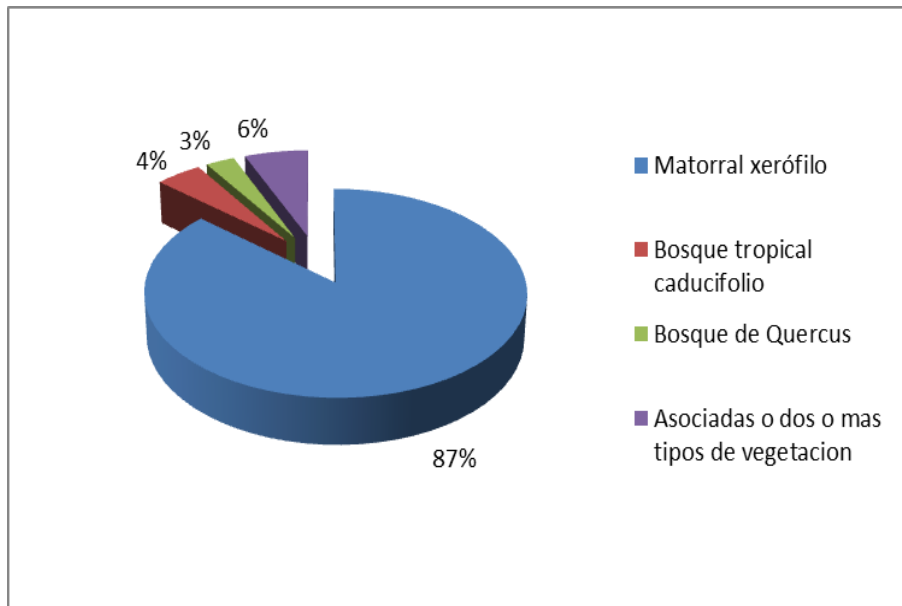


Figura 5. Porcentaje de especies por tipo de vegetación

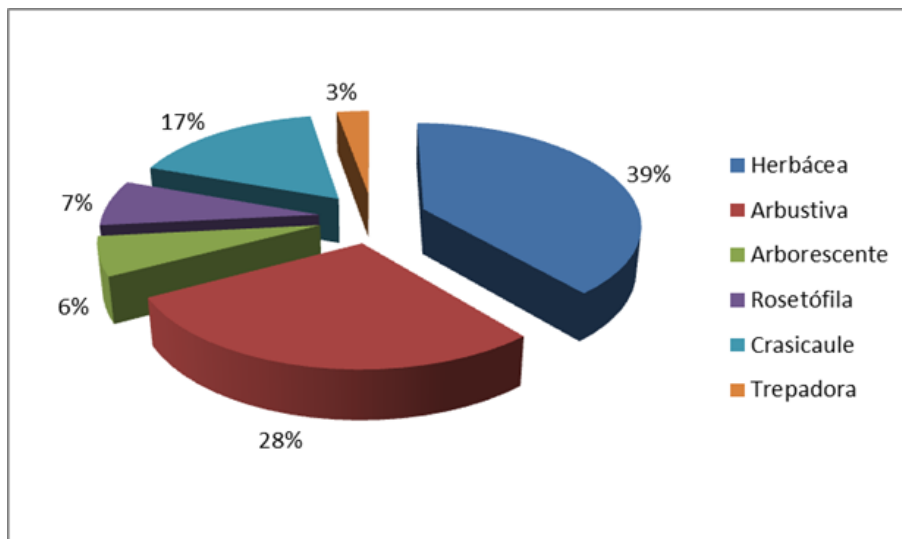


Figura 6. Porcentaje de formas de vida por especie de la flora endémica del VTC.

Con base en la revisión de los fascículos de la flora del VTC publicados por el Instituto de Biología, UNAM, se registraron especies endémicas las cuales no fueron reportadas previamente por Méndez *et al.* (2004) (Tabla 1).

Tabla 1. Especies endémicas añadidas por los fascículos de la flora del VTC.		
Familia	Especies	Referencia
Acanthaceae	<i>Justicia cuicatlana</i> <i>Justicia gonzalezii</i> <i>Ruellia cedilloi</i>	Thomas, 1999
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia teretiflora</i>	
Asteraceae	<i>Gymnolaena oaxacana</i> <i>Thymophylla aurantiaca</i>	Villarreal <i>et al.</i> , 2008 Redonda y Villaseñor, 2009 Medina y Villaseñor, 2010 Redonda y Villaseñor, 2011 Redonda, 2012
Boraginaceae	<i>Antiphytum caespitosum</i> <i>Heliotropium axillare</i>	Lira y Ochoterena, 2012
Burseraceae	<i>Bursera pontiveteris</i>	Medina, 2009
Cactaceae	<i>Coryphantha calipensis</i> <i>Echinocactus platyacanthus</i> <i>Echinocereus pulchellus</i> <i>Ferocactus haematacanthus</i> <i>Ferocactus recurvus</i> <i>Lemaireocereus hollianus</i> <i>Mammillaria albilanata</i> Backeb. ssp. <i>oaxacana</i> , <i>Mammillaria discolor</i> Haw. ssp. <i>Schmollii</i> <i>Mammillaria haageana</i> <i>Mammillaria kraehenbuehlii</i> <i>Mammillaria lanata</i> <i>Mammillaria oteroi</i> <i>Mammillaria solisioides</i> <i>Mammillaria varieaculeata</i> <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> <i>Pseudomitrocereus fulviceps</i>	Arias <i>et al.</i> , 1997; Arias <i>et al.</i> , 2012
Cucurbitaceae	<i>Apodanthera aspera</i> <i>Parasicyos dieterlea</i> <i>Schizocarpum filiforme</i>	Lira y Rodríguez, 1999
Fabaceae	<i>Acacia compacta</i> <i>Leucaena pueblana</i> <i>Mimosa purpusii</i> <i>Mimosa texana</i> (A.Gray) Small ssp. <i>filipes</i> <i>Styphnolobium burseroides</i>	Olvera <i>et al.</i> , 2012 Rico y Rodríguez, 1998; Grether <i>et al.</i> , 2006; Andrade <i>et al.</i> , 2012

	<i>Zapoteca portoricensis</i> (Jacq.) H.M.Hern. ssp. <i>pubicarpa</i>	
Orobanchaceae	<i>Dasyllirion lucidum</i> <i>Dasyllirion serratifolium</i> <i>Lamourouxia smithii</i>	Alvarado, 2008
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus subcuneatus</i>	Martínez y Cervantes., 2009
Verbenaceae	<i>Citharexylum tetramerum</i>	Willmann <i>et al.</i> , 2000

La distribución geográfica de especies endémicas fue también verificada en el listado florístico de Villaseñor (2016), de manera que las siguientes especies (Tabla 2) presentan una distribución geográfica fuera de los estados donde se encuentra el VTC, por lo cual fueron excluidas del listado.

Tabla 2. Especies excluidas por su distribución

Familia	Especies excluidas
Asclepiadaceae	<i>Matelea inconspicua</i>
Asteraceae	<i>Acourtia rzedowskii</i> <i>Florestina pedata</i> <i>Psacalium purpusii</i> <i>Stevia caltepecana</i>
Boraginaceae	<i>Antiphytum caespitosum</i> <i>Heliotropium axillare</i>
Cactaceae	<i>Echinocactus platyacanthus</i> <i>Ferocactus haematacanthus</i> <i>Mammillaria dixanthocentron</i> <i>Peniocereus viperinus</i>
Caesalpiniaceae	<i>Senna andrieuxii</i>
Caprifoliaceae	<i>Viburnum macdougallii</i>
Convolvulaceae	<i>Ipomoea nana</i>
Crassulaceae	<i>Echeveria longiflora</i> <i>Echeveria longissima</i> var. <i>longissima</i> <i>Echeveria peacockii</i> <i>Sedum falconis</i>

Cucurbitaceae	<i>Apodanthera aspera</i>
	<i>Parasicyos dieterlea</i>
	<i>Schizocarpum filiforme</i>
Euphorbiaceae	<i>Adelia rotundifolia</i>
	<i>Euphorbia ixtlana</i>
	<i>Euphorbia pueblensis</i>
	<i>Manihotoides pauciflora</i>
	<i>Pedilanthus olsson-sefferi</i>
Fabaceae	<i>Acacia purpusii</i>
	<i>Acaciella angustissima</i>
	<i>Dalea tuberculina</i>
	<i>Leucaena diversifolia</i>
	<i>Mimosa borealis</i>
	<i>Mimosa polyancistra</i>
	<i>Mimosa pueblensis</i>
	<i>Mimosa lactiflua</i>
	<i>Mimosa luisana</i>
	<i>Styphnolobium burseroides</i>
	<i>Trifolium nelsonii</i>
Hydrophyllaceae	<i>Nama spathulata</i>
Lamiaceae	<i>Salvia conzattii</i>
	<i>Salvia fulgens</i>
	<i>Stachys collina</i>
	<i>Salvia sousae</i>
	<i>Salvia tenoriana</i>
	<i>Salvia variana</i>
	<i>Scutellaria saxicola</i>
Loranthaceae	<i>Ixocactus inornus</i>
Malvaceae	<i>Bakeridesia subcordata</i>
	<i>Robinsonella chiangii</i>
	<i>Sidastrum tehuacanum</i>
Melanthiaceae	<i>Beaucarnea stricta</i>
Orobanchaceae	<i>Dasyilirion lucidum</i>
	<i>Dasyilirion serratifolium</i>

Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus subcuneatus</i>
Piperaceae	<i>Peperomia amatlensis</i>
Poaceae	<i>Bouteloua distans</i>
Polygalaceae	<i>Polygala tehuacana</i>
Rafflesiaceae	<i>Apodanthes pringlei</i>
Phrymaceae	<i>Berendtiella levigata</i>
Pentaphragaceae	<i>Ternstroemia tepezapote</i>
Rubiaceae	<i>Chiococca pubescens</i>
Valerianaceae	<i>Valeriana laciniosa</i>
Verbenaceae	<i>Citharexylum tetramerum</i> <i>Stachytarpheta acuminata</i>
Viscaceae	<i>Phoradendrom brevifolium</i>

Por otro lado, se revisó la nomenclatura de cada una de las especies endémicas con la finalidad de verificar los nombres científicos aceptados (Tabla 3). A partir de la revisión de las bases de datos (p. ej. trópicos, The Plant List y de literatura especializada (Soto-Trejo *et al.*, 2016) y (Villaseñor, 2016). Cabe resaltar que las especies *Florestina pedata*, *Salvia fulgens*, *Leucaena diversifolia*, *Mimosa polyancistra*, *Chiococca pubescens* y *Valeriana laciniosa*, *Beaucarnea stricta*, *Echeveria peacockii*, *Mimosa borealis*, *Mimosa lactiflua*, *Acacia purpussi*, *Ixocactus inornus*, *Berendtiella levigata*, *Ternstroemia tepezapote* y *Stachytarpheta acuminata* no fueron incluidas en el listado de endemismo debido a que se registran para otros estados de la república por lo cual su condición de especie endémica es insostenible.

Tabla 3. Correcciones a la nomenclatura de algunas especies endémicas del VTC.

Familia	Nombres no aceptados	Nombres aceptados
Asteraceae	<i>Florestina simplicifolia</i> B.L. Turner	<i>Florestina pedata</i> (Cav.) Cass
	<i>Viguiera brandegeei</i> S.F. Blake	<i>Hymenostephium brandegeei</i> (S.F. Blake) E.E. Schill. & Panero
	<i>Viguiera davilae</i> Panero et Villaseñor	<i>Davilanthus davilae</i> (Panero & Villaseñor) E.E. Schill. & Panero

	<i>Viguiera purpusii</i> Brandegee	<i>Davilanthus purpusii</i> (Brandegee) E.E. Schill. & Panero
Asparagaceae	<i>Beaucarnea purpusii</i> Rose	<i>Beaucarnea stricta</i> Lem.
Cactaceae	<i>Coryphantha calipensis</i> Bravo ex S.Arias, U.Guzmán & S.Gama	<i>Coryphantha reduncuspina</i> Boed.
	<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton et Rose var. <i>spiralis</i> (Karw. ex Pfeiff.) N.P. Taylor*	<i>Ferocactus recurvus</i> (Mill.) Borg.
	<i>Mammillaria viperina</i> J.A. Purpus	<i>Mammillaria sphacelata</i> Mart.
	<i>Pachycereus hollianus</i> (F.A.C. Weber) Buxb.	<i>Lemaireocereus hollianus</i> (F.A.C. Weber) Britton & Rose
Caesalpiniaceae	<i>Caesalpinia melanadenia</i> (Rose) Standl.	<i>Poincianella melanadenia</i> (rose) Britton&Rose
Crassulaceae	<i>Echeveria subsessilis</i> Rose	<i>Echeveria peacockii</i> Croucher
Euphorbiaceae	<i>Pedilanthus tehuacanus</i> Brandegee	<i>Euphorbia tehuacana</i> (Brandegee) V.W. Steinm
Fabaceae	<i>Hesperothamnus grandis</i> Standl.	<i>Hesperothamnus purpusii</i> (Harms) Harms
	<i>Leucaena pueblana</i> Britton & Rose, N. Amer	<i>Leucaena diversifolia</i> (Schltdl.) Benth
	<i>Mimosa hystricosa</i> Brandegee	<i>Mimosa polyancistra</i> Benth
	<i>Mimosa mixtecana</i> Brandegee	<i>Mimosa lactiflua</i> Delile ex Benth
	<i>Mimosa texana</i> (A.Gray)	<i>Mimosa borealis</i> A.Gray
Lamiaceae	<i>Salvia incana</i> M. Martens et Galeotti	<i>Salvia fulgens</i> Cav.
Loranthaceae	<i>Struthanthus inornus</i> (B.L. Rob. & Greenm.) Standl.	<i>Ixocactus inornus</i> (B.L. Rob. & Greenm.) Kuijt
Orchidaceae	<i>Schiedeella diaphana</i> (Lindl.) Burns-Balogh et Greenwood	<i>Deiregyne diaphana</i> (Lindl.) Garay
Pentaphragaceae	<i>Ternstroemia hemsleyi</i> Hochr.	<i>Ternstroemia tepezapote</i> Schltdl. & Cham.

Phrymaceae	<i>Mimulus treleasei</i> A.L. Grant	<i>Berendtiella levigata</i> (B.L.Rob. & Greenm.) Thieret
Rubiaceae	<i>Chiococca pueblensis</i> Lundell	<i>Chiococca pubescens</i> Standl
Valerianaceae	<i>Valeriana calcicola</i> Greenm.	<i>Valeriana laciniosa</i> M. Martens & Galeotti
Verbenaceae	<i>Stachytarpheta nelsonii</i> B.L.Rob. & Greenm.	<i>Stachytarpheta acuminata</i> DC. ex Schauer

4.2 Tiempos de divergencia de la familia Cactaceae

4.2.1 Actualización del listado de Cactaceae endémicas al VTC

Con respecto a las cactáceas endémicas al VTC, Méndez *et al.*, (2004) registro un total de 21 especies; sin embargo, en esta actualización de listado se registraron 30 especies endémicas de la familia Cactaceae. La tabla 4 compara ambos listados y señala en cada caso la razón del cambio.

Tabla 4. Comparación de la lista de las especies endémicas de la familia Cactaceae al VTC registradas por Méndez *et al.*, (2004) y registradas en el presente trabajo.

Cactáceas endémicas al VTC según esta actualización	Cactáceas endémicas al VTC según el listado de Méndez <i>et al.</i> , (2004)	Cambios	Referencia
<i>Cephalocereus columna-trajani</i> (Karw. ex Pfeiff.) K.Schum.	<i>Cephalocereus columna-trajani</i> (Karw.) K. Schum.	Cambio en la nomenclatura	The Plant List (2010)
<i>Coryphantha reduncuspina</i> Boed.		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012
<i>Coryphantha pallida</i> subsp. <i>pseudoradians</i> (Bravo) U. Guzmán & Vazq-Ben.	<i>Coryphantha pallida</i> subsp. <i>pseudoradians</i> (Bravo) U. Guzmán et	se mantiene	

Vázquez-Benítez

<i>Echinocereus pulchellus</i> subsp. acanthosetus (S.Arias & U.Guzmán) W.Blum		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012
<i>Ferocactus flavovirens</i> (Scheidw.) Britton & Rose	<i>Ferocactus flavovirens</i> (Scheidw.) Britton & Rose	se mantiene	
<i>Ferocactus recurvus</i> (Mill.) Borg.	<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton et Rose var. <i>spiralis</i> (Karw. ex Pfeiff.) N.P. Taylor	Cambio en la nomenclatura	The Plant List (2010)
<i>Ferocactus robustus</i> (Karw. ex Pfeiff.) Britton & Rose	<i>Ferocactus robustus</i> (Pfeiff.) Britton et Rose	Cambio en la nomenclatura	The Plant List (2010)
<i>Lemaireocereus hollianus</i> (F.A.C.Weber) Britton & Rose	<i>Pachycereus hollianus</i> (F.A.C. Weber) Buxb.	Cambio en la nomenclatura	The Plant List (2010)
<i>Mammillaria albilanata</i> Backeb. subsp. <i>oaxacana</i> D.R.Hunt, Mamm.		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012
<i>Mammillaria crucigera</i> Mart. subsp. <i>crucigera</i>	<i>Mammillaria crucigera</i> Mart. subsp. <i>crucigera</i>	se mantiene	
<i>Mammillaria discolor</i> subsp. <i>schmollii</i> (Bravo) Linzen		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012
	<i>Mammillaria dixanthocentron</i> Backeb. subsp. <i>dixanthocentron</i>	eliminada por distribución	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012
<i>Mammillaria haageana</i> subsp. <i>conspicua</i> (J.A.Purpus) D.R.Hunt		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012

<i>Mammillaria hernandezii</i> Glass & R.C. Foster	<i>Mammillaria hernandezii</i> Glass et R. Foster	se mantiene	
<i>Mammillaria huitzilopochtli</i> subsp. <i>niduliformis</i> (A.B. Lau) Pilbeam	<i>Mammillaria huitzilopochtli</i> Hunt	Cambio en nomenclatura	The Plant List (2010)
<i>Mammillaria kraehenbuehlii</i> (Krainz) Krainz, Kakteen		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012
<i>Mammillaria lanata</i> (Britton & Rose) Orcutt		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012
<i>Mammillaria napina</i> J.A. Purpus	<i>Mammillaria napina</i> J.A. Purpus	se mantiene	
<i>Mammillaria oteroi</i> Glass & R.A.Foster		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012
<i>Mammillaria pectinifera</i> F.A.C. Weber	<i>Mammillaria pectinifera</i> (Stein) F.A.C. Weber	se mantiene	
<i>Mammillaria sphacelata</i> Mart. subsp. <i>viperina</i> (J.A.Purpus) D.R.Hunt	<i>Mammillaria viperina</i> J.A. Purpus <i>Mammillaria sphacelata</i> Mart.	Cambio en nomenclatura	The Plant List (2010)
<i>Mammillaria supertexta</i> C. Mart. ex Pfeiff.	<i>Mammillaria supertexta</i> C. Mart. ex Pfeiff.	se mantiene	
<i>Mammillaria tepexicensis</i> J. Meyrán	<i>Mammillaria tepexicensis</i> J. Meyrán	se mantiene	
<i>Mammillaria varieaculeata</i> Buchenau		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997;

		s	2012
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson	<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> (F.A.C. Weber) E.Y. Dawson	se mantiene	
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Backeb.		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012
<i>Opuntia parviclada</i> S. Arias & Gama	<i>Opuntia parviclada</i> S. Arias et S. Gama	se mantiene	
<i>Opuntia tehuacana</i> S. Arias & U. Guzmán	<i>Opuntia tehuacana</i> S. Arias et L.U. Guzmán	se mantiene	
	<i>Peniocereus viperinus</i> (F.A.C. Weber) Buxb.	eliminada por distribución	Villaseñor, 2016
<i>Polaskia chende</i> (Rol.-Goss.) Gibson et K.E. Horak	<i>Polaskia chende</i> (Rol.-Goss.) A.C. Gibson et K.E. Horak	se mantiene	
<i>Pseudomitrocereus fulviceps</i> (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Bravo & Buxb.		en fascículos	Arias <i>et al.</i> , 1997; 2012
<i>Thelocactus tepelmensis</i> T.J. Davis, H.M. Hern., G.D. Starr, and Gómez-Hin		¿?	

4.2.2 Secuencias de cloroplasto trnK – matK y rpl16

A partir de la búsqueda en Genbank de secuencias de DNA para las especies endémicas de la familia Cactaceae, se encontraron disponibles secuencias de dos regiones de cloroplasto: trnK-matK y rpl16 (Tabla 5). En el (anexo 2) se muestran los números de accesión de Genbank del resto de las especies de cactáceas no endémicas al VTC. En el caso particular de taxones infraespecíficos se utilizaron las secuencias disponibles a nivel de especie.

Tabla 5. Secuencias disponibles de las especies endémicas al VTC representantes de la familia Cactaceae

Espece	trnK-matK	rpl16
<i>Cephalocereus columna-trajani</i> (Karw.) K. Schum.	FN997358	
<i>Coryphantha reduncispina</i> Boed.		
<i>Coryphantha pallida</i> Britton et Rose ssp. <i>pseudoradians</i> (Bravo) U. Guzmán et Vázquez-Benítez		AF267926
<i>Echinocereus pulchellus</i> (Mart.) F.Seitz ssp. <i>acanthosetus</i> (S.Arias & U.Guzmán) W.Blum	FN997023	KF783588
<i>Ferocactus flavovirens</i> (Scheidw.) Britton et Rose	FN997482	AF267934
<i>Ferocactus recurvus</i> (Mill.) Y. Ito ex G.E. Linds.		
<i>Ferocactus robustus</i> (Pfeiff.) Britton et Rose	FN997491	AF267974
<i>Lemaireocereus hollianus</i> (F.A.C.Weber ex J.M.Coult.) Britton & Rose		KU598012
<i>Mammillaria albilanata</i> Backeb. ssp. <i>oaxacana</i> D.R.Hunt, Mamm.	FN997142	AY545239
<i>Mammillaria crucigera</i> Mart. ssp. <i>crucigera</i>	FN997247	
<i>Mammillaria discolor</i> Haw. ssp. <i>schmollii</i> (Bravo) Linzen, Mitt. Arbeitskreises Mammillarienf	FN997048	
<i>Mammillaria haageana</i> Pfeiff. ssp. <i>conspicua</i> (J.A.Purpus) D.R.Hunt	FN997493	AF267953
<i>Mammillaria hernandezii</i> Glass et R. Foster	FN997190	AY545270
<i>Mammillaria huitzilopochtli</i> subsp. <i>niduliformis</i> (A.B. Lau) Pilbeam	FN997415	AY545272
<i>Mammillaria kraehenbuehlii</i> (Krainz) Krainz, Kakteen		
<i>Mammillaria lanata</i> (Britton & Rose) Orcutt		
<i>Mammillaria napina</i> J.A. Purpus	FN997049	
<i>Mammillaria oteroi</i> Glass & R.A.Foster		AY545297
<i>Mammillaria pectinifera</i> (Stein) F.A.C. Weber	FN997166	AY545300
<i>Mammillaria sphacelata</i> Mart.	FN997483	AY545320
<i>Mammillaria supertexta</i> C. Mart. ex Pfeiff.	FN997397	AY545323
<i>Mammillaria tepexicensis</i> J. Meyrán		
<i>Mammillaria varieaculeata</i> Buchenau	FN997139	
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> (F.A.C. Weber) E.Y. Dawson		
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (F.A.C.Weber) Backeb., Blätt. Kakteenf		
<i>Opuntia parviclada</i> S. Arias et S. Gama		

<i>Opuntia tehuacana</i> S. Arias et L.U. Guzmán	FN997497
<i>Polaskia chende</i> (Rol.-Goss.) A.C. Gibson et K.E. Horak	FN997140
<i>Pseudomitrocereus fulviceps</i> (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Bravo & Backeb	
<i>Thelocactus tepelmensis</i> T.J. Davis, H.M. Hern., G.D. Starr, and Gómez-Hin	

4.2.3 Alineamientos y Modelos de Sustitución

A partir de las secuencias del cloroplasto obtenidas en GenBank se realizaron alineamientos múltiples. La región trnK–matK alineada tuvo una longitud de 2668 pares de bases y 1368 pares de bases para la región rpl16, los modelos de sustitución seleccionados fueron GTR+G y GTR+G+I respectivamente.

4.2.4 Estimación tiempos de divergencia

La figura 7 muestra el árbol filogenético datado que resultó del análisis bayesiano estimado en el programa BEAST utilizado las regiones trnK-matK y rpl16 concatenadas.

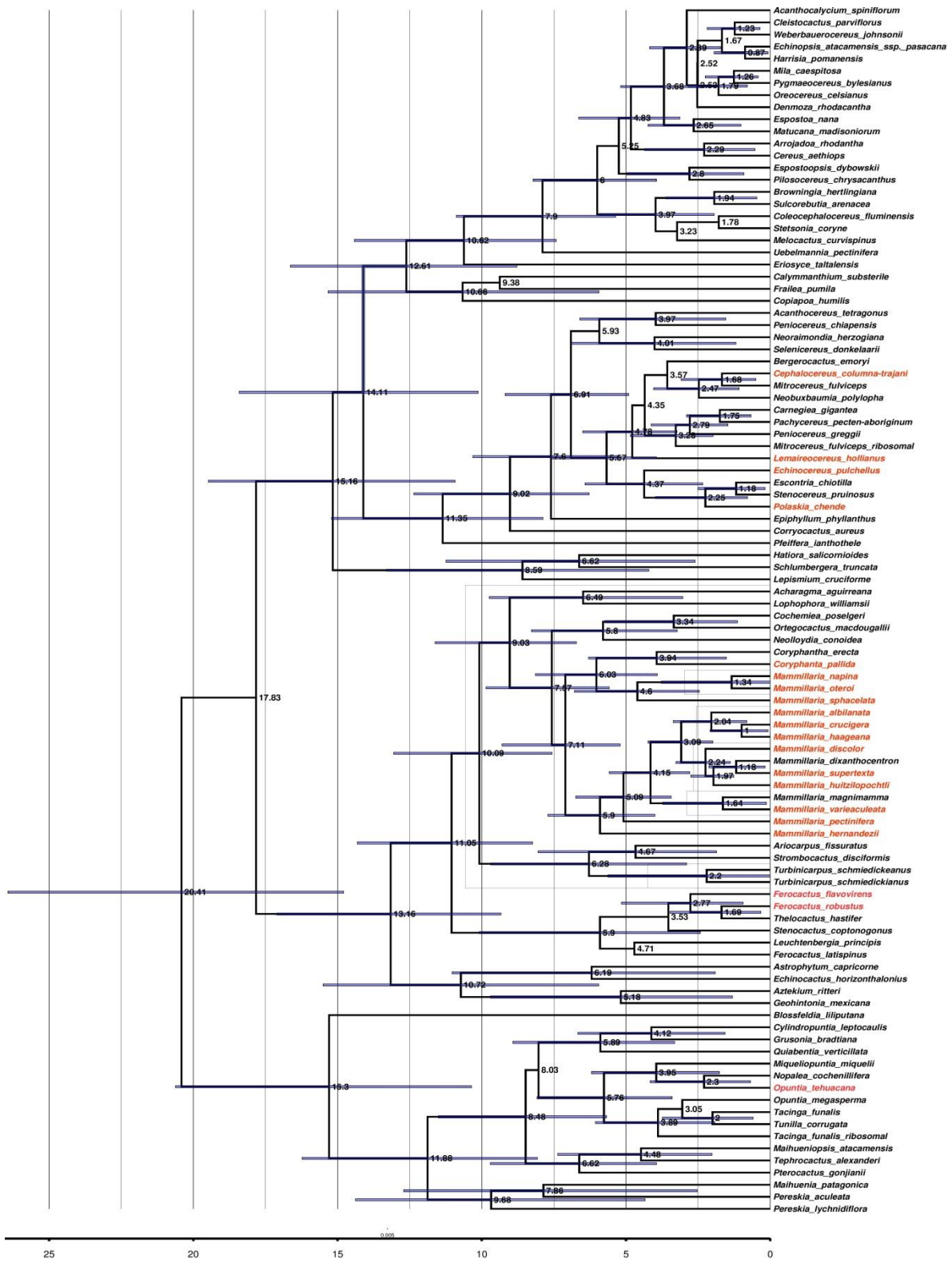


Figura 7. Árbol filogenético estimado a partir de secuencias de cloroplasto trnK-matK y rpl16, por el método BEAST. Los tiempos de divergencia se muestran en millones de años.

La tabla 6 muestra la información de los tiempos de divergencia estimados para especie endémicas del VTC y su categoría de endemismo (paleo o neoendémica). La representación grafica de la distribución del paleo y neoendemismo se puede observar en el mapa de la figura 8, y de manera temática por paleoendemismo, neoendemismo y especies en la sección de anexos (3 -12).

Tabla 6. Tiempos de divergencia de las Cactáceas analizadas endémicas al VTC. N se refiere a las especies neoendémicas y P a las paleoendémicas.

Especie	Divergencia M.A	Categoría de endemismo
<i>Cephalocereus columna-trajani</i> (Karw.) K. Schum.	1.6764	N
<i>Coryphantha pallida</i> subsp. <i>pseudoradians</i> (Bravo) U. Guzmán & Vazq-Ben.	3.9373	P
<i>Echinocereus pulchellus</i> (Mart.) F.Seitz ssp. <i>acanthosetus</i> (S.Arias & U.Guzmán) W.Blum	4.3677	P
<i>Ferocactus flavovirens</i> (Scheidw.) Britton et Rose	2.765	P
<i>Ferocactus robustus</i> (Pfeiff.) Britton et Rose	1.6857	N
<i>Lemaireocereus hollianus</i> (F.A.C.Weber) Britton & Rose	4.7700	P
<i>Mammillaria albilanata</i> Backeb. ssp. <i>oaxacana</i> D.R.Hunt, Mamm.	2.0425	N
<i>Mammillaria crucigera</i> Mart. ssp. <i>crucigera</i>	0.9941	N
<i>Mammillaria discolor</i> Haw. ssp. <i>schmollii</i> (Bravo) Linzen, Mitt. Arbeitskreises Mammillarienf	2.2405	N
<i>Mammillaria haageana</i> Pfeiff. ssp. <i>conspicua</i> (J.A.Purpus) D.R.Hunt	0.9941	N
<i>Mammillaria hernandezii</i> Glass et R. Foster	5.9026	P
<i>Mammillaria huitzilopochtli</i> D.R. Hunt	1.9662	N
<i>Mammillaria napina</i> J.A. Purpus	1.3371	N
<i>Mammillaria oteroi</i> Glass & R.A.Foster	1.3371	N
<i>Mammillaria pectinifera</i> (Stein) F.A.C. Weber	5.0877	P
<i>Mammillaria sphacelata</i> Mart.	4.6044	P
<i>Mammillaria supertexta</i> C. Mart. ex Pfeiff.	1.1807	N
<i>Mammillaria varieaculeata</i> Buchenau	1.6411	N
<i>Opuntia tehuacana</i> S. Arias et L.U. Guzmán	2.2947	N

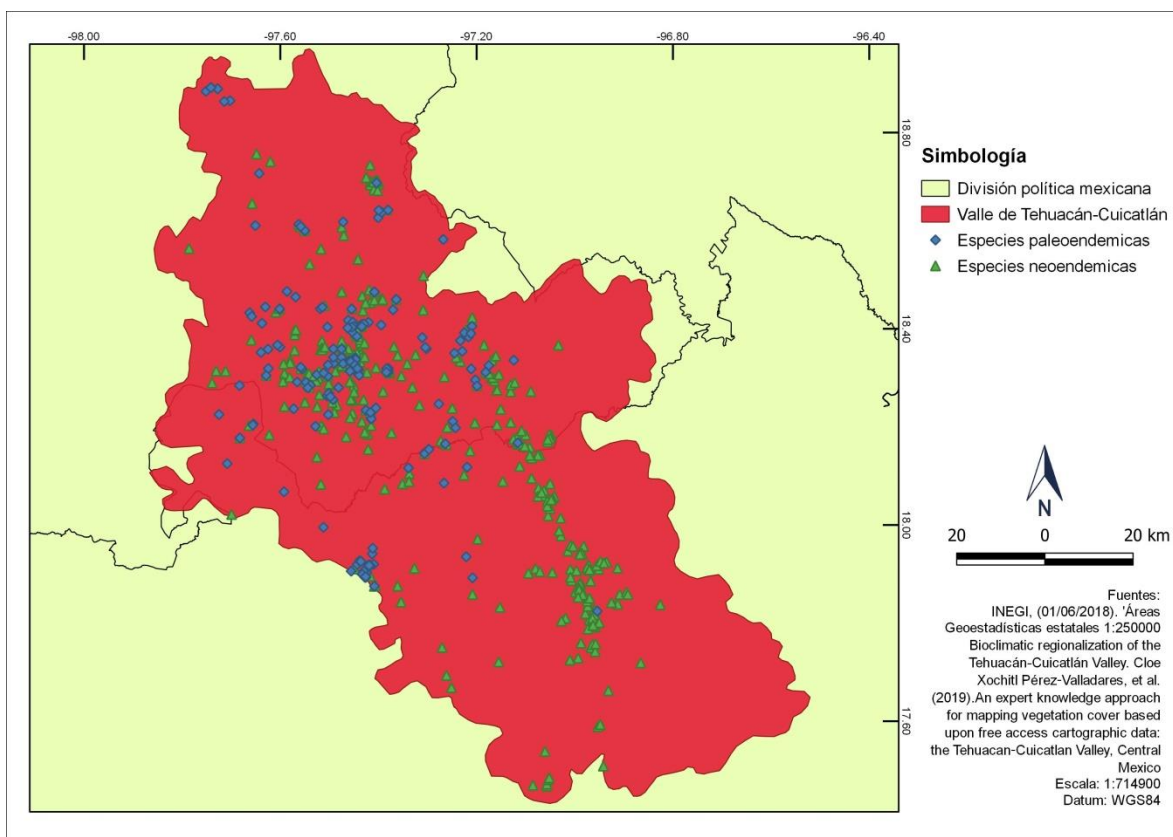


Figura 8. Distribución de las Cactáceas paleo y neoendémicas en el VTC

En la figura 9 se observa la distribución del paleo y neoendemismo en los tipos de vegetación del VTC. En la figura 10 se muestra la predominancia del paleoendemismo en las diez especies pertenecientes al altiplano mexicano utilizadas en el análisis de tiempos de divergencia.

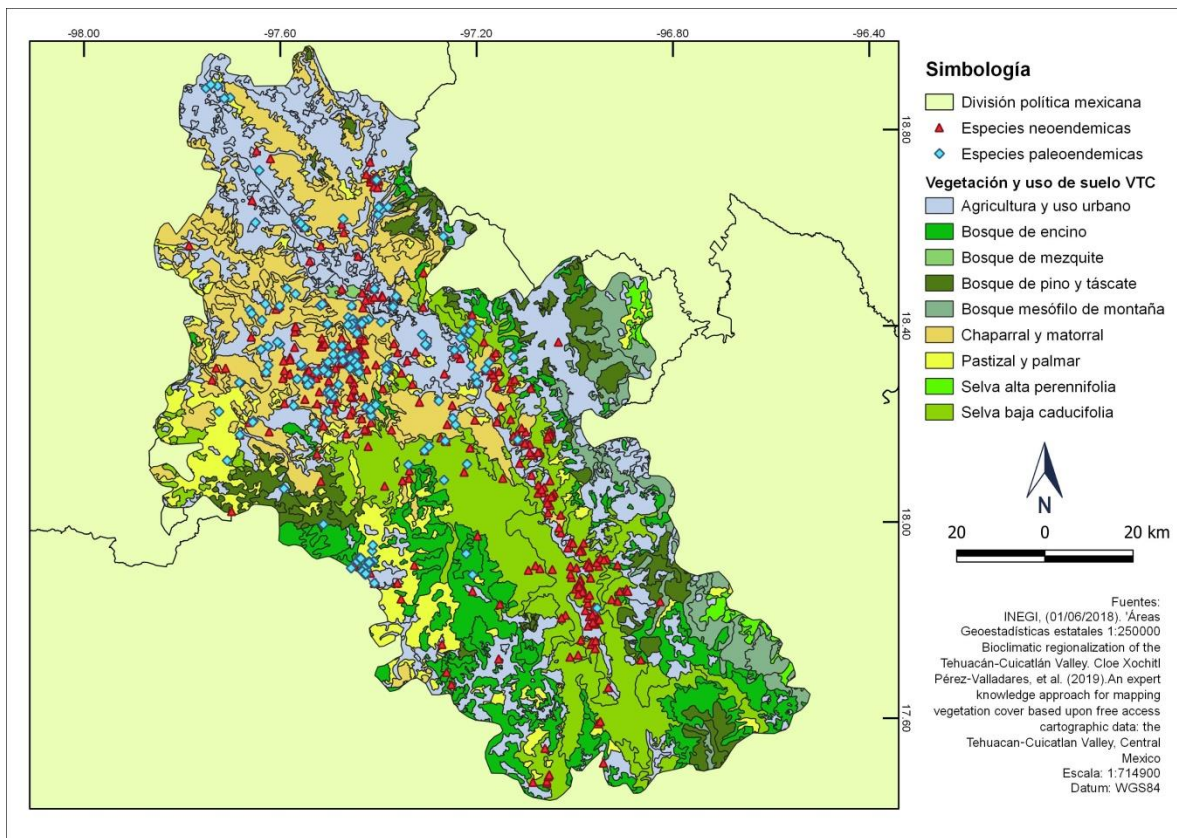


Figura 9. Distribución de las especies paleo y neoendémicas respecto al tipo de vegetación en el VTC

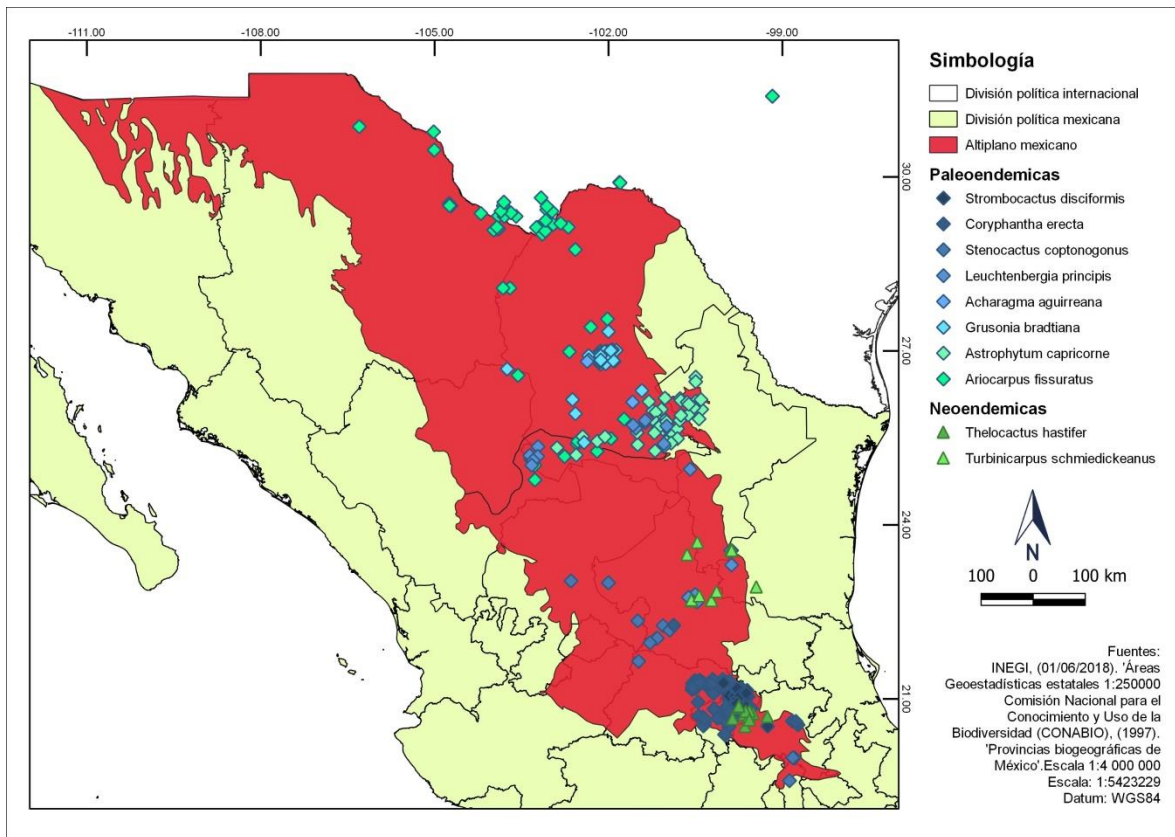


Figura 10. Distribución de algunas Cactáceas paleo y neoendémicas al Altiplano mexicano.

5. Discusión

La diversidad de condiciones ambientales que se dan en el VTC, así como sus características fisiográficas, le confieren una gran riqueza florística en términos de número total de especies y taxa endémicos (Davila *et al.*, 1993; 2002). Méndez *et al.*, (2004) registró un total de 207 especies endémicas solo para la región xerofítica del VTC. Sin embargo, en el presente trabajo se listaron un total de 180 taxones endémicos, esto debido a que varias de las especies enlistadas por Méndez *et al.*, (2004) y los cambios en la nomenclatura de algunas especies presentan registros que muestran una distribución geográfica más amplia, consecuentemente dejan de cumplir la condición de endémicas.

De las 180 especies endémicas al VTC listadas en este trabajo, las familias Asteraceae, Cactaceae y Fabaceae fueron las más representadas a nivel de género y especie; por ejemplo, el género con el mayor número de especies fue *Mammillaria* (15). Sin embargo, la mayoría de las 40 familias (72.5%) representadas en la flora endémica presentan de 1 a 3 especies endémicas.

La mayoría de los taxones endémicos de la flora del VTC (87%) habitan principalmente en vegetación de matorral xerófilo, la forma de vida predominante es la herbácea representada por el 39% del total, seguida de la arbustiva que es bastante frecuente siendo el 28% del total de especies. Por otra parte, cabe resaltar que las familias más representadas son generalmente parte de tipos de vegetación áridos, cuya presencia y dominancia es evidencia de los procesos que han favorecido la aridez en el VTC, así como por procesos geomorfológicos locales (Comejo *et al.*, 2014).

De acuerdo con Sosa *et al.* (2018), una alta concentración del endemismo en México se encuentra en las regiones áridas y montañosas de su territorio; siendo el Eje Neovolcánico y la región sureste del país, dos de las zonas con mayor endemismo filogenético, particularmente la región del VTC alberga taxones tanto paleoendémicos como neoendémicos.

Entonces, se esperaría que hubiera un porcentaje similar entre la presencia de especies paleoendémicas y neoendémicas. Sin embargo, los resultados de los análisis para estimar los tiempos de divergencia de cactáceas endémicas del VTC, muestran que la divergencia de la mayoría de las especies tuvo lugar durante el periodo del Pleistoceno, es decir hace ≤ 2.58 millones de años. Estos datos sugieren que probablemente los

cambios de las condiciones climáticas y físicas del VTC durante el Pleistoceno favorecieron la especiación relativamente reciente en la mayoría de los taxones de endémicos de la familia Cactaceae.

En base a lo anterior, se fortalece la hipótesis de que el VTC fungió principalmente como “cuna de plantas” para la familia Cactaceae. Sin embargo, también se encuentran algunas taxones considerados como paleoendémicos, por ejemplo, *Mammillaria hernandezii* que es la especie endémica analizada con el tiempo de divergencia más antiguo (5.9026 M.A.). Entonces, se puede señalar que, ya había representantes de esta familia antes del pleistoceno, por lo que se puede proponer que estas especies tal vez restringieron su distribución al VTC durante este periodo geológico gracias a los ciclos glaciales que se dieron.

Otros autores han establecido para otros taxa, tanto en el VTC como en otras regiones geográficas, donde grupos biológicos muy antiguos, incluso considerados como organismos pancrónicos, por ejemplo las Cicadas, que se remontan hasta el paleozoico superior, diversificaron durante el periodo geológico del Pleistoceno, por ejemplo con el género *Dioon* (Zamiaceae) que contiene 15 taxa descritos y la mayoría son endémicos a México y cuatro en el VTC (Dorsey *et al.*, 2018).

Incluso otro trabajo enfocado a la diversificación de algunos taxa de bosques secos del neotrópico (selva baja caducifolia), muestra que en Centroamérica los cambios climáticos durante el pleistoceno han favorecido la diversificación en este tipo de ambientes (Pennington *et al.*, 2004). Sin embargo, en contraste, existe la opinión de que los procesos geomorfológicos locales del VTC fueron los principales responsables de la interrupción en la deriva génica de las especies por medio de la fragmentación en la zona norte del valle como lo proponen Cornejo *et al.*, (2014). Pérez *et al.*, (2019), menciona que la configuración geomorfológica actual del VTC data de principios del periodo cuaternario, que coincide con el inicio del Pleistoceno.

Los cambios climáticos asociados a los ciclos glaciales repercutieron también en la distribución de los organismos, debido a su influencia en los ecosistemas, y una de las evidencias que podría demostrar este punto es la distribución de los grupos de cactáceas hacia el sureste donde diversificaron. El neoendemismo se concentra principalmente en la parte este del VTC, coincidiendo con el tipo de vegetación Selva baja caducifolia, mientras que el paleoendemismo se concentra en la parte noroeste del VTC en el tipo de

vegetación Matorral – Chaparral. Este contraste de vegetación es causado porque la parte este del VTC recibe humedad directamente del golfo de México, causando los parches de vegetación selvática y selva baja, mientras que la parte oeste es mayormente árida (Pérez *et al.*, 2019).

La historia geológica de la zona sureste del VTC donde se distribuye la mayor parte del neoendemismo, es caracterizada por ser geológicamente reciente, compuesta en su mayoría de abanicos aluviales y aluvión, presumiblemente correspondientes a los periodos del pleistoceno y holoceno (Dávalos *et al.*, 2007). Incluso desde el cuaternario, en el que se datan fenómenos erosivos causados por el flujo del Río Santo Domingo en su curso hacia el Río Papaloapan (Brunet, 1967). Se considera probable la importancia de la historia geológica de la zona en particular, como factor para la dispersión y especiación de especies de cactáceas en el valle.

Por otra parte en la región norte del país, se encuentra el altiplano mexicano, que como mencionan Sosa *et al.*, 2018, es un área en donde predomina el paleoendemismo, lo cual coincide con los resultados del análisis de tiempos de divergencia en este trabajo con las diez especies pertenecientes a esta región. Sin embargo hay que destacar que la historia geológica es diferente y más antigua a la del VTC (Lugo, 1990), además de ser un área considerablemente más grande, ambas especies neoendémicas *Thelocactus hastifer* y *Turbinicarpus schmidickeanus* se distribuyen en la zona sureste del altiplano, estos datos tienen potencial importancia para la identificación del paleoendemismo y neoendemismo de Cactaceae y probablemente en otros grupos taxonómicos en el país.

A manera de consideraciones finales, se desconoce el tiempo de divergencia de las demás familias más representadas por su endemismo en el VTC: (Asteraceae y Fabaceae). Sin embargo, es significativo a fin de tener una mejor caracterización del endemismo y su historia en el valle. También es importante ampliar el conocimiento, así como afinar los registros de distribución de cada una de las especies, no solo de la familia Cactaceae, sino también de toda la flora endémica del valle de esta manera tener un mayor detalle de la importancia como zona de alto endemismo que el VTC y ubicar en que contextos geográficos están las especies endémicas.

En consecuencia cabe destacar que esta datación es apenas un primer acercamiento al paleo y neoendemismo para la familia Cactaceae en el VTC, pues se utilizaron solo secuencias de las especies que estuvieron disponibles y no para todas las cactáceas

endémicas. Por otra parte, el análisis de estos tipos de endemismo podrían ser llevados a cabo para las especies de otras familias de la flora endémica del VTC, tal como se hizo en este trabajo con la familia Cactaceae, lo cual representa un trabajo ambicioso, tomando en cuenta que es necesario obtener secuencias de marcadores específicos para poder llevar acabo distintos análisis, preferentemente con más marcadores moleculares.

6. Conclusiones

Los listados florísticos son una manera práctica de organizar el conocimiento de la diversidad de una región. Sin embargo, estos deben ser objeto de constantes actualizaciones, debido a que continuamente se encuentran nuevos registros de algunas especies o algunos otros desaparecen. De igual manera están sujetos a los cambios en la nomenclatura taxonómica, es sabido que la sistemática está en constante labor y, es común que no se alcancen acuerdos unánimes en la forma de nombrar a ciertos taxones.

La importancia biogeográfica del VTC como zona de endemismo es alta y los resultados sugirieron que ha fungido principalmente como “cuna de especies” de cactáceas en tiempos geológicos recientes. Probablemente, los cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno fueron un factor fundamental en los procesos evolutivos de las especies endémicas que habitan actualmente en el VTC.

El endemismo es un factor a considerar en la regionalización y en la implementación de condiciones de protección para zonas naturales en el mundo y en México, por lo tanto es preciso y significativo ubicarlo, describirlo y estudiarlo a fin de desarrollar estrategias de conservación que contribuyan a proteger la gran diversidad de la flora de México y así asegurar la continuación de los procesos biológicos y evolutivos, siendo plenamente conscientes de nuestra condición como habitantes dependientes de la estabilidad ecológica.

7. Literatura citada

- Alvarado C. L. (2008). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 65. OROBANCHACEAE Vent. Instituto de biología. UNAM. Departamento de botánica. ISBN 970-32-5082-0
- Andrade M. G., Grether. R., Hernández. H. M., Medina. L.R., Rico. L., Sousa S.M. (2012). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 109. Mimosaceae 1,2 R.Br. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 978-607-02-3950-2
- Arias S., Gama. L. S., Guzman. C. L. (1997). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 14. CACTACEAE 1,2 Juss. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 968-36-6011-8
- Arias S., Terrazas T., Cameron K. M. (2003). Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* 28: 547–557.
- Arias S., Terrazas T. Arreola H. J., Vázquez H., Cameron K. M. (2005). Phylogenetic relationships in *Peniocereus* (Cactaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *Journal of Plant Research* 118: 317–328.
- Arias S., Gama. L. S., Vázquez. B. B. (2012). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 95. CACTACEAE 1,2 Juss. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 978-607-02-3079-0
- Bárcenas R. T., Yesson C., Hawkins J. A. (2011) Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* 27: 470–489.
- Barthlott, W., Hunt, D. R. (1993). Cactaceae. In K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich The families and genera of vascular plants, *Springer Verlag*, Berlin, Germany. 2: 161–197.

- Bravo H. H., Sánchez M. H. (1978). Las Cactáceas de México. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- Brunet J. (1967). Geologic studies. Pp. 66-90. En: D.S. Byers (eds), *The prehistory of the Tehuacán Valley*. Vol I. *Environment and subsistence*. Univ. Texas Press, Austin, Texas, USA.
- Butterworth C. A., Sanchez, H. C., Wallace, R. S. (2002). Molecular Systematics of Tribe Cactaeae (Cactaceae: Cactoideae): A Phylogeny Based on rpl16 Intron Sequence Variation. *Systematic Botany*. 27: 257-270.
- Butterworth C. A., Wallace R. S. (2004). Phylogenetic studies of Mammillaria (Cactaceae) Insights from chloroplast sequence variation and hypothesis testing using the parametric bootstrap. *American Journal of Botany* 91: 1086–1098
- Buxbaum F. (1967). Der gegenwärtige Stand der stammesgeschichtlichen Erforschung der Kakteen. *Kakteen und andere Sukkulente* 18: 3–9, 22–27.
- Cab S. L. L. (2016). Refugios pleistocénicos de roedores en la Península de Baja California, México. Tesis para obtener el grado de Maestro en ciencias, Centro de investigaciones biológicas del noroeste.
- Cornejo R. A., Medina S. J., Hernández H. T., Rendon A. B., Valverde P. L., Zavala H. A., Rivas A. S. P., Pérez H. M. A., López O. G., Jiménez S. C., Vargas M. C. F. (2014). Quaternary origin and genetic divergence of the endemic cactus *Mammillaria pectinifera* in a changing landscape in the Tehuacán Valley, Mexico. *Genetics and Molecular Research* 13: 73-88.
- Cruz M., Alejandro Casas, A. (2002). Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561–576.

- Dávalos A. O. G., Nieto A. F., Alaniz A. S. A., Martínez H. E., Ramírez A. E. (2007). Estratigrafía cenozoica de la región de Tehuacán y su relación con el sector norte de la falla de Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24: 197-215.
- Dávila P., R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas, P. Tenorio. (1993). Análisis de la flora del Valle de Tehuacán - Cuicatlán endemismo y diversidad. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 195 p
- Dávila P., Arizmendi, M. D. C., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J. L., Casas, A., Lira, R. (2002). Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-442.
- Dorsey B. L., Gregory T. J., Sass C., Specht C. D. (2018). Pleistocene diversification in an ancient lineage: a role for glacial cycles in the evolutionary history of *Dioon* Lindl. (Zamiaceae). *American Journal of Botany* 105: 1512–1530.
- Drummond A. J., Rambaut A. (2007) "BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees." *BMC Evolutionary Biology* 7: 214.
- Drummond A. J., Bouckaert R. R. (2014). Bayesian evolutionary analysis with BEAST 2. Cambridge University Press.
- Edwards E. J., Nyffeler, R., Donoghue, M. J. (2005). Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. *American Journal of Botany* 92: 1177–1188.
- Engler A. (1892). Syllabus der Vorlesungen u"ber spezielle und medizinischpharmazeutische Botanik. *Gebru"der Borntraeger*, Berlin, Germany.
- Fine P. V. A. (2015). Ecological and evolutionary drivers of geographic variation in species diversity. *Annual Review of Ecology and Evolution* 46: 369–392.

- Fjeldsø J. J.C. Lovett. (1997). Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centers. *Biodiversity and Conservation* 6: 325–346.
- Ferrusquía V. I, González. G LI. (2005). Northern Mexico's landscape, part II: the biotic setting across time. In Cartron JL, Ceballos G, Felger RS. eds. Biodiversity, Ecosystems and Conservation in Northern Mexico. *Oxford University Press*, 39–51.
- GenBank. National Center for Biotechnology Information. U.S. National Library of Medicine
8600 Rockville Pike, Bethesda MD, 20894 USA
- Geffert L. J. L G., Barthlott W., Ibsch P., Miebach A., Korotkova N., Burstedde K., Mutke J. (2015). Biodiversity and Biogeography of Cacti. *Schumannia* 7
- Gibson A. C., Nobel, P. S. (1986). The Cactus Primer. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Godínez A. H., Valverde, T., Ortega, B. P. (2003). Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173–203.
- Graham A. (1999). Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation: north of Mexico. Oxford University Press, Oxford.
- Grether R., Martínez-B. A., Luckow. M., Zárate.S. (2006). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 44. Mimosaceae1 R.Br. Tribu Mimoseae. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 970-32-3866-1
- Griffith M.P. (2002). *Grusonia pulchella* classification and its impacts on the genus *Grusonia*: morphological and molecular evidence. *Haseltonia* 9: 86–93.
- Griffith M.P. (2004). The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): new molecular evidence. *American Journal of Botany* 91: 1915–1921.

- Griffith M. P. y Porter J. M. (2009). Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences* 170: 107–116.
- Guzmán U., Arias S., Dávila P. (2003). Catálogo de cactáceas mexicanas. UNAM, CONABIO, México.
- Haffer J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131–37.
- Haffer J. (1974) Avian speciation in tropical South America. *Bulletin of the Nuttall Ornithological Club*14: 1-390.
- Harrison S., Noss R. (2017). Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. *Annals of Botany* 119: 207–214.
- Hartmann S., Nason J. D., Bhattacharya D. (2002). Phylogenetic origins of lophocereus (cactaceae) and the senita cactus–senita moth pollination mutualism. *American Journal of Botany* 89(7): 1085–1092. 2002.
- Harpke D., Peterson, A. (2006). Non-concerted ITS evolution in Mammillaria (Cactaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. *Evol.* 41: 579–593.
- Heenan P. B., Millar T. R., Smissen R.D., McGlone M. S., Wilton A. D. (2017). Phylogenetic measures of neo- and palaeo-endemism in the indigenous vascular flora of the New Zealand archipelago. *Australian Systematic Botany*, 30: 124–133.
- Hernández H. T., Hernández H., De-Nova J. A., Puente R., Eguiarte L. E., Magallón S. (2011). Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98: 44–61.
- Hernández H. T., Brown J. W., Schlumberger 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.
- Jiménez S. C. L. (2011). Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista Digital Universitaria*. Volumen 12, Número 1.

- Kier G., Kreft H., Lee T. M., Jetz W., Ibisch P. L., Nowici C., Mutke A., Barthlott W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 9322–9327.
- Kraft N.J., B.G. Baldwin, D.D. Ackerly. (2010). Range size, taxon age and hotspots of neoendemism in the California flora. *Diversity and Distributions* 16: 403-413.
- Linder H. P. (2008). Plant species radiations: Where, when, why? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 3097–3105.
- Lira R., Rodríguez. I. A. (1999). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 22. Cucurbitaceae. A.L. Juss. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 968-36-7073-3
- Lira C. E., Ochoterena. H. (2012). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 110. BORAGINACEAE1, 2 Juss. Instituto de biología. UNAM. Departamento de botánica. ISBN 978-607-02-3951-9
- López P., J., Zhang, F. M., Sun, H. Q., Ying, T. S., y Ge, S. (2011). Centres of plant endemism in China: places for survival or for speciation?. *Journal of Biogeography* 38: 1267-1280.
- Lugo H. J. (1990). El relieve de la república mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México. Revista del Instituto de geología. 9: 82-111.
- Manhart J. R., Rettig, J. H. (1994). Gene sequence data. En H.-D. Behnke., T. J. Mabry (eds) Caryophyllales: evolution and systematics, *Springer Verlag*, Berlin, Germany. 235–246.
- Martínez G. M., Cervantes. M. A. (2009). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 69. PHYLLANTHACEAE1 Martinov. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 978-607-02-0635-1

Medina L. R. (2009). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 74. BUXACEAE1
Dumort. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 978-607-
02-0640-5

Medina L. R., Villaseñor. J.L. (2010). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 78.
ASTERACEAE Bercht. & J. Presl
Tribu Plucheeae. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN
978-607-02-1296-3

MEGA v7.0.26 <https://www.megasoftware.net/home>

Méndez I., Villaseñor, J.L., y Ortiz, E. (2004). Las Magnoliophyta endémicas de la porción
xerofítica de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Anales
del Instituto de Biología serie Botánica*, 75: 87–104.

Mishler B. D., Knerr N. J., González-Orozco C. E., Thornhill A.H., Laffan S.W., Miller J.T.
(2014). Phylogenetic measures of biodiversity and neo and paleo-endemism in
Australian Acacia. *Nature Communications* 5: 4473.

Mittermeier R.A., Turner, W.R., Larsen F.W., Brooks T.M., Gascon C. (2011). Biodiversity
Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas. In Zachos FE,
Habel JC eds. Biodiversity Hotspots. *Springer-Verlag* Berlin Heidelberg, 33–22.

Molina V. R., Sébastien L. A. A., Arroyo J. (2016). Climatic and topographical correlates of
plant palaeo- and neoendemism in a Mediterranean biodiversity hotspot. *Annals of
Botany*. 119: 229–238.

Morrone J.J. (2013). *Sistemática. Fundamentos, Métodos, Aplicaciones*. 1ª edición,
México, UNAM, Facultad de Ciencias, 508pp. ISBN 978-607-02-4039-3.

Morrone J.J. (2014). Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa*
3782: 110

Noguera U. E. A. (2017). El endemismo: diferenciación del término, métodos y
aplicaciones. *Acta zoológica mexicana*, 33

NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.

Nyffeler R. (2002). Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/ matK and trnL – trnF sequences. *American Journal of Botany* 89: 312–326.

Olvera L. A., Gama. L.S., Delgado. S. A. (2012). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 107. FABACEAE 1,2 Lindl. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 978-607-02-3948-9

Pennington R. T., Lavin M., Prado D. E., Pendry C. A., Pell S. K., Butterworth C. A. (2004). Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Phil. Trans. Royal Society. Lond. B* 359: 515–537.

Pérez V. C. X., Velázquez A., Moreno C. A. I., Mas J. F., Torres G. I., Casas A., Selene Rangel L. S., Blancas J., Vallejo M., Tellez V. O. (2019). An expert knowledge approach for mapping vegetation cover based upon free access cartographic data: the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Central Mexico. *Biodiversity and Conservation*

Porter J. M., Kinney M. S., Heil K. D. (2000). Relationships between *Sclerocactus* and *Toumeyia* (Cactaceae) based on chloroplast trnL-trnF sequences. *Haseltonia* 7: 8-23.

Qgisv3.6.0.24-Feb. (2019).<https://qgis.org/es/site/forusers/download.html>

Rambaut A. (2014) Tree figure drawing tool. Version 1.4.2. Institute of evolutionary biology University of Edinburgh.

Rebman J. P., Pinkava D. J. (2001). *Opuntia* cacti of North America an overview. *Florida Entomologist* 84.

Redonda M. R., Villaseñor. J.L. (2009). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 72.ASTERACEAE Bercht. & J. Pres

- Tribu Vernonieae. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica .ISBN 978-607-02-0637-5
- Redonda M. R., Villaseñor. J.L. (2011). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 89. ASTERACEAE1 Bercht. & J. Presl2 Tribu Senecioneae. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica .ISBN 978-607-02-2567-3
- Redonda M. R. (2012). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 98. ASTERACEAE 1,2 Bercht. & J. Presl Tribu Liabeae. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 978-607-02-3086-8
- Riemann H., Ezcurra E. (2007). Endemic regions of the vascular flora of the peninsula of Baja California, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 18: 327-336.
- Rico A. L., Rodríguez. A. (1998). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 20. Mimosaceae, tribu Acacieae benth. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 968-36-5726-5
- Robert E. C. (2004). "MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput". *Nucleic Acids Research*. 32: 1792.
- Sosa V., De-Nova, J.A., Vásquez, C. M. (2018). Evolutionary history of the flora of Mexico: Dry forests cradles and museums of endemism. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 9999: 1–14.
- Soto- Trejo. F., Schilling E, Oyama k, Lira, R. Davila, P. (2016). A taxonomic revision of the genus Florestina (Asteraceae, Bahieae). *Phytotaxa*, vol 268, No 2. DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.268.2.1>
- Svenning J. C., Eiserhardt W. L., Normand S., Ordonez A., Sandel B. (2015). The influence of paleoclimate on present-day patterns in biodiversity and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 46: 551–572.

- The Plant List (2010). Version 1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January).
- Thomas F. D. (1999). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 23. Acanthaceae A.L. Juss. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN. 968-36-7069-5
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. (2017) (<http://www.tropicos.org>) Missouri Botanical Garden - 4344 Shaw Boulevard - Saint Louis, Missouri 63110
- Villarreal Q. J. A., Villaseñor. J.L., Medina. L. R. (2008). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 62. ASTERACEAE Bercht. & J.Presl Tribu Tageteae. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica .ISBN 970-32-5084-4
- Villaseñor J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de biodiversidad*. 87 559–902.
- Wallace R. S. y Dickie S. L. (2002). Systematic implications of chloroplast DNA sequence variation in subfam. Opuntioideae (Cactaceae). *Succulent Plant Research* 6: 9–24.
- Wicke S. y Quandt, D. (2009). Universal primers for the amplification of the plastid trnK/matK region in land plants. *Anales Jard. Bot. Madrid* 66: 285-288.
- Willmann D., Schmidt. E., Heinrich. M., Rimpler. H. (2000). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Fascículo 27. Verbenaceae st hill. Instituto de Biología. UNAM. Departamento de Botánica. ISBN 968-36-8187-5

8. Anexos

Anexo 1. Listado de las especies endémicas del Valle de Tehuacán – Cuicatlán, Se indica el tipo de vegetación: Matorral xerófilo (MX); Bosque tropical caducifolio (BTC); Bosque de Quercus (BQ). Se indica la forma de vida: herbácea (H), arbustiva (A), arborescente (AB), rosetófila (R), crasicaule (C), trepadora (T). Categoría de protección según la NOM – 059: sujetas a protección especial (Pr), en peligro de extinción (P), amenazadas (A). Su presencia en alguno de los estados en que se encuentra el VTC se indica mediante abreviaciones (Oax = Oaxaca, Pue = Puebla).

Especies	Tipo de vegetación	Forma de vida	NOM-059
Acanthaceae			
<i>Dyschoriste purpusii</i> Kobuski (Oax, Pue)	MX	H	
<i>Holographis pueblensis</i> T.F. Daniel (Pue)	MX	H	
<i>Holographis velutifolia</i> (House) T.F. Daniel (Oax, Pue)	MX	A	
<i>Justicia paucifolia</i> T.F. Daniel (Pue)	MX	H	
<i>Justicia cuicatlana</i> T.F. Daniel (oax)	BTC	A	
<i>Justicia gonzalezii</i> (Greenm) Henr &Hiriart (oax)	MX BTC BQ	A	
<i>Ruellia cedilloi</i> Ramamoorthy (oax)	BTC	A	
Asparagaceae			
<i>Agave macroacantha</i> Zucc. (Oax, Pue)	MX	R	
<i>Agave stricta</i> Salm-Dyck (Oax, Pue)	MX	R	
<i>Agave titanota</i> Gentry (Oax, Pue)	MX	R	Pr
<i>Agave triangularis</i> Jacobi (Oax, Pue)	MX	R	
<i>Beaucarnea gracilis</i> Lem. (Oax, Pue)	MX	R	A
<i>Echeandia platyphylla</i> (Greenm.) Cruden (Pue)	MX	R	
<i>Yucca mixtecana</i> García-Mend. (Oax)	MX	R	
Amaranthaceae			
<i>Iresine discolor</i> Greenm. (Oax, Pue)	MX	H	
<i>Iresine nitens</i> Standl. (Oax, Pue)	MX	H	

Apiaceae

Arracacia fruticosa Rose (Pue) MX H

Araceae

Anthurium nelsonii Croat (Oax) MX H

Apocynaceae

Asclepias conzattii Woodson (Oax) MX H

Marsdenia parvifolia Brandegee (Pue) MX T

Matelea atrocoronata (Brandegee) Woodson (Pue) MX T

Matelea pueblensis (Brandegee) Woodson (Pue) BTC T

Microdactylon cordatum Brandegee (Oax, Pue) MX T

Aristolochiaceae

Aristolochia teretiflora Pfeifer (oax) desconocido H

Asteraceae

Acourtia caltepecana B.L. Turner (Pue) MX H

Acourtia fragrans Rzed. (Pue) MX H

Acourtia lobulata (Bacig.) Reveal et R.M. King (Pue) MX H

Acourtia umbratalis (B.L. Rob. et Greenm.) B.L. Turner (Oax) MX H

Ageratina collodes (B.L. Rob. et Greenm.) R.M. King & H. Rob. (Oax) MX H

Bidens brandegeei Sherff (Pue) MX H

Brickellia problematica B.L. Turner (Oax) MX A

Coreopsis davilae Panero & Villaseñor (Pue) MX H

Coreopsis oaxacensis B.L. Turner (Pue) MX H

Davilanthus davilae (Panero & Villaseñor) E.E. Schill. & Panero (Pue) MX A

Davilanthus purpusii (Brandegee) E.E. Schill. & Panero (Pue) MX H

Flaveria cronquistii A.M. Powell (Oax, Pue) MX H

Flaveria ramosissima Klatt (Oax, Pue) MX A

Florestina purpurea (Brandegee) Rydb. (Oax, Pue) MX BTC A

Gochnatia purpusii Brandegee (Oax, Pue) MX H

Gymnolaena oaxacana (Greenm.) Rydb. (oax) MX A

<i>Hofmeisteria malvaefolia</i> (B.L. Rob. & Greenm.) B.L. Turner (Oax, Pue)	MX	H
<i>Hymenostephium brandegeei</i> (S.F. Blake) E.E. Schill. & Panero (Pue)	MX	H
<i>Isocoma tehuacana</i> G.L. Nesom (Pue)	MX	H
<i>Melampodium pringlei</i> B.L. Rob. (Pue)	MX	A
<i>Oxylobus preecei</i> B.L. Turner (Pue)	MX	H
<i>Perymenium glandulosum</i> Brandegee (Pue)	BQ	H
<i>Perymenium ovatum</i> Brandegee (Pue)	MX	H
<i>Perymenium sedasanum</i> J.J. Fay (Oax)	MX	A
<i>Psacalium calvum</i> (Brandegee) Pippen (Oax)	MX	H
<i>Sanvitalia fruticosa</i> Hemsl. (Oax, Pue)	MX BTC BQ	H
<i>Stevia revoluta</i> B.L. Rob. (Oax, Pue)	MX	H
<i>Tetrachyron brandegeei</i> (Greenm.) Wussow & Urbatsch (Pue)	MX	H
<i>Thymophylla aurantiaca</i> (Brandegee) Rydb.(pue)	MX	A
<i>Tridax luisana</i> Brandegee (Oax, Pue)	MX	H
<i>Verbesina mixtecana</i> Brandegee (Pue)	MX	H
<i>Verbesina neotenoriensis</i> B.L. Turner (Pue)	MX	H
<i>Verbesina petrophila</i> Brandegee (Oax, Pue)	MX	H
Boraginaceae		
<i>Antiphytum paniculatum</i> (Brand) I.M. Johnst. (Oax, Pue)	MX	A
Bromeliaceae		
<i>Hechtia confusa</i> L.B. Sm. (Pue)	MX	R
<i>Hechtia konzattiana</i> L.B. Sm. (Oax, Pue)	MX	R
<i>Hechtia fragilis</i> Burt-Utley & Utley (Oax, Pue)	MX	R
<i>Hechtia galeottii</i> Mez (Oax)	MX	R
<i>Hechtia lyman-smithii</i> Burt-Utley & Utley (Oax)	MX	R
<i>Tillandsia califani</i> Rauh (Pue)	MX	R
Burseraceae		
<i>Bursera arida</i> (Rose) Standl. (Oax, Pue)	MX	AB
<i>Bursera pontiveteris</i> Rzed., Calderón & Medina (oax)	BTC	AB

Buxaceae

Buxus mexicana Brandegees (Pue) MX A

Cactaceae

Cephalocereus columna-trajani (Karw. ex Pfeiff.) K.Schum. (Oax, Pue) MX C

Coryphantha reduncuspina Boed.(oax,pue) MX BTC C

Coryphantha pallida subsp. pseudoradians (Bravo) U. Guzmán & Vazq-Ben. (Oax, Pue) MX BQ C

Echinocereus pulchellus subsp. acanthosetus (S.Arias & U.Guzmán) W.Blum MX C Pr

Ferocactus flavovirens (Scheidw.) Britton & Rose (Oax, Pue) MX C

Ferocactus recurvus (Mill.) Borg. (Oax, Pue) MX BTC BQ C

Ferocactus robustus (Karw. ex Pfeiff.) Britton & Rose (Oax, Pue) MX C

Lemaireocereus hollianus (F.A.C.Weber) Britton & Rose, (oax, pue) MX BTC C

Mammillaria albilanata Backeb. subsp. oaxacana D.R.Hunt, Mamm.(oax) MX BTC BQ C Pr

Mammillaria crucigera Mart. subsp. crucigera MX C Pr

Mammillaria discolor subsp. schmollii (Bravo) Linzen BQ C

Mammillaria haageana subsp. conspicua (J.A.Purpus) D.R.Hunt (oax, pue) MX C Pr

Mammillaria hernandezii Glass & R.C. Foster (Oax) MX C Pr

Mammillaria huitzilopochtli subsp. niduliformis (A.B. Lau) Pilbeam MX C Pr

Mammillaria kraehenbuehlii (Krainz) Krainz, Kakteen (oax, pue) MX C Pr

Mammillaria lanata (Britton & Rose) Orcutt (oax, pue) BTC C

Mammillaria napina J.A. Purpus (Pue) MX C A

Mammillaria oteroi Glass & R.A.Foster, (oax) BQ C A

Mammillaria pectinifera F.A.C. Weber (Oax, Pue) MX C A

Mammillaria sphacelata Mart. subsp. viperina (J.A.Purpus) D.R.Hunt (Oax, Pue) MX C

Mammillaria supertexta C. Mart. ex Pfeiff. (Oax, Pue) MX C

Mammillaria tepexicensis J. Meyrán (Oax, Pue) MX C Pr

Mammillaria varieaculeata Buchenau (Pue) BTC C Pr

Neobuxbaumia macrocephala (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson (Oax, Pue) MX C

Neobuxbaumia tetetzo (F.A.C.Weber ex K. Schum.) Backeb. (oax, pue) MX BTC C

<i>Opuntia parviclada</i> S. Arias & Gama (Oax, Pue)	MX	C	
<i>Opuntia tehuacana</i> S. Arias & U. Guzmán (Pue)	MX	C	
<i>Polaskia chende</i> (Rol.-Goss.) A.C. Gibson et K.E. Horak (Oax, Pue)	MX	C	
<i>Pseudomitrocereus fulviceps</i> (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Bravo & Buxb. (oax, pue)	MX BTC	C	Pr
<i>Thelocactus tepelmensis</i> T.J. Davis, H.M. Hern., G.D. Starr, and Gómez-Hin	desconocido	C	
Celastraceae			
<i>Schaefferia oaxacana</i> Standl. (Pue)	MX	A	
Commelinaceae			
<i>Tradescantia monosperma</i> Brandegees (Oax, Pue)	MX	H	
Convolvulaceae			
<i>Ipomoea teotitlanica</i> McPherson (Oax)	MX	AB	
<i>Jacquemontia smithii</i> B.L. Rob. & Greenm. (Oax, Pue)	MX	H	
Crassulaceae			
<i>Echeveria derenbergii</i> J.A. Purpus (Oax, Pue)	MX	H	
<i>Echeveria laui</i> Moran & J. Meyrán (Oax)	MX	H	
<i>Echeveria leucotricha</i> J.A. Purpus (Oax, Pue)	MX	H	
<i>Echeveria longissima</i> var. <i>aztatlensis</i> J. Meyrán (Oax)	MX	H	A
<i>Echeveria pilosa</i> J.A. Purpus (Oax, Pue)	MX	H	A
<i>Echeveria pulvinata</i> Rose (Oax)	MX	H	
<i>Echeveria purpusorum</i> (Rose) Berger (Oax, Pue)	MX	H	P
<i>Sedum oteroi</i> Moran (Oax)	MX	H	
<i>Sedum torulosum</i> R.T. Clausen (Oax)	MX	H	Pr
<i>Sedum treleasei</i> Rose (Oax)	MX	H	
<i>Thompsonella spathulata</i> Kimnach (Oax)	MX	H	
Euphorbiaceae			
<i>Cnidoscolus egregius</i> Breckon ex Fern. Casas (Oax)	MX	A	
<i>Cnidoscolus tehuacanensis</i> Breckon (Oax, Pue)	MX	A	
<i>Croton pulcher</i> Müll. Arg. (Oax, Pue)	MX	A	

<i>Euphorbia gradyi</i> V.W. Steinm. & Ram.-Roa (Oax, Pue)	MX	A	
<i>Euphorbia tehuacana</i> (Brandeggee) V.W. Steinm	MX	A	A
<i>Euphorbia tricolor</i> Greenm. (Oax, Pue)	MX	H	
<i>Jatropha neopauciflora</i> Pax (Pue)	MX	A	
<i>Jatropha rufescens</i> Brandeggee (Pue)	MX	A	
<i>Jatropha rzedowskii</i> J.Jiménez Ram. (Oax, Pue)	MX	A	
Fabaceae			
<i>Acacia compacta</i> Rose (oax, pue)	BTC	A	
<i>Astragalus cenorrhynchus</i> Barneby (Oax)	MX	AB	
<i>Astragalus pueblae</i> M.E. Jones (Pue)	MX	H	
<i>Ateleia mcvaughii</i> Rudd (Oax)	MX	A	
<i>Brongniartia luisana</i> Brandeggee (Oax, Pue)	MX	AB	
<i>Brongniartia mollicula</i> Brandeggee (Oax)	MX	AB	
<i>Brongniartia vicioides</i> M. Martens & Galeotti (Pue)	MX	A	
<i>Dalea botterii</i> var. <i>atrocyanea</i> (Rydb.) Barneby (Pue)	MX	H	
<i>Dalea piptostegia</i> Barneby (Pue)	MX	A	
<i>Dalea rubrolutea</i> Barneby (Oax)	MX	H	
<i>Hesperothamnus purpusii</i> (Harms) Harms (oax, pue)	MX	T	
<i>Indigofera konzattii</i> Rose (Oax, Pue)	MX	A	
<i>Leucaena confertiflora</i> Zárata var. <i>confertiflora</i> (Oax, Pue)	MX	AB	
<i>Leucaena pueblana</i> Britton & Rose	MX	AB	
<i>Lonchocarpus oaxacensis</i> Pittier (Oax, Pue)	MX	AB	
<i>Mimosa brevispicata</i> Britton (Oax, Pue)	MX	A	
<i>Mimosa purpusii</i> Brandeggee (oax, pue)	MX BTC	AB	
<i>Poincianella melanadenia</i> (Rose) Britton & Rose (oax, pue)	MX	A	
<i>Senna apiculata</i> (M. Martens & Galeotti) Irwin et Barneby var. <i>apiculata</i> (Pue)	MX	H	
<i>Senna galeottiana</i> (M.Martens) H.S.Irwin & Barneby (Oax, Pue)	MX	A	
<i>Zapoteca formosa</i> subsp. <i>mollicula</i> (M. Martens & Galeotti) H.M. Hern.	BQ	A	
<i>Zapoteca portoricensis</i> (Jacq.) H.M.Hern. subsp. <i>pubicarpa</i> H.M.Hern.	BQ	A	

Fouquieriaceae		P
<i>Fouquieria purpusii</i> Brandegee (Pue)	MX	A
Hydrangeaceae		
<i>Deutzia occidentalis</i> Standl. (Pue)	MX	A
Iridaceae		
<i>Tigridia purpusii</i> Molseed (Pue)	MX	H
Lamiaceae		
<i>Salvia aspera</i> M. Martens & Galeotti (Oax, Pue)	MX	A
<i>Salvia boegei</i> Ramamoorthy (Pue)	MX	A
<i>Salvia divinorum</i> Epling & Játiva (Pue)	MX	H
<i>Salvia inornata</i> Epling (Pue)	MX	H
<i>Salvia pannosa</i> Fernald (Oax, Pue)	MX	A
<i>Salvia ramosa</i> Brandegee (Oax, Pue)	MX	A
<i>Salvia umbraticola</i> Epling (Pue)	MX	A
<i>Scutellaria oaxacana</i> Greenm. (Oax, Pue)	MX	H
<i>Stachys inclusa</i> Epling (Oax, Pue)	MX	H
Lentibulariaceae		
<i>Pinguicula mirandae</i> Zamudio & A. Salinas (Oax)	MX	H
Lythraceae		
<i>Nesaea pringlei</i> Rose (Pue)	MX	A
Malvaceae		
<i>Abutilon straminicarpum</i> Fryxell (Oax)	MX	H
<i>Hibiscus longifilus</i> Fryxell (Oax, Pue)	MX	A
<i>Phymosia crenulata</i> (Brandegee) Fryxell (Pue)	MX	A
<i>Phymosia floribunda</i> (Schltdl.) Fryxell (Pue)	MX	A
<i>Sida pueblensis</i> Fryxell (Pue)	MX	H
Melanthiaceae		
<i>Schoenocaulon tenorioi</i> Frame (Oax, Pue)	MX	H
Onagraceae		

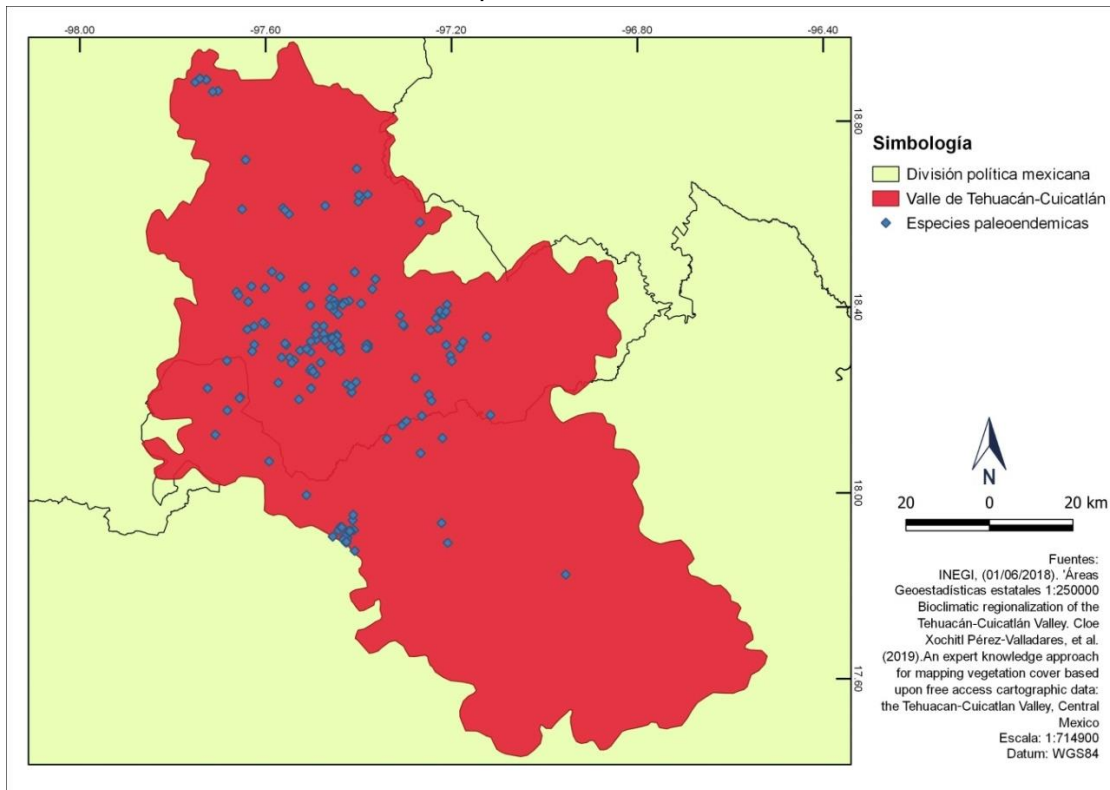
<i>Gaura mollis</i> Kunth (Pue)	MX	H
Orchidaceae		
<i>Deiregyne diaphana</i> (Lindl.) Garay (oax, pue)	MX	H
Orobanchaceae		
<i>Lamourouxia smithii</i> B.L.Rob. & Greenm. (oax, pue)	BTC	H
Passifloraceae		
<i>Passiflora liebmannii</i> Mast. (Oax)	MX	H
Poaceae		
<i>Festuca callosa</i> (Piper) St. Yves (Oax, Pue)	MX	H
Polygalaceae		
<i>Polygala annectens</i> S.F. Blake (Pue)	MX	H
<i>Polygala cuspidulata</i> S.F. Blake (Oax, Pue)	MX	H
<i>Polygala lozanii</i> Rose (Pue)	MX	H
Rutaceae		
<i>Casimiroa calderoniae</i> F. Chiang & Medrano (Oax)	MX	A
<i>Megastigma galeottii</i> Baill. (Pue)	MX	A
Sapindaceae		
<i>Thouinidium insigne</i> (Brandege) Radlk. (Oax, Pue)	MX	AB
Scrophulariaceae		
<i>Leucophyllum pringlei</i> (Greenm.) Standl. (Oax, Pue)	MX	A
Solanaceae		
<i>Grabowskia geniculata</i> (Fernald) C.L. Hitchc. (Pue)	MX	A
<i>Physalis tehuacanensis</i> Waterf. (Pue)	MX	H
Thymelaeaceae		
<i>Daphnopsis purpusii</i> Brandege (Pue)	MX	A
Urticaceae		
<i>Pouzolzia pringlei</i> Greenm. (Oax, Pue)	MX	A
Verbenaceae		
<i>Stachytarpheta luisana</i> Standl. (Pue)	MX	A

Anexo 2. Secuencias de Cactáceas no endémicas al VTC, utilizadas para la estimación de tiempos de divergencia

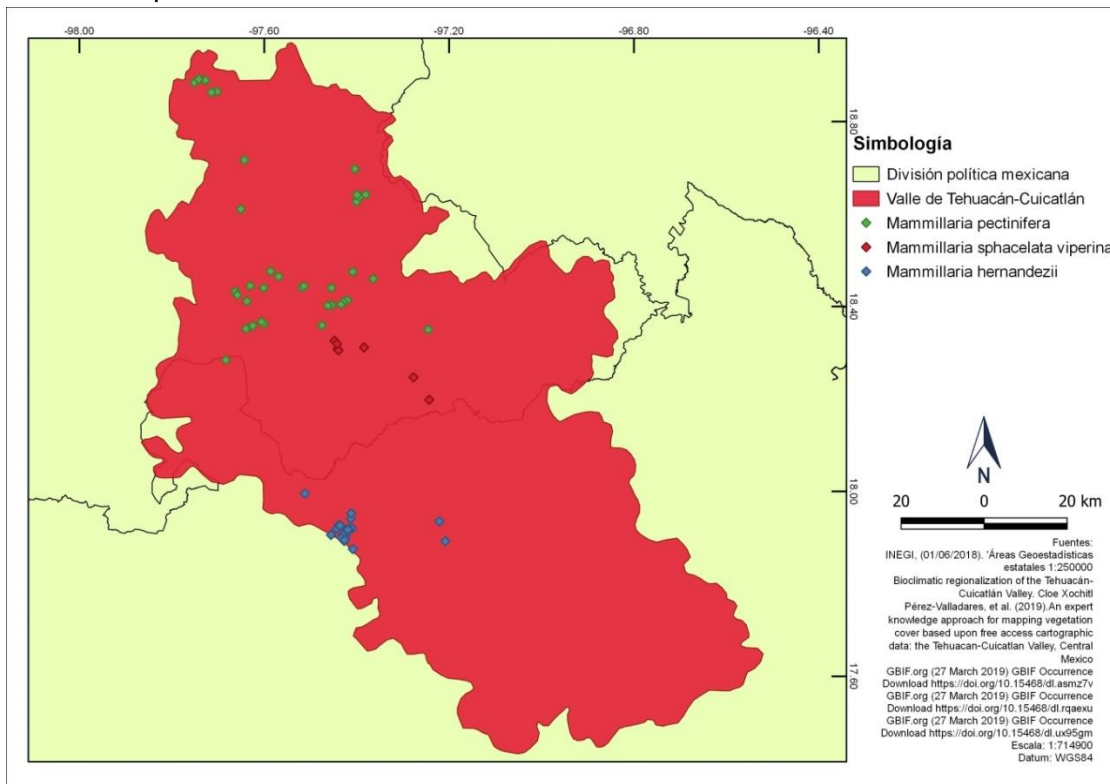
Especie	trnK- matK	rpl16
<i>Acanthocalycium spiniflorum</i>	HM041644	HM041377
<i>Acanthocereus tetragonus</i>	HM041645	KU598021
<i>Acharagma aguirreana</i>	HM041646	HM041379
<i>Ariocarpus fissuratus</i>	HM041649	HM041383
<i>Arrojadoa rhodantha</i>	HM041651	
<i>Astrophytum capricorne</i>	HM041652	HM041386
<i>Aztekium ritteri</i>	AY015290	AF267923
<i>Bergerocactus emoryi</i>	HM041654	HM041388
<i>Blossfeldia liliputana</i>	HM041655	HM041389
<i>Browningia hertlingiana</i>	AY015315	
<i>Calymmanthium substerile</i>	AY015291	
<i>Carnegiea gigantea</i>	HM041657	HM041391
<i>Cereus aethiops</i>	HM041659	HM041394
<i>Cleistocactus parviflorus</i>	HM041662	HM041397
<i>Cochemiea poselgeri</i>	HM041665	HM041400
<i>Coleocephalocereus fluminensis</i>	AY015318	
<i>Copiapoa humilis</i>	HM041668	HM041403
<i>Corryocactus aureus</i>	HM041669	HM041404
<i>Coryphantha erecta</i>	HM041672	HM041406
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	HM041741	HM041477
<i>Denmoza rhodacantha</i>	HM041674	
<i>Echinocactus horizonthalonius</i>	HM041678	AF267928
<i>Echinopsis atacamensis ssp. pasacana</i>	HM041688	
<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	HM041690	HM041424
<i>Eriocyce taltalensis</i>	HM041692	HM041426
<i>Escontria chiotilla</i>	AY015308	KF783610
<i>Espostoa nana</i>	HM041693	HM041427
<i>Espostopsis dybowskii</i>	HM041694	JQ779807
<i>Frailea pumila</i>	HM041698	HM041433
<i>Geohintonia mexicana</i>	HM041699	HM041434
<i>Grusonia bradtiana</i>	HM041700	HM041435
<i>Harrisia pomanensis</i>	AY015324	
<i>Hattiora salicornioides</i>	HM041707	HM041442
<i>Lepismium cruciforme</i>	AY015344	FN673565
<i>Leuchtenbergia principis</i>	KC776964	AF267941
<i>Lophophora williamsii</i>	HM041711	HM041446
<i>Maihuenia patagonica</i>	HM041712	HM041447
<i>Maihueniopsis atacamensis</i>	HM041713	HM041448

<i>Mammillaria magnimamma</i>	HM041716	HM041451
<i>Matucana madisoniorum</i>	HM041718	HM041453
<i>Melocactus curvispinus</i>	HM041719	HM041454
<i>Mila caespitosa</i>	HM041721	HM041456
<i>Miqueliopuntia miquelii</i>	HM041722	HM041457
<i>Mitrocereus fulviceps</i>	HM041724	HM041459
<i>Neobuxbaumia polylopha</i>	HM041726	HM041461
<i>Neolloydia conoidea</i>	HM041727	HM041462
<i>Neoraimondia herzogiana</i>	HM041728	HM041463
<i>Nopalea cochenillifera</i>	HM041729	HM041464
<i>Opuntia megasperma</i>	HM041743	HM041479
<i>Oreocereus celsianus</i>	HM041747	HM041483
<i>Ortegocactus macdougallii</i>	HM041748	HM041484
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	HM041750	HM041487
<i>Peniocereus chiapensis</i>	HM041754	HM041491
<i>Peniocereus greggii</i>	HM041755	HM041492
<i>Pereskia aculeata</i>	HM041757	AY851589
<i>Pereskia lychnidiflora</i>	AY875358	AY851594
<i>Pfeiffera ianthothele</i>	AY015304	FR716775
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	HM041759	HM041496
<i>Pterocactus gonjani</i>	HE610939	HM041498
<i>Pygmaeocereus bylesianus</i>	HM041763	HM041500
<i>Quiabentia verticillata</i>	HM041765	HM041502
<i>Schlumbergera truncata</i>	AY015343	FN673671
<i>Selenicereus donkelaarii</i>	HM041772	HM041509
<i>Stenocactus coptonogonus</i>	HM041774	HM041511
<i>Stenocereus pruinosus</i>	HM041779	
<i>Stetsonia coryne</i>	HM041781	HM041518
<i>Strombocactus disciformis</i>	HM041782	HM041519
<i>Sulcorebutia arenacea</i>	HM041767	HM041504
<i>Tacinga funalis</i>	HM041784	HM041521
<i>Tephrocactus alexanderi</i>	HM041785	HM041522
<i>Thelocactus hastifer</i>	HM041787	AF267973
<i>Tunilla corrugata</i>	HM041790	HM041527
<i>Turbincarpus schmiedickeanus</i>	HQ620895	AF267972
<i>Uebelmannia pectinifera</i>	HM041795	HM041532
<i>Weberbauerocereus johnsonii</i>	HM041796	HM041533

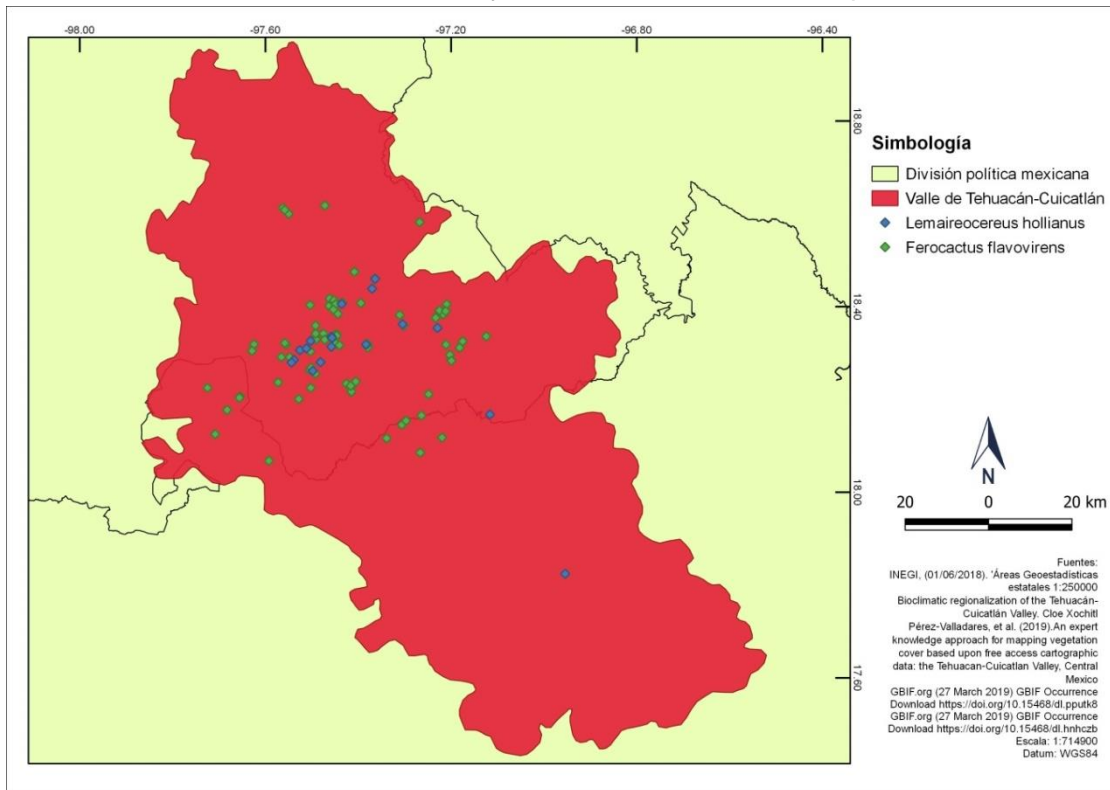
Anexo 3. Distribución de Cactáceas paleoendémicas al VTC



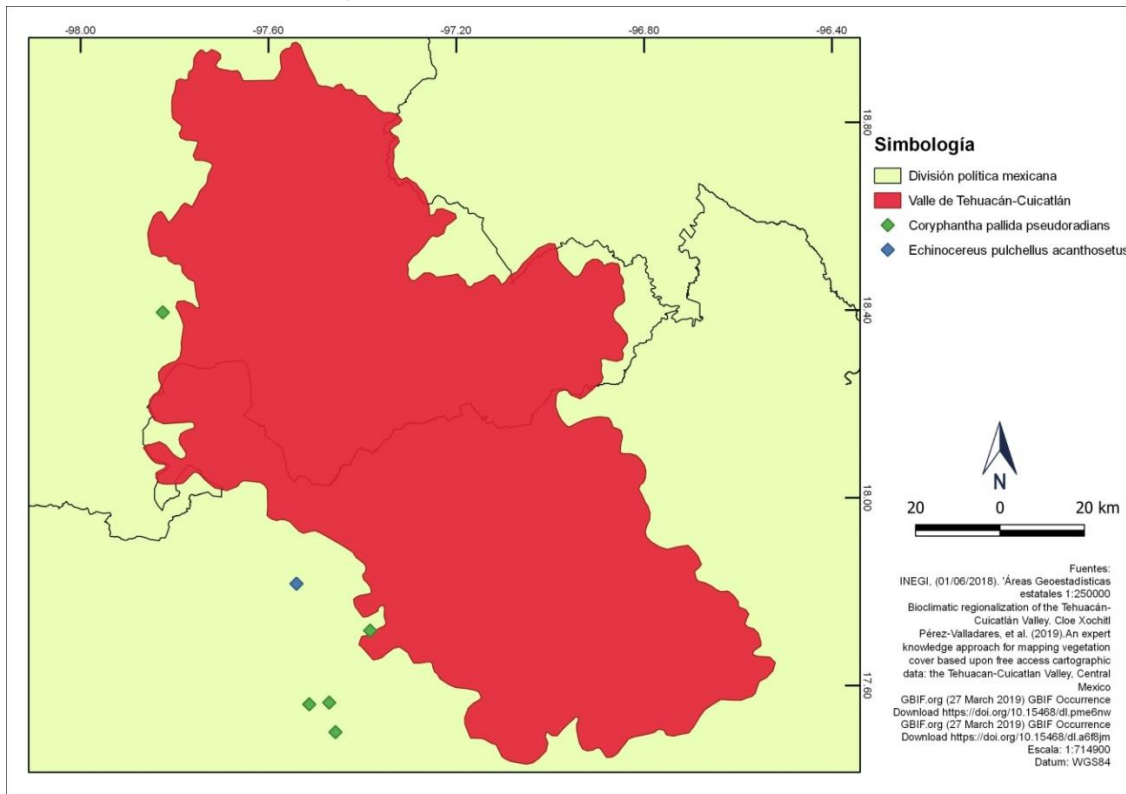
Anexo 4. Distribución de *M. pectinifera*, *M. sphacelata* subsp. *viperina* y *M. hernandezii*, Cactáceas paleoendémicas al VTC.



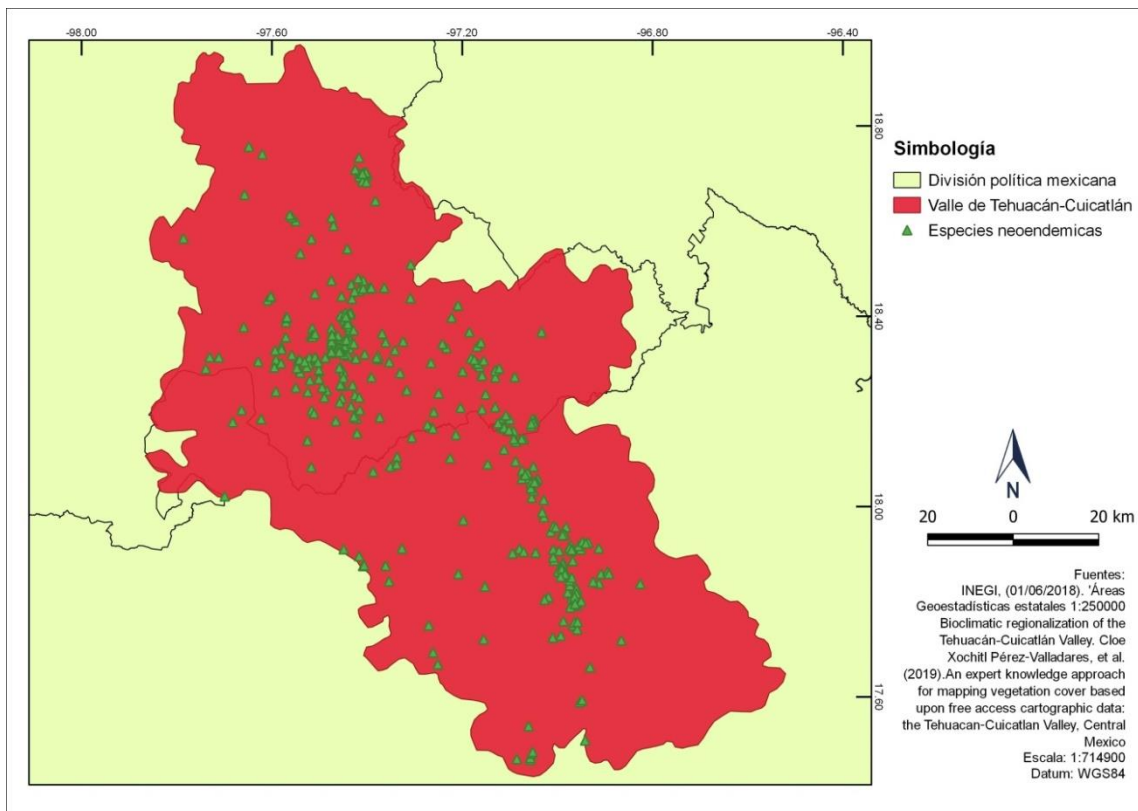
Anexo 5. Distribución de *L. hollianus* y *F. flavovirens*. Cactáceas paleoendémicas al VTC.



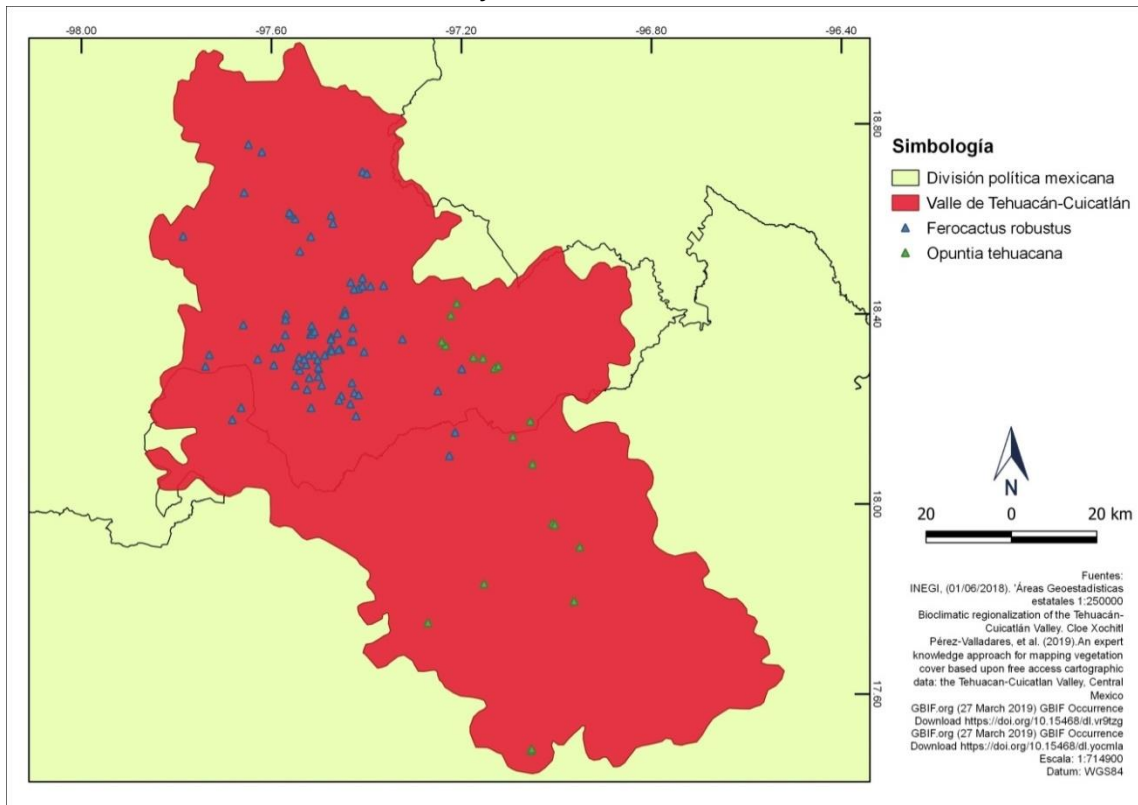
Anexo 6. Distribución de *C. pallida* subsp *pseudoradians* y *E. pulchellus* subsp *acanthocetus*. Cactáceas paleoendémicas al VTC.



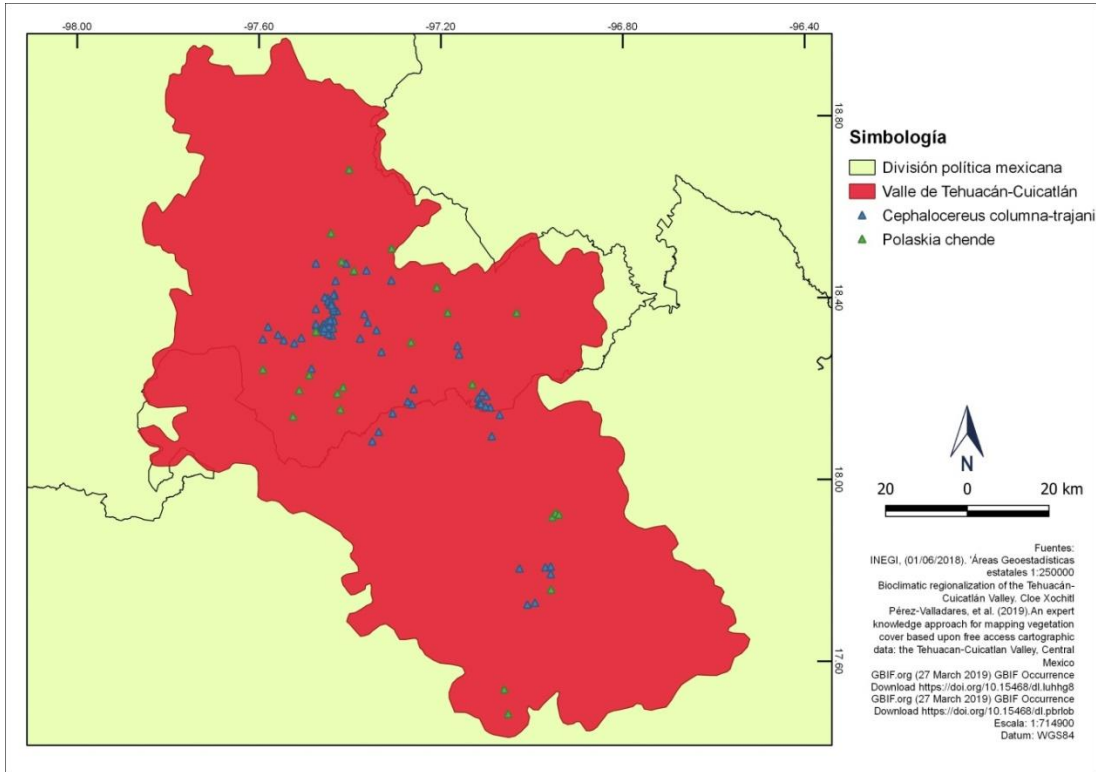
Anexo 7. Distribución de Cactáceas Neoendémicas al VTC.



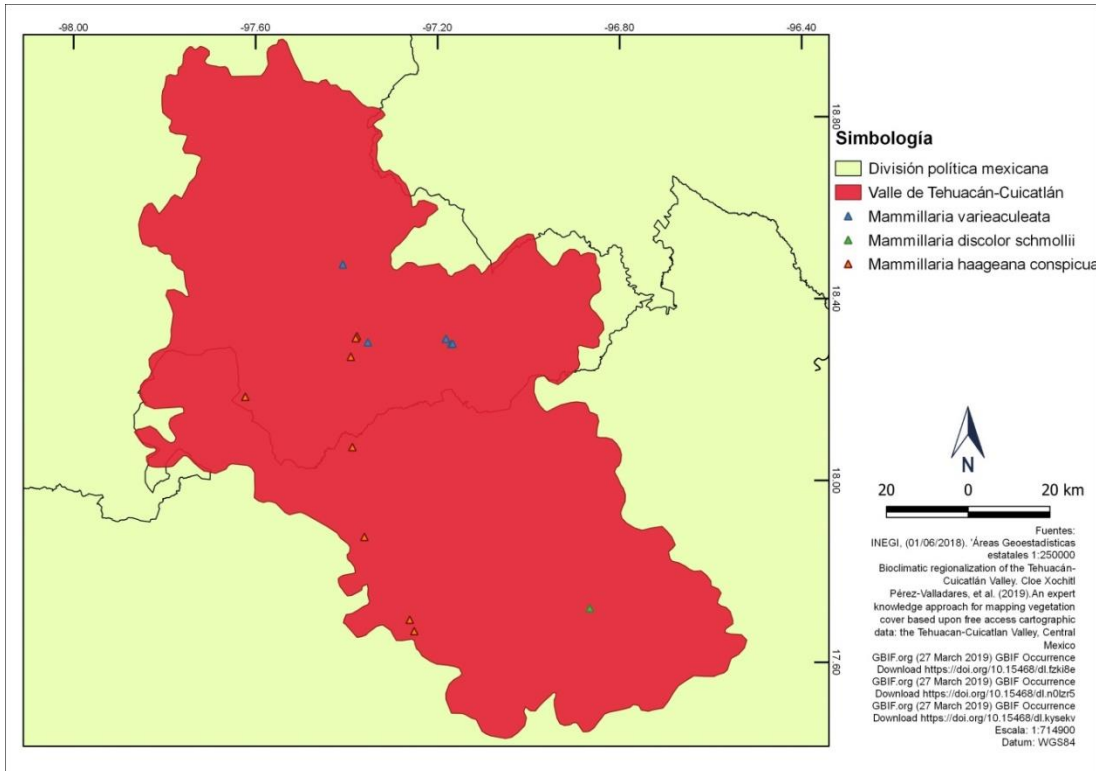
Anexo 8. Distribución de *F.robustus* y *O. tehuacana*. Cactáceas Neoendémicas al VTC.



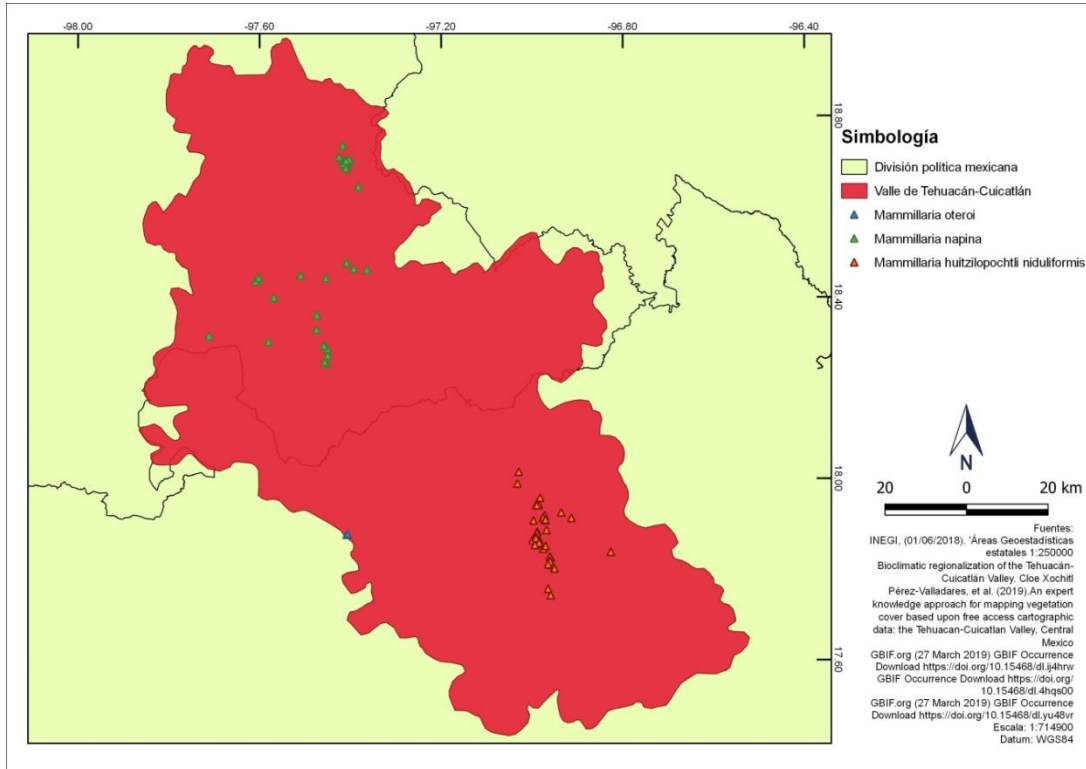
Anexo 9. Distribución de *C. columna-trajani* y *P. chende*. Cactáceas Neoendémicas al VTC



Anexo 10. Distribución de *M. varieaculeata*, *M. discolor* susp *schmollii* y *M. haageana* subsp *conspicua*. Cactáceas Neoendémicas al VTC



Anexo 11. Distribución de *M. oteroi*, *M. napina* y *M. huitzilopochtli* subsp *niduliformis*. Cactáceas Neoendémicas al VTC



Anexo 12. Distribución de *M. supertexta*, *M. crucigera* subsp *crucigera* y *M. albilanata* subsp *oaxacana*. Cactáceas Neoendémicas al VTC

