



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

“Biogeografía, evolución y diversificación de  
*Dioscorea* (Dioscoreaceae) en México”

**TESIS**

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

PRESENTA:

**ANA LAURA SILVA-GALICIA**

TUTOR: **DR. OSWALDO TÉLLEZ-VALDÉS**  
FES-IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: **DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, DF., FEBRERO 2015



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.

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de septiembre de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **SILVA GALICIA ANA LAURA**, con número de cuenta 407036925, con la tesis titulada **"Biogeografía, evolución y diversificación de Dioscorea (Dioscoreaceae) en México."**, realizada bajo la dirección del **DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS**:

Presidente: DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES  
Vocal: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA  
Secretario: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA  
Suplente: DRA. JENY SOLANGE SOTUYO VÁZQUEZ  
Suplente: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 6 de febrero de 2015.



**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

## Agradecimientos

En primera instancia al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad que me brindó para realizar mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico asignado (No. de becario 270083) para cursar el posgrado y la realización del presente trabajo.

Al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECYT) por la beca otorgada (Folio 14BTM0287) pues me permitió concluir la redacción de esta tesis.

A mi comité tutor conformado por Dr. Oswaldo Téllez Valdés, Dra. Tania Escalante Espinosa y Dra. Mercedes Isolda Luna Vega.

## Agradecimientos personales

Mi más sincero agradecimiento y reconocimiento al Dr. Oswaldo Téllez-Valdés por permitirme realizar este trabajo bajo su tutoría. Gracias por la paciencia, el conocimiento, el apoyo y la amistad que me ha brindado a lo largo de tantos años y que espero sean muchos más.

Agradezco al jurado integrado por Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, Dr. David Espinosa Organista, Dra. Tania Escalante Espinosa, Dra. Jeny Solange Sotuyo Vázquez y Dra. Mercedes Isolda Luna Vega. Sus comentarios y consejos contribuyeron a la mejora significativa de este trabajo. Especialmente agradezco a la Dra. Tania Escalante y Dra. Isolda Luna, quienes cada semestre tenían un comentario constructivo tanto para la investigación y la redacción del trabajo como para mi crecimiento como estudiante.

A todas las personas que hacen más fácil nuestra estancia como estudiantes en el posgrado, por su amabilidad e invaluable apoyo en los trámites durante nuestros estudios y la etapa de titulación. Gracias a la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, Dr. Ernesto Armando Rodríguez Reyes y en especial a Georgina García Morán.

Quiero agradecer a mis compañeros y amigos del Laboratorio de Recursos Naturales de la UBIPRO por tantos buenos momentos. Estos años nos hubieran sido los mismos sin ustedes.

Por último pero no menos importante, quiero agradecer y dedicar este trabajo y mi esfuerzo a Raúl, a mi familia (especialmente a mi mamá) y a Montse. Mil gracias por todo su cariño, apoyo, ánimos y la confianza depositada en mí. ¡Ustedes saben lo que esto significa...y al fin lo logramos! Los amo.

# Índice

<b>Resumen .....</b>	<b>6</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>8</b>
<b>1. Introducción .....</b>	<b>10</b>
1.1 <i>Cambios morfológicos asociados a la especiación.....</i>	<i>13</i>
<b>2 Antecedentes.....</b>	<b>15</b>
2.1 <i>Estudio de la especiación bajo la perspectiva de la distribución geográfica .....</i>	<i>15</i>
2.1.1 <i>Especiación asociada a barreras geográficas y ecológicas.....</i>	<i>16</i>
2.2 <i>Cambios morfológicos asociados a la especiación.....</i>	<i>18</i>
<b>3 Objetivos .....</b>	<b>20</b>
<i>Objetivos generales.....</i>	<i>20</i>
<i>Objetivos particulares.....</i>	<i>20</i>
<b>4 Métodos .....</b>	<b>21</b>
4.1 <i>Integración de la base de datos .....</i>	<i>21</i>
4.2 <i>Búsqueda de distribuciones disyuntas y barreras geográficas.....</i>	<i>24</i>
4.3 <i>Búsqueda de barreras climáticas.....</i>	<i>26</i>
4.4 <i>Reconstrucción de estados ancestrales .....</i>	<i>29</i>
<b>5. Resultados .....</b>	<b>32</b>
5.1 <i>Base de datos.....</i>	<i>32</i>
5.2 <i>Búsqueda de distribuciones disyuntas y barreras geográficas.....</i>	<i>33</i>
5.1 <i>Búsqueda de barreras climáticas.....</i>	<i>39</i>
5.2 <i>Reconstrucción de estados ancestrales .....</i>	<i>42</i>
<b>6 Discusión.....</b>	<b>46</b>
<b>7 Perspectivas .....</b>	<b>51</b>
<b>8 Conclusiones .....</b>	<b>53</b>
<b>Referencias.....</b>	<b>54</b>

## Resumen

A pesar del reconocimiento de otros modos de especiación, la alopatría o vicarianza sigue siendo el modelo predominante para explicar la formación de nuevas especies. Este modelo considera que las barreras –geográficas, ecológicas o de otro tipo- son la explicación principal tanto para un fenómeno filogenético (disyunción) como para uno biogeográfico (alopatría) y por tanto su identificación es una manera indirecta de reconocer los factores promotores de la especiación. Por otro lado, las barreras también podrían promover cambios morfológicos como resultado de la adaptación a nuevas condiciones. *Dioscorea* (Dioscoreaceae) es un género de monocotiledóneas que experimentó una diversificación importante en México, donde casi la mitad de especies que se distribuyen en el país son endémicas; sin embargo, hasta el momento no se conocen las causas de esta diversificación. Por ello, este trabajo buscó las disyunciones asociadas a barreras geográficas y ambientales que se encuentran actualmente aislando la distribución de especies y clados de las especies mexicanas de *Dioscorea*. Además se buscó si algún estado de carácter estaba asociado con la presencia de alguna barrera. Para este fin, se integró una base de datos con registros georreferidos de 46 especies de *Dioscorea* distribuidas en México, América Central y América del Sur; se aplicó un Análisis Espacial de Vicarianza (AEV) para buscar las barreras geográficas y pruebas de interrupción de distribución (*range-breaking*) y de similitud de nicho ecológico para las barreras ecológicas. Finalmente, se integró una matriz de caracteres morfológicos informativos con los cuales se realizó una reconstrucción de caracteres ancestrales. Tanto el AEV como las pruebas de interrupción de la distribución y las comparaciones de nicho evidenciaron algunas barreras geográficas y ambientales asociadas con disyunciones filogenéticas. En la reconstrucción de caracteres ancestrales se asoció un cambio de estado de carácter con la presencia de una barrera geográfica y por otro lado se detectó un cambio de estado –respecto a la posición de las anteras- localizado en la base del cladograma que no pudo ser asociado con ninguna barrera. Las

barreras geográficas identificadas ya han sido relacionadas con la diversificación de otros grupos, pero este no fue el caso para las barreras ambientales, que podrían considerarse un fenómeno especie-específico para *Dioscorea*. No se sabe si el cambio de estado de carácter asociado con la disyunción podría involucrar alguna ventaja, pero al menos podría ser igualmente eficiente que el estado anterior. Por otro lado, el cambio registrado hacia la base podría asociarse con la diversificación temprana del grupo. Los resultados obtenidos no explican completamente la diversidad de *Dioscorea* en México, por lo que se sugiere estudiar la influencia de otros factores como los edáficos, microambientales o bióticos.

Palabras clave: Disyunción, barreras geográficas, barreras ambientales, diversificación, estados ancestrales.



## Abstract

Despite the recognition of other modes of speciation, research is still focused in allopatric or vicariant speciation to explain the origin of species. This model considers barriers the main reason to phylogenetic (disjunction) and biogeographic (allopatry) phenomena, so looking for barriers (geographical, environmental among others) is an option to study allopatric speciation. Barriers could also promote morphological changes as result of adaptation to new environments. *Dioscorea* (Dioscoreaceae) is a monocot genus that exhibits an important diversification in Mexico because near of the half of the number of species is endemic to this country. Because of the important number of endemic species, it would be interesting to know what was the main cause -or causes- of the diversification. However, there is any study regarding this issue. Thus the present study looked for disjunctions associated with geographic and environmental barriers which are between the distribution of species and clades of Mexican *Dioscorea*. Moreover, I searched if a particular character state was correlated with some barrier previously found. Then, I assembled a database with georeferenced records of 46 species of *Dioscorea* which are distributed in Mexico, Central and South America. I applied a Spatial Analysis of Vicariance (SAV) to search for geographic barriers and range-breaking and similarity test of environmental niche to the environmental barriers. Finally, I reconstructed ancestral character states of some informative morphological characters. There is evidence of geographic and ecological barriers associated with phylogenetic disjunctions. Regarding ancestral character state reconstruction, I found only a change partially associated with a barrier. I also found an important character state change that could not be associated with any barrier. The geographic barriers identified have already related as promoters of diversification in other taxa. It was not the same situation for the ecological barriers, which in turn they could be considered as a specie-specific phenomenon to *Dioscorea*. It is not known if the character state change associated with the disjunction involves an advantage but it is possible that it is as functional as the former character state. On the other hand, character state change at the base of clade could be related

with early diversification of the group. Results obtained do not explain at all the diversity of *Dioscorea* in Mexico, so I suggest studying the influence of other factors, namely edaphic, microenvironmental, biotic interaction, etc.

Key words: Disjunction, geographic barriers, environmental barriers, diversification, ancestral states.

## 1. Introducción

La especiación es el evento que causa la división de una especie en dos o más unidades o linajes evolutivos (Wiens 2004, Savolainen et al. 2006). Mediante su estudio se intenta reconocer y comprender los principales procesos que han generado la gran diversidad de especies que existe actualmente. Esto constituye uno de los mayores retos en biología evolutiva, biogeografía, ecología y biología de la conservación (Evans et al. 2009, Papadopulos et al. 2011).

Diversos factores -de índole genética, geográfica y ecológica- promueven la especiación y pueden actuar ya sea por separado o en conjunto (Barracough et al. 1998, Orr y Smith 1998, Pyron y Burbrink 2010, Anacker y Strauss 2014). El origen e influencia de dichos factores son clasificados de manera general según la perspectiva con la que se aborde su estudio: algunos autores buscan y analizan patrones geográficos mientras que otros dan prioridad al proceso de divergencia (Kirkpatrick y Ravigné 2002, Butlin et al. 2008, Fitzpatrick et al. 2009). A continuación se reseña brevemente el origen de esta disyuntiva.

La especiación no está ligada estrictamente al componente espacial, sin embargo muchos modelos hacen énfasis en él (Butlin et al. 2008, Singh 2012), pues han tomado como referente una de las clasificaciones más usuales e históricamente más influyente: la de Mayr (1942, 1963). Este autor distingue la existencia de especiación geográfica (alopátrida), especiación semigeográfica (peripátrida) y especiación no geográfica (simpátrida) (Barracough y Vogler 2000, Losos y Glor 2003). Esta clasificación constituye un reflejo aproximado del comportamiento del flujo génico en el proceso (Harrison 2012). Mayr concluyó que el modo geográfico era predominante debido a la observación de dos hechos: 1) la relación espacial de diferentes especies con sus hermanas es discontinua (alopátrida) y 2) los principales cambios tectónicos que están asociados a la formación de barreras geológicas y climáticas han sido relativamente constantes a lo largo del tiempo (Cracraft 1985). Por ello, concebía a la alopatría como una especie de modelo por defecto, pues

poblaciones aisladas -no conectadas por flujo génico- resultarían en especies diferentes, ya fuera por deriva génica o por selección natural (Harrison 2012).

Por esta razón, convincente en primera instancia, el estudio de la alopatría y el aislamiento geográfico ganó popularidad dentro de la investigación sobre especiación durante largo tiempo (Wolinski 2010).

Por otro lado, la evolución del aislamiento reproductivo entre poblaciones adyacentes en respuesta a selección natural (especiación parapátrida) y la especiación ocurrida dentro de la misma área geográfica quedaron relegados por la necesidad de una barrera al flujo génico que explicara el inicio de la especiación (Fitzpatrick et al. 2009).

Con el curso del tiempo se encontró más evidencia de simpatría y parapatría e incluso con el surgimiento y auge de las diferentes técnicas moleculares se han confirmado algunos supuestos sobre especiación simpátrida en poblaciones aún con flujo génico aparentemente no restringido y reforzadas por selección natural (Papadopulos et al. 2011, Bird et al. 2012).

Actualmente se reconoce que la especiación es un evento complejo, por lo que enfocarse en un solo eje (geográfico, genético, ambiental, etológico u otro) podría resultar en falsas dicotomías (Butlin et al. 2008). Es por esta razón que algunos autores han propuesto estudiar y entender los procesos que podrían ser importantes en la especiación. White (1978) consideró que existen tres componentes: a) mecanismos genéticos que promueven la variabilidad, b) mecanismos genéticos que conducen al aislamiento reproductivo y c) un componente geográfico que va de total influencia (alopatría) hasta ausente (simpatría) (Singh 2012). Kirkpatrick y Ravigné (2002) señalaron que son importantes el flujo génico (presencia o ausencia), la divergencia inicial (alta o baja) y los caracteres que promueven directa o indirectamente el aislamiento.

Existen dos propuestas interesantes resultadas del intento por integrar distintos aspectos de la especiación como un evento complejo. En la primera de

ellas, Dieckmann et al. (2004) conciben la especiación como un gráfico de tres ejes: espacial, ecológico y de apareamiento; así mismo describen el proceso como un viaje que puede tomar cualquiera de estos tres ejes o rutas. Según su propuesta, antes de la divergencia, una población se encuentra en un punto donde no existe diferenciación ecológica ni espacial y el apareamiento es aleatorio. Al inicio de la divergencia, cierta parte de la población se mueve a través de los ejes, posiblemente en diferentes magnitudes en cada uno. Luego de un determinado tiempo, esta parte de la población llega a un punto donde hay diferenciación completa en el eje del apareamiento, así como cierta distinción entre en el eje ecológico y/o espacial. Este esquema enfatiza el carácter continuo de los tres ejes y brinda una idea de las interacciones entre ellos. Por su parte, Butlin et al. (2008) reconocen que existen fuentes extrínsecas e intrínsecas que propician el aislamiento reproductivo. La primera involucra el contexto espacial (continuo alopátría-simpátría) y en la segunda se encuentran fuerzas evolutivas como la mutación, deriva génica, selección natural y sexual. La contribución relativa de dichas fuerzas determina el papel del azar, la ecología y las interacciones para el apareamiento dentro del proceso de especiación.

Estudios basados en las perspectivas anteriores involucrarían amplio conocimiento ecológico, genético y de la historia de vida de las especies. Es quizá por ello y pese a las propuestas de considerar a la especiación un evento complejo, que algunos autores sostienen la validez y vigencia de la perspectiva de Mayr. Turelli et al. (2001) argumentan que existe una gran cantidad de evidencia que apoya la especiación alopátrida mientras que son pocos los ejemplos en los que se atribuye especiación simpátrida libre de ambigüedades. Coyne y Orr (2004), aunque desde la perspectiva genética, favorecen la clasificación geográfica pues atribuyen un papel importante a las barreras (debido a su influencia en el flujo génico).

En un sentido práctico, la perspectiva geográfica ofrece ventajas. Algunos autores han basado sus estudios en la premisa de que las barreras a la

dispersión son responsables de la gran diversidad de especies en muchas partes del mundo (Glor y Warren 2010, Bentley et al. 2014) y promueven el estudio de los eventos vicariantes que pudieron haber influido en la formación de los patrones de distribución que se observan actualmente (Hovenkamp 1997, 2001, Arias et al. 2011).

Por lo anterior y pese al reconocimiento de la existencia y validez de otros modos de especiación, el presente trabajo se abordará desde la perspectiva geográfica, con especial énfasis en barreras a la distribución.

---

### 1.1 Cambios morfológicos asociados a la especiación

Se ha propuesto que cambios morfológicos, fisiológicos, de comportamiento, de hábitat, entre otros, son adaptaciones a presiones ambientales (por lo que se denomina especiación adaptativa); así mismo, este tipo de especiación podría ser resultado de eventos peripátridos o parapátridos, en los que no necesariamente está involucrado el aislamiento geográfico. Para aquellos casos en los que la especiación fue producto del aislamiento geográfico (alopatría) se esperaría que se presentara menor evidencia de divergencia adaptativa y mayor influencia de procesos neutrales, como la deriva génica; en este caso se ha denominado especiación no adaptativa (Bentley et al. 2014).

Por el contrario, también se ha sugerido que no hay una relación general entre patrones de evolución de caracteres y los modos geográficos de especiación (Losos y Glor 2003).

### 1.2 Breve historia natural de *Dioscorea* y su distribución en Mesoamérica

El género *Dioscorea* está compuesto por poco más de 640 especies (World Checklist of Selected Plant Families 2011). Al estar presente en diversas regiones tropicales de Asia, África y América, se le considera un grupo pantropical, aunque algunas especies también se distribuyen en Europa y el norte de América (Téllez-Valdés y Geeta 2007). Se considera como un grupo de

origen antiguo, al ubicarse entre las monocotiledóneas y las verdaderas dicotiledóneas (Mignouna *et al.* 2009).

Se ha propuesto que el grupo se distribuía en buena parte del antiguo continente Pangea y posterior a la formación del océano Atlántico (hace unos 130 millones de años; Magallón y Castillo 2009), los linajes americano y africano siguieron cursos evolutivos completamente diferentes, de tal modo que en la actualidad estas áreas no comparten especies o secciones (Burkill 1960, Raven y Axelrod 1974).

La gran mayoría de las especies que se abordan en el presente trabajo se distribuyen en lo que Morrone (2006) denomina como dominio Mesoamericano (conocido también como Mesoamérica por Myers *et al.* 2000) e incluye las provincias Costa Mexicana del Pacífico, Golfo de México, Chiapas, Este de América Central y Oeste del Istmo de Panamá (Morrone 2006). Los rangos de distribución de *Dioscorea* en dicha área van del endemismo en diferentes grados (endemismo puntual hasta unos pocos estados o distritos) hasta ampliamente distribuidas (Téllez-Valdés *com. pers.*).

Ambientalmente, el hábitat de las especies de *Dioscorea* es diverso, pues abarca desde selvas altas perennifolias y subperennifolias, selvas medianas, selvas bajas caducifolias, bosques templados, vegetación riparia y laderas rocosas (Téllez-Valdés y Geeta 2007).

Específicamente en México se distribuyen alrededor de 80 especies y casi la mitad de ellas son endémicas al territorio o apenas alcanzan una pequeña porción de Guatemala o Belice (Téllez-Valdés, *com. pers.*). Dado este importante número de endemismos, es interesante conocer las causas de la diversificación de este grupo en el país, ya que no hay actualmente ningún estudio de este tipo.

## 2 Antecedentes

### 2.1 Estudio de la especiación bajo la perspectiva de la distribución geográfica

Un gran número de trabajos enfocados en evaluar los patrones geográficos tienen como objetivo saber qué modo de especiación –si es que hay uno- es predominante en la historia evolutiva de un grupo y por tanto el causante de modelar los patrones que se observan actualmente (Losos y Glor 2003, Wiens 2004, Butlin et al. 2008, Fitzpatrick et al. 2009). Una de las maneras para averiguar esto es analizar la distribución de las especies dentro de un grupo y el grado de superposición entre ellos (Barracough y Vogler 2000, Losos y Glor 2003, Anacker y Strauss 2014).

Sin embargo, algunos autores no toman en cuenta el hecho de que la distribución puede cambiar a lo largo de la historia evolutiva de las especies (Chesser y Zink 1994, Hewitt 1996, Losos y Glor 2003, Perret et al. 2007, Bradshaw et al. 2014), el porcentaje de superposición que emplean para decidir entre modos de especiación puede ser arbitrario (Chesser y Zink 1994) y muchos de los que asumen que las distribuciones ancestrales correspondían a la unión de las distribuciones de especies actuales, no toman en cuenta los cambios en la distribución, los taxones extintos ni otros problemas inherentes a la reconstrucción (Kodandaramaiah 2010).

Debido a todas estas condiciones, se ha sugerido enfocarse en los eventos disyuntivos –ó vicariantes- (Hovenkamp 1997, 2001, Wiens 2004, Glor y Warren 2010, Arias 2011, Arias et al. 2011) más que en una determinada área o porcentaje de ella. Los eventos vicariantes corresponden a barreras que limitan la dispersión ecológica (Hovenkamp 1997, Arias 2011), por lo que en última instancia son éstas la principal explicación tanto para un fenómeno filogenético (disyunción) como para uno biogeográfico (alopatría), aunque no el único, teniendo en cuenta que también es posible la dispersión (Arias 2011).



Por otro lado, se ha reconocido que la especiación alopátrida no es promovida únicamente por barreras geográficas. A lo largo de la historia de la Tierra, los cambios ambientales han promovido la expansión y contracción de la distribución de muchos taxones y ello se ha reflejado en patrones de diversificación (Hewitt 1996, Sotuyo et al. 2007, Fitzpatrick et al. 2009, Pyron y Burbrink 2010).

Las barreras ambientales representan áreas poco propicias para el establecimiento de algunos organismos, por lo que en última instancia también actúan como agentes que prevén el flujo génico y en muchas ocasiones promueven la especiación (Orr y Smith 1998, Fitzpatrick et al. 2009). Diversos autores han reconocido la dicotomía especiación geográfica-especiación ecológica y le han asignado diferentes nombres: vicarianza dinámica (debida a factores ecológicos; Zunino y Zullini 1995), alopatría suave y dura (especiación ecológica y geográfica, respectivamente; Pyron y Burbrink 2010) o vicarianza geográfica y ecológica (Struwe et al. 2011). Pyron y Burbrink (2010) consideran que estas dos variantes del componente alopátrido pueden ser los extremos de un continuo.

Para fines prácticos, en el presente trabajo se emplearán los términos especiación geográfica para denominar aquellas disyunciones atribuidas a rasgos geomorfológicos y especiación ecológica para las disyunciones asociadas a diferencias ambientales, específicamente climáticas.

### 2.1.1 Especiación asociada a barreras geográficas y ecológicas

La evidencia de la influencia de las barreras geográficas y ecológicas en la especiación es diferente según el grupo que se estudie. En algunos taxones, las barreras geográficas han tenido mayor impacto en la distribución y por tanto en la diversificación, por ejemplo en ranas del género *Pseudacris* en el este de Estados Unidos (Lemon et al. 2007). En otros grupos la especiación fue resultado de la acción conjunta -aunque en diferentes momentos- de barreras geográficas y ecológicas: especies del complejo *Caesalpinia hintonii* en la

Depresión del Río Balsas (Sotuyo et al. 2007, 2010), algunas especies de plantas endémicas de México (*Hunnemannia fumariifolia*, Sosa et al. 2009 y Ruiz-Sánchez et al. 2012; *Nolina parviflora*, Ruiz-Sánchez y Specht 2013), árboles del bosque tropical perennifolio de África (Couverur et al. 2011), diferentes especies de vertebrados del oeste de Estados Unidos (Pyron y Burbrink 2010, Riddle y Hafner 2006) y de México (Bryson et al. 2011, 2012). Otros grupos muestran principalmente señales de especiación ecológica debida a cambios climáticos: plantas del género *Oenothera* (Evans et al. 2009), la serpiente *Lampropeltis pyromelana* (Burbrink et al. 2011), arbustos del género *Ephedra* (Loera et al. 2012) o por exposición a ambientes contrastantes: primates de Madagascar (Kamilar y Muldoon 2010), especies del género *Solanum* (Nakazato et al. 2010). Finalmente, también se ha registrado la influencia de otros factores a escala local como el suelo o el tipo de hábitat: especies de la familia Gentianaceae (Struwe et al. 2011) y diferentes especies endémicas de la Provincia Florística de California (Anacker y Strauss 2014).

En los casos citados anteriormente, las barreras geográficas parecen haber sido eventos históricos a gran escala como cambios del curso de ríos y transgresiones marinas (Lemon et al. 2007, Pyron y Burbrink 2010), orogenias (Cortés-Ortiz et al. 2003, Sotuyo et al. 2007, 2010, Sosa et al. 2009, Ruiz-Sánchez et al. 2012, Ruiz-Sánchez y Specht 2013) y erosión de sistemas montañosos (Glor y Warren 2010, Torres-Carvajal y Mafla-Endara 2013) o una combinación de todos ellos (Riddle y Hafner 2006).

Respecto a las barreras ecológicas se pueden distinguir aquellos taxones que fueron resultado de la acción de cambios climáticos a gran escala espacial y temporal, como la aridificación en el oeste de América del Norte (Riddle y Hafner 2006, Evans et al. 2009, Loera et al. 2012) o en la Depresión del Río Balsas (Becerra 2005) y los ciclos glaciales e interglaciales (Ruiz-Sánchez et al. 2012, Ruiz-Sánchez y Specht 2013). Por otro lado están aquellos cuya acción tomó lugar en escalas temporales y/o espaciales menores a través de la

adaptación o invasión de nuevos ambientes (Kamilar y Muldoon 2010, Nakazato et al. 2010).

Por otro lado, respecto a Mesoamérica y en especial México han sido caracterizados como una región tectónica y litológicamente variada, compuesta por provincias geomorfológicamente complejas (Cevallos-Ferríz y González-Torres 2005, Marshall 2007) y de historia geológica reciente (comprendida dentro de los últimos 25 millones de años, Ortega-Gutierrez et al. 1994). Se ha propuesto en diversas ocasiones que estas características junto con los cambios climáticos que han sucedido durante la última era glacial han causado la fragmentación e incluso aislamiento promoviendo eventos de especiación y, a gran escala, el resultado ha sido la gran diversidad de especies que se presentan en este territorio (Flores-Villela y Gerez 1992, Cevallos-Ferríz y González-Torres 2005, Espinosa et al. 2008, Bryson et al. 2011, Luna-Vega et al. 2013). Y aunque se ha probado directamente esta hipótesis con otras especies tanto animales (McCormack et al. 2008, Bryson et al. 2011, 2012, González et al. 2011) como vegetales (Loera et al. 2012, Sosa et al. 2009, Ruiz-Sánchez et al. 2012, Ruiz-Sánchez y Specht 2013), no se tiene reporte de un estudio similar para el género *Dioscorea* en México.

## 2.2 Cambios morfológicos asociados a la especiación

Givnish et al. (2000) estudiaron la radiación morfológica y de hábitat con respecto a la distribución de diferentes especies de la familia Rapateaceae. Los autores concluyeron que la distribución actual de las especies de esta familia se alcanzó tanto por eventos de dispersión como de vicarianza y señalan que muchos de los caracteres analizados constituyen adaptaciones principalmente a los ambientes donde se encuentran (resistencia al fuego, adaptación a lugares con baja radiación solar) y a los polinizadores (corolas rojizas tubulares para atracción de colibríes).

Por su parte, Bentley et al. (2014) sugieren que la evidencia principal de divergencia en especies del género *Macowania*, endémico de la flora

Afrotemplada, es debida a especiación adaptativa, relacionada con eventos no alopátridos.

Usualmente, la información de las especies se analiza mediante el estudio de la variación cuantitativa de los caracteres (Perret et al. 2007, Bentley et al. 2014), sin embargo, el presente trabajo buscó directamente la asociación de algún cambio de estado de caracteres con la presencia de alguna barrera.

La reconstrucción de estados ancestrales es una proposición acerca de los estados de carácter que presentaban los ancestros de las especies que se observan actualmente. La reconstrucción es una manera de entender los patrones de la evolución de los caracteres, lo que en última instancia ayuda a entender el proceso evolutivo (Pagel 1999, Xiang y Thomas 2008).

### 3 Objetivos

#### Objetivos generales

- › Reconocer los rasgos geológicos y climáticos que pudieron haber influido en la diversificación de *Dioscorea* (Dioscoreaceae) en México
- › Reconstruir los estados ancestrales de algunos caracteres informativos de las especies estudiadas de *Dioscorea* para analizar si los cambios morfológicos a lo largo de la historia del grupo corresponden con las disyunciones geográficas y/o ambientales encontradas

#### Objetivos particulares

- › Aplicar un Análisis Espacial de Vicarianza para reconocer disyunciones y asociarlas con rasgos que pudieron haber actuado como barreras geográficas en la distribución de *Dioscorea* en México.
- › Aplicar pruebas de interrupción de distribución (*range-breaking*) para detectar áreas ambientalmente no aptas que pudieran haber actuado como barreras climáticas y/o estén manteniendo la separación espacial entre las especies.
- › Reconstruir los estados ancestrales de algunos caracteres para conocer el estado previo a las disyunciones y analizar si éstas promovieron cambios en la morfología.

## 4 Métodos

El presente estudio está basado en la propuesta de Walls (2009) acerca de las relaciones filogenéticas dentro del género *Dioscorea* (Dioscoreaceae, Fig. 1). Este análisis incluyó especies de Asia, Europa, África y América y si bien no comprende la totalidad de las especies que componen el género (cerca de 450 especies según Govaerts et al. 2007), sí contiene una porción considerable de las especies distribuidas en Mesoamérica. El estudio está basado en el análisis de las secuencias de dos regiones génicas de cloroplasto: *ndhF* (subunidad F de la nicotinamida deshidrogenasa) y la región espaciadora entre *atpB* y *rbcl* (subunidad  $\beta$  de la ATP sintasa y subunidad larga de la ribulosa1, 5-bifosfato carboxilasa, respectivamente). El árbol obtenido corresponde a un consenso de mayoría (obtenido a partir de 8000 árboles) resultado de un análisis bayesiano.

Los estudios sobre diversificación a menudo asumen que se ha incluido en los análisis filogenéticos el total de especies existentes actualmente dentro de un grupo (Barracough y Nee 2001). Sin embargo, el trabajo de Walls (2009) es un análisis preliminar, pues incluye un número considerable de especies distribuidas en Mesoamérica, principalmente México (54 especies) pero no el total de éstas (cuyo número es cercano a 80 especies). Este sesgo fue debido principalmente a que no se encontraron en campo ejemplares de las especies faltantes.

Además, y según lo señalado anteriormente, es pertinente aclarar que el presente trabajo considerara como especies y grupos hermanos a los que se encuentren compartiendo un ancestro (nodo) directo, a reserva de que en un futuro se complete el esquema filogenético y se incluyan las especies restantes.

### 4.1 Integración de la base de datos

De las especies con distribución mesoamericana se eligió un clado con 46 especies reconocidas (Figura 1). Cuarenta y tres se distribuyen en México y algunas partes de América Central, una se encuentra en el Caribe (*D. tamoidea*

Griseb.) y dos más en América del Sur (*D. guianensis* R. Knuth en Colombia y *D. brachybotrya* Poepp. en los límites de Argentina y Chile).

Se integró una base de datos con las referencias geográficas para las 46 especies empleadas en el análisis (Cuadro 1). La información proviene de la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB), que integra referencias de ejemplares depositados en los herbarios MEXU, IE-XAL, ENCB-IPN, UAM-I y CICY. Se revisaron e integraron nuevos registros de los herbarios MEXU y FCME y se consultó literatura para recabar localidades que no contaban con coordenadas. Estas últimas fueron obtenidas con ayuda del programa Google Earth para Windows.

Las bases de datos fueron revisadas por el experto del grupo, O. Téllez-Valdés, para eliminar registros erróneos; así como para corregir errores taxonómicos y cambios nomenclaturales. Adicionalmente, los puntos de ocurrencia por especie fueron proyectados en ArcView GIS versión 3.1 (ESRI Copyright 1999) para corroborar la congruencia de su distribución.

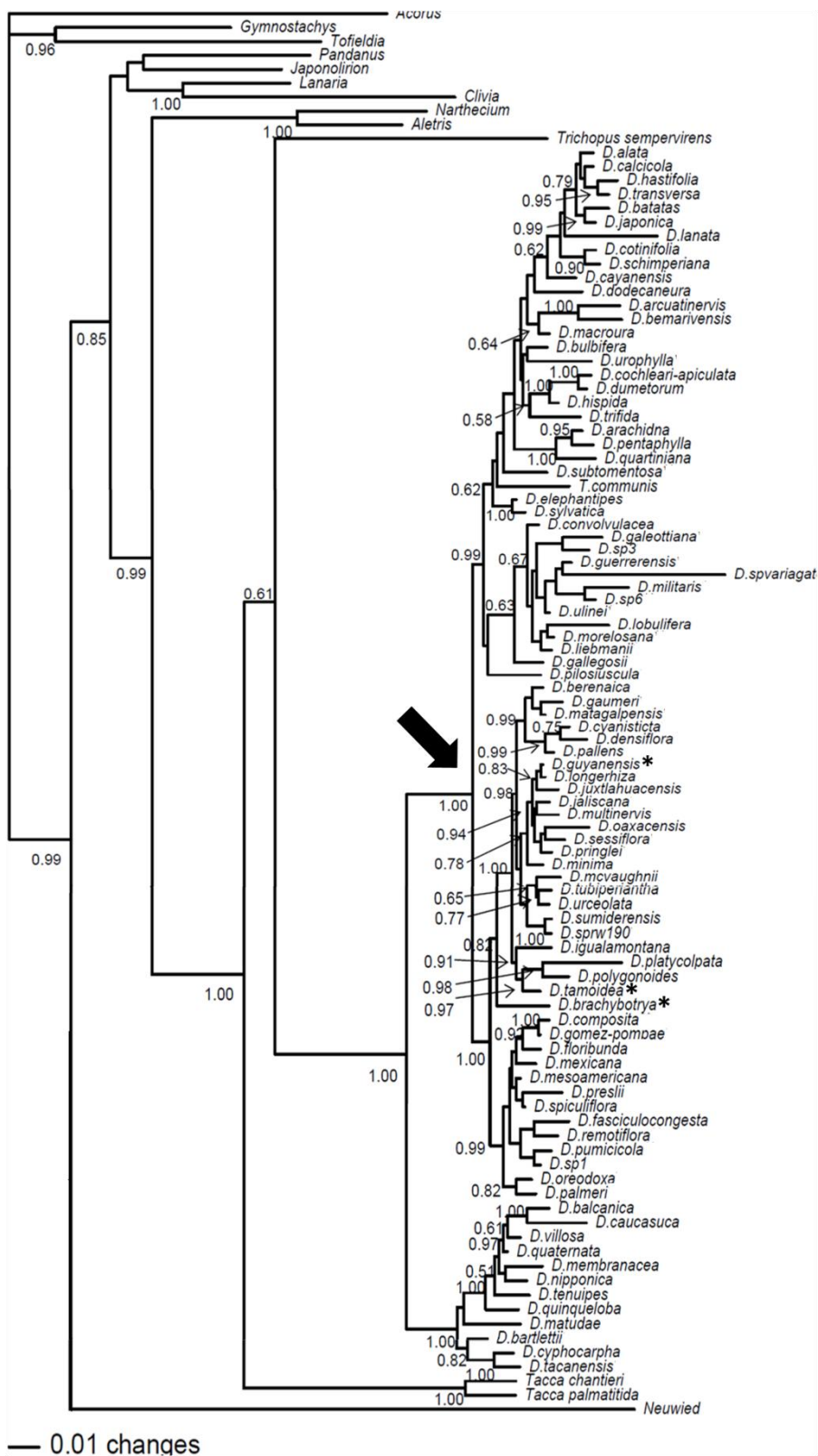


Figura 1. Filogenia de *Dioscorea* según Walls (2009). La flecha indica el grupo a estudiar en el presente trabajo. Las especies del Caribe y América del Sur se indican con un asterisco.



## 4.2 Búsqueda de distribuciones disyuntas y barreras geográficas

Se aplicó el marco metodológico del Análisis Espacial de Vicarianza (AEV) para detectar disyunciones geográficas en la distribución de especies de *Dioscorea*. Para ello se empleó el Programa de Inferencia Vicariante (VIP por sus siglas en inglés; Arias 2010, 2011, Arias *et al.* 2011).

Tomando como datos de entrada un árbol filogenético y los registros geográficos de cada una de las especies dentro de esa filogenia, el programa VIP (Arias 2011) reconstruye la distribución de todo el clado, uniendo las celdas en las que se distribuyen las especies (terminales) hacia los nodos internos (Arias *et al.* 2011). Es importante resaltar que el objetivo del programa no es reconstruir áreas ancestrales si no únicamente evidenciar áreas disyuntas (Arias 2011). En este sentido, se considera que la distribución es completamente disyunta cuando sus registros no se superponen en ninguna celda (Fig. 2A), de otro modo, cuando algunas especies no son completamente disyuntas (por haber experimentado contacto secundario, por ejemplo) se pueden eliminar ciertos registros para hacer evidente la separación (Fig. 2B). Esto, sin embargo, requiere de un criterio de optimización que penaliza eliminaciones y superposiciones, asignando costos. La mejor búsqueda o reconstrucción es aquella que maximiza la disyunción y minimiza la eliminación de registros, por tanto presenta el menor costo posible. Los valores de penalización por eliminación y superposición pueden ser modificados por el usuario previo al análisis (Arias *et al.* 2011).

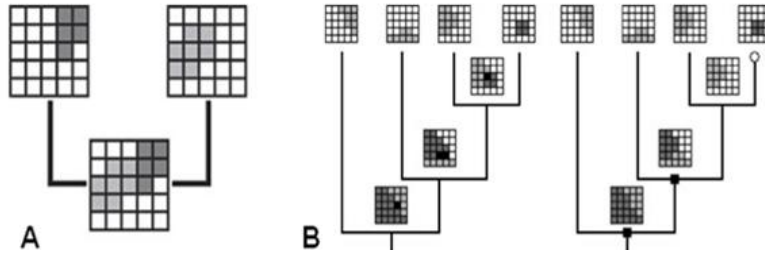


Figura 2. Reconstrucción de la distribución. (A) Las especies no se superponen, lo que significa que sus distribuciones son disyuntas, (B) La reconstrucción de la izquierda indica que no hay distribuciones disyuntas a ningún nivel, pero si se eliminan algunas celdas (marcadas en negro), se obtienen más disyunciones; mostrado en la reconstrucción de la derecha. Las disyunciones se representan en los nodos como cuadros negros. Tomado de Arias et al. (2011).

Para el análisis, se emplearon el clado que comprende únicamente las especies a estudiar (tomado de Walls 2009, Cuadro 1) y los puntos de ocurrencia para cada una ellas. El programa VIP crea una gradilla donde proyecta tales puntos y posteriormente lleva a cabo la búsqueda de disyunciones con base en la filogenia proporcionada. Se realizaron dos análisis: el primero de ellos con las 46 especies del estudio y el segundo únicamente con las especies que se encuentran en México, incluidas aquellas cuya distribución alcanza América Central y América del Sur. Las especificaciones para el primer análisis fueron: tamaño de celda de  $1^\circ$  (latitud-longitud), valor de llenado de 0.00 para todas las especies, costo de eliminación de 1.5 unidades, costo de eliminación parcial de 0.750 unidades, superposición parcial máxima de 10%. Por otro lado, las especificaciones de la segunda corrida fueron las mismas a excepción del tamaño de celda, en cuyo caso fue de  $0.25^\circ$ . La razón por la cual fueron excluidas las especies caribeña y sudamericanas fue el cambio de resolución, pues el análisis es muy demandante de tiempo y espacio en la memoria RAM, además de que éstas siempre resultarían disyuntas del resto de las especies mexicanas sin una barrera aparentemente clara que las divida.

El programa VIP arroja tres tipos de reconstrucción: consenso, buffer y OR (O-Ring, que representa la unión de dos grupos, según Cressey et al. 1983; en este caso dos distribuciones). Dado que la reconstrucción de consenso estricto acepta únicamente aquellos pares de especies o clados en cuya distribución no

se superpone ninguna celda, sólo mostró cuatro disyunciones que se consideraron poco informativas (pues la mayoría involucraba especies distribuidas en lugares sumamente alejados, como *D. sessiliflora* y *D. oaxacensis*, la primera ubicada en Nayarit y la segunda en Oaxaca, ambas de distribución muy restringida) y en el caso más evidente, la disyunción entre el clado de las especies mexicanas y las del Caribe y América del sur. Por este motivo se decidió explorar también la reconstrucción OR.

Las disyunciones mostradas por VIP fueron visualizadas con la ayuda de GeomapApp 3.3.8 ([www.geomapapp.org](http://www.geomapapp.org) 2013), que despliega un mapa con rasgos geomorfológicos. Las coordenadas geográficas de las especies implicadas en la disyunción fueron proyectadas en dicha aplicación y las imágenes obtenidas se editaron para marcar la barrera mostrada por VIP.

#### 4.3 Búsqueda de barreras climáticas

Con el objetivo de encontrar áreas climáticamente poco propicias, que en última instancia podrían actuar como barreras, se aplicaron las pruebas de interrupción de distribución (de aquí en adelante *range-breaking*, por su significado en inglés) del programa ENMTools (Warren et al. 2008, 2010, Glor y Warren 2010).

Glor y Warren (2010) distinguen dos tipos de barreras (Fig. 3) y tienen tres pruebas distintas: prueba lineal (de aquí en adelante *linear-test*) y prueba de mancha (de aquí en adelante *blob-test*) para el caso de distribuciones adyacentes con climas contrastantes (Fig. 3A) y prueba de listón (de aquí en adelante *ribbon-test*) para las áreas con climas similares separados por un área climáticamente poco propicia (Fig. 3B). Sin embargo, en este estudio únicamente se aplicaron las pruebas *linear-test* y *blob-test* puesto que la distribución de las especies no cumplió con los requisitos necesarios para aplicar la prueba *ribbon-test*.

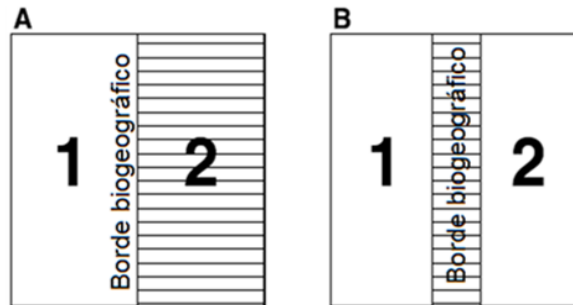


Figura 3. Tipos de barreras ambientales. A) La distribución de dos especies está marcada por un cambio abrupto de las características climáticas. B) Dos hábitats igualmente idóneos están separados por un área con características climáticas diferentes. Modificada de Glor y Warren (2010).

La búsqueda de barreras climáticas mediante las pruebas *range-breaking* comprende la comparación estadística de los valores de similitud de la distribución observada contra los valores de similitud de un modelo creado a partir de pseudo-réplicas o distribuciones nulas, que son obtenidas a partir de los mismos datos observados (Glor y Warren 2010). Dichos valores se calculan a partir de los parámetros sugeridos por Warren et al. (2008):  $D$  de Schoener ( $D$  para valores observados y  $D\sim$  para valores teóricos) e  $I$ , derivado de la distancia de Hellinger ( $I$  para valores observados e  $I\sim$  para valores teóricos).

El Cuadro 2 muestra aquellos pares de especie para los cuales se buscó al menos un tipo de barrera. El criterio para la inclusión en el análisis fue el estar espacialmente adyacentes o casi adyacentes, esto es, que su distribución no estuviera separada por una extensión en la que pudiera presentarse más de una condición climática o en la que no se distribuya al menos una de las dos especies implicadas (Glor y Warren 2010). Como ejemplo de lo anterior están *D. remotiflora* - *D. fasciculocongesta*, especies que no se consideraron para el análisis. La primera se distribuye ampliamente por la cuenca del Pacífico y unos pocos registros en San Luis Potosí y Tamaulipas, mientras que *D. fasciculocongesta* está restringida a una pequeña área entre Puebla y Veracruz (Téllez-Valdés y Geeta 2007), es decir, no son geográficamente adyacentes. De igual manera, los nodos en los cuales estuvieron implicadas las especies de

América del Sur y el Caribe también fueron descartados. Por último, se incluyeron también algunos pares de especies que VIP calificó como adyacentes y que además cumplieran el criterio mencionado.

ENMtools emplea modelos de distribución potencial (MDP) para realizar la búsqueda de barreras, por ello se modeló la distribución de cada una de las especies referidas en el Cuadro 2 con ayuda de MaxEnt 3.3.3k (Phillips et al. 2004, 2006). Las especificaciones empleadas para obtener los modelos fueron: No “write clamp”, no “MESS analysis”, 20% de registros para prueba, cinco réplicas y “Bootstrap” como tipo de corrida. Se eligió el mejor modelo de entre las cinco réplicas con base en el rendimiento del AUC (área bajo la curva, Phillips y Dudík 2008) y con la opinión del experto del grupo, O. Téllez-Valdés.

Los MDP se compararon por pares en ENMTools con la opción “Niche overlap” para conocer el valor de similitud observado. Por otro lado, para obtener los valores de similitud teóricos se aplicaron las pruebas “linear-test” y “blob-test” -por separado- con 100 pseudoréplicas independientes para cada par de especies del análisis. Con dichas réplicas se obtiene un valor percentil (P, al 0.05) contra el que se compara el valor observado; si éste es mayor que el teórico, se acepta la hipótesis nula que propone que el arreglo observado entre ambas especies no está asociado con alguna barrera particular (es decir, la distribución podría ser debida al azar). Por otro lado, si el valor observado es menor que lo esperado, se acepta la hipótesis alternativa que sugiere la presencia de un arreglo o distribución que está explicada por una diferencia climática (Glor y Warren 2010).

Adicionalmente a la información que pudieran proporcionar las pruebas *range-breaking*, se aplicó la prueba de similitud de nicho o *background* para probar la hipótesis nula de que ambas especies no son más similares (o diferentes) que lo esperado según el azar (Warren et al. 2008, 2010), esto con el objetivo de obtener mayor información sobre el clima y el área donde se distribuyen las especies implicadas. Para obtener los valores teóricos, esta

prueba compara mediante 100 pseudoréplicas el modelo de la especie A contra el área (*background*) donde se encuentra la especie B y viceversa: el modelo de la especie B contra el área donde se encuentra A. A partir de éstos valores se obtienen los percentiles (P, 0.05 y 0.95) contra los que se va a comparar el valor observado; es decir, se convierte en una prueba de dos colas. Esto es posible y biológicamente importante, pues si se acepta la hipótesis alterna, los nichos pueden ser menos similares (si se aproximan a 0) o más similares (si se aproximan a 1) que lo esperado al azar (Warren et al. 2008).

Finalmente, existe la posibilidad de que algunas comparaciones o búsquedas de barreras no puedan realizarse. Esto es debido principalmente a que el conjunto de datos para cada especie es asimétrico (en número de datos o en su localización geográfica) y el programa no puede dividir adecuadamente el conjunto de puntos para formar dos distribuciones comparables con los datos originales (Warren et al. 2008). Al respecto, Glor y Warren (2010) señalan que la prueba *linnear-test* puede ser poco resolutive cuando la distribución de dos especies es más bien alargada (en un costa, por ejemplo) o cuando las distribuciones de dos especies a comparar están separadas por una región amplia que no esté ocupada por alguna de las dos especies.

#### 4.4 Reconstrucción de estados ancestrales

Se realizó una reconstrucción de estados ancestrales de algunos caracteres de las especies estudiadas para investigar si los cambios morfológicos a lo largo de la historia del clado corresponden con las disyunciones geográficas y ambientales encontradas.

La reconstrucción estuvo basada en la propuesta filogenética de Walls (2009), sin embargo no fue posible emplear el mismo árbol para este análisis y el de las búsquedas de barreras debido a que éste último no contaba con largos de ramas. Por ello, se eligió un árbol (de los resultantes del análisis bayesiano de Walls 2009) cuya topología fuera lo más similar posible al que se empleó para el de la búsqueda de barreras.

Se consultó literatura especializada (Burkill 1960, Knuth 1924, McVaugh 1989, Téllez-Valdés y Geeta 2007) y al experto del grupo (O. Téllez-Valdés) para conocer los estados de los siguientes caracteres: 1) número de estambres/estaminodios, 2) inflorescencia (disposición de las flores) y 3) disposición de las anteras. La elección de estos caracteres se basó en dos criterios: ser evolutiva y taxonómicamente informativos y contar con información para la mayoría de las especies analizadas. Se elaboró una matriz de especies/estados de caracteres y se integró al árbol mencionado anteriormente. Todo ello se realizó con ayuda del programa Notepad++ v. 6.6.7 (Don Ho 2011).

El método de reconstrucción empleado fue el de verosimilitud máxima con el modelo de evolución “Mk1” (parámetro de Markov k-state 1) en el que los cambios entre cualquier estado de carácter son igualmente probables. Se eligió este parámetro a pesar de que se tiene una idea general del cambio de los estados de carácter (Téllez-Valdés, com. pers.); sin embargo, no se conoce cuál es la probabilidad de evolución de un estado sobre otro; mismos valores que son necesarios para otro tipo de parámetros (Madison y Madison 2011). De acuerdo con Glor (2008), la matriz se analizó con la herramienta “*Trace character story*” del programa Mesquite 2.75 (Madison y Madison 2011).

La búsqueda se aplicó tanto para el grupo de las especies mexicanas, como para el de las mexicanas, caribeña y sudamericanas. La edición del árbol para excluir estas últimas especies también se realizó con ayuda de Mesquite 2.75.

Según criterios morfológicos de Knuth (1924), *D. pilosiuscula* se ubica en la sección Dematostemon Griseb. compuesta por 43 especies, de las cuales 40 se encuentran en América del Sur (Knuth 1924); mientras que el resto de las especies con las que comparte ancestros en común según la filogenia de Walls (2009) (*D. ulinei*, *D. militaris*, *D. guerrerensis*, *D. galeottiana*, *D. morelosana*, *D. howardiana*, *D. liebmani*, *D. convolvulacea* y *D. gallegosii*) pertenecen a la

sección *Trigonobasis* Uline, ambas del subgénero *Helmia*. Es probable que especies de dos secciones diferentes aparentemente sean hermanas (según el esquema de Walls 2009) debido al muestreo incompleto para obtener la filogenia. Y si bien la reconstrucción de estados ancestrales se basa en la información proporcionada por dicha filogenia, los datos de entrada son caracteres morfológicos; por ello se decidió tomar en cuenta esta información y explorar el resultado al “eliminar” la evidencia de *D. pilosiuscula*; por lo cual se realizaron dos ejercicios preliminares, uno en el que se incluyeron cada uno de los estados de carácter de dicha especie y otro en el que todos fueron codificados como desconocidos (“?”).



## 5. Resultados

### 5.1 Base de datos

Se obtuvo un total de 3043 registros para las 46 especies de *Dioscorea* (Cuadro 1). Algunas cuentan con un gran número de registros mientras que de otras se obtuvieron muy pocos, sin embargo, esto es reflejo en gran medida de la amplitud de su distribución y abundancia en campo, aunque factores como el sesgo de muestreo también podrían influir.

Cuadro 1. Especies de *Dioscorea* incluidas en el estudio y número de registros por cada una

Espece	No. registros
<i>D. berenicea</i> McVaugh	4
<i>D. brachybotrya</i> Poepp.	11
<i>D. composita</i> Hemsl.	420
<i>D. convolvulacea</i> Schltldl. & Cham.	462
<i>D. cyanisticta</i> Donn. Sm.	46
<i>D. densiflora</i> Hemsl.	108
<i>D. fasciculocongesta</i> (V. Sosa & B.G. Schub.) O. Téllez	11
<i>D. floribunda</i> M. Martens & Galeotti	281
<i>D. galeottiana</i> Kunth	155
<i>D. gallegosi</i> Matuda	34
<i>D. gaumeri</i> R. Knuth	37
<i>D. gomez-pompae</i> O. Téllez	24
<i>D. guerrerensis</i> R. Knuth	4
<i>D. guianensis</i> R. Knuth	6
<i>D. igualamontana</i> Matuda	2
<i>D. jaliscana</i> S. Watson	75
<i>D. juxtlahuacensis</i> (O. Téllez & Dávila) Caddick & Wilkin	5
<i>D. howardiana</i> O. Téllez, B.G. Schub. & R. Geeta	40
<i>D. liebmannii</i> Uline	49
<i>D. matagalpensis</i> Uline	153
<i>D. mcvaughii</i> B. G. Schub.	2
<i>D. mesoamericana</i> O. Téllez & A.I. Martínez	7
<i>D. mexicana</i> Scheidw.	82
<i>D. militaris</i> B.L. Rob.	81
<i>D. minima</i> B.L. Rob. & Seaton	38
<i>D. morelosana</i> Matuda	21
<i>D. multinervis</i> Benth.	44
<i>D. oreodoxa</i> B.G. Schub.	2
<i>D. pallens</i> Schltldl.	27

<i>D. palmeri</i> R. Knuth	25
<i>D. pilosiuscula</i> Bertero ex Spreng.	74
<i>D. platycolpota</i> Uline ex B.L. Rob.	15
<i>D. polygonoides</i> Humb. & Bonpl. Ex Willd.	217
<i>D. preslii</i> Steud.	8
<i>D. pringlei</i> B.L. Rob.	6
<i>D. pumicicola</i> Uline	2
<i>D. remotiflora</i> Kunth	191
<i>D. sessiliflora</i> McVaugh	6
<i>D. spiculiflora</i> Hemsl.	182
<i>D. sumiderensis</i> B.G. Schub. & O. Téllez	7
<i>D. taamoidea</i> Griseb.	1
<i>D. tubiperianthia</i> Matuda	7
<i>D. ulinei</i> Greenm. ex R. Knuth	33
<i>D. urceolata</i> Uline	37
TOTAL	3043

## 5.2 Búsqueda de distribuciones disyuntas y barreras geográficas

La aplicación del AEV tuvo como resultado la distinción de disyunciones geográficas tanto entre especies como entre clados, sin embargo, no fue posible asociar todas ellas a un rasgo geológico evidente.

El primer análisis, aquel realizado con todas las especies, mostró 12 disyunciones geográficas (Fig. 4) y tuvo un costo de reconstrucción de 33 unidades. Cinco disyunciones están asociadas a ramas terminales (disyunciones 3, 5, 10, 11 y 12) y siete en nodos internos (disyunciones 1, 2, 4, 6, 7, 8 y 9).

La gran mayoría de estas disyunciones son resultado de la evidente separación espacial (de cientos de kilómetros en muchos casos) de dos o más especies, ya sea entre especies mexicanas o entre éstas y las del Caribe/América del Sur. Por el contrario, algunas otras disyunciones podrían explicarse como resultado de la intervención de un rasgo geológico particular. Ejemplo de éstas son la disyunción entre (*D. urceolata* + *D. tubiperianthia*) y *D. mcvaughii* (Fig. 5A); las primeras se distribuyen principalmente en la Faja Volcánica Transmexicana y la segunda hacia el sureste de Nayarit; por otro lado

está la disyunción de este clado (*D. urceolata* + *D. tubiperiantha* + *D. mcvaughii*) y *D. sumiderensis* (Fig. 5B) donde interviene el Istmo de

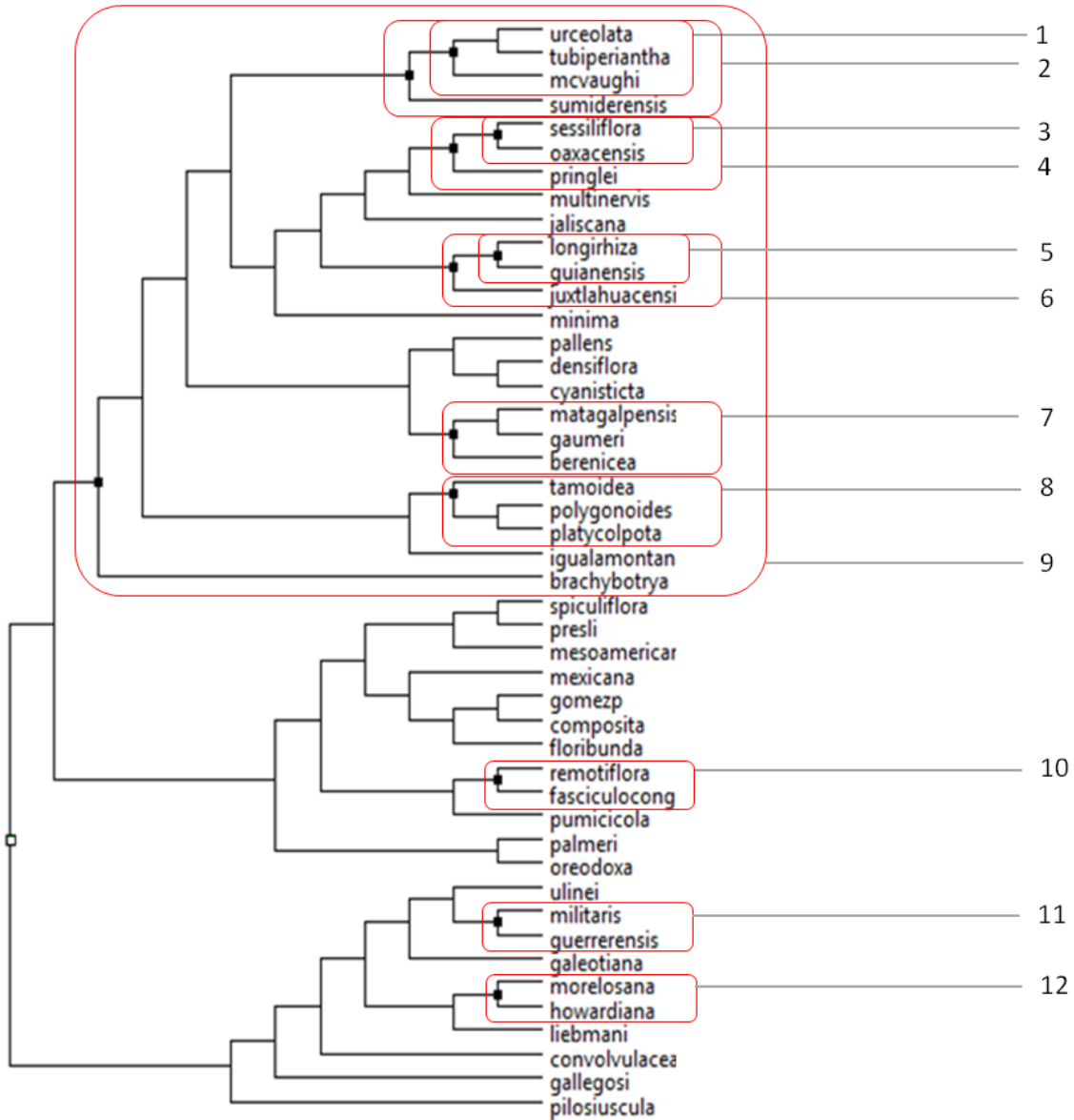


Figura 4. Disyunciones encontradas por el AEV para las especies de México, América Central y del Sur. El costo de reconstrucción fue de 33 unidades.

Tehuantepec; la de *D. morelosana*-*D. howardiana* (Fig. 5C), separadas por algunas provincias de la Sierra Madre del Sur, pues la primera está distribuida en la Depresión del Balsas y la segunda en la planicie costera del Golfo; y por último la de *D. militaris*-*D. guerrerensis* (Fig. 5D), en la que están involucradas la Faja Volcánica Transmexicana/Sierra Madre Occidental, donde se ubica la primera y la Depresión del Balsas, lugar donde se encuentra la segunda; ello indica que también se encuentran en altitudes contrastantes.

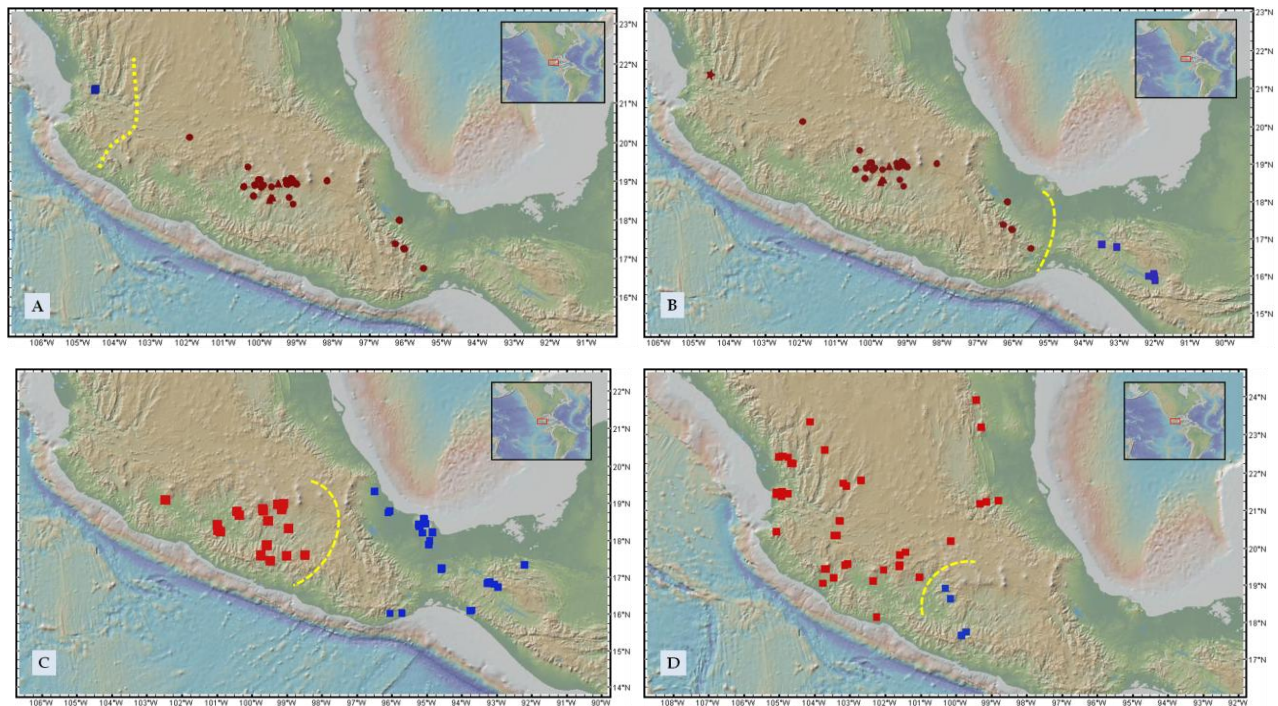


Figura 5. Disyunciones encontradas en el análisis a 1° y posiblemente asociadas a un rasgo geológico particular (las disyunciones están marcadas con la línea punteada amarilla). A) [*D. urceolata*-*D. tubiperianthia*; rojo] y *D. mcvaughii* (azul), B) [*D. urceolata* a *D. mcvaughii*, rojo] y *D. sumiderensis* (azul), C) *D. morelosana* (rojo) y *D. howardiana* (azul), D) *D. militaris* (rojo) y *D. guerrerensis* (azul).

El segundo análisis hizo evidentes 15 disyunciones (Fig. 6) y tuvo un costo de reconstrucción de 26.31 unidades. Nuevamente, cinco disyunciones están asociadas a ramas terminales (disyunciones 3, 10, 11, 13, 14) y diez a nodos internos (disyunciones 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 15).

Ambos análisis mostraron un patrón similar de disyunciones en ramas terminales, excepto entre *D. spiculiflora*-*D. presli* (Fig. 7), que fue recuperada únicamente en el análisis con celdas de 0.25°. Estas especies se distribuyen por un lado en la vertiente del Pacífico (*D. presli*) y por otro en la vertiente del Golfo de México y hasta América Central (*D. spiculiflora*); sin embargo, sus distribuciones convergen en la región del Istmo de Tehuantepec.

Las disyunciones en nodos internos fueron diferentes en ambos análisis debido a la exclusión de las especies fuera de México, sin embargo, las más significativas fueron encontradas en el segundo análisis. A esta resolución se hicieron evidentes dos disyunciones -en clados diferentes- que separan grupos de especies, por un lado aquellas asociadas a la vertiente del Pacífico (*D. urceolata* a *D. minima*, Fig. 8 /*D. remotiflora* a *D. pumicicola*, Fig. 9) y por otro especies relacionadas principalmente con la vertiente del Golfo y/o cuya distribución de algunas de ellas alcanza América Central (*D. pallens* a *D. berenicea*, Fig. 8/ *D. spiculiflora* a *D. floribunda*, Fig. 9). La disyunción entre estos clados también se encuentra entre las regiones del Istmo de Tehuantepec y la Sierra Madre del Sur.

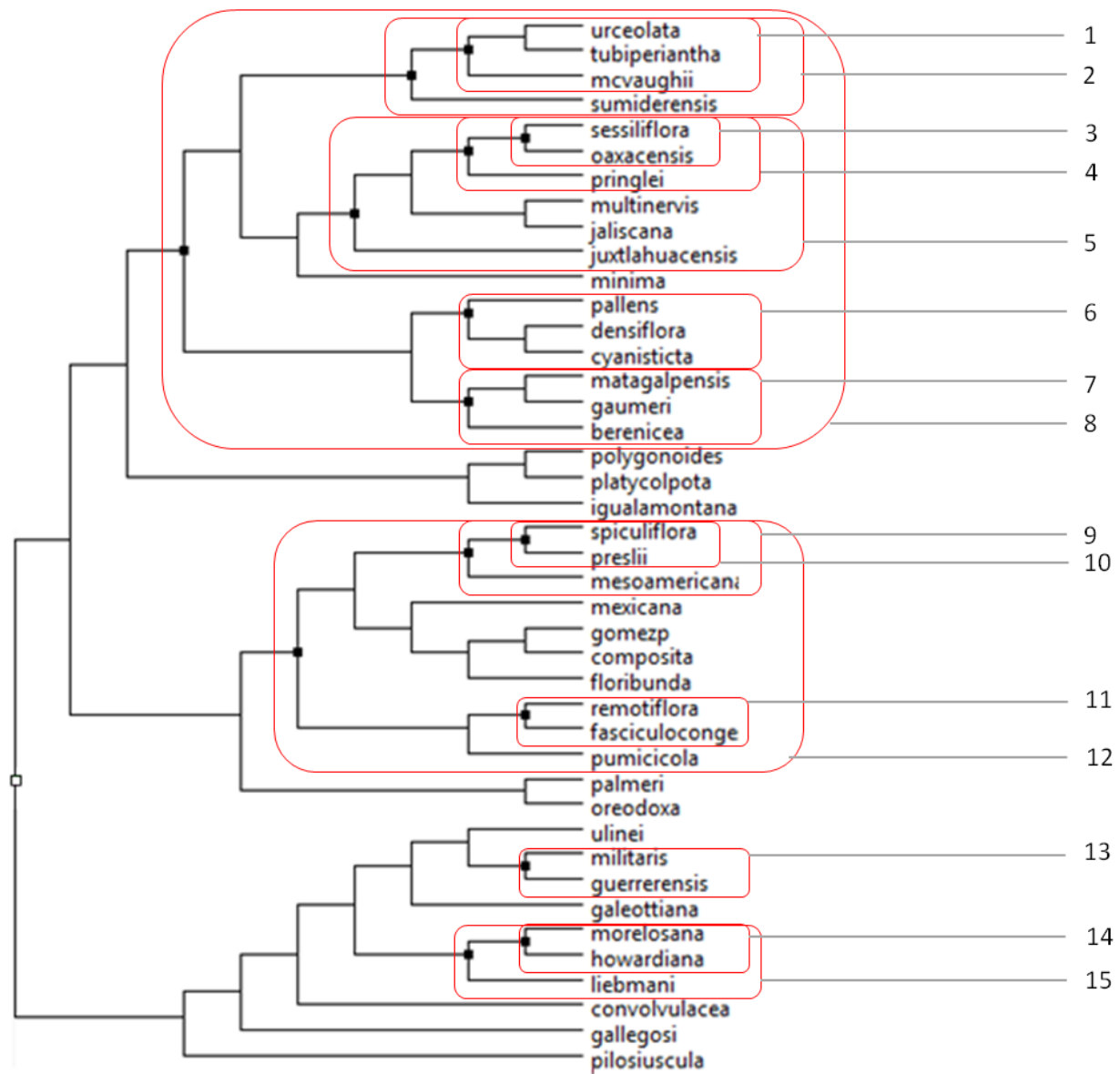


Figura 6. Disyunciones encontradas por el AEV únicamente para las especies de México. El costo de reconstrucción fue de 26.31 unidades.

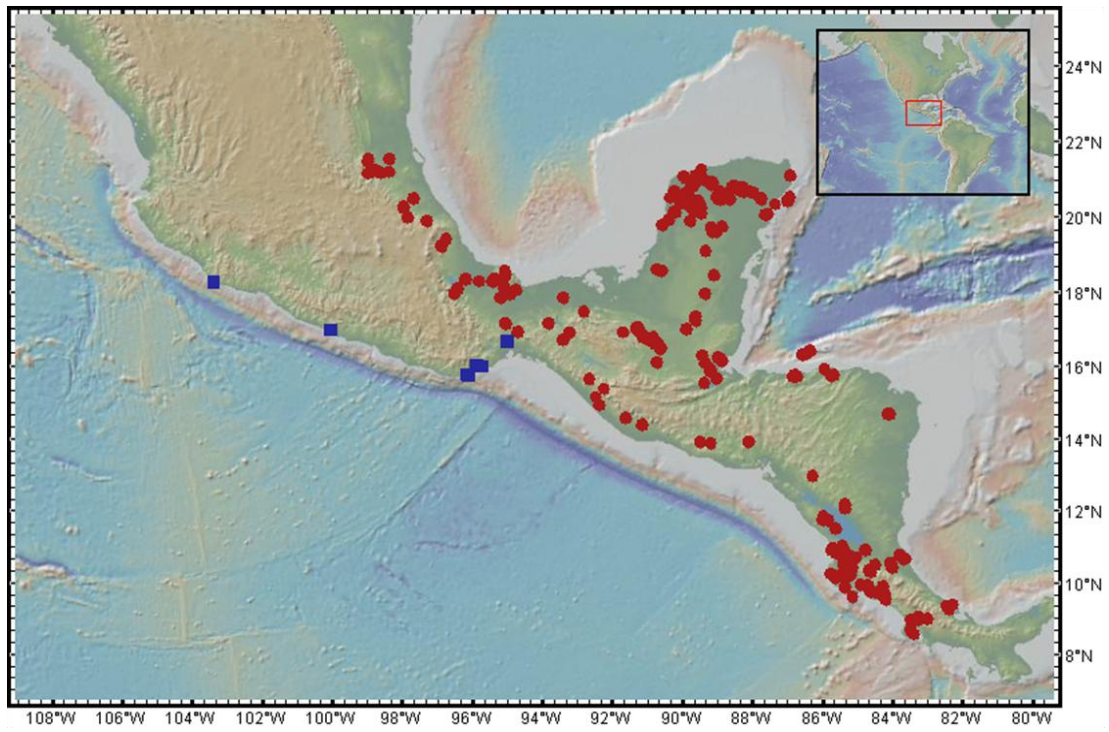


Figura 7. Disyunción entre los clados *D. spiculiflora* (rojo) y *D. presli* (azul)

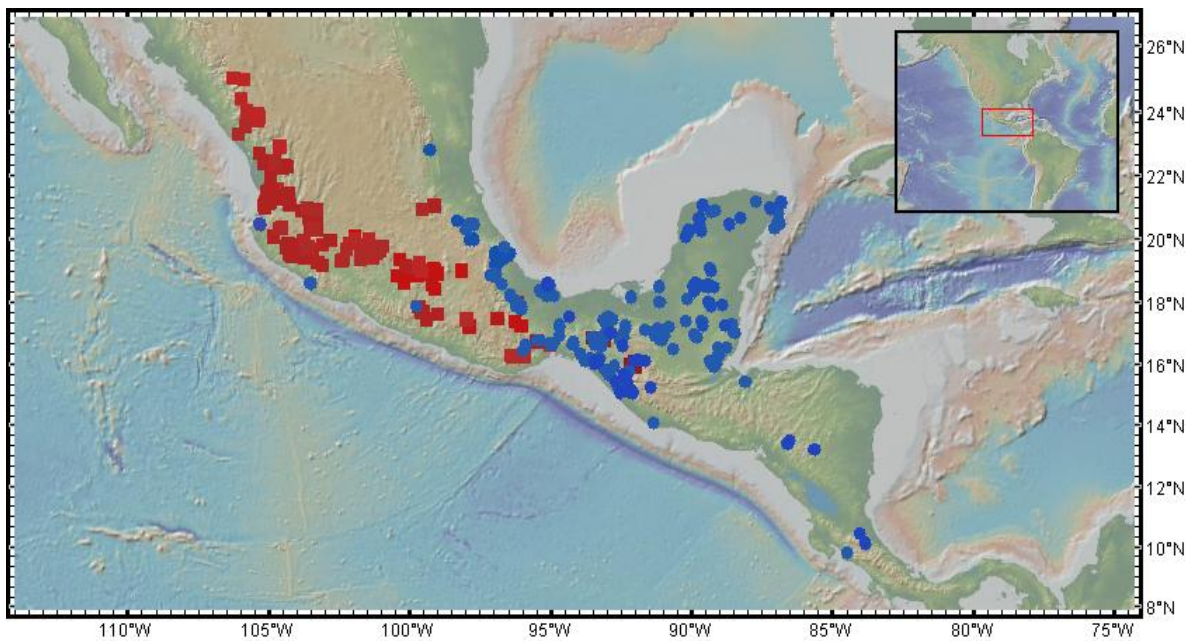


Figura 8. Disyunción entre los clados (*D. urceolata-D. minima*), rojo y (*D. pallens-D. berenicea*), azul.

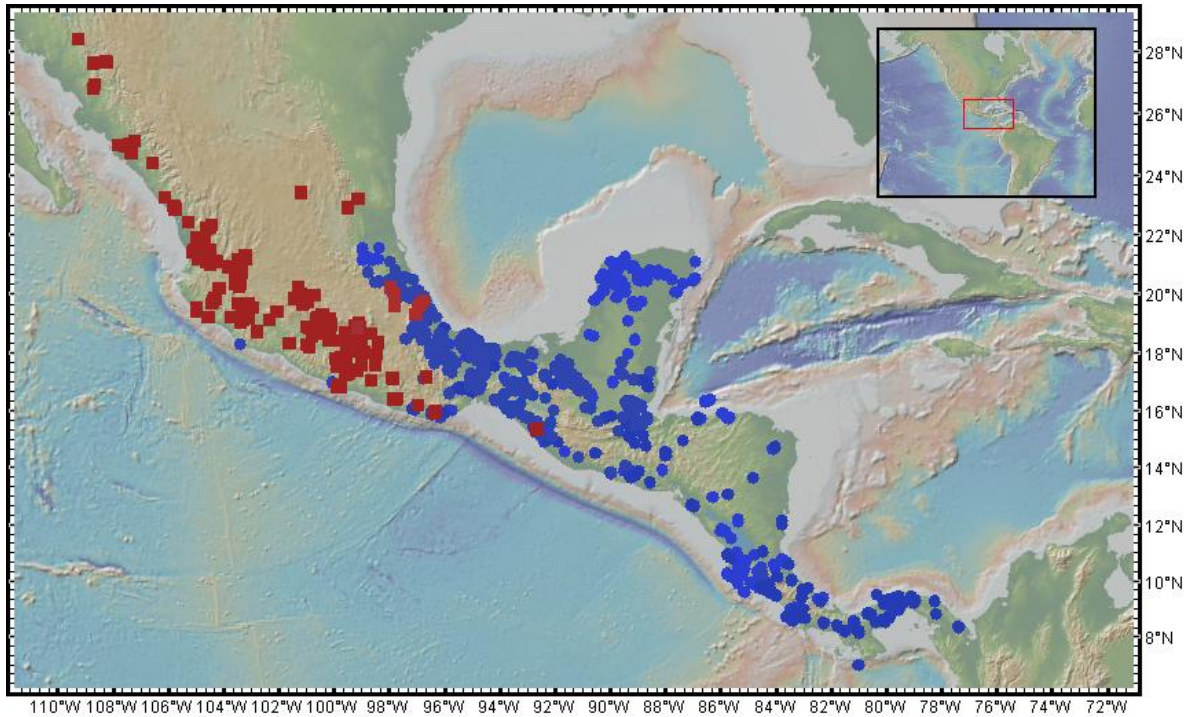


Figura 9. Disyunción entre (*D. remotiflora*-*D. pumicicola*), rojo y (*D. spiculiflora* - *D. floribunda*), azul.

### 5.1 Búsqueda de barreras climáticas

Nueve pares de especies fueron candidatos para la búsqueda de barreras climáticas debido a la cercanía de sus poblaciones (Cuadro 2). Además se aplicó el análisis de similitud de nicho en tales pares de especies debido a que no se detectaron patrones claros de barreras climáticas.

Los resultados de la prueba de similitud para los índices I y D (Cuadros 3 y 4 respectivamente) fueron cualitativamente similares excepto en la comparación entre *D. urceolata* y *D. tubiperianthia* (únicamente en el sentido A vs B), para las cuales el índice I indica que la hipótesis nula se rechaza mientras que el índice D sugiere lo contrario.

El Cuadro 2 muestra los resultados de la búsqueda de barreras climáticas. La prueba *blob-test* mostró que para todas las comparaciones los valores observados son mayores que los teóricos, lo que puede significar que el arreglo



de la distribución del total de los pares de especies es debido al azar o no está influenciada por alguna barrera climática particular. Por otro lado, la prueba *linear-test* encontró diferencias significativas ( $P < 0.01$ ) únicamente entre la distribución de *D. militaris* y *D. guerrerensis*, lo cual sugiere la existencia de una barrera de tipo lineal (Fig. 3A) entre estas dos especies.

Cuadro 2. Pruebas de barreras climáticas o *range-breaking*. Valores teóricos obtenidos con el percentil (P) al 0.05 a excepción del valor marcado con asterisco, en cuyo caso se empleó el P 0.01. El signo “-” indica que esa prueba no pudo llevarse a cabo (ver explicación en la sección 4.3).

	Valores de superposición observados ( <i>Overlap</i> ) I	Pruebas " <i>Range-breaking</i> " I~	
		Linear	Blob
<i>D. urceolata</i> - <i>D. tubiperianthia</i>	0.8305	-	0.4772
<i>D. densiflora</i> - <i>D. cyanisticta</i>	0.7562	-	0.4276
<i>D. matagalpensis</i> - <i>D. gaumeri</i>	0.6733	-	0.4037
<i>D. polygonoides</i> - <i>D. platycolpota</i>	0.748	-	0.3043
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D. presli</i>	0.5835	-	0.2441
<i>D. gomez-pompae</i> - <i>D. composita</i>	0.7126	-	0.5096
<i>D. palmeri</i> - <i>D. oreodoxa</i>	0.3016	-	0.257
<i>D. militaris</i> - <i>D. guerrerensis</i>	0.5366	0.5501*	0.2816
<i>D. morelosana</i> - <i>D. howardiana</i>	0.6392	0.4201	0.4201

Por su parte, el análisis de similitud o background (Cuadros 3 y 4) demostró que los modelos de algunas especies son menos similares al área de distribución de su especie hermana (x-), es decir las características climáticas de las áreas donde se distribuyen ambas especies son lo suficientemente distintas como para que una especie *no pueda distribuirse* en el área donde se encuentra la especie hermana. El ejemplo más claro lo representan *D. gaumeri* y *D. matagalpensis*, para las que la prueba de similitud sugiere que el MDP de una no es similar al área de distribución de la otra.

Otro ejemplo interesante lo constituyen pares de especies donde una de ellas muestra que su MDP es menos similar que lo esperado al azar

(comparación A vs. B, p.e.), pero en la comparación inversa (comparación B vs A, p.e.), la prueba *background* indica que el MDP la especie hermana es más similar al área de donde se distribuye la primera (mostrado en los Cuadros 3 y 4 como “x+”).

En pocos casos (*D. palmeri*-*D. oreodoxa*, *D. remotiflora* vs. área de distribución de *D. fasciculocongesta*) se aceptó la hipótesis nula, la cual sugiere que no existen diferencias entre los modelos y áreas de distribución de las especies implicadas.

Finalmente, cabe resaltar que no se pudo realizar la comparación de tres pares de especies (*D. polygonoides* - *D. platycolpota*, *D. gomez-pompa* - *D. composita*, *D. morelosana* - *D. howardiana*).

Cuadro 3. Prueba de similitud o *background test*. Valores percentiles (P) al 0.05/0.95. El símbolo “x” significa que la hipótesis nula (HN) se rechaza y “✓” significa que ésta se acepta. El signo “-” significa que el modelo de distribución de una especie es *menos similar* al área de distribución de la otra especie de lo que se podría esperar según el azar, mientras que “+” significa que el modelo de una especie es *más similar* al área de distribución de la otra especie de lo que podría esperarse según el azar.

A	B	Valores de superposición observados ( <i>Overlap</i> ) I	Prueba de similitud ( <i>Background test</i> ) I~					
			A vs B		HN	B vs A		HN
			0.05	0.95		0.05	0.95	
<i>D. urceolata</i> - <i>D. tubiperianthia</i>		0.8305	0.8356	0.8986	x/-	0.6696	0.8042	x/+
<i>D. densiflora</i> - <i>D. cyanisticta</i>		0.7562	0.6123	0.6998	x/+	0.5574	0.6137	x/+
<i>D. matagalpensis</i> - <i>D. gaumeri</i>		0.6733	0.8031	0.8477	x/-	0.8073	0.8599	x/-
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D. presli</i>		0.5835	0.0785	0.1090	x/+	0.2189	0.2914	x/+
<i>D. palmeri</i> - <i>D. oreodoxa</i>		0.3016	0.0792	0.4265	✓	0.2526	0.3663	✓
<i>D. militaris</i> - <i>D. guerrerensis</i>		0.5366	0.2305	0.4751	x/-	0.6366	0.7320	x/+
<i>D. fasciculocongesta</i> - <i>D. remotiflora</i>		0.2570	0.1909	0.2371	x/+	0.2305	0.4127	✓

Cuadro 4. Prueba de similitud o background test. Valores percentiles (P) al 0.05/0.95. El símbolo “×” significa que la hipótesis nula (HN) se rechaza y “✓” significa que ésta se acepta. El signo “-” significa que el modelo de distribución de una especie es menos similar al área de distribución de la otra especie de lo que se podría esperar según el azar, mientras que “+” significa que el modelo de una especie es más similar al área de distribución de la otra especie de lo que podría esperarse según el azar.

A	B	Valores de superposición observados ( <i>Overlap</i> ) D	Prueba de similitud ( <i>Background test</i> ) D~					
			A vs B			B vs A		
			0.05	0.95	HN	0.05	0.95	HN
<i>D. urceolata</i> - <i>D. tubiperianthia</i>		0.6133	0.5719	0.6636	✓	0.4153	0.5697	×/+
<i>D. densiflora</i> - <i>D. cyanisticta</i>		0.4659	0.3248	0.4142	×/+	0.3061	0.3558	×/+
<i>D. matagalpensis</i> - <i>D. gaumeri</i>		0.4308	0.5878	0.6407	×/-	0.5746	0.6561	×/-
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D. presli</i>		0.4887	0.0785	0.1090	×/+	0.2463	0.4239	×/+
<i>D. palmeri</i> - <i>D. oreodoxa</i>		0.1076	0.0758	0.1247	✓	0.0133	0.1697	✓
<i>D. militaris</i> - <i>D. guerrerensis</i>		0.2502	0.3178	0.4050	×/-	0.0638	0.1944	×/+
<i>D. fasciculocongesta</i> - <i>D. remotiflora</i>		0.1019	0.0652	0.0932	×/+	0.0930	0.1921	✓

## 5.2 Reconstrucción de estados ancestrales

Los resultados de la reconstrucción de estados ancestrales sólo se diferenciaron por la exclusión de las especies de América Central y del Sur, por lo que se describirán y posteriormente se discutirán los resultados obtenidos con el árbol de las especies mexicanas.

Los caracteres más informativos del análisis fueron el número de estambres/estaminodios (carácter 1) y la disposición de las anteras (carácter 3). Por otro lado, no fue posible establecer una clara asociación entre las

disyunciones geográficas y los cambios de estado de carácter. Únicamente se encontró coincidencia entre una disyunción y el cambio de estados del carácter 1 (Fig. 10) “número de estambres/estaminodios”. Este cambio puede estar parcialmente asociado con la separación entre el grupo de especies que se distribuyen hacia el Golfo de México y/o América central, que presentan el estado “3 estambres/3 estaminodios” y las que se encuentran en la vertiente del Pacífico, caracterizadas mayoritariamente por la presencia del estado de carácter “3 estambres” (Ver Fig. 6, disyunción 8). En este caso, la reconstrucción indicó como estado ancestral más probable el estado “3 estambres/3 estaminodios” (probabilidad proporcional 0.5955).

Por otro lado, respecto a la disposición de las anteras (carácter 3), en primera instancia se observó que cada uno de los tres clados principales estuvo caracterizado de manera general por un estado de carácter (Fig. 11): de izquierda a derecha, el primer grupo presentó en su mayoría anteras antrorsas, el segundo grupo anteras extrorsas y el tercero, anteras introrsas. La reconstrucción con los caracteres originales de *D. pilosiuscula* mostró que el estado ancestral basal del grupo pudo haber sido anteras extrorsas (probabilidad proporcional de 0.4629), mientras la reconstrucción con los caracteres de esta especie marcados como inciertos (?) indicó que el estado ancestral pudo haber sido anteras introrsas (probabilidad proporcional de 0.3996). Este cambio de estados de carácter no está relacionado con ninguna de las disyunciones geográficas reconocidas anteriormente.

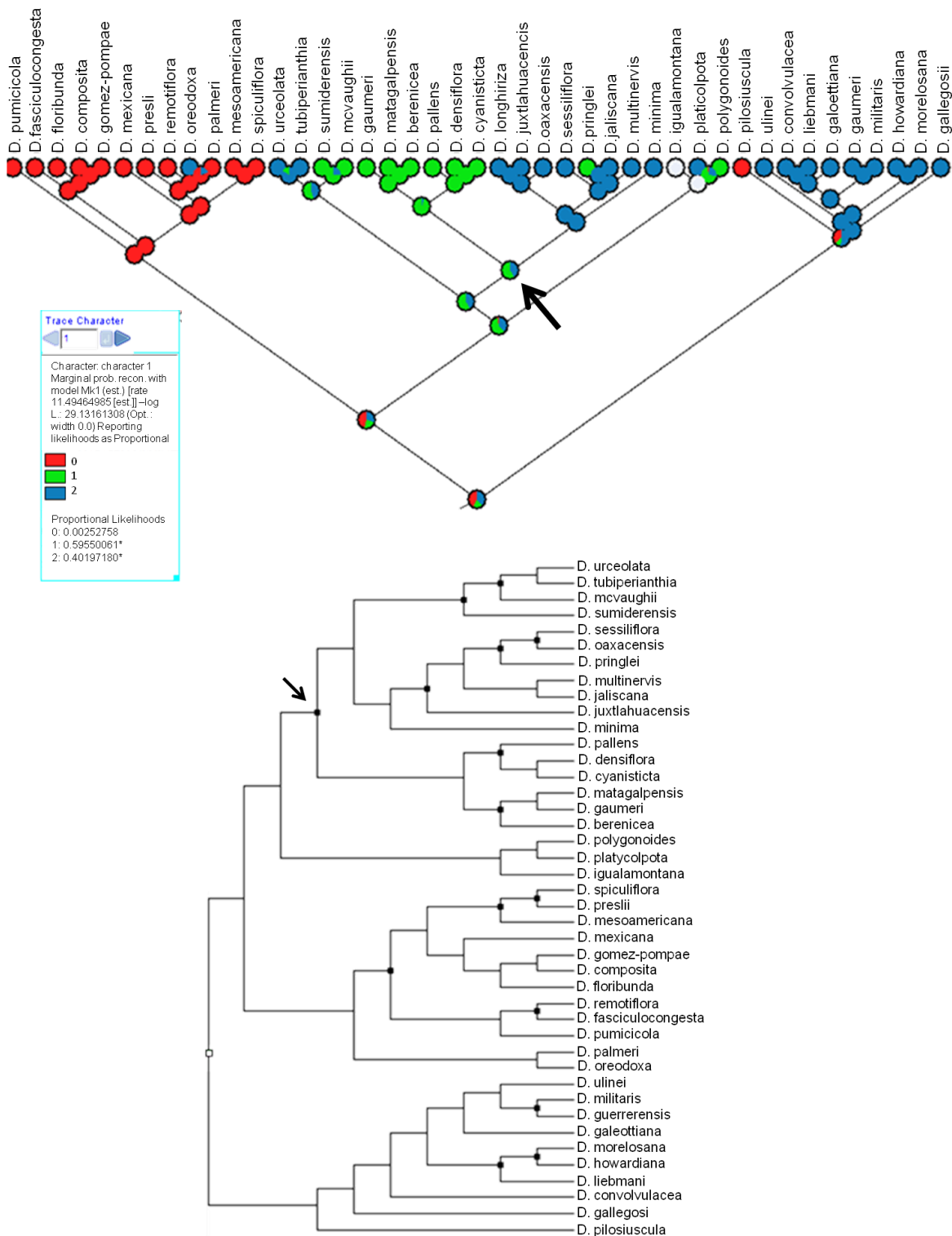


Figura 10. Reconstrucción de estados ancestrales del carácter 1 “Número de estambres” (estados de carácter: 0- 6 estambres, 1- 3 estambres/3 estaminodios, 2- 3 estambres). El cambio de estados señalado en la reconstrucción podría corresponder a la disyunción 8 (Ver Figura 5) indicada con la pequeña flecha negra.

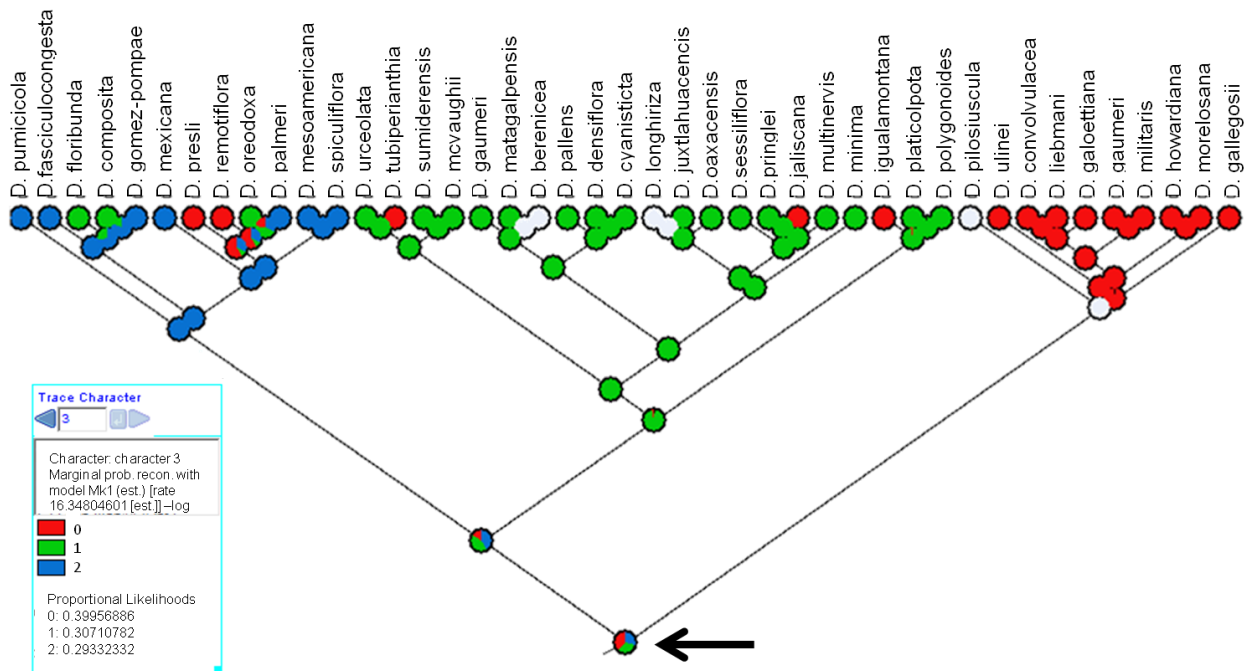


Figura 11. Reconstrucción de estados ancestrales del carácter 3 “Disposición de las anteras” (estados de carácter: 0- introrsas, 1- extrorsas, 2- antrorsas).

## 6 Discusión

Se encontró evidencia tanto de disyunciones geográficas como de diferencias ambientales posiblemente asociadas a barreras que limitan la distribución de las especies de *Dioscorea*. En última instancia, ello significaría que una parte de la diversidad de este grupo en México puede ser explicada por la intervención de tales barreras. Por otro lado, la información proporcionada por el análisis de caracteres morfológicos permitió el reconocimiento de un estado ancestral y su cambio asociado con una de las barreras encontradas por el AEV y se identificó un cambio interesante hacia la base del cladograma.

No hay duda de que los patrones de distribución actual de las especies son resultado de factores históricos y ecológicos (Sotuyo et al. 2007) y como parte de ellos, las barreras juegan un papel importante (Hovenkamp 1997, 2001, Glor y Warren 2010, Arias 2011, Arias et al. 2011).

En México, diversos rasgos geomorfológicos han sido reconocidos por actuar como barreras promoviendo el aislamiento geográfico y la diversificación (Flores-Villela y Gerez 1992, Cevallos-Ferríz y González-Torres 2005, Espinosa et al. 2008, Bryson et al. 2011, Luna-Vega et al. 2013). Basta recordar que la evolución de dichos rasgos en el territorio mexicano ha tenido como resultado una gran diversidad y complejidad de formas del relieve (Cevallos-Ferríz y González-Torres 2005, INEGI 2008).

Algunas de las barreras asociadas con las disyunciones en ciertas especies y clados de *Dioscorea* también fueron promotoras de la disyunción y/o diversificación de otros grupos. Entre éstas están la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) y Depresión del Río Balsas (DRB), que se encontraron relacionadas con la disyunción entre *D. militaris* y *D. guerrerensis* (Fig. 5D). Ruiz-Sánchez y Specht (2013) encontraron que la FVT promovió el aislamiento y formación de diferentes haplogrupos en la especie *Nolina parviflora*. Becerra (2005) relacionó el levantamiento de la Sierra Madre Occidental (SMOc) y la FVT con la expansión del bosque tropical caducifolio (derivado de la sombra

orográfica), lo que a su vez favoreció la diversificación del género *Bursera* (Burseraceae). Por su parte, Sotuyo et al. (2007, 2010) asociaron las condiciones geomorfológicas en la DRB con el aislamiento y diversificación del complejo *Caesalpinia hintonii* (Leguminosae). Finalmente, esta región también ha sido reconocida como área de endemismo de distintos grupos (Morrone 2004, Sosa y De-Nova 2012) siendo *Bursera* uno de los más característicos (Becerra 2005, Espinosa et al. 2006).

La disyunción entre (*D. urceolata*-*D. tubiperianthia*) y *D. mcvaughii* (Fig. 5A) pudo estar causada por la actividad volcánica ocurrida en el área que separa el Bloque de Jalisco y la SMOc, ocurrida durante el Plioceno tardío y principios del Cuaternario (Ferrari et al. 1999). Ello tuvo como resultado la formación de diferentes estratovolcanes como el de San Juan, Tepetitlic, Ceboruco y Tequila (Ferrari et al. 1999) así como diversos valles entre los que están el de Tepic, Compostela, San Pedro Lagunillas y Santa María del Oro (Vázquez 2004). *D. mcvaughii*, que es endémica a esta última zona, pudo haberse originado luego de la separación propiciada por la actividad volcánica.

En el caso de *D. morelosana* y *D. howardiana* (Fig. 5C) no se pudo determinar con precisión qué estructura geomorfológica pudo haber actuado como barrera geográfica. Ambas especies se encuentran separadas por una gran porción de la Sierra Madre del Sur (SMS), la cual a su vez está compuesta de diferentes subprovincias e infraprovincias (Ferrusquía-Villafranca 1993). Mientras que la distribución de *D. morelosana* tiene como límite oriental la región Mixteca alta, que forma parte de las Montañas y Sierras Mixteco-Zapotecas (Ferrusquía-Villafranca 1993); la distribución de *D. howardiana* en la vertiente del Pacífico está delimitada por las Sierras de Miahuatlán. Por otro lado, la disyunción (y especiación) también pudo haberse promovido por la diferencia altitudinal, lo que se reflejaría en ambientes contrastantes. Y si bien, esto último no pudo ser corroborado por la prueba de similitud de nichos realizada para otros pares de especies, Téllez-Valdés (com. pers.) indica que las



selvas bajas en las que se distribuyen ambas especies tienen características climáticas específicas en cada caso.

Por otro lado, es sumamente interesante el caso de aquellas especies y clados que se distribuyen por un lado hacia la vertiente del Pacífico y por el otro hacia la del Golfo de México (Fig. 7, 8 y 9), pues este patrón coincide con una porción de lo que Morrone y Márquez (2003) y Morrone (2005) reconocen como el componente Neotropical de las especies presentes en el territorio mexicano. Este componente está representado por un trazo generalizado que se extiende desde América del Sur, a lo largo de América central y llega a México, en donde se bifurca entre la región del Istmo de Tehuantepec (IT, según el diagrama de Contreras-Medina y Eliosa-León 2001 y Morrone 2005) y las proximidades de la SMS (de acuerdo al esquema de Morrone y Márquez 2003). Marshall y Liebherr (2000), García-Trejo y Navarro (2004) y González et al. (2011) reconocen que el área localizada entre la SMS y el IT es una barrera importante, pues son tierras bajas que durante algunos periodos de la historia del territorio mexicano constituyeron hábitats marinos y actualmente poseen características ambientales muy distintas a las áreas montañosas de las que están rodeadas.

Todo lo anterior confirma que los grandes eventos orogénicos (formación de la FVT o la SMS) y erosivos (como la formación de cuencas de ríos) también influyeron de algún modo en la distribución y especiación de *Dioscorea* en México.

Los modos geográfico (barreras geográficas) y ecológico (intervención del ambiente) de diversificación no son excluyentes, sino complementarios (Graham et al. 2004, Sotuyo et al. 2007, Nakazato et al. 2010). En el caso de *Dioscorea*, una divergencia geográfica pudo haber iniciado la separación espacial y el cambio de ambiente la reforzó, promoviendo la diversificación. Este pudo haber sido el escenario para la divergencia entre *D. guerrerensis* y *D. militaris*. Ambas especies están separadas por la DRB, la FVT y parte de la SMOc, pero también se encontró que, además de estar separadas por una barrera climática de tipo

lineal (ver Cuadro 2), el nicho ambiental de *D. militaris* es menos similar al área de distribución de *D. guerrerensis*, no ocurriendo lo contrario (ver Cuadro 3).

Un caso similar, en el que pudieran haber actuado los dos tipos de barreras, es el de linajes de *Aphelocoma ultramarina* (Corvidae), un ave distribuida en las tierras altas de los principales sistemas montañosos de México. McCormak et al. (2008) proponen que el papel de dichos rasgos geológicos es reforzar el aislamiento, pues los linajes muestran indicios primarios de divergencia ecológica e incluso radiación adaptativa, tanto en el aspecto morfológico (longitud del pico) como en el ecológico (los nichos climáticos difieren significativamente y las diferencias en el pico indican adaptación a ambientes locales). Los autores sugieren también el efecto de las glaciaciones durante el Pleistoceno, pero no lo confirman debido a ambigüedades en los marcadores moleculares.

Respecto a la divergencia del nicho en un sólo sentido se ha sugerido que puede ser indicio de divergencia por especialización (Knouft et al. 2006) o selección de hábitat (Warren et al. 2008) resultado de la exposición a ambientes contrastantes adyacentes en los que pueden actuar fuerzas de selección que promueven la adaptación y en última instancia el aislamiento reproductivo (Orr y Smith 1998). Anacker y Strauss (2014) consideran este caso, especiación ecológica/simpátrica, como un subtipo de especiación de lo que ellos llaman *budding speciation* (especiación tipo brote), en la que el área de distribución de una especie es adyacente o se encuentra dentro de la distribución de otra, la cual se presume puede ser la población ancestral.

Por otro lado, el hecho de mostrar que ambas especies tienen un nicho más similar que lo esperado al azar (*D. densiflora*-*D. cyanisticta* o *D. spiculiflora*-*D. palmeri*) indica conservadurismo del nicho climático persistente (Wiens 2004a, Glor y Warren 2010). Ello significaría que la diversificación no se dio en el eje climático y que otras presiones de selección actuaron para promover la diversificación. De hecho, Anacker y Strauss (2014) señalan que algunos de los

principales promotores de la diversificación de plantas endémicas de la Provincia Florística de California fueron el tipo de hábitat, tipo de suelo, diferenciación en la forma de vida, entre otros.

Hasta este punto es importante resaltar una diferencia importante: las barreras geográficas que se asociaron a las disyunciones en la distribución de *Dioscorea* han sido reconocidas como promotoras de la diversificación en otros grupos, mientras que las barreras ambientales no. Pyron y Burbrink (2010) señalan que las barreras geográficas están asociados a rasgos bien definidos, mientras que las barreras climáticas tienden a ser más oscilantes o se presentan en forma de gradientes, lo que favorece que estas últimas sean más bien una limitante especie-específico; de este modo, si existe algún patrón de divergencia es más probable que sea debido a una barrera geográfica que a una ambiental.

Respecto a la relación entre modos de especiación y cambios morfológicos, se ha propuesto que es más probable que poblaciones alopátridas lleguen a conformar especies distintas cuando hay adaptaciones que les permiten subsistir en el nuevo ambiente (Templeton 1981). En el caso contrario, se ha sugerido que la evolución adaptativa es resultado principalmente de especiación peripátrida (que involucra eventos como el aislamiento periférico), mientras que en la vicarianza los cambios fenotípicos no son relevantes (Bentley et al 2014). Finalmente existe también la posibilidad de que ciertos caracteres se hayan fijado simplemente por deriva génica (Charlesworth y Charlesworth 2010) luego de la disminución del número poblacional resultada del proceso vicariante.

No se sabe si el estado de carácter “3 estambres” (del carácter 1), asociado con la disyunción Golfo de México-vertiente del Pacífico, sea adaptativo o se haya generado como resultado de algún proceso relacionado con la deriva génica, pero podría ser un estado de carácter igualmente eficiente que su antecesor “3 estambres/3 estaminodios”. En última instancia, la pérdida de los estaminodios, que son estructuras estériles homólogas de los estambres

(Dahlgren et al 1985), podría no haber afectado la producción de polen de los estambres restantes (Téllez-Valdés, com. pers.).

El caso de la disposición de las anteras (carácter 3) es diferente. Los cambios más significativos en este carácter se localizaron hacia la base del cladograma, así las divergencias posteriores forman tres grandes grupos (Fig. 11). La reconstrucción en la que los caracteres de *D. pilosiuscula* fueron marcados como inciertos y que muestra al estado ancestral basal como “anteras introrsas” resultó más interesante e informativa que la otra. La primera división, que separa el grupo que presenta anteras introrsas de los otros dos grupos, no está asociada con ninguna disyunción geográfica, sin embargo puede significar ya sea un cambio morfológico debido a la exposición a nuevos ambientes o por el contrario, que el mismo cambio en la morfología influyó en la diversificación. De ser así, esto coincide con la propuesta de que ciertos cambios están relacionados con eventos de diversificación (evolución cladogenética, Magnuson-Ford y Otto 2012). Como ejemplo, se sabe que el cambio de ciertos caracteres ecológicos de primates, como el tipo de hábitat, están asociados con radiaciones o eventos importantes de divergencia adaptativa (Magnuson-Ford y Otto 2012).

El estado ancestral “anteras introrsas” podría relacionarse con la propuesta de Burkill (1960) de un ancestro hermafrodita y con posible autopolinización que derivó posteriormente en especies dioicas con anteras extrorsas o antrorsas y fertilización cruzada mediada por insectos de pequeña talla. Este sistema de apareamiento (*mating system*) puede constituir una ventaja al prevenir o disminuir las frecuencias de homocigosis recesiva (ocasionalmente deletérea), tasas de mortalidad y en general la aparición de depresión por endogamia (Charlesworth 2006).

## 7 Perspectivas

El presente trabajo encontró limitaciones tanto teóricas como metodológicas. En primer lugar, la búsqueda de barreras geográficas y ecológicas constituye tan

sólo una parte del estudio de la especiación y prueba de ello es que a pesar de los resultados obtenidos, aún no están completamente resueltas las causas de la diversidad de *Dioscorea* en México. En primer lugar es necesario llevar a cabo otros análisis con información referente a aspectos edafológicos, fenológico, de interacciones, entre otros, para saber si tuvieron influencia en la diversificación (Anacker y Strauss 2014).

También existen problemas inherentes a la información geográfica analizada. Aunque el AEV permite la identificación de barreras, si algún par de especies fue resultado de un evento vicariante pero después experimentó un contacto secundario, el AEV no podrá reconocer nunca este hecho, puesto que las barreras se infieren a partir de las disyunciones (Arias 2011, Arias et al 2011). Adicionalmente, el arreglo de la distribución de muchas especies no permitió al programa ENMTools aplicar la totalidad de las pruebas debido a que trabaja mediante pseudorélicas que se basan en la información proporcionada (Glor y Warren 2010).

Respecto a relación entre las disyunciones y las barreras, es difícil establecer una asociación estrecha entre las disyunciones observadas y las barreras propuestas, puesto que no se tiene certeza de que el surgimiento y establecimiento de dichos rasgos geomorfológicos haya causado verdaderamente la disyunción de los taxones (es decir, por vicarianza y no dispersión). Una manera de comparar esta asociación es corroborar la fecha aproximada de la separación de los taxones con la del surgimiento y/o auge de lo que se considera como barrera, tal como lo proponen Lemmon et al. (2007). Lamentablemente, hasta el momento no se cuenta con una filogenia que indique las edades de divergencia de los distintos linajes de *Dioscorea*, lo que dificulta la búsqueda.

En este sentido, se necesita una filogenia más robusta sobre el grupo que incluya un mayor número de especies, tanto mexicanas como de especies de América Central y América del Sur. A la par, es necesario incluir bases de datos

que representen lo más cercanamente la distribución conocida de cada una de las especies, lo que permitirá tener una mejor idea de la historia biogeográfica del grupo en esta área.

## 8 Conclusiones

Se encontraron barreras geográficas y ecológicas tanto entre especies hermanas como hacia el interior de los clados. Las barreras geográficas coinciden con eventos a gran escala, como orogenias y cuencas de ríos que también afectaron la distribución y/o especiación de otras especies, por lo que se confirma que estos eventos geológicos también influyeron en la diversificación de *Dioscorea* en México. Las barreras ecológicas, por otro lado, parecen ser eventos particulares a la distribución del género.

La reconstrucción de estados ancestrales permitió reconocer sólo dos cambios importantes, uno de ellos (del estado de caracter “3 estambres/3 estaminodios” a “3 estambres”) fue asociado con una barrera geográfica (disyunción Golfo de México-vertiente del Pacífico), mientras que el otro (del estado de caracter “anteras introrsas” a “anteras extorsas” o “anteras antrorsas”) no coincidió con ninguna barrera pero parece ser un cambio filogenéticamente importante.

El presente trabajo constituye el primer estudio acerca de la influencia de la fisiografía del país así como ciertas características ambientales en la diversificación de *Dioscorea*. Sin embargo, es necesario un análisis más detallado acerca de otros que pudieran haber generado la gran diversidad de especies que se encuentran actualmente en el país.

## Referencias

- Anacker BL and SY Strauss. 2014. The geography and ecology of plant speciation: range overlap and niche divergence in sister species. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20132980. DOI 10.1098/rspb.2013.2980
- Arias JS. 2010. VIP: Vicariance Inference Program. Program, code and documentation < <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/vip/>> (Consultado y descargado Marzo de 2013).
- Arias JS. 2011. A primer in phylogenetic biogeography using the spatial analysis of vicariance. <<http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/vip/primer.pdf>> (Consultado y descargado Marzo de 2013)
- Arias JS, CA Szumik and PA Goloboff. 2011. Spatial analysis of vicariance: a method for using direct geographical information in historical biogeography. *Cladistics* 27: 617-628.
- Barraclough TG and AP Vogler. 2000. Detecting the geographical pattern of speciation from species-level phylogenies. *The American Naturalist* 155(4): 419-434.
- Barraclough TG, AP Vogler and PH Harvey. 1998. Revealing factors that promote speciation. *Philosophical transactions of the Royal Society B* 353: 241-249.
- Barraclough TG and S Nee. 2001. Phylogenetics and speciation. *Trends in ecology and evolution* 16(7): 391-399.
- Becerra JX. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(31): 10919-10923.
- Bentley J, GA Verboom and NG Bergh. 2014. Erosive processes after tectonic uplift stimulate vicariant and adaptive speciation: evolution in Afrotemperate-endemic paper daisy genus. *BMC Evolutionary biology* 14(27): 1-15.
- Bird CE, I Fernandez-Silva, DJ Skillings and RJ Toonen. 2012. Sympatric speciation in the Post “Modern Synthesis” Era of evolutionary biology. *Evolutionary Biology* 39(2): 158-180.
- Bradshaw CJA, BW Brook, S Delean, DA Fordham, S Herrando-Pérez, F Cassey, R Early, CH Sekercioglu and M Araújo. 2014. Prediction of contraction and expansion of area of occupancy for British birds. *Proceedings of the Royal Society B* 281(1786). DOI 10.198/rspb.2014.0744.

- Bryson RW Jr, UO García-Vázquez and BR Riddle. 2011. Phylogeography of Middle American gophersnakes: mixed responses to biogeographical barriers across the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* 38: 1570-1584.
- Bryson RW Jr, UO García-Vázquez and BR Riddle. 2012. Relative roles of Neogene vicariance and Quaternary climate change on the historical diversification of bunchgrass lizards (*Sceloporus scalaris* group) in México. *Molecular phylogenetics and Evolution* 62:447-457.
- Butlin RK, J Galindo and J Grahame. 2008. Sympatric, parapatric or allopatric: the most important way to classify speciation? *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 2997-3007.
- Burbrink FT, H Yao, M Ingrasci, RW Bryson Jr and TJ Guiher. 2011. Speciation at the Mogollon Rim in the Arizona Mountain Kingsnake. *Molecular phylogenetics and evolution* 60: 445-454.
- Burkill, IH. 1960. The organography and evolution on Dioscoreaceae, the family of the yams. *Journal of the Linnean Society (Botany)* 56 (367): 319-412.
- Cevallos-Ferriz SRS and E González-Torres. 2005. Geological settings and phytobiodiversity in Mexico. IN: Vega F, TG Nyborg, MC Perrilliat, M Montellano-Ballesteros, SRS Cevallos-Ferriz and S Quiroz-Barroso (eds.). *Studies on Mexican Paleontology*. Springer-Verlag. Dordrecht. P. 1-18.
- Charlesworth S and D Charlesworth. 2010. *Elements of evolutionary genetics*. Roberts and Company Publishers. Colorado. P. 195-244.
- Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. *Current biology* 16: R726-R735.
- Chesser RT and RM Zink. 1994. Modes of speciation in birds: a test of Lynch's method. *Evolution* 48:490-497.
- Contreras-Medina R, H Eliosa-León. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. EN: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: conceptos, teorías, métodos y aplicaciones*, J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F. P. 197-211.
- Contreras-Medina R, I Luna V and JJ Morrone. 2007. Application of parsimony analysis of endemism to Mexican gymnosperm distributions: grid-cells,



biogeographical provinces and track analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 405-417.

Cortés-Ortiz L, E Bermingham, C Rico, E Rodríguez-Luna and M Ruiz-García. 2003. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Allouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26 (1): 64-81.

Couvreur TLP, H Porter-Morgan, JJ Wieringa and LW Chatrou. 2011. Little ecological divergence associated with speciation in two African rain forest tree genera. *BMC Evolutionary biology* 11: 1-19.

Coyne JA and HA Orr. 2004. Speciation. Sinauer Association. Sunderland, Massachusetts.

Cracraft J. 1985. Biological differentiation and its causes. *Annals of Missouri Botanical Garden* 72: 794-822.

Cressey RF, B Collette and J Russo. 1983. Copepods and scombrid fishes. A study in host-parasity relationships. *Fishery Bulletin*. 81: 227-265.

Dahlgren RMT, HT Clifford and PF Yeo. 1985. The families of the monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Germany. 519 pp.

Dieckmann U, D Tautz, M Dobeli, JAJ Metz. 2004. Epilogue. IN Dieckmann U, D Tautz, M Dobeli, JAJ Metz. (eds.) Adaptive speciation. Cambridge University Press. Cambridge.

Don Ho. 2011. Notepad++ v.6.6.7 < <http://notepad-plus-plus.org/>> (Consultado y descargado en Junio de 2014, última actualización Agosto de 2014).

Espinosa D, J Llorente and JJ Morrone. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography* 33: 1945-1958.

Espinosa D, S Ocegueda Cruz, C Aguilar Zúñiga, O Flores Villela, J Llorente-Bousquets, B Vázquez Benítez. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. EN: Capital Natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México. p 33-65.

Evans MEK, SA Smith, RS Flynn and MJ Donoghue. 2009. Climate, niche evolution and diversification of the “bird-cage” evening primroses (*Oenothera*, sections *Anogra* and *Kleinia*). *The American Naturalist* 173(2): 1-16.

- Ferrari L, G Pasquare, S Venegas-Salgado and F Romero-Rios. 1999. Geology of the western Mexican Volcanic Belt and adjacent Sierra Madre Occidental and Jalisco block. IN Delgado-Granados H, Aguirre-Díaz G. and Stock JM (eds.). Cenozoic Tectonics and Volcanism of Mexico: Boulder, Colorado, Geological Society of America Special Paper 334.
- Ferrusquía-Villafranca I. 1993. Geology of Mexico: A sinopsis. EN: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds). 1993. Biological diversity of Mexico: Origins and distribution. Oxford University Press. NewYork. P 3-107.
- Fitzpatrick BM, JA Fordyce and S Gavrilets. 2009. Pattern, process and geographic modes of speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 2342-2347.
- Flores-Villela O y P Gerez. 1999. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. UNAM. México. 349 pp.
- García-Trejo EA y AG Navarro S. 2004. Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta zoológica mexicana* 20(2): 167-185.
- GeomapApp Application (vers. 3.3.8). 2013. <<http://www.geomapapp.org>> (Consultado y descargado Febrero de 2014)
- Givnish TJ, TM Evans, ML Zjhara, TB Patterson, PE Berry and KJ Sytsma. 2000. Molecular evolution, adaptive radiation and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from *ndhf* sequences and morphology. *Evolution* 54(6): 1915-1937.
- Glor R. 2008. Basic ancestral reconstruction with parsimony & maximum likelihood in Mesquite. Bodega Phylogenetics Wiki.  
<[http://bodegaphylo.wikispot.org/Basic\\_ancestral\\_reconstruction\\_with\\_parsimony\\_%26\\_maximum\\_likelihood\\_in\\_Mesquite](http://bodegaphylo.wikispot.org/Basic_ancestral_reconstruction_with_parsimony_%26_maximum_likelihood_in_Mesquite)> (Consultado y descargado en Marzo de 2014).
- Glor R and D Warren. 2010. Testing ecological explanations for biogeographic boundaries. *Evolution* 65 (3): 673-683.
- González C, JF Ornelas and C Gutiérrez-Rodríguez. 2011. Selection and geographic isolation influence hummingbird speciation: genetic, acoustic and morphological divergence in the wedge-tailed sabrewing

(*Campylopterus curvipennis*). *BioMed Central Evolutionary biology* 11(38): 1-19.

Govaerts R, Wilkin P, Saunders RMK. 2007. World checklist of Dioscoreales: Yams and their allies, pp. 65. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

Graham CH, SR Ron, JC Santos, CJ Schneider and C Moritz. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58(8): 1781-1793.

Harrison, RG. 2012. The language of speciation. *Evolution* 66(12): 3643-3657.

Hewitt GM. 1996. Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58(3): 247-276.

Hovenkamp P. 1997. Vicariance events not areas should be used in biogeographical analysis. *Cladistics* 13: 67-79.

Hovenkamp P. 2001. A direct method for the analysis of vicariance patterns. *Cladistics* 17: 260-265.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2008. Características edafológicas, fisiográficas, climáticas e hidrológicas de México.

<[http://www.inegi.org.mx/inegi/spc/doc/INTERNET/1-GEOGRAFIADEMEXICO/MANUAL\\_CARAC\\_EDA\\_FIS\\_VS\\_ENERO\\_29\\_2008.pdf](http://www.inegi.org.mx/inegi/spc/doc/INTERNET/1-GEOGRAFIADEMEXICO/MANUAL_CARAC_EDA_FIS_VS_ENERO_29_2008.pdf)> (Consultado y descargado en Julio de 2014).

Kamilar JM and KM Muldoon. 2010. The climatic niche diversity of Malagasy primates: a phylogenetic perspective. *PLoS ONE* 5(6): e11073. doi:10.1371/journal.pone.0011073.

Kirkpatrick M and V Ravnigné. 2002. Speciation by natural and sexual selection: models and experiments. *The American Naturalist* 159: S22-S35.

Knouft JH, JB Losos, RE Glor and JJ Kolbe. 2006. Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology* 87 (7): S29-S38.

Knuth, R. 1924. Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. Wiesbaden. 385 pp.

Kodandaramaiah, U. 2010. Using of dispersal-vicariance analysis in biogeography-a critique. *Journal of Biogeography* 37:3-11.

- Lemmon EM, AR Lemmon and DC Cannatella. 2007. Geological and climatic forces driving speciation in the continentally distributed trilling chorus frogs (*Pseudacris*). *Evolution* 61 (9): 2086-2103.
- Loera I, V Sosa and S Ickert-Bond. 2012. Diversification in North American arid lands: Niche conservatism, divergence and expansion of habitat explain speciation in the genus *Ephedra*. *Molecular phylogenetics and evolution* 65:437-450.
- Losos JB and RE Glor. 2003. Phylogenetic comparative methods and the geography of the speciation. *Trends in ecology and evolution* 18(5): 220-227.
- Luna-Vega I, D Espinosa, G Rivas and R Contreras-Medina. 2013. Geographical patterns and determinants of species richness in Mexico across selected families of vascular plants: implications for conservation. *Systematics and Biodiversity* 11(2): 237-256.
- Madison WP and DR Madison. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. < <http://mesquiteproject.org>> (Consultado y descargado en Abril de 2014).
- Magallón S and A Castillo. 2009. Angiosperm diversification through time. *American Journal of Botany* 96(1): 349-365.
- Magnuson-Ford K and SP Otto. 2012. Linking the investigations of character evolution and species diversification. *The American Naturalist* 180(2): 225-245.
- Marshall JS. 2007. Geomorphology and Physiographic Provinces of Central America. IN Bundschuh J and Alvarado G (eds). Central America: Geology, Resources, and Hazards. Taylor and Francis, London, p 75-122.
- Marshall CJ and JK Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.
- Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.

- McCormack JE, AT Peterson, E Bonaccorso and TB Smith. 2008. Speciation in the highlands of Mexico: genetic and phenotypic divergence in the Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*). *Molecular Ecology* 17: 2505-2521.
- McVaugh R. 1989. Flora Novo-Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Vol. 15 Bromeliaceae to Dioscoreaceae. The University of Michigan Herbarium, Ann Arbor P. 355-388
- Mignouna HD, MM Abang, R Asiedu y R Geeta. 2009. True yams (*Dioscorea*): a biological and evolutionary link between eudicots and grasses. *Cold Spring Harbor Laboratory Press* 4 (11): 1-7.
- Morrone JJ. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología*. 48: 149-162.
- Morrone JJ. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76(2): 207-252.
- Morrone JJ. 2006. Biogeographic areas and Transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467-494.
- Morrone JJ y J Márquez. 2003. Aproximación a un Atlas Biogeográfico Mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. EN JJ Morrone y J Llorente-Bousquets (eds.). Las prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., p. 217-220.
- Myers N, RA Mittermeier, CG Mittermeier, GAB da Fonseca and J Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 491(333):853-858.
- Nakazato T, DL Warren and LC Moyle. 2010. Ecological and geographic modes of species divergence in wild tomatoes. *American Journal of Botany* 97 (4): 680-693.
- Orr MR and TB Smith. 1998. Ecology and speciation. *Tree* 13 (12): 502-506.
- Ortega-Gutierrez F, RL Sedlock and RC Speed. 1994. Phanerozoic tectonic evolution of Mexico. IN: RC Speed (ed). Phanerozoic evolution of North American Continent-Ocean Transitions. The geological society of America. Colorado. P. 265-306.
- Pagel M. 1999. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology* 48(3): 612-622.

- Papadopoulos AST, WJ Baker, D Crayn, RK Butlin, RG Kynast, I Hutton and S Savolainen. 2011. Speciation with gene flow on Lord Howe Island. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(32): 13188-13193.
- Perret M., A. Chautems, R. Spichiger, TG Barraclough and V Savolainen. 2007. The geographical pattern of speciation and floral diversification in the Neotropics: The tribe Sinningieae (Gesneriaceae) as a case study. *Evolution* 61(7): 1641-1660.
- Phillips SJ, M Dudík and RE Schapire 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, Banff, Canada, 2004.
- Phillips SJ and M Dudík. 2008. Modeling species distribution with Maxent: new extensions and comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Phillips SJ, RP Anderson and RE Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecological modeling* 190:231-256.
- Pyron RA and FT Burbrink. 2010. Hard and soft allopatry: physically and ecologically mediated modes of geographic speciation. *Journal of Biogeography* 37: 2005-2015.
- Raven PH and DI Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of Missouri Botanical Garden* 61: 539-673.
- Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2010. <[http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib\\_esp.html](http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib_esp.html)> (Consultada en Noviembre de 2010).
- Riddle BR and DJ Hafner. 2006. A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. *Journal of Arid Environments* 66:435-461.
- Ruiz-Sánchez E and CD Specht. 2013. Influence of the geological history of the Trans-Mexican Volcanic Belt on the diversification of *Nolina parviflora* (Asparagaceae: Nolinoideae). *Journal of Biogeography* 40(7): 1336-1347.
- Ruiz-Sánchez E, F Rodríguez-Gómez and V Sosa. 2012. Refugia and geographic barriers of populations of the desert poppy, *Hunnemannia fumarifolia* (Papaveraceae). *Organisms, Diversity and Evolution* 12:133-143.

- Savolainen V, M-C Anstett, C Lexer, I Hutton, JJ Clarckson, MV Norup, MP Powel, D Springate, N Salamin and WJ Baker. 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* 441: 210-213.
- Singh BN. 2012. Concepts of species and modes of speciation. *Current science* 103(7): 784-790.
- Sosa V and JA De-Nova. 2012. Endemic angiosperm lineages in Mexico: hotspots for conservation. *Acta Botánica Mexicana* 100: 293-315.
- Sosa V, E Ruiz-Sánchez and F Rodríguez-Gómez. 2009. Hidden phylogenetic complexity in the Sierra Madre Oriental: the case of the Mexican tulip poppy *Hunnemannia fumariifolia* (Papaveraceae). *Journal of Biogeography* 36(1): 18-27.
- Sotuyo S, A Delgado-Salinas, MW Chase, GP Lewis and K Oyama. 2007. Cryptic speciation in the *Caesalpinia hintonii* complex (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a seasonally dry Mexican forest. *Annals of Botany* 100: 1307-1314.
- Sotuyo S, A Delgado-Salinas, GP Lewis, MW Chase, L Ferrari y K Oyama. 2010. Filogeografía del complejo *Caesalpinia hintonii* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Poincianella). *Revista mexicana de biodiversidad* 81: 883-894.
- Struwe L, PE Smouse, E Heiberg, S Haag and RG Latrhop. 2011. Spatial evolutionary and ecological vicariance analysis (SEEVA), a novel approach to biogeography and speciation research, with an example from Brazilian Gentianaceae. *Journal of Biogeography* 38: 1841-1854.
- Téllez-Valdés O y R Geeta. 2007. Sinopsis taxonómica de la sección *Apodostemon* (*Dioscorea*, Dioscoraceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 265-279.
- Templeton AR. 1981. Mechanism of speciation: a population genetic approach. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 12: 23-48.
- Torres-Carvajal O and P Mafla-Endara. 2013. Evolutionary history of Andean *Pholidobolus* and *Macropholidus* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular phylogenetics and evolution* 68: 212-217.
- Turelli M, NH Barton and JA Coyne. 2001. Theory and speciation. *Trends in ecology and evolution* 16(7): 330-343.

- Vázquez G. 2004. Caracterización de los sedimentos del Holoceno tardío del lago Santa María del Oro, Nayarit, utilizando métodos de magnetismo ambiental: México, D.F., Posgrado en Ciencias de la Tierra, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 153 p.
- Walls LR. 2009. Form, function, and phylogeny: angiosperm leaf trait evolution, with a case study in the genus *Dioscorea*. Ph. D. dissertation. Stony Brook University. New York, U.S.A.
- Warren DL, RE Glor and M Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62 (11): 2868-2883.
- Warren DL, RE Glor and M Turelli. 2010. ENMTools: a new toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33: 607-610.
- Wiens JJ. 2004a. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58(1): 193-197.
- Wiens JJ. 2004b. What is speciation and how should we study it? *The American Naturalist* 163(6): 914-923.
- White MJD. 1978. Modes of speciation. WH Freeman and Company, San Francisco.
- Wolinski H. 2010. The puzzle of sympatry. *EMBO reports* 11(11): 830-833.
- Word Checklist of Selected Plant Families. 2011. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. <<http://apps.kew.org/wcsp/incfamilies.do>> (Consultado en Noviembre de 2010).
- Xiang Q-Y and DT Thomas. 2008. Tracking character evolution and biogeographic history through time in Cornaceae-Does choice of methods matter? *Journal of Systematics and Evolution* 46(3): 349-374.
- Zunino M y A Zullini. 1995. Biogeografía. La dimensione spaziale dell'evoluzione. C.E.A. Milano.