



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**FILOGEOGRAFÍA Y VARIACIÓN EN LA
ESTRUCTURA GENÉTICA DEL CIRIO (*Fouquieria
columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curran).**

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Ecología de Zonas Áridas)

P r e s e n t a

Josué Jacob Martínez Noguez

La Paz, Baja California Sur, Noviembre de 2017

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:00 horas del día 24 del Mes de noviembre del 2017, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

“FILOGEOGRAFÍA Y VARIACIÓN EN LA ESTRUCTURA GENÉTICA DEL CIRIO (*Fouquieria columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curran).”

Presentada por el alumno:

Josué Jacob Martínez Noguez

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN ECOLOGÍA DE ZONAS ÁRIDAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA



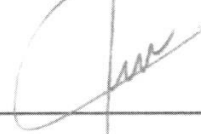
Dr. Francisco Javier García De León
Director de Tesis



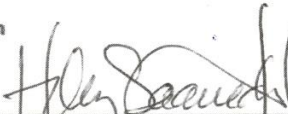
Dr. José Luis León de la Luz
Co-Tutor



Dr. Pedro Peña Garcillán
Co-Tutor



Dr. José Delgadillo Rodríguez
Co-Tutor



Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

Conformación de Comités

Comité tutorial

Dr. Francisco Javier García De León
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz B. C. S.
Director de Tesis

Dr. José Luis León de la Luz
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz B. C. S.
Co-tutor de Tesis

Dr. Pedro Peña Garcillán
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz B. C. S.
Co-tutor de Tesis

Dr. José Delgadillo Rodríguez
Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C.
Co-tutor de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. Francisco Javier García De León
Dr. José Luis León de la Luz
Dr. Pedro Peña Garcillán
Dr. José Delgadillo Rodríguez

Jurado de Examen

Dr. Francisco Javier García De León
Dr. José Luis León de la Luz
Dr. José Delgadillo Rodríguez

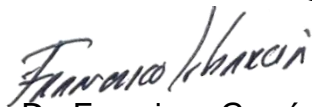
Suplente

Dr. Pedro Peña Garcillán

Resumen

El Desierto Sonorense actúa como una importante área de diversificación y endemismos de la biota, ocasionado por la compleja historia geológica y climática. Las rupturas filogeográficas observadas en la región de la Península de Baja California han sido concordantes en múltiples taxas, siendo indicativos de diversos procesos que han impactado comunidades enteras. Los eventos más recurridos para la explicación de estas rupturas son la formación del Golfo de California por desprendimiento del macizo continental y la aparición de los supuestos canales marinos transpeninsulares. *Fouquieria columnaris*, es una especie endémica de México, coloquialmente conocida como cirio. Su distribución abarca el desierto central de la Península de Baja California, y algunas localidades aisladas como la Sierra de San Francisco, el Volcán de Las Tres Vírgenes, la Isla Ángel de la Guarda, y en la Sierra Bacha. Mediante el uso de dos espaciadores del ADN cloroplástico (psbJ-petA y ndhF-rpl32), se determinó niveles de diversidad nucleotídica bajos ($\pi=0.0025$) pero altos en la diversidad haplotípica ($h=0.9339$). Se observó 28 haplotipos en el fragmento concatenado de las secuencias espaciadoras, que pudieron diferenciar cuatro poblaciones, A) población norteña conformada por individuos recolectados en el desierto central de la península, B) población sureña perteneciente al Volcán de Las Tres Vírgenes, C) población de Sierra de San Francisco y D) la población de Sierra Bacha. Tres eventos vicariantes pueden explicar esta estructura: a) La formación del Golfo de California (5.5 m.a.); b) El canal medio-transpeninsulares en la Península de Baja California (1 m.a.); y c) la actividad volcánica en el complejo de Las Tres Vírgenes (1.2 m.a.). Las estimaciones de tiempos de divergencia apoyan estos hallazgos. Es posible que el patrón filogeográfico de *F. columnaris* puede estar asociado no solo a estos eventos geológicos históricos, sino que eventos de fluctuaciones climáticas durante el Pleistoceno (eventos glaciares-interglaciares), los cuales pudieron haber participado en la formación de refugios climáticos para la especie. Otros factores tales como la limitada capacidad de dispersión debido a su corto rango de distribución por anemocoria, la sensibilidad climática de la especie, y la heterogeneidad ambiental del centro de la Península de Baja California, pudieron contribuir a la fragmentación de las poblaciones a partir de un rompimiento de flujo genético histórico. Los resultados obtenidos permiten explicar procesos evolutivos de la especie, además de identificar regiones de alta diversidad genética que puedan participar como Unidades Evolutivas Significativas dando información relevante para la gestión de estrategias para el uso, manejo y conservación, asegurando un resguardo del acervo genético y potencial evolutivo de la especie.

Palabras Clave: *Fouquieria columnaris*, Desierto Sonorense, filogeografía, vicarianza, tiempos de divergencia.


Vo. Bo. Dr. Francisco García-De León

Summary

The Sonoran Desert acts as an important area of biota diversification and endemism, caused by the complex geological and climatic history. The phylogeographic ruptures observed in the region of the Baja California Peninsula have been concordant in multiple taxa, being indicators of diverse processes that have impacted entire communities. The most recurrent events to explain these ruptures are the formation of the Gulf of California by detachment of the continental massif and the appearance of the supposed transpeninsular marine channels. *Fouquieria columnaris*, is an endemic species of Mexico, colloquially known as cirio. Its distribution includes the central desert of the Baja California Peninsula, and some isolated localities such as the Sierra de San Francisco, the Volcano Las Tres Vírgenes, the Island of Ángel de la Guarda and the locality in Sierra Bacha. By using two chloroplast DNA spacers (psbJ-petA and ndhF-rpl32), we found low nucleotide diversity levels ($\pi = 0.0025$) but high haplotypic diversity ($h = 0.9339$). A total of 28 haplotypes were recorded in the concatenated fragment of the spatial sequences, which differentiated four populations, A) northern population formed by individuals collected in the central desert of the peninsula, B) southern population belonging to the Volcano of Las Tres Vírgenes, C) population of Sierra de San Francisco and D) the population of Sierra Bacha. Three vicarious events can exploit this structure: a) The formation of the Gulf of California (5.5 m.a.); b) The mid-peninsular seaway in the Peninsula of Baja California (1 m.a.); and c) volcanic activity in Las Tres Vírgenes complex (1.2 m.a.). Estimates of divergence times support these findings. Other phenomena may explain this phylogeographic pattern observed in *F. columnaris*. For example, climatic fluctuations during the Pleistocene (glacial-interglacial events), which may have participated in the formation of climatic refuges for the species, or factors such as the limited dispersal capacity due to its short range of distribution by anemocory, the climatic sensitivity of the species, and the environmental heterogeneity of the center of the Baja California Peninsula. These results allow explaining the evolutionary processes of the species, besides being identified regions of high genetic diversity that can be useful as evolutionary significant units (ESU) for the use, management and conservation, ensuring the gene pool and evolutionary potential of the species.

Keywords: *Fouquieria columnaris*, Sonoran Desert, phylogeography, vicariant, times of divergence.


Vo. Bó. Dr. Francisco García-De León

Dedicatoria

*Con amor a mis padres, les agradezco su ejemplo
de amor, lucha y perseverancia.*

Agradecimientos

Agradezco al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste por albergarme durante estos dos años bajo el Programa de Posgrado Maestría en Manejo Uso y Conservación de Recursos Naturales.

Al CONACyT, por la beca de manutención otorgada (registro 549226) por este tiempo.

A Víctor Sánchez Sotomayor, director del Área de Protección de Flora y Fauna Silvestre Valle de los Cirios, por la confianza y el apoyo económico recibido.

A mi director de tesis, el Dr. Francisco García-De León, por el ejemplo de dedicación y trabajo que hay en usted. Gracias por todo lo aprendido, por sus consejos, por la motivación y por la confianza que depositó en mi persona.

Al Dr. J.L. León de la luz, por su amistad y por transmitir la pasión y conocimientos como botánico. Agradezco todo el apoyo para la realización de mis recolectas de campo, una enriquecedora experiencia recorrer gran parte de la península de Baja California y las islas del Golfo de California a su lado.

Al Dr. Pedro Peña Garcillán, por participar como parte de mi comité tutorial. Gracias por sus consejos, disposición y amabilidad.

Al Dr. José Delgadillo Rodríguez, por su asesoría y por proporcionar una de las localidades utilizadas para este trabajo.

Al Dr. Reymundo Domínguez Cadena y el Dr. Alfonso Medel Narváez, por su asesoría y compañía durante las salidas de campo.

Al M.C. Sergio Pedrín Avilés, por su apoyo y compañía en la recolecta del Estado de Sonora.

A la Dra. Carina Gutiérrez Flores y a la Dra. Carolina Galván Tirado, por su amabilidad y disposición durante mi capacitación, tanto en el laboratorio y programas computacionales, pero sobre todo agradezco su valiosa amistad.

A todos los trabajadores y estudiantes que han pasado por el laboratorio de Genética para la Conservación y a mis compañeros de Posgrado.

Contenido

Resumen.....	i
Summary.....	¡Error! Marcador no definido.
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	v
Lista de figuras.....	vii
Lista de tablas.....	ix
Números de acceso al GenBank.....	x
Abreviaturas.....	xi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
2.1 Modelo de estudio.....	3
2.2 Distribución.....	4
2.3 Fenología.....	5
2.4 Demografía.....	6
2.5 Filogenia y biogeografía de la familia Fouquieriaceae.....	9
2.6 Estudios sobre la variación genética.....	12
2.7 Reloj molecular.....	14
2.8 Dinámica histórica poblacional.....	15
2.9 Historia geológica del Desierto Sonorense.....	16
2.10 Aspectos climáticos y ecorregiones del Desierto Sonorense.....	21
2.11 Unidades evolutivamente significativas.....	23
3. JUSTIFICACIÓN.....	24
4. HIPÓTESIS.....	26
5. OBJETIVOS.....	27
5.1 Objetivos generales.....	27
5.2 Objetivos particulares.....	27
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
6.1 Obtención de muestras.....	28
6.2 Extracción de ADN total.....	29
6.3 Marcadores moleculares.....	30
6.3.1 ADN cloroplástico.....	30
6.3.2 Pruebas de polimorfismo.....	30
6.4 Secuenciación y alineamiento.....	31
6.5 Análisis estadístico.....	31
6.5.1 Estimación de la diversidad genética.....	31
6.5.2 Análisis de la varianza molecular.....	31
6.5.3 Detección de barreras geográfico-genéticas por el algoritmo de máxima diferenciación.....	32
6.5.5 Reconstrucciones filogenéticas.....	33
6.5.6 Estimación de tiempos de divergencia.....	34
6.5.7 Historia demográfica.....	35

7. RESULTADOS	37
7.1. Diversidad genética del ADN cloroplástico.....	37
7.5 Diversidad y distribución espacial de haplotipos por población.....	40
7.4 Análisis filogenético.....	41
7.6 Tiempos de divergencia	43
7.7 Historia demográfica	45
8. DISCUSIÓN	47
9. CONCLUSIONES	56
10. LITERATURA CITADA.....	58
11. ANEXOS	69
11.1 Anexo A. Sitios de recolecta de <i>Fouquieria columnaris</i> en la Península de Baja California.....	69
11.2 Anexo B. Tabla comparativa de diversidad genética de secuencias de ADN cloroplástico entre distintas especies vegetales para los espaciadores psbJ-petA y ndhF-rpl32.....	70
11.3 Anexo C. Haplotipos para los espaciadores psbJ-petA, ndhF-rpl32 y fragmento concatenado.....	72
11.5 Anexo E. Tabla de diferencias pareadas (Fst).	75

Lista de figuras

- Figura 1.** Ejemplar de *F. columnaris* en localidad cercana a Puerto Libertad, Sonora (Fotografía por Josué Jacob Martínez Noguez, abril 2016). 3
- Figura 2.** Distribución del cirio (*F. columnaris*) en el área central de la Península de Baja California. La elevación en este modelo de terreno digital aumenta de color café a marrón rojizo. Los puntos negros indican todos los puntos de revisión y los puntos azules indican la presencia. La línea roja indica la carretera y los puntos verdes las ciudades (Webb *et al.*, 2014) 5
- Figura 3.** Fotografías históricas de paisaje de una localidad cercana de La Virgen, Baja California (Colección del Desert Laboratory Servicio Geológico de E.U.A.). Los mayores cambios se ven en la población de *F. columnaris* con una importante disminución poblacional. Modificado de Webb *et al.* (2014). A) Fotografía del año 1934 y B) Fotografía año 2013..... 8
- Figura 4.** Reconstrucción filogenética de las especies del género *Fouquieria*, mediante los fragmentos ITS1 e ITS2 concatenados, y con el criterio de parsimonia (Schultheis y Baldwin,1999). Los subgéneros *Idria*, *Bronnia* y *Fouquieria*, propuestos por Hendrickson (1972). 10
- Figura 5.** Eventos vicariantes propuestos para la Península de Baja California (Riddle *et al.*, 2000). 18
- Figura 6.** Análisis topográfico de posibles canales transpeninsulares a través de la Península de Baja California. Región topográfica con 300 metros de elevación, (línea negra) (Dolby *et al.*, 2015). 20
- Figura 7.** Propuesta sintética de ecorregiones de la península de Baja California. modificado González-Abraham *et al.* (2010). 22
- Figura 8.** Distribución de *F. columnaris* y los siete sitios de recolecta para el presente estudio. 28
- Figura 9.** Barreras históricas que han participado en la formación de poblaciones de *F. columnaris*, identificado por Barrier 2.2. En azul la teselación de Voronoï de las localidades analizadas. Los números en círculos negros son los sitios de recolecta. Las líneas punteadas en verde es la triangulación de Delaunay que relaciona el sitio con las localidades adyacentes. Líneas en rojo representan las barreras geográficas históricas, las cuales representan a) Golfo de California, b) Canal medio transpeninsular separa las localidades de Baja California con las de Baja California Sur, y c) la separación de Sierra de San Francisco y el Volcán de Las Tres Vírgenes. 39
- Figura 10.** Haplotipos reconstruidos por un análisis de Máxima Verosimilitud a partir de 28 haplotipos del fragmento concatenado de los espaciadores *psbJ-petA*, *ndhF-rpl32* del ADN cloroplástico de *F. columnaris*. 41
- Figura 11.** Reconstrucción filogenética mediante métodos Bayesianos, y usando secuencias concatenadas de ADN cloroplástico (*psbJ-petA* y *ndhF-rpl32*) de *F. columnaris*. Los números entre paréntesis después del nombre de los haplotipos

indican las localidades en la que se encuentran distribuidos (ver mapa en parte inferior izquierda). Los corchetes indican agrupados los haplotipos por localidades peninsulares (a) y continentales (b). En los nodos se indican los valores de soporte estadístico de probabilidad a posterior..... 42

Figura 12. Estimaciones de tiempos de divergencia en años para *F. columnaris* y especies usadas como grupo externo, basados en el fragmento concatenado (entre psbJ-petA, y ndhF-rpl32) de los espaciadores del ADN cloroplástico (1484pb). Los puntos de calibración están marcados con números romanos en rojo y fueron: I) punto de calibración ancestral, establecido hace 12 m.a., registro fósil de polen (Axelrod, 1950), II) Formación del Golfo de California, separación de las poblaciones peninsulares del macizo continental 5.5 m.a. (Riddle et al. 2000), III) Formación del canal medio-transpeninsular 1 m.a. (Hafner y Riddle, 2005; Oskin y Stock, 2003). A) Población de Baja California en azul, B) población de Las Tres Vírgenes en verde, C) población de Sierra de San Francisco en café y D) población de Sierra Bacha en amarillo. Los haplotipos se muestran como clados terminales, y el tiempo al ancestro común más reciente se señala después de cada terminal. Estrellas rojas indican los haplotipos ancestrales 44

Figura 13. Distribución de diferencias pareadas (mismatch), basada en el fragmento concatenado de los espaciadores del ADN cloroplástico psbJ-petA y ndhF-rpl32, en cuatro poblaciones de *F. columnaris* del desierto de Sonora. A. Población de Baja California, B. Población de Las Tres Vírgenes, C. Población de Sierra de San Francisco y D. Población de Sierra Bacha..... 46

Lista de tablas

Tabla I Diversidad genética de <i>F. columnaris</i> , basado en las secuencias espaciadoras de ADN cloroplásticas psbJ-petA, ndhF-rpl32 y el concatenado de ambas.....	36
Tabla II. Análisis de Varianza Molecular usando el fragmento concatenado de ADN cloroplástico (psbJ-petA y ndhF-rpl32), para <i>F. columnaris</i>	37
Tabla III. Diversidad genética de <i>F. columnaris</i> , basado en las secuencias espaciadoras de ADN cloroplásticas psbJ-petA, ndhF-rpl32 y el concatenado de ambas..	39
Tabla IV. Estadísticos demográficos para <i>F. columnaris</i> basado en las secuencias espaciadoras de ADN cloroplásticas psbJ-petA, ndhF-rpl32 y en el concatenado de ambas para cada población.....	44

Números de acceso al GenBank

Fouquieria splendens con números de acceso KJ137189.1 y KJ137199.1.

Fouquieria shrevei con números de acceso KJ137187.1 y KJ137180.1

Fouquieria purpusii con números de acceso KJ137183.1 y KJ137177.1.

Abreviaturas.

BC: Baja California

BCS: Baja California Sur

Kb: Kilobases

m.a.: Millones de años

pb: Pares de bases

PBC: Península de Baja California

UES: Unidades Evolutivamente Significativas

1. INTRODUCCIÓN

El Desierto Sonorense es reconocido por su compleja historia geológica y climática, principalmente relacionado a la región que comprende la Península de Baja California (en adelante PBC), donde eventos como su formación por separación tectónica del macizo continental y la formación de los supuestos canales marinos transpeninsulares a lo largo de la península, formados por los mismos procesos tectónicos y/o cambios en el nivel del mar, impactando la historia evolutiva de la biota de la región. Estos sucesos han podido participar como importantes barreras, que han dejado señales en la biota del desierto, como discontinuidades genéticas o quiebres filogeográficos (Dolby *et al.*, 2015; Munguía-Vega, 2011; Riddle *et al.*, 2000).

La mayoría de los estudios filogeográficos y biogeográficos en el Desierto Sonorense y en la PBC, han sido orientados a vertebrados e insectos. El abordar esta temática en la flora regional representa un acercamiento al conocimiento de la historia evolutiva de esta importante área geográfica reconocida por ser un centro de riqueza y donde el 30% de plantas vasculares son endémicas (Riemann y Ezcurra, 2005; Rebman y Roberts, 2012).

Estudios genéticos en plantas desérticas han develado importantes eventos de vicarianza, fragmentación, expansión y rastros de refugios durante distintos eventos histórico-climáticos en la PBC (Fehlberg y Ranker, 2008; Garrick *et al.*, 2009; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016; Klimova *et al.*, 2017; Lozano Garza *et al.*, 2015). En angiospermas, la mayor fuente de información molecular para estos análisis proviene del genoma cloroplástico (Graham y Olmstead, 2000; Palmer, 1987; Soltis *et al.*, 2013).

La distribución en plantas, la cual llega a ser regionalizada o bien discontinua, como es el caso de *Fouquieria columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curran, presupone una respuesta adaptativa al entorno, por lo que el determinar la estructura genética

poblacional y los procesos históricos que le han dado forma, permitiría entre otras utilidades fundamentar estrategias para su conservación. *F. columnaris*, es una especie carismática y endémica del Desierto Sonorense (Humphrey, 1974; Webb *et al.*, 2014). Se le reconoce como una especie que posee una interesante historia evolutiva, asociada principalmente a eventos históricos y de aislamiento, inferido por la particular distribución de la especie (Schultheis y Baldwin, 1999). Por lo cual, este trabajo se propone realizar una inspección de la variabilidad genética de *F. columnaris*, basado en secuencias intergénicas de ADN cloroplástico. Además de estimar tiempos de divergencia basados en reloj molecular y demografía histórica, que otorgue una escala temporal y un panorama filogeográfico para la especie. Permitiendo así, describir bajo escenarios hipotéticos en el contexto de eventos vicariantes, y fluctuaciones climáticas, la historia y diferenciación genética de la especie.

Una adecuada información sobre la diversidad genética, la estructura de la población, la historia evolutiva y la filogeografía se presentan como fundamentales para el desarrollo de estrategias de conservación a gran escala y la planificación de acciones de manejo (Avice y Walker, 1998; Moritz, 1994; Osborne *et al.*, 2000). En particular, para el uso y la identificación de concepto de manejo como lo son las Unidades Evolutivamente Significativas (UES), que permiten la generación de estrategias para asegurar el patrimonio y potencial evolutivo de la especie (Ryder, 1986).

2. ANTECEDENTES

2.1 Modelo de estudio

F. columnaris, es una forma de vida arbórea semi-suculenta de larga vida y lento crecimiento, perteneciente a la familia monotípica Fouquieriaceae (Fig. 1). Es reconocida por el nombre común de cirio, nombre sugerido por los padres jesuitas debido a la apariencia que este tiene a las velas religiosas de las antiguas misiones católicas nombradas como cirios (Humphrey, 1974). Es considerada una de las especies más carismáticas del desierto central y especie icónica del desierto de la PBC (Rebman y Roberts, 2012; Webb *et al.*, 2014).



Figura 1. Ejemplar de *F. columnaris* en localidad cercana a Puerto Libertad, Sonora (Fotografía por Josué Jacob Martínez Noguez, abril 2016).

F. columnaris es una especie emblemática regional, se reconoce por su gran importancia ecológica, así como en diversos contextos sociales y económicos otorgados por su valor ornamental y paisajístico, además del uso de su madera como decorativa. Desde el año 1980 se ha utilizado su nombre para representar una de las Área Natural Protegida más grandes del país, el “Área de Protección de Flora y Fauna Silvestre Valle de los Cirios” (Conanp, 2013; Escoto-Rodríguez y Bullock, 2002).

2.2 Distribución

F. columnaris se distribuye en el área que comprende el Desierto Central de la península, encontrándose también en el área norte de la Isla Ángel de la Guarda, en el Golfo de California, y en la Sierra Bacha en el Estado de Sonora, dentro de una pequeña cadena montañosa adyacente a la localidad de Puerto Libertad, es localmente común en suelos graníticos o volcánicos, generalmente en laderas bien drenados o llanuras aluviales. (Humphrey, 1974; Turner *et al.*, 1995; Webb *et al.*, 2014). El límite norte de su distribución se encuentra alrededor del área sur de la Sierra de San Pedro Mártir, a partir de este punto, su distribución es continua hacia el sur hasta los límites con Baja California Sur, estado donde también se encuentra, pero con una distribución discontinua (Fig. 2). Una localidad aislada en La Sierra de San Francisco, y otra confinada en el Volcán Las Tres Vírgenes (Webb *et al.*, 2014).

El cirio se distribuye desde el nivel cercano al mar en la costa del Océano Pacífico hasta 1,480 m en la Sierra de la Asamblea al noroeste de Bahía de los Ángeles. (Webb *et al.*, 2014).

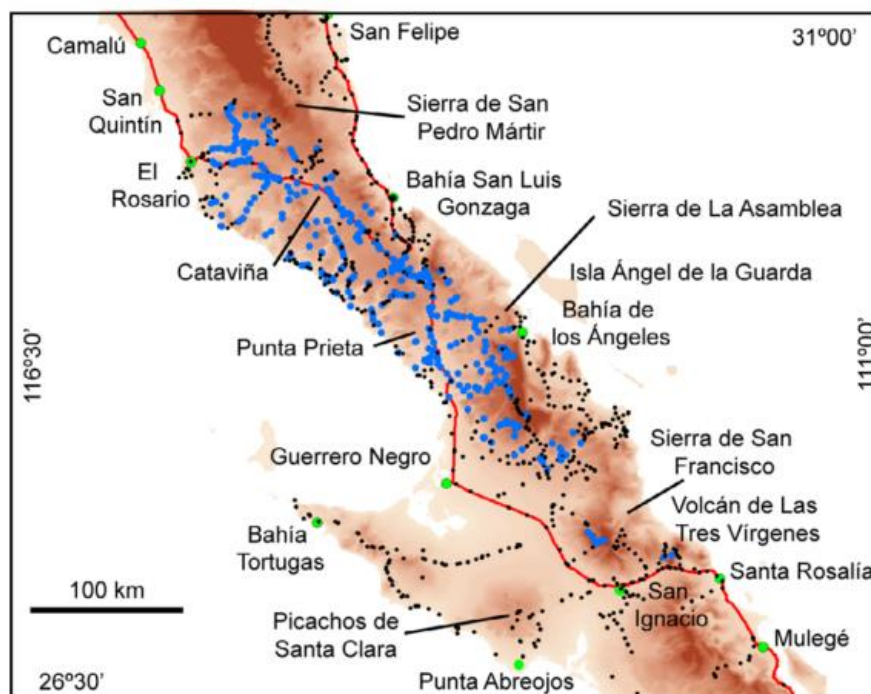


Figura 2. Distribución de *F. columnaris* en el área central de la Península de Baja California. La elevación en este modelo de terreno digital aumenta de color café a marrón rojizo. Los puntos negros indican todos los puntos de revisión y los puntos azules indican la presencia. La línea roja indica la carretera y los puntos verdes las ciudades (Webb *et al.*, 2014)

Dentro de Baja California Sur, *F. columnaris* se encuentran restringido a elevaciones mayores de los 950 m, como es el caso de las localidades aisladas de la Sierra de San Francisco, Volcán de Las Tres Vírgenes y Cerro el Azufre (Webb *et al.*, 2014). Datos climáticos, de precipitación y temperatura, sugieren que los límites sureños de *F. columnaris* se determinan probablemente por el aumento de la aridez del ambiente (Humphrey, 1974).

2.3 Fenología

La época de floración de *F. columnaris* tiene lugar durante los meses de julio, agosto y septiembre, aunque la floración llega a ser más prolongada de lo que este periodo indica, llegando a encontrarse plantas en floración hasta el mes de noviembre, sin embargo, estas floraciones son consideradas atípicas (Humphrey, 1974).

Las flores blancas, con matiz amarillento, se encuentran en panículas que aparecen cerca del ápice de los tallos principales, o algunas veces cerca de los extremos apicales de algunas de las ramas laterales superiores. (Humphrey, 1974). Su tamaño llega a ser de 4 mm de diámetro (en la boca del tubo de la corola) y 8 mm de longitud (tubo de la corola), sus flores presentan androceo y gineceo funcionales (Schönenberger, 2009). Las características florales, pueden sugerir un carácter evolutivo del tipo especializado y moderno, más que primitivo, esto porque se asume un síndrome de polinización por colibríes y dispersión anemócora (Humphrey, 1974).

Las flores son altamente aromáticas, lo cual llega a perfumar el aire con una delicada fragancia durante muchos días durante el pico de su período de floración, durante el verano tardío, lo que atrae una gran variedad de insectos que van desde coleópteros, hemípteros, diversas mariposas, moscas y una gran variedad de abejas y avispas (Humphrey y Werner, 1964). Además de la visita de colibríes, presumiblemente por el néctar, pero tal vez únicamente visitan para alimentarse de los insectos que se encuentran en la floración (Humphrey, 1974).

Una vez polinizadas las flores, el pistilo se desarrolla en una cápsula trivalvada en un periodo de maduración de dos meses, al completar su desarrollo las semillas aplanadas con delicadas membranas son diseminadas por el viento, lo que les permite ser transportadas a cierta distancia de la planta madre (Humphrey, 1974).

2.4 Demografía

Humphrey (1991) considera a *F. columnaris*, como una especie extremadamente longeva, basado en mediciones anuales estimó que las plantas de 15 metros de altura podrían presentar una edad aproximada entre los 500-600 años, lo cual la haría una de las plantas más longevas del Desierto Sonorense.

Mediante datos de fotografía histórica al Oeste de Cataviña, se calculó que la edad máxima para la especie es de aproximadamente 388 años en esta zona (Bullock *et al.* 2005). En estas fotografías también se sugieren declinación regional poblacional,

donde la mortalidad excede el reclutamiento, aspecto que sugiere que su explotación como recurso maderable no podría ser sustentable (Bullock *et al.*, 2005). Webb *et al.* (2014) muestran este mismo decline poblacional para una localidad diferente basándose en fotografías históricas que van del año 1934 a 2013 (Fig. 3).

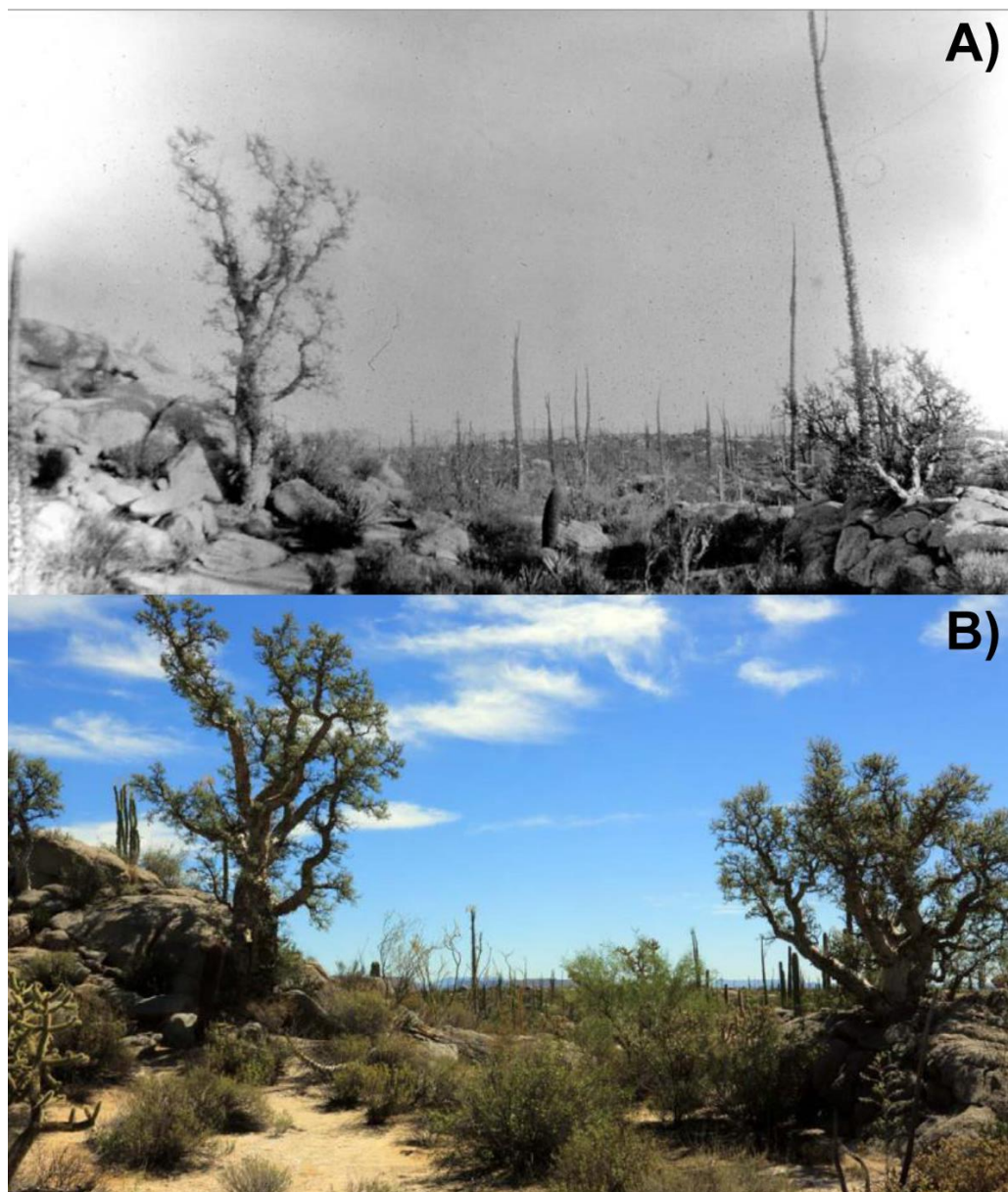


Figura 3. Fotografías históricas de paisaje de una localidad cercana de La Virgen, Baja California (Colección del Desert Laboratory Servicio Geológico de E.U.A.). Los mayores cambios se ven en la población de *F. columnaris* con una importante disminución poblacional. Modificado de Webb *et al.* (2014). A) Fotografía del año 1934 y B) Fotografía año 2013.

Se considera que la incursión de huracanes dentro de la PBC es la causa más común de muerte en plantas suculentas maduras (Clark y Ward, 2000). Aunque es asumible que los cambios climáticos actuales podrían intervenir en la mortalidad y distribución de la especie.

F. columnaris presenta la capacidad de habitar un rango extremadamente amplio de condiciones climáticas, lo que ha llevado a sugerir que no es una especie sensible a requisitos estrechos como otras especies endémicas (Webb *et al.*, 2014). Sin embargo, autores la reconocen como una especie climáticamente sensible, cuyo establecimiento puede estar limitado principalmente por un rango específico de temperaturas máximas y mínimas y la fiabilidad de precipitaciones durante el invierno (Van Devender *et al.*, 1994).

2.5 Filogenia y biogeografía de la familia Fouquieriaceae

La familia Fouquieriaceae es una pequeña familia monotípica de plantas con flor, perteneciente al orden de las Ericales (Anderberg, 1992; Schönenberger *et al.*, 2005; Schultheis y Baldwin, 1999). Esta familia se distribuye en los desiertos cálidos de México y del suroeste de los Estados Unidos de América. Mediante datos morfológicos, citológicos y ecológicos, se reconoce un solo género conformado por tres subgéneros (*Fouquieria*, *Bronnia*, e *Idria*), y por 11 especies (Hendrickson, 1972, The Plant List, 2016). Diversos estudios realizados con distintos marcadores moleculares respaldan a las 11 especies como un grupo monofilético (Medina, 2005; Redfern, 2008; Schultheis y Baldwin, 1999). Es conveniente asentar que hasta antes de la prevalencia del análisis molecular, el cirio se encontraba designado como el género monoespecífico *Idria* (Kellogg, 1860) debido particularmente a las características histológicas de la zona medular del tallo (córTEX).

Análisis moleculares basados en el marcador ribosómico del ADN (intergenic transcriber spacer, ITS por sus siglas en inglés), reconocen los 3 subgéneros propuestos en la familia (Fig. 4), aunque los resultados obtenidos no permiten determinar con fiabilidad, la relación y divergencia entre el subgénero *Bronnia* y *Fouquieria*. Este marcador ribosómico resultó poco variable para determinar con

confianza la cantidad de divergencia entre especies (Schultheis y Baldwin, 1999). Otros análisis basados en patrones de fragmentos de restricción dieron soporte para ubicar dentro del género *Fouquieria* a la especie *F. columnaris*, como había sido propuesto por Hendrickson en 1992 (Medina, 2005).

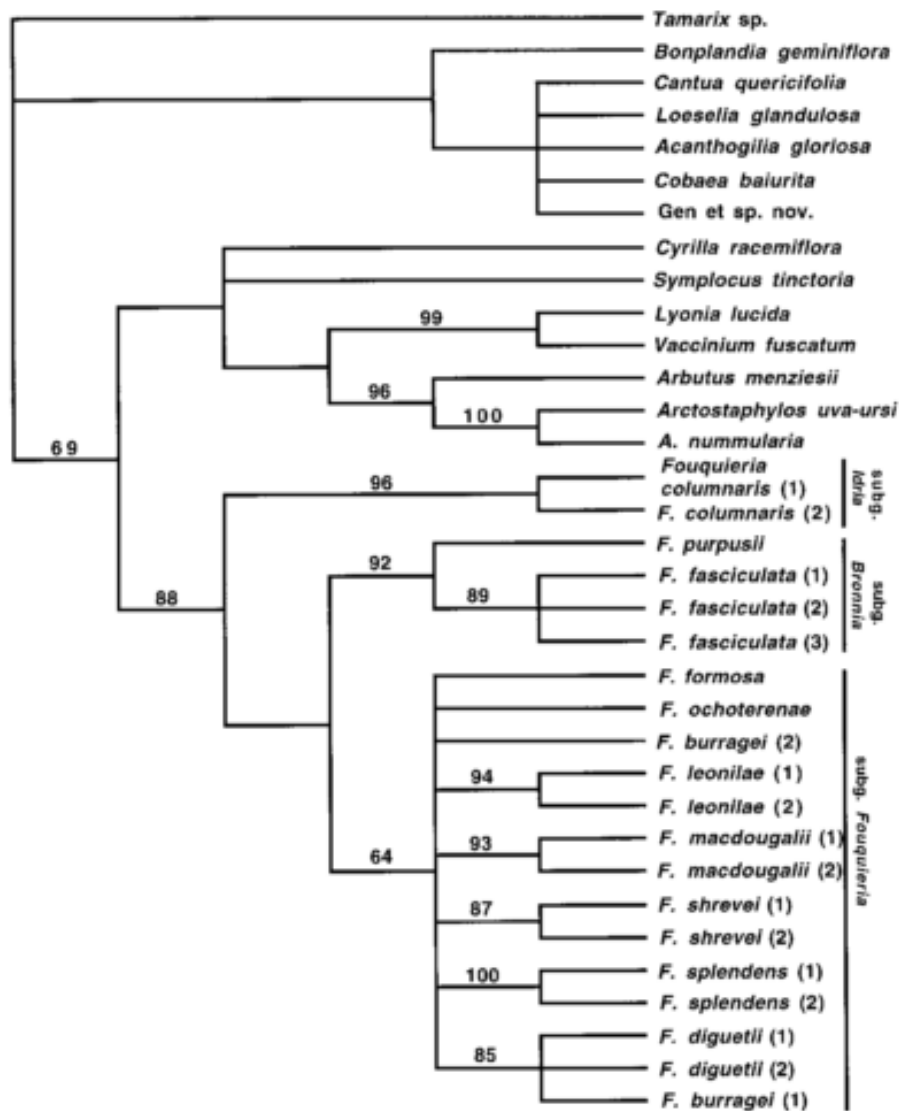


Figura 4. Reconstrucción filogenética de las especies del género *Fouquieria*, mediante los fragmentos ITS1 e ITS2 concatenados, y con el criterio de parsimonia (Schultheis y Baldwin, 1999). Los subgéneros *Idria*, *Bronnia* y *Fouquieria* propuestos por Hendrickson (1972).

La mayoría de las especies de las 11 especies de la familia Fouquieriaceae son endémicas de México continental. Las especies *F. columnaris*, *F. burragei*, *F. diguetii* y *F. splendens* son especies que presentan una distribución peninsular. Estas especies se distribuyen en distintas áreas a lo largo de la PBC y en el suroeste de los Estados Unidos, es importante resaltar que estas especies son poliploides, con la excepción de *F. splendens*, especie que posee una amplia distribución en casi todo el Desierto Sonorense (Hendrickson, 1972). El número de cromosomas base en Fouquieriaceae es $n=6$. Tanto *F. columnaris* como *F. burragei* son hexaploides ($n=36$), *F. diguetii* es un tetraploide ($n=24$) y las especies restantes son diploides ($2n=12$). Hendrickson (1972) sugirió al diferenciar al subgénero *Idria* como grupo hexaploide, que esta es una especie producto del linaje *F. purpusii* y *F. fasciculata* (subg. *Bronnia*) y que pudieron ser el ancestro de una derivación anfiploide de *F. columnaris*, o por alguna especie ancestral desconocida, lo que dio como resultado un grupo poliploide cercano como lo es el subg. *Bronnia* para *Idria*.

La distribución de las especies de Fouquieriaceae a través de los desiertos cálidos y regiones tropicales secas de Norteamérica apoya fuertemente un origen norteamericano para la familia, mientras que la restricción de cinco de las once especies a regiones pequeñas y aisladas en el centro de México, sugiere que el origen de la familia está en esta región (Redfern, 2008). La distribución altamente localizada de muchas especies (por ejemplo, *F. shrevei*, *F. leonilae*, *F. ochoteranae*, *F. fasciculata*, *F. purpusii*) pueden ser indicativos del relictualismo o del neoendemismo (Schultheis y Baldwin, 1999).

La fragmentación de nuevos hábitats durante la formación de la PBC pudo permitir el establecimiento de nuevos linajes poliploides de *Fouquieria*, generando procesos de reciente expansión y radiación de especies en regiones desérticas (Redfern, 2008).

La aparición de poblaciones disyuntas tanto de *F. columnaris* como de *F. diguetii* sugiere que estas especies podrían haberse originado en el continente o viceversa ser especies de origen peninsular; como postuló Axelrod (1979), quien considera a

F. columnaris un relicto derivado de un ancestro que estuvo preadaptado a condiciones más frías adyacente a los trópicos. La existencia de registro fósil palinológico para el género *Fouquieria* encontrados en el suroeste de California, que data de hace 13 y 60 m.a. (Axelrod, 1950), apoya la hipótesis de que esta región sea un punto de radiación para la familia. Estos fósiles pueden ser útiles para la calibración de relojes moleculares, principalmente para datar la divergencia de los subgéneros de Fouquieriaceae (Redfern, 2008).

Anderson y Van Devender (1995) sugirieron que *F. columnaris* tenía una distribución continua circum-golfo, antes de la separación de la península, lo que explica la presencia actual de *F. columnaris* en Sonora y en la PBC. El tipo de dispersión de la familia y la correlación entre el periodo de huracanes con el periodo de fructificación de *F. columnaris* ha llevado a creer que los fuertes vientos son el agente dispersivo más importante para la especie, dispersando a la especie de la península hacia el continente, vía la Isla Ángel de la Guarda y posiblemente por algunas otras islas del Golfo de California (Humphrey, 1974). Sin embargo, la falta de evidencia fósil de *F. columnaris* a lo largo del margen septentrional del Golfo, así como el desconocimiento de las relaciones genéticas de *F. columnaris* de Sonora y Baja California no han permitido dar sustento a esas hipótesis del origen y dispersión de la especie en la región.

2.6 Estudios sobre la variación genética

Los procesos evolutivos naturales, como la especiación alopátrica, es causada por eventos geológicos y oscilaciones climáticas, que pueden impactar profundamente la diversidad genética y la estructura poblacional de las especies vegetales (Su *et al.*, 2011). El estudio de la diversidad genética bajo un contexto geográfico nos permite involucrarnos en procesos históricos y evolutivos, que pudieron haber influenciado la diversificación en las poblaciones (Avice, 2000).

La filogeografía estudia la historia evolutiva poblacional desde la perspectiva de la biogeografía histórica asociada a eventos geológicos o climáticos de los patrones espaciales de la diversidad genética actual, es decir se encarga de explicar los

procesos históricos que rigen las distribuciones geográficas de los linajes genealógicos o filogenéticos (Avice, 2000). En general, los patrones filogeográficos que exhiben las especies documentadas pueden ser explicados bajo dos hipótesis principales, la vicarianza y la dispersión, ambos procesos promueven la diversidad genética dentro y entre poblaciones y por efecto del aislamiento y adaptaciones a condiciones particulares pueda dar por resultado procesos de especiación (Avice, 2000). Los eventos vicariantes surgen mediante procesos geológicos que participan como barreras físicas que fragmentan la distribución continua de las especies, mientras que los fenómenos climático-ambientales tienen consecuencias importantes en los procesos dispersionistas, pues fragmentan y diferencian las poblaciones (Avice, 2000; Dolby *et al.*, 2015; Riddle y Hafner, 2006).

El ADN cloroplástico es una trascendental fuente de información molecular para el análisis de relaciones entre fenómenos biológicos y geográficos en plantas (Graham y Olmstead, 2000; Palmer, 1987; Soltis *et al.*, 2013). En angiospermas, el genoma cloroplástico se ha consolidado como la mayor fuente de información molecular para estos análisis (Graham y Olmstead, 2000; Palmer, 1987; Soltis *et al.*, 2013). Este ADN suele tener un tamaño que oscila entre las 120 y las 170 kilobases (kb) y posee dos tipos de regiones, aquellas que codifican para proteínas, y las regiones no codificantes; las cuales son la región de intrones y los espaciadores intergénicos (Downie y Palmer, 1992; Shaw *et al.*, 2007).

Con esta molécula ha sido posible abordar diversas problemáticas en sistemática, filogenética, genética de poblaciones y filogeografía en plantas. Shaw *et al.* (2007), reportaron 9 secuencias espaciadoras (rpl32-trnL (UAG), trnQ (UUG) -50rps16, 30trnV (UAC) -ndhC, ndhF-rpl32, psbD-trnT (GGU), psbJ-petA, 30rps16-50trnK (UUU), atpI-atpH y petL-psbE), como regiones altamente variables, las cuales propone como importantes opciones para estudios moleculares a nivel intraespecífico.

Diversos trabajos han empleado estos espaciadores, confirmando su utilidad para todos esos análisis y para el establecimiento de tiempos de divergencia (Cerón-

Souza *et al.*, 2015; Fehlberg y Ranker, 2008; Guzmán *et al.*, 2017; Johnson *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2015; McCarthy y Mason-Gamer, 2016; Rebernig *et al.*, 2009; Scheinvar *et al.*, 2017; Vargas-Rodriguez *et al.*, 2015).

Aguirre-Liguori *et al.* (2014) utilizaron los espaciadores psbJ-petA , ndhF-rpl32 , y rpl32-trnL para la diferenciación genética en poblaciones de *Fouquieria shrevei* (Fouquieriaceae), señalan que dichas regiones muestran un nivel de diversidad genética útil para detectar niveles de diferenciación genética ($F_{st}= 0,651$), además utilizaron como grupos externos a *F. splendens*, *F. columnaris* y *F. purpusii*, lo que dejó claro que también estos espaciadores pueden informar sobre la diversidad interespecífica.

2.7 Reloj molecular

La posibilidad de inferir los tiempos de divergencia ha sido promovida por la idea de que la acumulación de cambio genético entre los linajes modernos puede usarse como un reloj molecular (Zuckerkandl y Pauling, 1965). El reloj molecular es un método de análisis genético que se usa para estimar las tasas evolutivas y escalas temporales basado en datos moleculares de ADN o proteínas (Morgan, 1998). Es una herramienta que se ha utilizado no solo para estimar el origen de los grupos taxonómicos, sino para probar los impactos de los eventos climáticos y geológicos en la diversificación, así como para estimar las tasas de especiación y extinción, además de determinar el momento de los eventos de dispersión (Weir y Schluter, 2008).

A pesar del auge de los relojes moleculares en la biología evolutiva, hay un gran número de controversias en relación con su uso (Swofford *et al.*, 1996). Uno de los principales debates es el uso de los relojes moleculares universales, es decir, aquellos que son aplicados en un amplio número de taxas (Arbogast *et al.*, 2002). Esta idea se ha ido dejando atrás por las inconsistencias que presentaban entre diversos taxas, optando por relojes taxonómicamente locales, que son útiles principalmente dentro de los límites de genes particulares y taxas estrechamente relacionados (Swofford *et al.*, 1996).

La diferencia en la tasa de evolución molecular entre linajes es solo uno de los problemas potenciales que enfrenta el uso de relojes moleculares, problemáticas que han intentado resolverse mediante el uso de puntos de calibración entre tasas, lo que permite utilizar evidencia evolutiva independiente, como fechas de eventos de especiación inferida y procesos geológicos históricos (Arbogast *et al.*, 2002).

La calibración de los relojes moleculares es primordial en la datación de tiempos de divergencia, ya que no es posible estimar las edades absolutas a partir de datos moleculares solamente (Ho y Phillips, 2009).

Los puntos de calibración son la base del reloj molecular ya que permiten convertir las distancias genéticas en una escala temporal (Bromham *et al.*, 2003). Las calibraciones en los nodos internos (que representan la divergencia de eventos coalescentes) generalmente se basan en registros fósiles o eventos biogeográficos fechados, y requieren algún conocimiento a priori sobre las relaciones entre las tasas que se analizan (Donoghue y Yang, 2016; Ho y Phillips, 2009). Para evitar la subestimación de la tasa de evolución molecular por lo general se emplean aquellos puntos de calibración biogeográficos de una antigüedad mayor o igual a 1 m.a. (Weir y Schluter, 2008).

2.8 Dinámica histórica poblacional

La deriva genética, el flujo génico y la selección natural son tres fuerzas evolutivas principales que configuran la estructura genética de las poblaciones (Zhan y McDonald, 2004). En la actualidad se han desarrollado y aplicado diversos enfoques metodológicos intentando obtener estimaciones predictivas de la historia de las poblaciones, a partir de datos empíricos, nos es posible valorar hipótesis históricas que han influido en las poblaciones (Emerson *et al.*, 2001).

La historia demográfica de una población deja una señal en los genomas de sus representantes modernos (Ho y Shapiro, 2011). Reconstruir esta historia permite obtener información útil sobre diversos procesos evolutivos, como las correlaciones entre eventos demográficos y paleoclimáticos, permite evaluar la neutralidad del

modo de evolución y determinar cuellos de botella poblacionales (Drummond *et al.*, 2005; Finlay *et al.*, 2007; Su *et al.*, 2011, 2015). De una forma más práctica, permite los análisis epidemiológicos, como rastrear la transmisión y propagación de virus (Kitchen *et al.*, 2008; Stadler *et al.*, 2013).

Hay una variedad de métodos disponibles para la estimación de patrones demográficos a partir del uso de datos de secuencia de nucleotídicas (Emerson *et al.*, 2001). Algunos de los métodos frecuentistas más utilizados son mismatch (Rogers y Harpending, 1992), T de Tajima (Tajima, 1989) y el estadístico F_s de Fu (Fu, 1997). Por otro lado históricamente ha habido un importante incremento en el uso de los análisis basados en modelos bayesianos para demografía histórica (Bijak y Bryant, 2016) .

Las oscilaciones climáticas periódicas durante el Pleistoceno, las contracciones de rango, las expansiones de rango y los cambios en la interconectividad durante las oscilaciones climáticas han influenciado en gran medida la distribución y demografía de muchas especies vegetales (Anderson y Van Devender, 1995; Van Devender *et al.*, 1994). Van Devender y Spaulding (1979) enfatizan que los eventos Pleistocénicos han influido directamente en el desarrollo de la vegetación de desierto de Norte América, particularmente sobre el desierto de la Región Sonorense.

Diversos estudios genéticos en plantas desérticas han puesto a prueba estas hipótesis basándose en distintas metodologías, develado importantes eventos de vicarianza y fragmentación por barreras geológicas en la PBC, además de importantes indicios de expansión poblacional y descubrimiento de regiones de refugio durante eventos histórico-climáticos pleistocénicos basado tanto en métodos frecuentistas como coalescentes (Fehlberg y Ranker, 2008; Garrick *et al.*, 2009; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016; Klimova *et al.*, 2017; Lozano Garza *et al.*, 2015).

2.9 Historia geológica del Desierto Sonorense

El Desierto Sonorense, comprende parte del territorio del suroeste de los E.U.A. y gran parte del noroeste de México, incluyendo la PBC. Se estima que esta región

tiene sus orígenes en el Mioceno medio (15-8 m.a.), cuando el incremento de la aridez de la región dio lugar al Desierto Sonorense (Axelrod, 1979). Diversos estudios de carácter sedimentario, estratigráfico, paleontológico, basados en la teoría de tectónica de placas, han puesto de manifiesto que la región del noroeste de México posee una compleja historia geológica (Carreño y Smith, 2007; Case *et al.*, 2002; Ferrari *et al.*, 2005;).

Fundados en datos moleculares, geológicos, paleobiológicos y ecológicos, sobre los eventos vicariantes dentro de la PBC, se identificaron cuatro eventos que pudieron haber promovido la divergencia genética de las especies adaptadas al ambiente árido-desértico (Riddle *et al.*, 2000): 1) la formación del Golfo de California, evento que tuvo lugar hace 4 millones de años (m.a.); 2) la incursión marina a través del Istmo de La Paz (3 m.a.); 3) la transgresión del Golfo de California hacia las áreas bajas del sur de California y Arizona (3 m.a.); y 4) la presencia de un canal medio peninsular que separó la parte norte y sur de la península (1.6 m.a.) (Fig. 5).

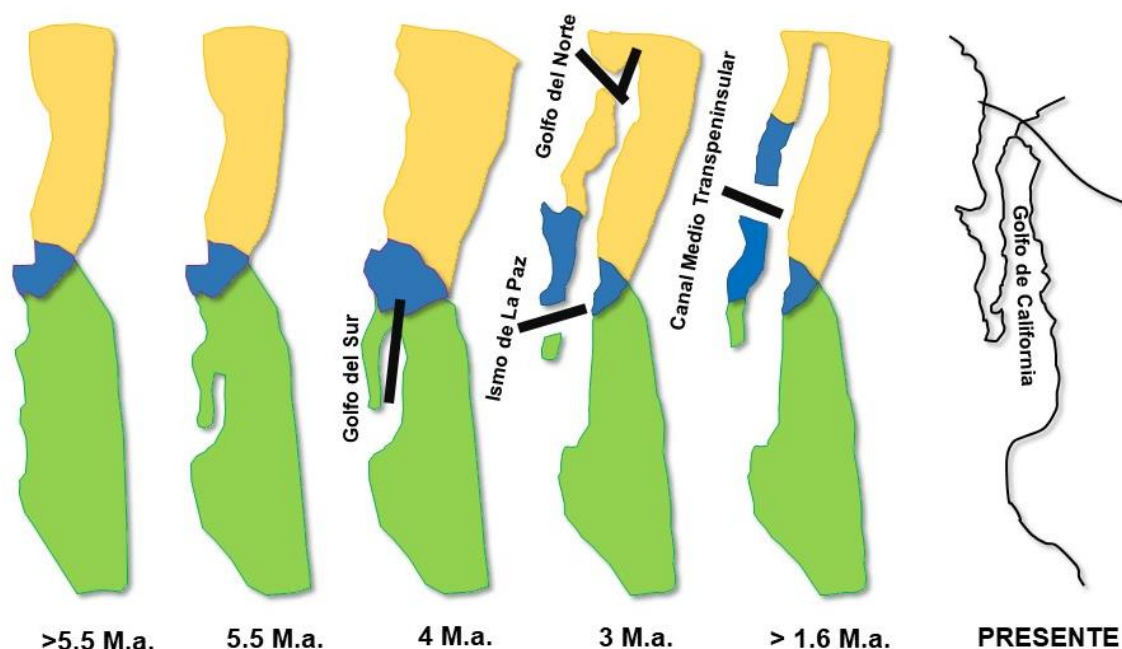


Figura 5. Eventos vicariantes propuestos para la Península de Baja California (modificado de Riddle *et al.*, 2000).

Existen suficientes evidencias que indican que la actividad de la tectónica de placas (de Norteamérica, de Farallón y del Pacífico), provocó la formación de lo que hoy en día es la PBC y del Golfo de California (Kious y Tilling, 1996; Valencia-Moreno y Ortega-Rivera, 2011).

Los movimientos de subducción desplazaron la Placa de Farallón por debajo del borde occidental de Norteamérica, dando lugar a la fragmentación de la propia placa en tres fracciones distintas: la Placa de Juan de Fuca, Placa de Rivera y Placa de Cocos. El choque entre estas placas originó la falla de San Andrés y provocó el desplazamiento de la PBC hacia la Placa del Pacífico, ejerciendo una separación gradual en direcciones opuestas entre la PBC y el continente (Valencia-Moreno y Ortega-Rivera, 2011). Además, estudios geológicos sugieren que la PBC no siempre ha sido una franja de tierra continua (Aguirre *et al.*, 1999; Carreño y Smith, 2007; Hausback, 1984). Diversos datos de rocas sedimentarias sugieren la

existencia de canales transpeninsulares que conectaron el Océano Pacífico y el Golfo de California (Garduño-Monroy *et al.*, 1993; Helenes y Carreño, 1999). Estos canales pudieron haberse originado hace ~1–1.6 m.a. (Plioceno), ya que el área intermedia pudo haber sido mucho más baja antes de las erupciones de 1.2 m.a. y las más jóvenes que construyeron las colinas volcánicas de Las Tres Vírgenes y La Reforma (Garduño-Monroy *et al.*, 1993; Helenes y Carreño, 1999; Riddle *et al.*, 2008). Uno de los canales se localizó en el área de San Ignacio, donde la región presentaba una altitud y topografía baja, dejando expuestos únicamente los puntos de mayor altitud de esta sección media, que son el complejo volcánico Las Tres Vírgenes y la Sierra de San Francisco; el otro posible canal, es el canal Agua Armada, considerado por a la condición geodésica que presenta (Fig. 6) (Dolby *et al.*, 2015). Se estima que estos canales, históricamente pudieron haber existido en más de una ocasión, siendo el último evento hace aproximadamente 1 m.a. para la región del Vizcaino (Oskin y Stock, 2003).

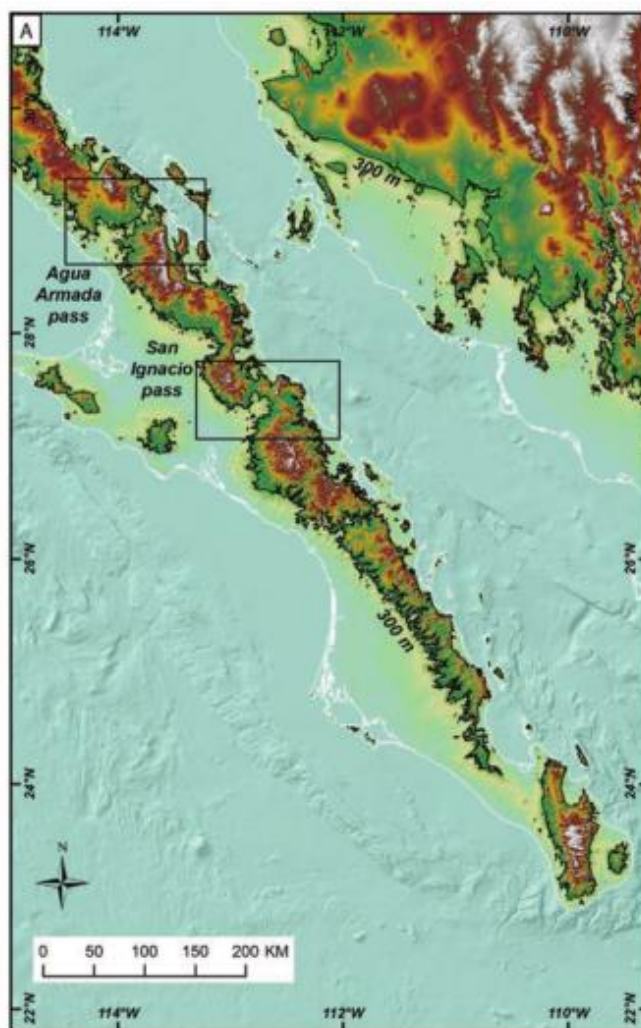


Figura 6. Análisis topográfico de posibles canales transpeninsulares a través de la Península de Baja California. Región topográfica con 300 metros de elevación, (línea negra) (Dolby *et al.*, 2015).

Dentro de la PBC existe actividad volcánica vigente, tal es el caso del complejo volcánico de las área de Las Tres Vírgenes entre San Ignacio y el Golfo, que proporciona el más llamativo de los flujos volcánicos, es considerado como uno de los pocos volcanes históricamente activos a lo largo del margen del Golfo de California (Capra *et al.*, 1998; Russell, 1897; Schmitt *et al.*, 2010) y que podría generar futuras erupciones (Capra *et al.*, 1998; Humphrey, 1974). Las Tres Vírgenes domina el paisaje, alcanzando una altura de 2,000 m, el volcán presenta

notorios escurrimientos de lava que pudo limitar y fragmentar el esparcimiento vegetal en la zona (Humphrey, 1974).

Otro componente no menos importante en el paisaje del Desierto Sonorense son las islas del Golfo de California. Los procesos que las han originado son procesos de subsidencia, elevación, de erosión, la dinámica en la tectónica de placas y el vulcanismo. Tres regiones diferentes caracterizan este conjunto de islas: las islas del norte, las islas de la cordillera central y las islas del sur del golfo (Carreño y Helenes, 2002). El grupo isleño con mayor documentación tectónica es la cadena de la isla de Ángel de la Guarda ubicada en la parte norte del golfo; las principales islas que componen esta cadena son Islas Ángel de la Guarda, Partida Norte, Salsipuedes, San Lorenzo Norte y San Lorenzo Sur. El conjunto de islas tiene un origen peninsular (erosión costera), permanecido aisladas inmediatamente después de su formación, incluso durante las épocas de máxima glaciación y periodos interglaciares pleistocénicos. Se estima que esas islas comenzaron su aislamiento hace un millón de años (Moore, 1973).

2.10 Aspectos climáticos y ecorregiones del Desierto Sonorense

Las condiciones climáticas actuales de la PBC son, en su mayor parte, el resultado de tres factores: 1) la amplia extensión latitudinal (33° N a 23° N), que resulta en la transición de zonas templadas con lluvias de invierno en el norte a zonas tropicales con tormentas de verano en el sur; 2) la influencia del Océano Pacífico y del Golfo de California que generan una transición de este-oeste con clima frío y neblina del lado del Océano Pacífico a un clima cálido, tipo continental (altas temperaturas en verano y frío en invierno) del lado del Golfo de California; y 3) la compleja geología de la península que incluye una cadena montañosa que recorre de manera latitudinal casi toda la PBC, y que capturan la humedad ascendente, generando mayor precipitación en regiones elevadas (Garcillán *et al.*, 2010). Sustentados en las características medioambientales y distribución de la flora, se han identificado catorce ecorregiones a lo largo de la Península, agrupadas en tres grandes

regiones: Región Mediterránea, Desiertos y Región del Cabo (Fig. 7) (González-Abraham *et al.*, 2010).

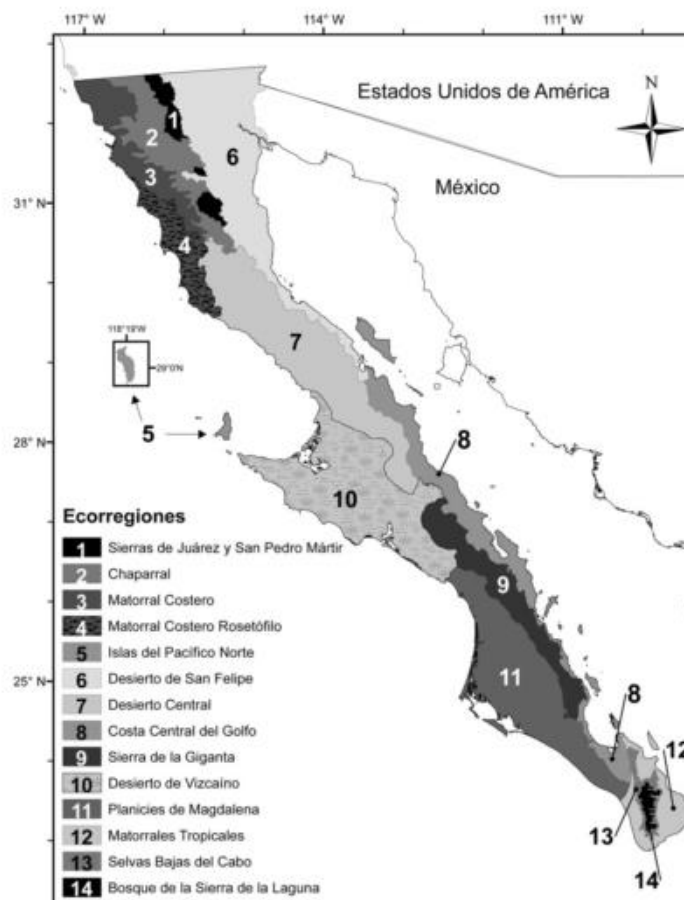


Figura 7. Propuesta sintética de ecorregiones de la península de Baja California. (González-Abraham *et al.*, 2010).

F. columnaris se distribuye en la región de los desiertos, específicamente en el Desierto Central del cual significativamente delinea esta región, teniendo sus límites con el Desierto de Vizcaíno, donde elementos de la región más árida del sur peninsular encuentra su límite norte (González-Abraham *et al.*, 2010).

En el caso de su distribución en las islas del Golfo de California hay poca información, pero dada su cercanía con el macizo continental se cree que sus

condiciones climáticas y ambientales son similares a la región adyacentes de la PBC o de la costa de Sonora (Cody *et al.*, 1983).

2.11 Unidades evolutivamente significativas

La unidad evolutivamente significativa (UES) es una unidad de población que merece una gestión particular, relacionado a una alta prioridad para la conservación (Ryder, 1986). La UES describe una divergencia genética significativa con datos moleculares haploides (ADN de cloroplasto en plantas) y / o marcadores diploides (es decir, ADN nuclear) (Dolby *et al.*, 2015). Una UES es un grupo de individuos que se han aislado de otros individuos (co-específicos) durante el tiempo suficiente para exhibir una divergencia genética significativa (Ryder y Christen, 1988) y contribuyen sustancialmente a la diversidad ecológica o genética de un taxón particular (Dolby *et al.*, 2015).

El concepto tiene dos componentes principales, el aislamiento reproductivo e histórico y la existencia de un distintivo adaptativo, que no necesariamente se deben encontrar correlacionados (Crandall *et al.*, 2000).

La UES se ha asociado con distintos segmentos de la población que reciben protección bajo la Ley de Especies en Peligro de los Estados Unidos y también se usa en una variedad de contextos, pero principalmente ha sido considerada como una importante unidad práctica para la conservación (Crandall *et al.*, 2000). Lamentablemente, este concepto aún no ha sido aplicado en los esfuerzos de conservación de la biota mexicana.

3. JUSTIFICACIÓN

La historia evolutiva y los patrones filogeográficos de las especies hasta ahora estudiadas en la PBC han sido explicados principalmente bajo las hipótesis de eventos geológicos vicariantes, como la formación del Golfo de California y diversos canales transpeninsulares (Riddle *et al.*, 2000).

Si bien es importante considerar y valorar las hipótesis vicariantes, como la formación del Golfo de California y diversos canales transpeninsulares, el reservarse a contemplar únicamente estos factores como ancladores de los patrones filogeográficos, subestima la compleja historia evolutiva de las especies, además del resto de eventos históricos geológicos y ambientales en la región, por lo tanto es necesario considerar otras alternativas que pudieran explicar y ser concordantes con dichos patrones.

La gran mayoría de los estudios realizados en la biota de la PBC que invocan a los eventos vicariantes como los principales factores causales de los rompimientos filogeográficos, pero sin estimar tiempos de divergencia, lo que hace que las interpretaciones manifiesten severas ambigüedades. En el presente estudio se hace un intento por resolver estos huecos, al usar métodos de coalescencia junto con el uso de puntos de calibración para estimar los tiempos de divergencia.

El cirio se reconoce como una especie importante en contextos sociales y económicos, además de ser considerado un símbolo carismático regional en la PBC. Gracias a su presencia como elemento clave en el ecosistema, desde el año 1980 se le ha otorgado su nombre al Área Natural Protegida con mayor extensión terrestre en México, “Área de Protección de Flora y Fauna Silvestre Valle de los Cirios” (Conanp, 2013; Escoto-Rodríguez y Bullock, 2002). Considerando su hábito no clonal, su distribución restringida, el bajo reclutamiento y alta mortalidad de la especie, se considera un recurso para el cual se deben desarrollar estrategias

viables para su manejo y su prudente explotación (Bullock *et al.*, 2005; Humphrey, 1974).

La identificación de la estructura y diversidad genética, así como abordar temáticas filogeográficas para *F. columnaris*, aportaría conocimientos sobre su historia evolutiva. Dichos conocimientos pueden desembocar en la identificación de poblaciones con importante legado genético de la especie (Unidades Evolutivamente Significativas), que podrían ser usadas como instrumentos de protección y manejo, además de que permite entender la historia evolutiva de la vegetación del Desierto Sonorense.

4. HIPÓTESIS

Puesto que el ADN cloroplástico de *F. columnaris* contiene suficientes niveles de variabilidad genética intraespecífica y dado que pareciera tener restricciones a su distribución geográfica actual aunado a una limitada capacidad de dispersión, se espera que los distintos eventos vicariantes hayan dejado señales de discontinuidades genéticas entre los linajes cloroplásticos de poblacionales. Por lo tanto, los tiempos de divergencia entre los linajes serán concordantes a los eventos vicariantes como la formación del Golfo de California, el cual divergió las poblaciones de la PBC y la localidad de la Sierra Bacha, hace aproximadamente 5.5 m.a.; además del canal medio-transpeninsular, y la actividad volcánica del complejo de Las Tres Vírgenes, eventos que fragmentaron el área norte del área central de la PBC y la Sierra de San Francisco de Las Tres Vírgenes hace 1 a 1-6 m.a.

Añadido a esto, se esperan efectos de una reciente expansión demográfica en las poblaciones, posiblemente implicadas con las fluctuaciones climáticas pleistocénicas (Glaciar e interglaciar).

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Determinar y explicar la estructura filogeográfica de *Fouquieria columnaris* a lo largo de su distribución geográfica.

5.2 Objetivos particulares

Describir los niveles de diversidad genética de secuencias concatenadas del ADN cloroplástico dentro y entre poblaciones de las localidades muestreadas.

Determinar los linajes filogeográficos.

Estimar tiempos de divergencia entre los distintos linajes cloroplásticos y probar consistencias temporales con los eventos vicariantes de la PBC.

Determinar la demografía histórica de los linajes filogeográficos.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Obtención de muestras

Para la obtención de muestras se abarcó el rango de la distribución de la especie, de modo que permitiera develar la estructura genética de la especie en su distribución geográfica. Además de que nos accediera a probar los escenarios vicariantes más recurridos en los estudios filogeográfico de esta región (Fig. 8).

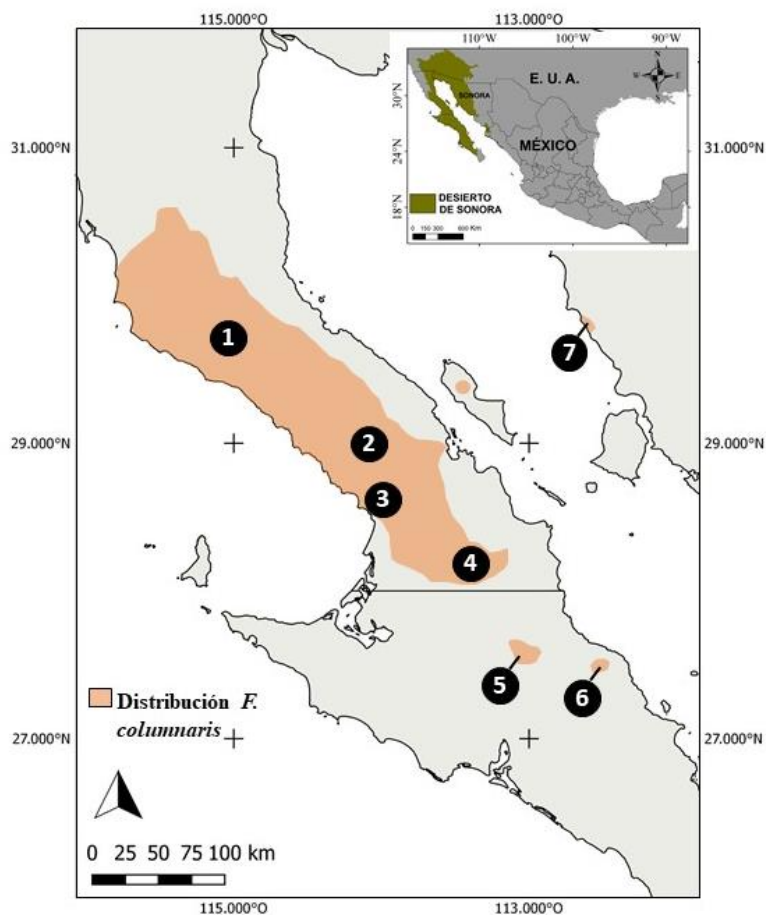


Figura 8. Distribución de *Fouquieria columnaris* y los siete sitios de recolecta para el presente estudio.

Se establecieron cinco puntos de recolecta dentro de la PBC y un punto en la Sierra Bacha. Además, se añadió una localidad sobre el camino en la carretera a Bahía de

los Ángeles, esta recolecta fue realizada en el año 2013 por el Dr. José Delgadillo Rodríguez, Curador del Herbario BCMEX de la Universidad Autónoma de Baja California, el material consistía en hojas secas que habían sido refrigeradas a -20°C . El resto de las recolectas se realizaron por el autor a lo largo del año 2016 y se recolectaron principalmente hojas juveniles. Debido a que las recolectas se hicieron en distintos periodos del año, y siendo el cirio una especie caducifolia, donde la foliación depende de las condiciones climáticas, no siempre se le encontró en foliación en todas las localidades por lo cual se recolectó tejido del tallo en los individuos carentes de hojas. Se obtuvo 50 gramos de tejido por individuo ya fuera de flores, ramas juveniles y tallo, dependiendo la disponibilidad de la estructura en cada planta. Se buscó principalmente tejido juvenil, que permita la extracción de ADN sin dificultades.

Se recolectaron de 10 a 18 individuos por sitio, separados por una distancia mínima de 20 metros entre sí, procurando evitar recolectar individuos emparentados ya que Humphrey (1974) indica que sus semillas germinan y se establecen a unos cuantos metros de la planta madre. Todo tejido se deshidrato y almaceno en bolsas de papel a -20°C , hasta la implementación del método de extracción de ADN. En total se obtuvieron 108 individuos de las siete localidades (Anexo A).

6.2 Extracción de ADN total

Para la extracción de ADN total se utilizó el protocolo modificado de CTAB 2% (Doyle y Doyle, 1990), donde se descartó el uso de nitrógeno líquido para el macerado del tejido vegetal y se implementó una rehidratación del tejido con agua miliQ (Millipore, Billerica, MA, EUA) para el homogenizado. La concentración (ng/ μL) del ADN se cuantifico mediante el espectrofotómetro Thermo Scientific NanoDrop TM 2000 (Thermo Fisher Scientific Inc. Waltham, MA, EUA), además de corroborar la calidad mediante la elaboración de geles de agarosa al 1%.

Cuantificadas las extracciones, fueron almacenadas en tubos de 1.5 μL a -20°C , dentro de la colección de ADN del Laboratorio de Genética para la Conservación del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). Por último, se

realizaron diluciones de trabajo con agua miliQ (Millipore, Billerica, MA, EUA) a una concentración de 20 ng/ μ L.

6.3 Marcadores moleculares.

6.3.1 ADN cloroplástico

En este estudio se emplearon los iniciadores universales de los espaciadores *ndhF-rpl32*, *rpl32-trnL* (UAG) y *psbJ-petA* (Shaw *et al.*, 2007). La amplificación se llevó a cabo en un volumen de reacción de 30 μ L, conteniendo 1 \times de buffer de reacción (20 Mm Tris-HCl, 50 Mm KCl a Ph 8.4), 2.0 mmol/L de Cloruro de Magnesio (MgCl₂), 200 μ mol/L dNTPs, 0.2 μ mol/L de ambos iniciadores, 1 unidad de Taq polimerasa (Invitrogen, Carlsbad, CA) y 2 μ L de ADN a 20 ng/ μ L.

Se utilizaron 2 ciclos de amplificación, para el fragmento *psbJ-petA* se usó: una desnaturalización inicial a 94°C durante 5 minutos, seguido por 35 ciclos que constaban de 94°C durante 30s, 58°C durante 30s y 72°C, durante 1 min 10 s; con una extensión final de 72°C durante 8 minutos. Y para *ndhF-rpl32* y *rpl32-trnL*, se empleó una desnaturalización inicial a 94°C durante 5 minutos, seguido por 35 ciclos que constaban de 94°C durante 30s, 50°C durante 30s y 72°C, durante 1 min 10s, con una extensión final de 72°C durante 8 minutos.

6.3.2 Pruebas de polimorfismo

Se realizó una evaluación del polimorfismo para cada espaciador, para lo cual se secuenció tres individuos que fueron escogidos en base a su distribución geográfica. Se escogió aquellos individuos con una distribución lejana entre sus localidades, se seleccionó un individuo de la localidad de Sonora, y un individuo de la distribución más norteña y otro de la localidad más sureña dentro de la PBC. Los productos de PCR fueron secuenciados en la compañía MacroGen (Seoul, South Korea; <http://www.macrogen.com/eng/>). En esta prueba, solo se encontraron sitios informativos para los fragmentos *psbJ-petA* y para *ndhF-rpl32*. El espaciador *rpl32-trnL* no fue informativo en este análisis, por lo que no se utilizó para los análisis posteriores.

6.4 Secuenciación y alineamiento

La secuenciación de los fragmentos psbJ-petA y para ndhF-rpl32, para los 108 individuos fue mediante el servicio de secuenciación de la compañía MacroGen (Seoul, South Korea; <http://www.macrogen.com/eng>). La edición y el alineamiento de las secuencias se llevó por medio de MUSCLE en el programa MEGA6 (Tamura *et al.*, 2013). La revisión de las secuencias y la elaboración del concatenado fue elaborada por medio del programa DNA Sequence Assembler v4 (DNA Sequence Assembler v4 (2013), Heracle BioSoft, <http://www.DnaBaser.com>).

6.5 Análisis estadístico

6.5.1 Estimación de la diversidad genética

Para describir la variación genética a nivel intraespecífico se estimó la diversidad nucleotídicas, haplotídica y se identificaron los sitios segregantes y el número de haplotipos, mediante el programa DnaSP 5 (Librado y Rozas, 2009). Los análisis se realizaron de forma individual para cada fragmento y también en secuencias concatenadas de ambos espaciadores de ADN cloroplásticos (psbJ-petA y ndhF-rpl32).

6.5.2 Análisis de la varianza molecular

Para la determinación de la repetición de la varianza genética contenida dentro y entre agrupaciones de las localidades muestreadas se implementó un análisis de varianza molecular (AMOVA). Este análisis maximiza la varianza entre grupos con la intención de develar la estructura genética de los datos, configurando hipótesis de agrupamiento. El análisis se implementó mediante el programa ARLEQUIN 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010). Las hipótesis probadas fueron las siguientes: a) escenario que divide a las localidades dentro de la PBC de la localidad de Sonora, basado en la barrera de la formación del Golfo de California, por lo que se conformarían dos grupos con los siguientes sitios (Cataviña, Bahía de los Ángeles, Rosarito, Piedras Blancas, Sierra de San Francisco, Las Tres Vírgenes) + (Sonora), b) escenario bajo el supuesto de dos eventos vicariantes, la formación del Golfo de California y posible canal medio transpeninsular que separa las localidades de BC

de las de BCS dando los grupos (Cataviña, Bahía de los Ángeles, Rosarito, Piedras Blancas, Sierra de San Francisco,) + (Las Tres Vírgenes) + (Sonora), c) de igual forma los dos eventos vicariantes, formación del Golfo de California y el canal medio trans-peninsular que separa las localidades de BC con las de BCS, pero este a su vez, separa la localidad de Sierra de San Francisco de la localidad del volcán de Las Tres Vírgenes (Cataviña, Bahía de los Ángeles, Rosarito, Piedras Blancas) + (Sierra de San Francisco) + (Las Tres Vírgenes) + (Sonora) y d) bajo el supuesto de que todas las localidades muestreadas pudieran ser poblaciones distintas (Cataviña) + (Bahía de los Ángeles) + (Piedras Blancas) + (Sierra de San Francisco) + (Rosarito) + (Las Tres Vírgenes) + (Sonora). Cada análisis se realizó con 10,000 permutaciones.

6.5.3 Detección de barreras geográfico-genéticas por el algoritmo de máxima diferenciación

Mediante la utilización del programa computacional Barrier 2.2 (Manni *et al.*, 2004) se implementó un análisis que auxilia en la definición de barreras históricas concordantes con los grupos que explican el mayor porcentaje de la varianza molecular. Este programa utiliza las coordenadas geográficas y las distancias genéticas para la identificación de posibles barreras, mediante el algoritmo de Monmonier de máxima diferenciación (Monmonier, 1973). El algoritmo emplea una red que conecta todas las localidades y propone posibles barreras asociadas a la tasa de cambio más alta de las distancias dadas por los datos genéticos aportados. Para las distancias genéticas se implementó una matriz de distancias F_{st} entre localidades (Anexo E), mediante el programa ARLEQUIN 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010). Las barreras asociadas a la tasa de cambio más alta de las distancias genéticas dadas, se describen mediante una teselación de Voronoï, lo cual es una red de polígonos construidos para cada localidad, y a partir de las muestras adyacentes (polígonos) que compartan bordes comunes.

6.5.4 Diversidad y distribución espacial de haplotipos

Para describir la diversidad genética a nivel intrapoblacional se estimó la diversidad nucleotídica, haplotípica y el número de haplotipos, así como cada uno de los haplotipos privados para cada población propuesta por AMOVA y Barrier. Los análisis se realizaron mediante el programa DnaSP 5 (Librado y Rozas, 2009).

Para la riqueza genética de las poblaciones se utilizó el método de rarefacción, que compensa las diferencias por el tamaño de las muestras. Se estimó la riqueza haplotípica y la riqueza de haplotipos privados, por el programa HP-Rare 1.1 (Kalinowski, 2004, 2005), con una modificación para adaptar a la base de datos haplotípicos del ADN cloroplástico (Garrick *et al.*, 2009).

El análisis de la distribución espacial entre los haplotipos, se basó en la reconstrucción filogenética de máxima verosimilitud, llevado a cabo en el programa Garli 2.0 (Zwickl, 2006). Se seleccionaron árboles individuales resueltos después de 10,000,000 generaciones, y cuando el valor de verosimilitud total fue de 0.05. Se realizaron 1,000 repeticiones de bootstrap, cada uno con dos cadenas MCMC independientes. Los datos para las secuencias de ADN cloroplástico fueron particionados de la misma forma que se hizo en la sección de reconstrucción filogenética. El árbol obtenido se exportó a formato “newick” y fue graficado y editado por medio del programa computacional Haplotype Viewer de CIBIV (<http://www.cibiv.at/~greg/haploviewer>).

6.5.5 Reconstrucciones filogenéticas

Se utilizó el fragmento concatenado de ambos espaciadores para el análisis filogenético. Se empleó el método de inferencia Bayesiana para la reconstrucción filogenética y se estimaron los valores de probabilidad a posteriori, utilizando el programa MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.*, 2012). Se usaron dos corridas paralelas bajo los algoritmos MCMC (Markov Chain Monte Carlo, por sus siglas en inglés), utilizando una cadena de “fría” y tres cadenas “calientes” para 50,000,000 generaciones, muestreando cada 10,000 generaciones, hasta que la desviación estándar de frecuencias fuera menor a 0.01. Los datos para las secuencias de ADN

de cloroplasto fueron particionados, es decir, se analizó de forma independiente cada espaciador con su mejor modelo de ajuste dentro del análisis del fragmento concatenado, utilizando el criterio de información de Akaike corregido en el programa jModelTest 2 (Darriba *et al.*, 2012). Se utilizó un periodo de calentamiento del 25%, y se calculó un árbol consenso de mayoría. Como grupo externo se utilizaron tres secuencias obtenidas del Genbank que corresponden a las tres especies de la familia Fouquieriaceae: *Fouquieria splendens* (con números de acceso KJ137189.1 y KJ137199.1), *Fouquieria shrevei* (con números de acceso KJ137187.1 y KJ137180.1) y *Fouquieria purpusii* (con números de acceso KJ137183.1 y KJ137177.1) (Schultheis y Baldwin, 1999; Medina, 2005). La selección de estos grupos externos se determinó basado en los siguientes criterios: disponibilidad en GenBank, especies pertenecientes a la familia Fouquieriaceae, contemplar los 3 subgéneros de la familia Fouquieriaceae, *F. columnaris* perteneciente al subg. *Idria* y las demás especies que contemplan el subg. *Fouquieria* y subg. *Bronnia*, y el uso de *F. splendens*, que se co-distribuye con *F. columnaris* en la PBC.

6.5.6 Estimación de tiempos de divergencia

La estimación de los tiempos de divergencia se realizó por medio del programa BEAST 1.8 (Drummond *et al.*, 2012). Para ello se establecieron tres puntos de calibración derivados del registro fósil y de eventos biogeográficos históricos: 1) punto de calibración ancestral, establecido hace 12 m.a. debido a la presencia de registro fósil de polen de la familia Fouquieriaceae (Axelrod, 1950), 2) formación del Golfo de California, evento geológico que separa a las poblaciones peninsulares del macizo continental 5.5 m.a. (Riddle *et al.*, 2000), y 3) formación del canal medio-transpeninsular 1 m.a. (Hafner y Riddle, 2005; Oskin y Stock, 2003).

Para la calibración de la tasa de sustitución de los linajes de *F. columnaris* se utilizó el fragmento concatenado de los espaciadores psbJ-petA y para ndhF-rpl32. Los análisis se realizaron durante 100,000,000 generaciones, muestreando cada 1,000 iteraciones, se empleó un reloj molecular no correlacionado relajado basado en

logarítmico normal (Drummond y Rambaut, 2007). Posterior al análisis, se determinó la distribución a posteriori de las probabilidades, y si ésta ha alcanzado un tamaño de muestra efectivo suficiente (ESS), y por lo tanto estacionalidad. Se utilizó el programa Tracer 1.6 (Rambaut y Drummond, 2009), para este análisis. Mediante el programa TreeAnnotator 1.7.4 (Rambaut y Drummond, 2012) se generó el archivo formato “.tree” con los datos compilados, tras un periodo de calentamiento del 25%, y un valor de probabilidad a posteriori de 0.5. Por último, mediante el programa FigTree v1.4.0 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>) se realizó la edición del árbol final.

6.5.7 Historia demográfica

El crecimiento poblacional (expansión) se estimó mediante el análisis de la distribución de diferencias pareadas (Mismatch distribution), mediante DnaSP 5 (Librado y Rozas, 2009). Estas distribuciones, son caóticas o desordenadas en poblaciones en equilibrio demográfico, pero unimodales en las poblaciones que han experimentado una expansión reciente (Rogers y Harpending, 1992). Además se estimó el índice de “rugosidad” (Harpending, 1994), el cual muestra valores grandes en poblaciones relativamente estables, y exhibe una distribución multimodal. La bondad de ajuste del modelo de expansión espacial se evaluó calculando la significancia estadística del índice de rugosidad a partir de 1000 simulaciones para estimar la probabilidad de obtener un índice menor que el valor observado mediante ARLEQUIN 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010).

Adicionalmente, se buscó evidencia para la expansión poblacional mediante pruebas de neutralidad mediante el estadístico T de Tajima (Tajima, 1989). Este estadístico muestra valores positivos significativos cuando las poblaciones sufrieron un cuello de botella reciente, mientras que valores negativos significativos, para poblaciones en expansión. Los eventos de expansión poblacional también fueron analizados mediante el estadístico F_s (Fu, 1997). Un valor negativo en el estadístico de F_s indica un número excesivo de variantes genéticas, como se esperaría en una población que ha pasado por un proceso de expansión reciente, mientras que un

número positivo de F_s es evidencia de una deficiencia de variantes genéticas, como se esperaría en una población que ha pasado por un cuello de botella (Fu, 1997). Todos los análisis fueron realizados mediante el programa computacional Arlequin 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010).

7. RESULTADOS

7.1. Diversidad genética del ADN cloroplástico

Las secuencias de ADN cloroplástico tuvieron una longitud de 761 pb para psbJ-petA, y de 723 pb para ndhF-rpl32. El fragmento concatenado tuvo una longitud total de 1484 pb. El espaciador ndhF-rpl32 presentó los niveles más bajos de diversidad, se obtuvieron 5 haplotipos con 3 sitios polimórficos, y una diversidad haplotípica de 0.4557, así como una diversidad nucleotídica de 0.0011, y un número promedio de diferencias pareadas de = 0.82. Mientras que el espaciador psbj-petA, mostró 19 haplotipos con 7 sitios polimórficos, una diversidad haplotípica de 0.8984, una diversidad nucleotídica de 0.0038 y un promedio de diferencias pareadas de 2.90 (Tabla I).

Para el fragmento concatenado se identificó un total de 28 haplotipos con 10 sitios polimórficos; dando una diversidad de haplotipos de 0.9339, una diversidad nucleotídica de 0.0025 y un número promedio de diferencias pareadas de 3.72 (Tabla I).

Tabla I. Diversidad genética de *Fouquieria columnaris*, basado en las secuencias espaciadoras de ADN cloroplásticas psbJ-petA, ndhF-rpl32 y en el concatenado de ambas.

Grupos	n	S	H	<i>h</i>	π
psbJ-petA (761pb)	108	7	19	0.8984	0.003811
ndhF-rpl32 (723pb)	108	3	5	0.4557	0.001144
Concatenado (1484pb)	108	10	28	0.9339	0.002512

n = tamaño de muestra; S = sitios segregantes; H = número de haplotipos; *h* = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica.

7.2 Análisis de la varianza molecular (AMOVA)

El análisis de maximización de varianza molecular mostró que el escenario “c” maximizó la varianza entre grupos, indicando que *F. columnaris* está constituida de 4 poblaciones (K), las cuales se originarían por tres eventos vicariantes (Tabla II).

Tabla II. Análisis de Varianza Molecular usando el fragmento concatenado de ADN cloroplástico (psbJ-petA y ndhF-rpl32), para *F. columnaris*.

Fuente de variación	K=2 % (F _{ST})	K=3 % (F _{ST})	K=4 % (F _{ST})	K=7 % (F _{ST})
Entre grupos	39.22 (0.3921)**	46.38 (0.4638)*	54.48 (0.5447)*	48.30 (0.4830) ns
Entre poblaciones dentro de grupos	24.61 (0.6382)**	14.32 (0.6070)**	3.35 (0.5783)**	1.75 (0.5004)**
Dentro de poblaciones	36.17 (0.4048) ns	39.30 (0.2670)**	42.17 (0.0736)*	49.95 (0.4830) ns

ns = no significativo; *P<0.005; **P<0.001

7.3 Detección de barreras geográficas-genéticas.

Los resultados de Barrier 2.2 indican 3 barreras asociadas a la tasa de cambio más alta de las distancias genéticas dadas (Fig. 9).

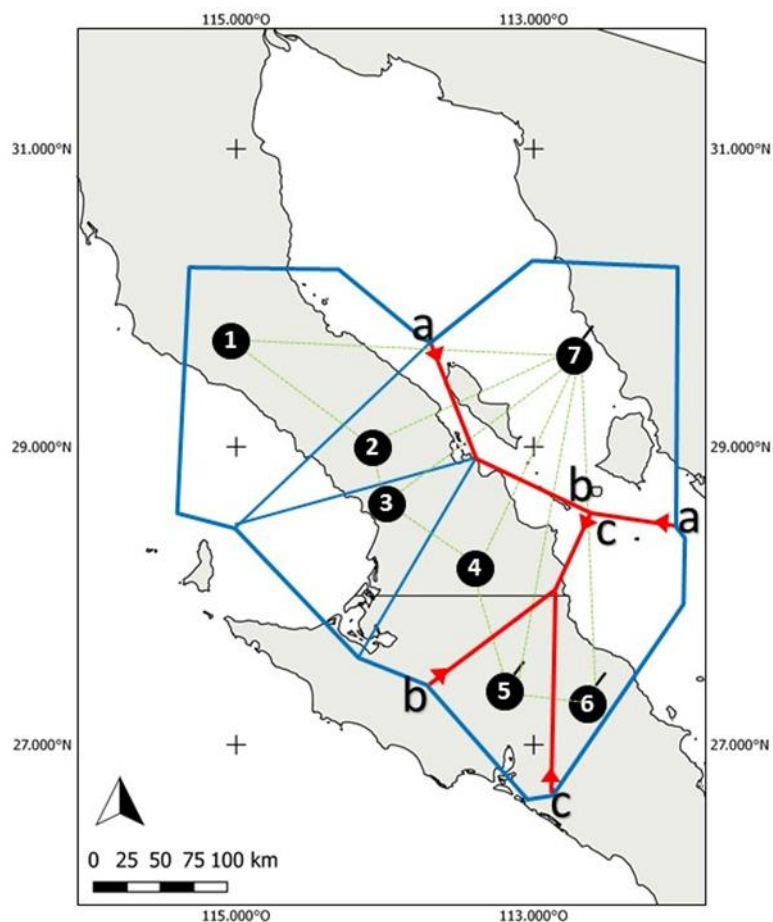


Figura 9. Barreras históricas que han participado en la formación de poblaciones de *Fouquieria columnaris*, identificadas por Barrier 2.2. En azul la teselación de Voronoi de las localidades analizadas. Los números en círculos negros son los sitios de recolecta. Las líneas punteadas en verde es la triangulación de Delaunay que relaciona el sitio con las localidades adyacentes. Líneas en rojo representan las barreras geográficas históricas, las cuales representan a) Golfo de California, b) Canal medio transpeninsular separa las localidades de Baja California con las de Baja California Sur, y c) la separación de Sierra de San Francisco y el Volcán de Las Tres Vírgenes.

Por medio de estos dos análisis (AMOVA y Barrier), se definen 4 poblaciones, las cuales son A) Baja California; B) Las Tres Vírgenes; C) Sierra de San Francisco; y D) Sierra Bacha.

7.5 Diversidad y distribución espacial de haplotipos por población

Se presentan en la tabla III los niveles de diversidad genética para las poblaciones identificadas por la AMOVA y Barrier. La población de Sierra Bacha mostró la mayor diversidad haplotípica 0.9333, mientras que la población de Sierra de San Francisco la menor (0.5714).

Tabla III. Diversidad genética de *F. columnaris*, basado en las secuencias espaciadoras de ADN cloroplásticas psbJ-petA, ndhF-rpl32 y del fragmento concatenado entre ambas.

Grupos	n	S	H	hp	h	π
A	62	7	14	11	0.8974	0.001576
B	14	4	4	0	0.5714	0.000918
C	16	3	4	3	0.675	0.000663
D	16	6	10	10	0.9333	0.001808

n = tamaño de muestra; S = sitios segregantes; H = número de haplotipos; h = diversidad haplotípica; hp=haplotipos privados; π = diversidad nucleotídica; A. Población de Baja California, B. Población de Las Tres Vírgenes, C. Población de Sierra de San Francisco y D. Población de Sierra Bacha.

Asimismo, los valores de riqueza haplotípica y riqueza de haplotipos privados, estimados por el método de rarefacción, son consistentes con los análisis de diversidad genética anteriores, donde la población de Sonora mostró también la mayor riqueza de haplotipos entre las demás poblaciones ($A_R = 4.8$, y $A_P = 4.36$) (Anexo D).

La población de Sonora consta de 10 haplotipos, todos ellos privados. La población de BC está formada por 14 haplotipos donde 3 haplotipos (Fhap_12, 15, 22) son compartidos con la población de Sierra de San Francisco la cual consta de 4 haplotipos todos ellos compartidos. El Fhap_12, es un haplotipo compartido entre sitios distantes (a 230 km entre la localidad de Norte de Cataviña y en Camino a Piedras Blancas y en la Sierra de San Francisco a 300 km de la localidad norteña), y el Fhap_18 es un haplotipo frecuente en todos los sitios de recolecta de BC. La población de las Tres Virgenes con tres haplotipos exclusivos (Fhap_26, Fhap_27 y Fhap_28) y solo uno compartido (Fhap_11) con la población de la Sierra de San

Francisco (Fig. 10 y 11).

Los haplotipos de *F. columnaris* se separan en dos grandes grupos, uno de ellos representado por los 10 haplotipos exclusivos de la población de Sonora, el otro grupo está constituido por la población de BC, dejando los haplotipos de Sierra de San Francisco y Las Tres Vírgenes segregados entre estos dos clados principales (Fig. 10).

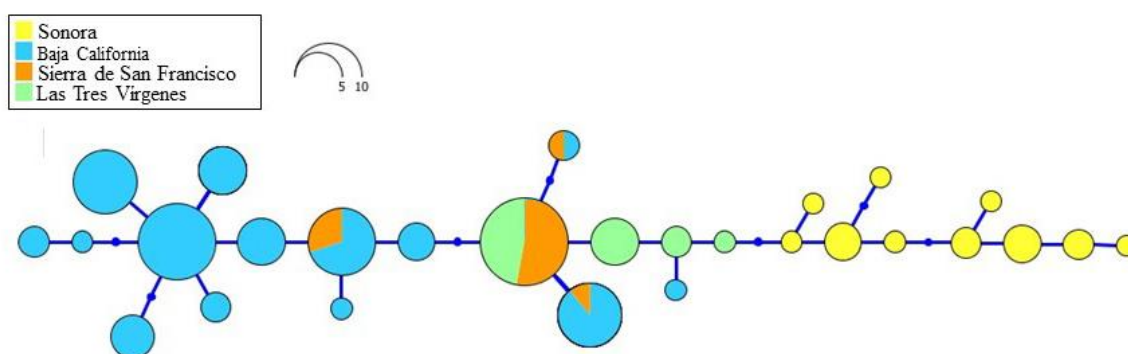


Figura 10. Red de haplotipos reconstruida por un análisis de Máxima Verosimilitud a partir de 28 haplotipos del fragmento concatenado de los espaciadores psbJ-petA, ndhF-rpl32 del ADN cloroplástico de *F. columnaris*.

7.4 Análisis filogenético

El modelo de sustitución nucleotídica según el criterio de información de Akaike de mejor ajuste fue el modelo de tiempo reversible generalizado (Generalised Time-Reversible) incluyendo sitios invariables (GTR+I) para el fragmento psbJ-petA y TPM1uf incluyendo sitios invariables, (TPM1uf +I) para ndhF-rpl32.

La reconstrucción filogenética mostró que *F. columnaris* conforma un clado monofilético bien soportado (100%). Además, resalta la distinción de los tres subgéneros de la familia, donde *F. purpusii* representante de subg. *Bronnia*, a las especies *F. shrevei* y *F. splendens* del subg. *Fouquieria* y los haplotipos de *F. columnaris* conformando el subg. *Idria* (Fig. 11).

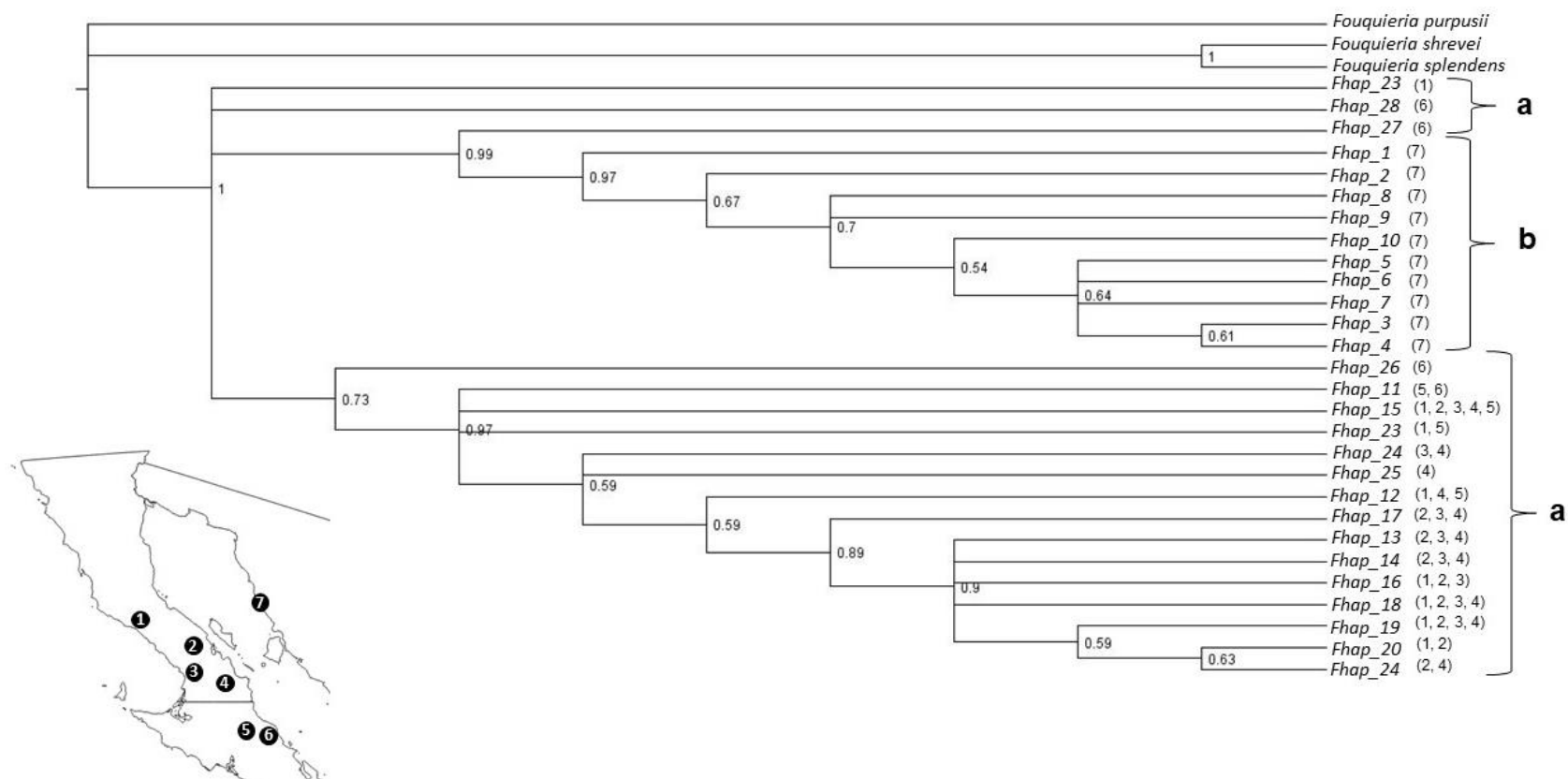


Figura 111. Reconstrucción filogenética mediante métodos Bayesianos, y usando secuencias concatenadas de ADN cloroplástico (psbJ-petA y ndhF-rpl32) de *F. columnaris*. Los números entre paréntesis después del nombre de los haplotipos indican las localidades (ver mapa en parte inferior izquierda). Los corchetes indican los haplotipos agrupados por localidades peninsulares (a) y continentales (b). En los nodos se indican los valores de soporte estadístico de probabilidad a posterior.

7.6 Tiempos de divergencia

A nivel intraespecífico, el programa computacional BEAST sugiere que la separación en los grupos de haplotipos ocurrió durante el Pleistoceno temprano, donde aproximadamente el 80% de los haplotipos se explican por una divergencia que comenzó en los últimos 2 m.a., el 57% de los haplotipos tienen una divergencia menor al millón de años.

La divergencia entre la población de Sonora y la Península de Baja California (siendo el tiempo del ancestro común más reciente, TMRCA) fue hace 6.9 m.a. (95% hpd de 5.3-9.4). Posteriormente, las dos poblaciones aisladas más sureñas (Las Tres Vírgenes y Sierra de San Francisco), se separaron de la población de BC, ubicando el TMRCA hace 1.4 m.a. (95% hpd de 1-2.8). Y finalmente, la separación entre Las Tres Vírgenes y Sierra de San Francisco indicó que el TMRCA fue hace 1 m.a. (95% hpd 0-1.3) (Fig. 12).

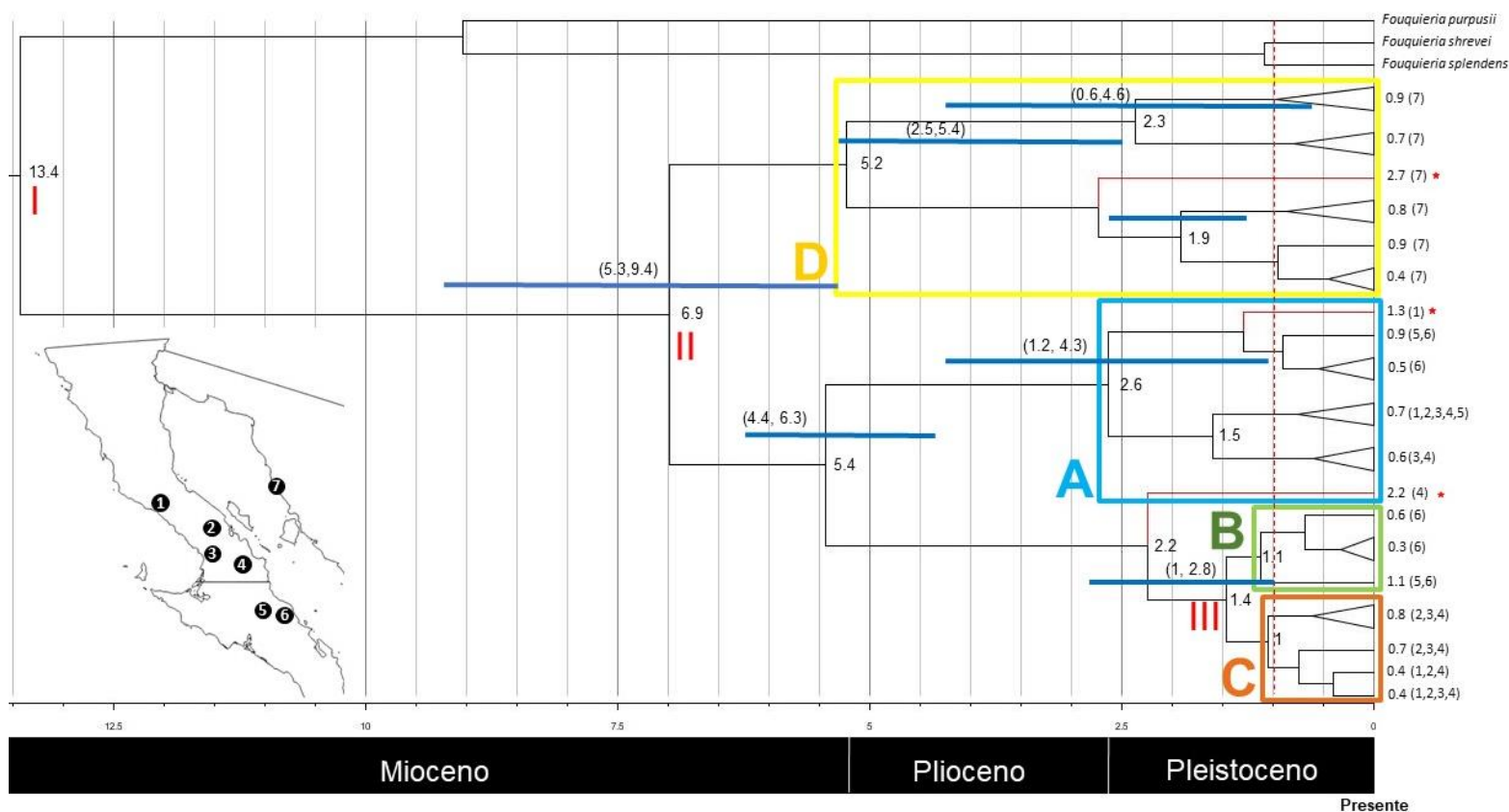


Figura 12. Tiempos de divergencia en años para *F. columnaris* basados en el fragmento concatenado de los espaciadores psbJ-petA, y ndhF-rpl32 del ADN cloroplástico (1484pb). Puntos de calibración en números romanos en rojo: I) punto de calibración ancestral de registro fósil, establecido hace 12 m.a. (Axelrod, 1950), II) Formación del Golfo de California, separación de las poblaciones peninsulares del macizo continental 5.5 m.a. (Riddle et al. 2000), III) Formación del canal medio-transpeninsular 1 m.a. (Hafner y Riddle, 2005, Oskin y Stock, 2003). A) Población de Baja California en azul, B) población de Las Tres Vírgenes en verde, C) población de Sierra de San Francisco en café y D) población de Sierra Bacha en amarillo. Los haplotipos se muestran como clados terminales, y el tiempo al ancestro común más reciente se señala después de cada terminal. Estrellas rojas indican los haplotipos ancestrales.

7.7 Historia demográfica

La prueba de neutralidad de D de Tajima no fue significativa para ninguna población, lo que sugiere una estabilidad demográfica (Tabla IV). Mientras que el examen de F_s de Fu indicó diferencias significativas y negativas para las poblaciones de BC y Sonora, lo que sugiere un exceso de haplotipos de baja frecuencia, y por lo tanto poblaciones que han experimentado una expansión demográfica reciente (Tabla IV). Ningún valor del índice de rugosidad fue significativo, indicando que la distribución observada no dista de la distribución esperada bajo un supuesto modelo de expansión (Tabla IV).

Tabla IV. Estadísticos demográficos para *Fouquieria columnaris* basado en las secuencias espaciadoras de ADN cloroplásticas psbJ-petA, ndhF-rpl32 y en el concatenado de ambas para cada población.

Grupos	No. De diferencias pareadas	Índice de Rugosidad	D´Tajima	Fu´s Fs
A	2.3384	0.0313 ns	1.4451 ns	-4.0405*
B	1.3626	0.2498 ns	-0.2441 ns	0.26693ns
C	0.9833	0.0946 ns	0.2540 ns	-0.2971ns
D	2.683	0.043 ns	1.6566 ns	-4.2805*
psbJ-petA (761pb)	2.9004	0.0155 ns	2.7205 ns	-5.0558*
ndhF-rpl32 (723pb)	0.827	0.2004 ns	0.79419 ns	-0.0099*
Concatenado (1484pb)	3.7275	0.0104 ns	2.3855 ns	-11.4856*

ns = no significativo; * $P < 0.05$; A. Población de Baja California, B. Población de Las Tres Vírgenes, C. Población de Sierra de San Francisco y D. Población de Sierra Bacha.

La distribución de mismatch entre los haplotipos de las secuencias del fragmento concatenado para cada población fue unimodal para las cuatro poblaciones, lo que sugiere una expansión demográfica reciente para todas las poblaciones (Fig. 13).

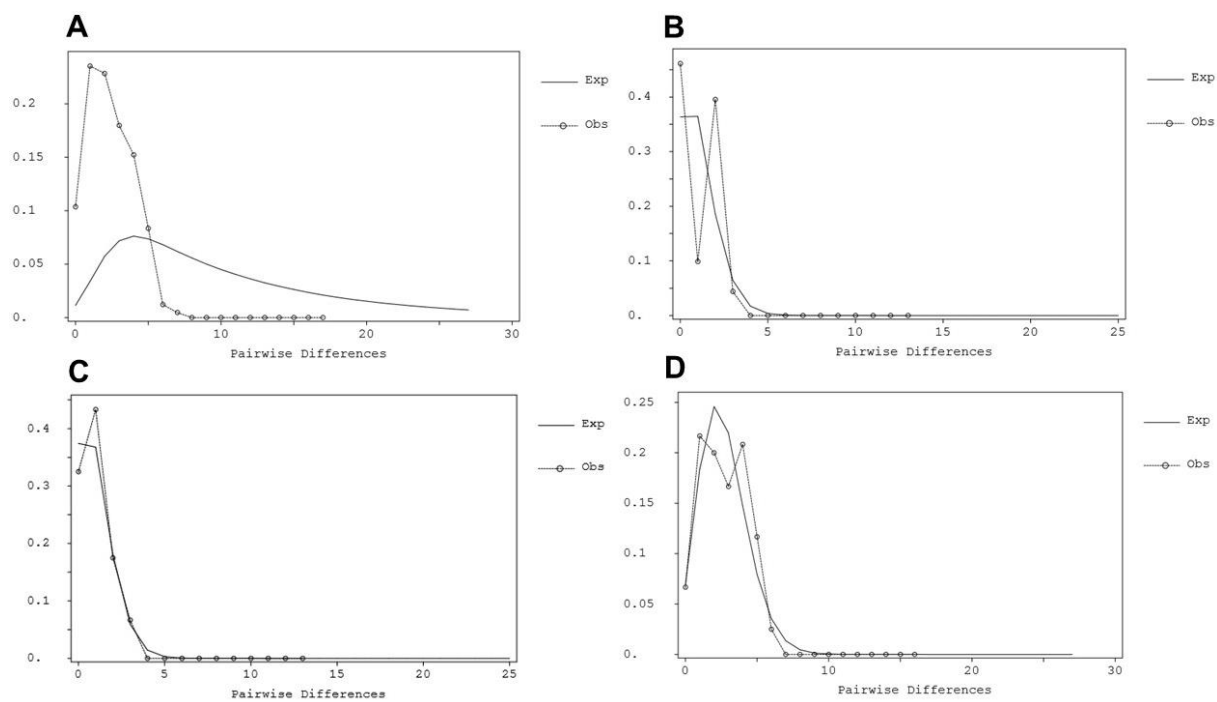


Figura 13. Distribución de diferencias pareadas (mismatch) basada en el fragmento concatenado de los espaciadores del ADN cloroplástico *psbJ-petA* y *ndhF-rpl32*, en cuatro poblaciones de *F. columnaris* del desierto de Sonora. A. Población de Baja California, B. Población de Las Tres Vírgenes, C. Población de Sierra de San Francisco y D. Población de Sierra Bacha.

8. DISCUSIÓN

La filogeografía puede hacer una valiosa contribución para la conservación de las especies (Su *et al.*, 2011). La información biológica adecuada, como la diversidad genética, la estructura de la población y la historia evolutiva, es esencial para el desarrollo de estrategias de conservación a gran escala y la planificación de acciones de manejo (Avice, 2000; Moritz, 1994; Osborne *et al.*, 2000). El presente trabajo representa el primer análisis sobre la filogeografía y estructura genética de *F. columnaris*.

8.1 Diversidad genética de ADN cloroplastico

Shaw *et al.* (2007) había sugerido las regiones no codificantes de ADN cloroplastico como una fuente potencial de caracteres informativo para distintos taxos vegetales. En *F. columnaris* se encontró un importante número de caracteres informativos, las secuencias de los fragmentos concatenados de ADN cloroplástico presentaron 10 sitios polimórficos. Además, se encontró un alto nivel de diversidad haplotídica para cada espaciador, psbJ-petA ($h=0.8984$) y ndhF-rpl32 ($h=0.4557$). Estos valores son mayores en comparación con otros grupos vegetales, incluso con respecto a una especie congénica (*F. shrevei*) (Anexo B). Este polimorfismo, resultó ser informativo para determinar los diversos parámetros de diversidad genética del ADN cloroplastico de la especie.

Los importantes valores de diversidad genética observados en *F. columnaris*, pueden deberse a la historia geológica de la región, donde diversos eventos vicariantes han fragmentado su distribución, promoviendo el aislamiento y la variación intraespecífica (Dolby *et al.*, 2015; Munguía-Vega, 2011; Riddle *et al.*, 2000). Aunado a lo anterior las características biológicas de la especie como factores ecológicos, su reproducción no clonal, anemocoria de rango limitado, sensibilidad climática, bajo reclutamiento y alta mortalidad de la especie (Bullock *et al.*, 2005; Humphrey, 1974), son características que pudieran haber influido en la diversidad genética de *F. columnaris*, promoviendo el aislamiento, limitando la

dispersión, desfavoreciendo la panmixia, entre otros posibles resultados como se ha descrito en otras especies vegetales (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003; Jones y Hubbell, 2006; Pardini y Hamrick, 2008; Wells y Young, 2002).

Los valores de diversidad genética fueron concordantes con los análisis de rarefacción para riqueza haplotídica y riqueza de haplotipos privados. El uso del método de rarefacción, ha servido ampliamente en ecología para estimar la diversidad de especies (Gotelli y Colwell, 2001) y es usado recurrentemente en genética (Leberg, 2002). En secuencias de ADN cloroplastico ha sido empleado para corregir el tamaño desigual de recolecta (Garrick *et al.*, 2009).

Los valores más altos de diversidad genética los mostraron las poblaciones de Sierra Bacha y BC, y la población continental fue aquella con los mayores niveles de variación genética. Estos resultados son concordantes con lo encontrado en *Stenocereus gummosus* (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003), pero inconsistentes con los encontrados en cactus columnares presentes en ambos lados del Golfo de California (Hamrick *et al.*, 2002). Anderson y Van Devender (1995) sugirieron que *F. columnaris* tenía una distribución continua en el área que conectaba la PBC y el masizo continental, por lo que la población de Sierra Bacha quedó aislada de la población peninsulares, donde impulsada por eventos de expansión y reducción históricos (respaldado por nuestros resultados), se promovió un importante diversificación genética en su linaje cloroplástico. Si bien no existen pruebas que constaten los límites de la distribución antes de la formación del Golfo, la distribución actual de la especie y los datos genéticos encontrados en este trabajo, permiten suponer que la especie se distribuía al menos en una fracción del central del ahora Golfo de California.

El alto número de haplotipos privados y la alta diversidad haplotípica pueden ser señales de aislamiento y adaptaciones locales, los haplotipos compartidos regionalmente pueden hablarnos de niveles de flujo genético histórico o entre las poblaciones actuales, lo que quiere decir que existió una transferencia de acervos genéticos entre poblaciones en el tiempo (Aguirre-Liguori *et al.*, 2014; Sjöstrand

et al., 2014; Wang *et al.*, 2016). Para las poblaciones de Sierra Bacha, BC y Las Tres Virgenes se encontraron haplotipos privados, lo que supone un nulo o bajo flujo genético, posiblemente causado por un aislamiento total o parcial. Estos argumentos aparentemente se contraponen con la hipótesis de Humphrey (1974), quién destaca que la dispersión de semillas de *F. columnaris* ha sido impactado por eventos climáticos como huracanes, haciendolas viajar de la península hacia el continente a traves del Golfo de California.

Una situación distinta ocurre con la población de Sierra de San Francisco, que no mostro haplotipos privados, lo que sugiere niveles de flujo genético históricos, no obsatante, esta población muestra valores importantes de diferenciación genética con respecto al resto de las poblaciones (Anexo E).

8.2 Analisis filogenetico

El análisis filogenetico confirma la monofilia de *F. columnaris*, así como la distinción de los tres subgéneros de la familia (Hendrickson, 1972; Schönenberger y Grenhagen, 2005). En la reconstrucción filogenetica se puede observar tambien que las especies *F. shrevei* y *F. splendens* muestran una pequeña distancia genética entre ambas (0.001; Kimura 2 parameter, K2P), indicando estrecha relación filogenética. Lo que podría suponer que las dos especies podrían tratarse en realidad de una sola, debido a la menor diferencia interespecificas que las diferencias intraespecificas existentes entre las poblaciones peninsulares y continentales de *F. columnaris* (0.004; K2P).

Otro aspecto importante a resaltar en esta filogenia es la divergencia entre la población de Sierra Bacha con respecto al resto de las poblaciones peninsulares, la cual es consistente con la divergencia reportada para vertebrados (Aguirre *et al.*, 1999; Riddle *et al.*, 2000) y en dos especies vegetales del Desierto Sonorense (*Lophocereus schottii* y *Euphorbia lomelii*) (Garrick *et al.*, 2009; Nason *et al.*, 2002). Es decir, la formación del Golfo de California y eventos ambientales históricos

durante el Pleistoceno (oscilación en los periodos glaciales-interglaciales) son los factores que pueden explicar tal arquitectura genética actual.

8.3 Tiempos de divergencia

En este estudio se detectaron 4 diferentes poblaciones y tres potenciales barreras contra el flujo genético a lo largo de la distribución de *F. columnaris* en el Desierto Sonorense. La población de Sierra Bacha fue la primera que se separó de las poblaciones peninsulares (6.6 m.a., 95% hpd de 5.3-9.4), heurísticamente este periodo es concordante con las hipótesis del proto-golfo y la separación del Golfo de California (Dolby *et al.*, 2015; Riddle *et al.*, 2000). De igual forma los episodios vicariantes de los canales medio transpeninsulares y la actividad volcánica del complejo volcánico Las Tres Vírgenes que separa por cadenas montañosas volcánicas las subregiones de Sierra San Francisco y el actual volcan Las Tres Vírgenes, por flujos extensivos de lava en los últimos 1,2 m.a. aproximadamente (Hafner y Riddle, 2005; Oskin y Stock, 2003; Riddle *et al.*, 2008) coinciden con los tiempos de divergencia obtenidos en este trabajo (hace 1.4 m.a., 95% hpd 1-2.8).

La explicación de la vía marítima medio transpeninsular durante el Plio-Pleistoceno ha ganado adeptos en la literatura biológica porque explica los patrones de discordancia genética entre las poblaciones peninsulares del norte y del sur peninsular en una sencilla explicación (explicación *ad hoc*).

El principal desafío para la hipótesis Plio-Pleistoceno surge de la falta de evidencia física o geológica (Lindell *et al.*, 2006); no se han descubierto depósitos sedimentarios de 2 a 1-Ma, la falta de evidencia sedimentaria indica que la vía marítima no existía o que los sedimentos se depositaron y posteriormente se erosionaron (Dolby *et al.*, 2015). Sin embargo, nuestros datos concuerdan con la fecha aproximada de este evento vicariante, tanto en estructura como en el tiempo estimado de la aparición de estos supuestos canales transpeninsulares. Otra explicación que podría participar es la actividad volcánica regional que impactó las comunidades vegetales como propone Garrick *et al.* (2009), que pudo influenciar en

Euphorbia lomelii para esta zona, la cual es también temporalmente concordante con los resultados obtenidos.

Fehlberg y Ranker (2008) estimaron tiempos de divergencia para el periodo pleistoceno en una Asteraceae, basados únicamente en una tasa de sustitución nucleotídica y en registro fósil no específico para la especie. Algunos trabajos han encontrado una estructura genética consistente con eventos vicariantes peninsulares sin el uso de relojes moleculares (Garrick *et al.*, 2009). Por lo que el presente trabajo representa uno de los primeros aportes sobre la estimación de tiempos de divergencia en la PBC, basado en registro fósil y eventos geológicos particulares para la calibración del reloj molecular.

El análisis de tiempos de divergencia puede aumentar de complejidad, lo cual podría otorgar un mayor soporte y precisión a la datación al aumentar el número de puntos de calibración conferidos por poblaciones informativas, esto depende de la información disponible para la especie (Drummond *et al.*, 2012). Para *F. columnaris* la información sobre registro fósil es limitada. Sin embargo, el análisis podría robustecerse mediante la incorporación de ejemplares provenientes de la localidad de la Isla Ángel de la Guarda, lo que permitiría incorporar un nuevo punto de calibración al análisis. Bajo el supuesto de no flujo genético entre los miembros de esta localidad con respecto al continente y a la península se esperaría que los tiempos de divergencia correspondan al tiempo de aislamiento de la isla (3.3-2 m.a.), la cual se fragmentó de la península, encontrándose separada por la falla que hoy conforma el canal de Ballenas (Nagy y Stock, 2000).

Si bien los eventos vicariantes propuestos coinciden con los tiempos de divergencia estimados en este estudio, es posible que existen otras posibilidades que pudieran explicar el patrón filogeográfico observado. Garrick *et al.* (2009) en su trabajo sobre la filogeografía de una Euphorbiaceae del Desierto Sonorense, registró discontinuidades genéticas en el área central de la Península, esos autores destacan que no es necesario recurrir a una vía marítima transpeninsular en el Vizcaíno (canal medio-transpeninsular) para explicar la estructura de la diversidad

haplotídica de las especies vegetales. En efecto, en esta región se han detectado abruptos gradientes ambientales que han dado lugar a la formación de habitats localizados y hostiles (Jacobs *et al.*, 2004). Estos gradientes pudieron borrar las señales filogeográficas formadas en tiempos más antiguos (presuntamente vicariantes), dando lugar a los procesos de diferenciación genética actuales. Junto con *F. columnaris* se han identificado 23 especies que presentan los límites de su distribución entre los 27 y 28 ° N de latitud (Turner *et al.*, 1995). En esta región parece ser que el cambio de precipitación estacional durante invierno entre la región Norte y Sur de la península, probablemente ha ejercido un importante efecto en la vegetación de la zona, donde es notoria la influencia del Océano Pacífico sobre el aumento de las lluvias de invierno en las laderas occidentales del desierto central aspecto que circunstancialmente ha influido en la limitación sureña de *F. columnaris*, quien sabemos que depende de la fiabilidad de temperaturas y humedad durante el periodo invernal para su establecimiento (Roberts y Ezcurra, 2012; Van Devender *et al.*, 1994). Para analizar el impacto de las condiciones climáticas en la especie, se requiere de estudios de paisaje genético los cuales mediante el uso de una inspección amplia del genoma nos permita determinar el impacto de estos fenómenos climáticos regionales como motores de diferenciación genética en *F. columnaris*.

8.4 Demografía histórica

Axelrod 1979 puntualiza que *F. columnaris* podría descender de un ancestro preadaptado a regiones frías y con importante humedad ambiental del suroeste de América del Norte, lo que parece ser congruente con los requerimientos climáticos ambientales estacionales de *F. columnaris*. Esta región está asociada a una fuerte influencia marítima del Pacífico, y rara vez se puede encontrar al cirio al este peninsular (Turner *et al.*, 1995). El rango restringido de su distribución en Sonora se atribuye a veranos anómalamente fríos, tal vez como resultado de surgencias locales en aguas costeras y de la alta humedad local (Badan-Dangon *et al.*, 1985; Humphrey, 1981, Robinson, 1973).

En el presente estudio, el 80% de los haplotipos divergieron durante el último millón de años, lo que podría indicar que la divergencia inicio temporalmente con las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno tardío, como producto de una expansión demográfica en respuesta a posibles refugios climáticos-históricos. Diversos estudios filogeográficos basados en marcadores moleculares microsatélites han proporcionado evidencia de expansión poblacional durante el Plesitoceno tardío y Holoceno, tanto en especies de vertebrados, artrópodos y plantas peninsulares (Gonzalez-Rubio *et al.*, 2016; González-Trujillo *et al.*, 2016; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016; Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017).

Los refugios glaciales son regiones donde las poblaciones sobrevivieron a las glaciaciones y por lo tanto albergan la mayoría de la diversidad genética moderna dentro de una especie (Hewitt, 2000). La ubicación y expansión de refugios en la Península de Baja California sigue siendo muy discutido. En algunas especies de plantas suculentas adaptadas a zonas áridas, la expansión parece haber sido en una dirección de norte a sur (Nason *et al.*, 2002) y de sur a norte en otras (Garrick *et al.*, 2009; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016). Este proceso supone una expansión en sentido unidireccional, sin embargo el relieve topográfico a lo largo de la Península puede haber proporcionado una serie de microclimas que podrían albergar diversos refugios durante el ultimo máximo glacial (Garrick, 2010), como fue demostrado en especie de arañas de la familia Lycosidae (González-Trujillo *et al.*, 2016). Las áreas de diferenciación genética registradas, coincidentemente corresponden a los rangos de alta elevación en la península y Sonora (Dolby *et al.*, 2015). *F. columnaris* experimentó una reciente expansión demográfica (análisis de mismach y test de neutralidad), lo sugiere el exceso de haplotipos de baja frecuencia y la ocurrencia de haplotipos privados de baja frecuencia, por lo cual parece congruente con la idea de expansión a partir de un refugio glacial (Hewitt, 2000). Por otro lado, *F. columnaris* también se asocia a sitios altitudinales elevados, como la Sierra de San Francisco, Las Tres Vírgenes y Punta Cirio en la Sierra Bacha, lo cual podría estar relacionada con refugios glaciales y presumiblemente con Unidades Evolutivas

Significativas (ver más adelante).

Los métodos de Skyline plot son métodos que permite recrear mediante modelos de simulación bayesiana la reconstrucción de los cambios en el tamaño de las poblaciones a través del tiempo (Finlay *et al.*, 2007; Ho y Shapiro, 2011; Stadler *et al.*, 2013). Además la modelación de nicho ha sido de gran utilidad para identificar refugios históricos climáticos (Gonzalez-Rubio *et al.*, 2016; González-Trujillo *et al.*, 2016; Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017). Un ejemplo de estos análisis en una especie vegetal de la PBC, es *Pachycereus pringleii*, donde se identificó zonas de refugio al sur de la península y una importante expansión hacia el norte (Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016). Un análisis semejante se requiere para determinar el efecto de último máximo glacial sobre la estructura genética y filogeográfica del *F. columnaris* en la PBC.

8.5 Unidades evolutivamente significativas

La filogeografía puede hacer una valiosa contribución a la biología de la conservación proporcionando información esencial para el desarrollo de estrategias de conservación a gran escala y planificación de acciones de manejo (Avise *et al.*, 1987; Moritz, 1994; Osborne *et al.*, 2000). Por ejemplo, los estudios filogeográficos pueden ayudar a identificar Unidades Evolutivamente Significativas (Fraser y Bernatchez, 2001; Ryder, 1986;). Las 4 poblaciones identificadas en *F. columnaris* podrían ser UES de acuerdo con los criterios de Moritz (1994), quien establece que deben ser recíprocamente monofiléticas, y / o exhibir divergencia significativa de frecuencias de alelos (por ejemplo, $F_{st} > 0.2$) (Figs. 5 y 6; Anexo E).

Este concepto permite generar estrategias para el manejo, uso y conservación de las localidades con un importante acervo genético, así como el resguardo y depósito especializado de germoplasma forestal de las poblaciones con un importante legado evolutivo identificado. Si bien el Área Natural Protegida del Valle de los Cirios dentro de la PBC contiene gran parte de la distribución de la especie, la población de Sierra Bacha no ha sido considerada y por lo tanto no tiene ningún tipo de cuidado

especial. Este estudio destaca a esta localidad como una población con una única y valiosa diversidad genética de cirio en el Noroeste de México.

9. CONCLUSIONES

Las principales conclusiones del trabajo se resumen de la siguiente forma:

1. El análisis de los dos espaciadores cloroplásticos, develan altos niveles de diversidad haplotídica, mayores a los vistos en poblaciones de otras especies perteneciente al mismo genero. Pero valores bajos de diversidad nucleotídica
2. Se definieron 4 poblaciones mediante los espaciadores moleculares, que a su vez pueden considerarse como Unidades Evolutivas Significativas, A) Baja California, B) Las Tres Vírgenes, C) Sierra de San Francisco y D) Sierra Bacha, las cuales pueden servir para fundamentar estrategias de manejo, uso y conservación de la especie.
3. Se identificó tres barreras geográficas que coinciden con la ocurrencia de eventos vicariantes en la región noroeste de México. a) La formación del Golfo de California; b) Canal medio-transpeninsulares en la región del Vizcaíno y c) extensión entre Sierra de San Francisco y Las Tres Vírgenes del canal medio-transpeninsular, además de la posible influencia de la actividad histórica del complejo volcánico en Las Tres Vírgenes.
4. La reconstrucción filogenetica define a *F. columnaris* como una especie monofiletica.
5. Las poblaciones de Sierra Bacha y la PBC, tienen un ancestro común más reciente de 6.9 m.a. (95% hpd de 5.3-9.4). Posteriormente, las dos poblaciones más sureñas (Las Tres Vírgenes y Sierra de San Francisco) digergieron de la población de Baja California hace 1.4 m.a. (95% hpd de 1-2.8). Y finalmente, la separación entre Las Tres Vírgenes y Sierra de San Francisco ocurrió hace 1 m.a. (95% hpd 0-1.3).
6. Mas del 80% de los haplotipos de ADN cloroplástico de *F. columnaris*, surgieron

en el último millón de años.

7. Las poblaciones de *F. columnaris* presentan una reciente expansión poblacional.

10. LITERATURA CITADA

- Aguirre-Liguori, J.A., E. Scheinvar, L.E. Eguiarte. 2014. Gypsum soil restriction drives genetic differentiation in *Fouquieria shrevei* (Fouquieriaceae). *Am. J. Bot.* 101 (4):730-736.
- Aguirre, G. I., D.J. Morafka, R.W. Murphy. 1999. The peninsular archipelago of Baja California: A thousand kilometers of three lizard genetics. *Herpetologica.* 55 (3):369-381.
- Anderberg, A.A. 1992. The circumscription of the Ericales and their cladistic relationships to other families of higher dicotyledons. *Syst. Bot.* 17 (4):660–675.
- Anderson, S.R., T.R. Van Devender. 1995. Vegetation history and paleoclimates of the coastal lowlands of Sonora, Mexico pollen records from packrat middens. *J Arid Environ.* 30:295-306.
- Arbogast, T.L., C.R. Mason, G. Kidd. 2002. The effect of spatial separation on informational and energetic masking of speech. *J. Acoust. Soc. Am.* 112:2086-2098.
- Avise, J.C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species.* Harvard University Press. Cambridge MA. pp 447.
- Avise, J.C., J. Arnold, R.M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J.E. Neigel, C.A. Reeb, N.C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 18:489-522.
- Avise, J.C., D.E. Walker. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 265:457-463.
- Axelrod, I.D. 1979. Age and origin of Sonoran Desert vegetation. *Occas. pap. Calif. Acad. Sci.* 132:74.
- Axelrod I.D. 1950. The evolution of desert vegetation in western North America. *Publ. - Carnegie Instit. Wash.* 590:215-306.
- Badan-Dangon, A., C.J. Koblinsky, T. Baumgartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: observations of surface thermal patterns. *Acta Oceanol.* 8:13-22.
- Bijak, J., J. Bryant. 2016. Bayesian demography 250 years after Bayes. *Popul. Stud.* 70:1-19.
- Bromham, L., D. Penny, A. Wilson. 2003. The modern molecular clock. *Nat. Rev. Genet.* 4 (3):216-224.

- Bullock, S.H., N.E. Martijena, R.H. Webb, R.M. Turner. 2005. Twentieth century demographic changes in cirio and cardón in Baja California, México. *J. Biogeogr.* 32:127-143.
- Capra, L., J. Macías, J. Espíndola, C. Siebe. 1998. Holocene plinian eruption of La Virgen volcano, Baja California, Mexico. *J. Volcanol. Geotherm. Res.* 80:239-266.
- Carreño, A.L., Smith J. T. 2007. Stratigraphy and correlation for the ancient Gulf of California and Baja California peninsula, Mexico. *Bull. Am. paleontol.* 371:7-139.
- Carreño A.L., Helenes J. 2002. Geology and ages of the islands. En: Ezcurra E. y Cody M.L. (eds.) *A new island Biogeography of the Sea of Cortez.* Oxford University Press, Oxford, NY, EUA, pp 14-40.
- Case, T.J., M.L. Cody, E. Ezcurra. 2002. *A new island biogeography of the sea of Cortés.* Oxford University Press, 690 p.
- Cerón-Souza, I., E.G. Gonzalez, A.E. Schwarzbach, D.E. Salas-Leiva, E. Rivera-Ocasio, N. Toro-Perea, E. Bermingham, W.O. Mcmillan. 2015. Contrasting demographic history and gene flow patterns of two mangrove species on either side of the Central American Isthmus. *Ecol. Evol.* 5 (16):3486-3499.
- Chiang, Y.-C., B.-H. Huang, P.-C. Liao. 2012. Diversification, biogeographic pattern, and demographic history of *Taiwanese scutellaria* species inferred from nuclear and chloroplast DNA. *PLOS ONE.* 7:1-15.
- Clark-Tapia, R., F. Molina-Freaner. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity.* 90 (6):443-450.
- Clark W. H., Ward D. M. JR. 2000. Hurricane impacts in the central desert of Baja California Norte, Mexico. *Haseltonia.* 7:81-85.
- Cody, M.L., R. Moran, H. Thompson. 1983. *The plants. A new island biogeography of the Sea of Cortez.* Oxford University Press, Oxford, NY, EUA. pp 49-97.
- Conanp. 2013. Programa de manejo área de protección de flora y fauna silvestre Valle de los Cirios. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 221 p.
- Crandall, K.A., O.R.R. Bininda-Emonds, G.M. Mace, R. K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 15 (7):290-295.
- Darriba, D., G.L. Taboada, R. Doallo, D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* 9 (8):772-772.

- Dolby, G.A., S.E.K. Bennett, A. Lira-Noriega, B. Wilder, A. Munguía-Vega. 2015. Assessing the geological and climatic forcing of biodiversity and evolution surrounding the Gulf of California. *J. Southwest* 57:391-455.
- Donoghue, P.C.J., Z. Yang. 2016. The evolution of methods for establishing evolutionary timescales. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 371:1-20
- Downie S.R., J.D. Palmer. 1992. Use of chloroplast DNA rearrangements in reconstructing plant phylogeny. In: Soltis P.S., D.E. Soltis, J.J. Doyle (eds) *Molecular Systematics of Plants*. Springer, Boston, MA pp 14-35.
- Doyle, J.J., J.L. Doyle. 1990. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*. 12:13-15.
- Drummond, A.J., A. Rambaut. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evol. Biol.* 7:214.
- Drummond, A.J., A. Rambaut, B. Shapiro, O.G. Pybus. 2005. Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences. *Mol. Biol. Evol.* 22 (5):1185-1192.
- Drummond, A.J., M.A. Suchard, D. Xie, A. Rambaut. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Mol. Biol. Evol.* 29 (8):1969-1973.
- Emerson, B.C., E. Paradis, C. Thébaud. 2001. Revealing the demographic histories of species using DNA sequences. *Trends Ecol. Evol.* 16 (12):707-716.
- Escoto-Rodríguez, M., S.H. Bullock. 2002. Long-term growth rates of cirio (*Fouquieria columnaris*), a giant succulent of the Sonoran Desert in Baja California. *J. Arid Environ.* 50 (4):593-611.
- Excoffier, L., H.E.L. Lischer. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10 (3):564-567.
- Fehlberg, S.D., T.A. Ranker. 2008. Evolutionary history and phylogeography of *Encelia farinosa* (Asteraceae) from the Sonoran, Mojave, and Peninsular deserts. *Mol. Phylogenet. Evol.* 50, 326-335.
- Ferrari, L., M. Valencia-Moreno, S. Bryan. 2005. Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. *Bol. Soc. Geol. Mex.* 3:343-378.
- Finlay, E.K., C. Gaillard, S.M.F. Vahidi, S.Z. Mirhoseini, H. Jianlin, X.B. Qi, M. A.A. El-Barody, J.F. Baird, B.C. Healy, D.G. Bradley. 2007. Bayesian inference of population expansions in domestic bovines. *Biol. Lett.* 3 (4):449-452.

- Fraser, D.J., L. Bernatchez. 2001. Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Mol. Ecol.* 10 (12):2741-2752.
- Fu, Y.X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics.* 147 (2):915-25.
- Garcillan, P., C. González-Abraham, E. Ezcurra. 2012. Phytogeography, vegetation and ecological region. En: Rebman, J.P., N.C., Roberts (eds.). *Baja California plant field guide*. San Diego Natural History Museum Publicatios. San Diego CA, EUA. pp 23-34.
- Garduño-Monroy, V.H., H. Vargas-Ledezma, J.O. Campos-Enriquez. 1993. Preliminary geologic studies of Sierra El Aguajito (Baja California, Mexico): a resurgent-type caldera. *J. Volcanol. Geotherm. Res.* 59:47-58.
- Garrick, R.C. 2010. Montane refuges and topographic complexity generate and maintain invertebrate biodiversity: Recurring themes across space and time. *J. Insect Conserv.* 15 (3):469-478.
- Garrick, R.C., J.D. Nason, C.A. Meadows, R.J. Dyer. 2009. Not just vicariance: Phylogeography of a Sonoran Desert euphorb indicates a major role of range expansion along the Baja peninsula. *Mol. Ecol.* 18 (9):1916-1931.
- Gonzalez-Abraham, E.C., P. Garcillan, E. Ezcurra. 2010. Ecorregiones de la peninsula de Baja California una sintesis. *Bol. Soc. Bot. México.* 87:69-82.
- González-Rubio, C., F.J. García-De León, R. Rodríguez-Estrella. 2016. Phylogeography of endemic *Xantusii hummingbird* (*Hylocharis xantusii*) shows a different history of vicariance in the Baja California Peninsula. *Mol. Phylogenet. Evol.* 102:265-277.
- González-Trujillo, R., M.M. Correa-Ramírez, E. Ruiz-Sanchez, E.M. Salinas, M.L. Jiménez, F.J. Garcia-De Leon. 2016. Pleistocene refugia and their effects on the phylogeography and genetic structure of the wolf spider *Pardosa sierra* (Araneae: Lycosidae) on the Baja California Peninsula. *J. Arachnol.* 44 (3):367-379.
- Gotelli, N.J., R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4 (4):379-391.
- Graham, S.W., R.G. Olmstead. 2000. Utility of 17 chloroplast genes for inferring the phylogeny of the basal angiosperms. *Am. J. Bot.* 87 (11):1712-1730.
- Gutiérrez-Flores, C., F.J. García-De León, J.L. León-de la luz, J.H. Cota-Sánchez. 2016. Microsatellite genetic diversity and mating systems in the columnar cactus *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Perspect. Plant Ecol.* 22:1-10.

- Guzmán, B., J.M. Fedriani, M. Delibes, P. Vargas. 2017. The colonization history of the Mediterranean dwarf palm (*Chamaerops humilis* L., Palmae). *Tree Genet. Genomes*. 13:24.
- Hafner, D. J., B.R. Riddle. 2005. Mammalian phylogeography and evolutionary history of northern Mexico's deserts. En: Cartron, J. L. E., G. Ceballos, R. S. Felger (ed.), *Biodiversity, Ecosystems and Conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press Oxford, pp. 225-245.
- Hamrick, J. L., J. D. Nason, T. H. Fleming, J. M. Nassar. 2002. Genetic diversity in columnar cacti. En: Fleming, T. H., A. Valiente-Baunet (ed.) *Evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualists*. University of Arizona Press, pp. 122-133.
- Harpending, H.C. 1994. Signature of ancient population growth in a low-resolution Mitochondrial DNA mismatch distribution. *Hum. Biol.* 66:591-600.
- Hausback Brian P. 1984. Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Sur, México. En: Frizzell V.A. (ed.) *Geology of the Baja California Peninsula*. SEPM Society for Sedimentary Geology, pp 219-236.
- Helenes, J., A.L. Carreño. 1999. Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics. *J. South Am. Earth Sci.* 12:589-605.
- Hendrickson, J. 1972. A taxonomic revision of the Fouquieriaceae. *Aliso*. 7:439-537.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*. 405:907-913.
- Ho, S.Y.W., M.J. Phillips. 2009. Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times. *Syst. Biol.* 58 (3):367-380.
- Ho, S.Y.W., B. Shapiro. 2011. Skyline-plot methods for estimating demographic history from nucleotide sequences. *Mol. Ecol. Resour.* 11 (3):423-434.
- Humphrey, R.R. 1974. The boojum and its home: *Idria columnaris* Kellogg and its ecological niche. University of Arizona Press. 214 p
- Humphrey, R.R. 1981. A climatological summary for Punta, Cirio, Sonora, Mexico. *Desert Plants*. 3:92-97.
- Humphrey, R.R. 1991. Montevideo Valley and its allest recorded cirio. *Cactus and Succulent Journal (U.S.)*. 63:239-240.
- Humphrey, R.R., G.F. Werner. 1964. Some Records of Bee Visitations to the Flowers of *Idria columnaris*. *J. Arizona Acad. Sci.* 5:243-244.

- Jacobs, D.K., T.A. Haney, K.D. Louie. 2004. Genes, diversity, and geologic process on the pacific coast. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 32:601-652.
- Johnson, L.A., L.M. Chan, T.L. Weese, L.D. Busby, S. McMurry. 2008. Nuclear and cpDNA sequences combined provide strong inference of higher phylogenetic relationships in the phlox family (Polemoniaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 48 (3):997-1012.
- Jones, F.A., S.P. Hubbell. 2006. Demographic spatial genetic structure of the Neotropical tree, *Jacaranda copaia*. *Mol. Ecol.* 15:3205-3217.
- Kalinowski, S.T. 2004. Counting alleles with rarefaction: Private alleles and hierarchical sampling designs. *Conserv. Genet.* 5 (4):539-543.
- Kalinowski, S.T. 2005. HP-RARE 1.0: A computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Mol. Ecol. Notes* 5:187-189.
- Kious, W.J., R.I. Tilling. 1996. *This Dynamic Earth the story of plate tectonics: U.S. Geological Survey Special Publication.* 77 p.
- Kitchen, A., M.M. Miyamoto, C.J. Mulligan. 2008. Utility of DNA viruses for studying human host history: Case study of JC virus. *Mol. Phylogenet. Evol.* 46 (2):673-682.
- Klimova, A., J.I. Hoffman, J.N. Gutierrez-Rivera, J.L. León-de la luz, A. Ortega-Rubio. 2017. Molecular genetic analysis of two native desert palm genera, *Washingtonia* and *Brahea*, from the Baja California Peninsula and Guadalupe Island. *Ecol. Evol.* 7:4919-4935.
- Leberg, P.L. 2002. Estimating allelic richness: Effects of sample size and bottlenecks. *Mol. Ecol.* 11:2445-2449.
- Librado, P., J. Rozas. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics.* 25 (11):1451-1452.
- Lindell J., F. R. Mendez-de la Cruz, R. W. Murphy. 2008. Deep biogeographical history and cytonuclear discordance in the black-tailed brush lizard (*Urosaurus nigricaudus*) of Baja California. *Biol. J. Linnean Soc.* 94:89-104.
- Liu, J., W. Zhou, X. Gong. 2015. Species delimitation, genetic diversity and population historical dynamics of *Cycas diannanensis* (Cycadaceae) occurring sympatrically in the Red River region of China. *Front. Plant Sci.* 6:696-710.
- Lozano Garza, A.O., J.L. León-de la luz, S. Favela Lara, F.J. García De León. 2015. New interpretations about clonal architecture for the sour pitaya arising from microsatellite markers of de novo isolation and characterization. *Open J Genet.* 5:1-11.

- Manni, F., E. Guerard, E. Heyer. 2004. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: How barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Hum. Biol.* 76 (2):173-190.
- McCarthy, D.M., R.J. Mason-Gamer. 2016. Chloroplast DNA-Based Phylogeography of *Tilia americana* (Malvaceae). *Syst. Bot.* 41 (4):865-880.
- Medina Jaritz B.N. 2005. Análisis filogenético de la familia Fouquieriaceae. Tesis (Maestro en Ciencias). Instituto Politécnico Nacional Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, 81 p.
- Monmonier, M.S. 1973. Maximum-difference barriers: An alternative numerical regionalization method. *Geogr Anal.* 5 (3):245-261.
- Moore, D.G. 1973. Plate-Edge deformation and crustal growth, gulf of California structural province. *Bull. Geol. Soc. Am.* 84 (6):1883-1906.
- Morgan, G.J. 1998. Emile Zuckerkandl, Linus Pauling, and the molecular evolutionary clock, 1959-1965. *J. Hist. Biol* 31 (2):155-178.
- Moritz, C. 1994. Applications of mitochondrial-DNA analysis in conservation- A Critical Review. *Mol. Ecol.* 3 (4):401-411.
- Munguía-Vega, A. 2011. Habitat fragmentation in small vertebrates from the Sonoran desert in Baja California. Tesis (Doctor en filosofía con maestría en recursos naturales). University of Arizona, Tucson, AZ. 331 p.
- Nagy, E.A., J.M. Stock. 2000. Structural controls on the continent-ocean transition in the northern Gulf of California. *J. Geophys. Res. Solid Earth.* 105:16251-16269.
- Nason, J.D., J.L. Hamrick, T.H. Fleming. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, A Sonoran desert columnar cactus. *Evolution.* 56 (11):2214-2226.
- Osborne, M.J., J.A. Norman, L. Christidis, N.D. Murray. 2000. Genetic distinctness of isolated populations of an endangered marsupial, the mountain pygmy-possum, *Burramys parvus*. *Mol. Ecol.* 9 (5):609-613.
- Oskin, M., J. Stock. 2003. Marine incursion synchronous with plate-boundary localization in the Gulf of California. *Geology.* 31 (1):23.
- Palmer, J.D. 1987. Chloroplast DNA evolution and biosystematic uses of chloroplast DNA variation. *Am. Nat.* 130:S6-S29.
- Pardini, E.A., J.L. Hamrick. 2008. Inferring recruitment history from spatial genetic structure within populations of the colonizing tree *Albizia julibrissin* (Fabaceae). *Mol. Ecol.* 17:2865-2879.

- Rambaut, A., A.J. Drummond. 2009. Tracer v1.6. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Rambaut, A., A.J. Drummond. 2012. TreeAnnotator v1.7.4. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Department of Computer Science, University of Auckland Available as part of the BEAST package. <http://beast.bio.ed.ac.uk/>.
- Rebernick, C.A., H. Weiss-Schneeweiss, G.M. Schneeweiss, P. Schönswetter, R. Obermayer, J.L. Villaseñor, T.F. Stuessy. 2009. Quaternary range dynamics and polyploid evolution in an arid brushland plant species (*Melampodium cinereum*, Asteraceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 54:594-664.
- Rebman, J.P., N.C. Roberts. 2012. Baja California plant field guide. San Diego Natural History Museum and Sunvelt Publications, San Diego, CA., pp 451
- Redfern, J.L. 2008. Phylogeny and Phylogeography of Fouquieriaceae: Evolutionary History of a North America Warm Desert Plant Family. Tesis (Doctor en Filosofía Biología). University of California San Diego. 127 p.
- Riddle, B.R., M.N. Dawson, E.A. Hardly, M.J. Hickerson, S.J. Mantooth, A. D. Yoder. 2008. The role of molecular genetics in sculpting the future of integrative biogeography. *Prog. Phys. Geogr.* 32:173-202
- Riddle, B.R., D. Hafner. 2006. Phylogeography in historical biogeography: investigating the biogeographic histories of populations, species, and young biotas. Malte, C. E., S. T. Raymond (eds.) *Biogeography in a changing world*. pp 161-176.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander, J.R. Jaeger. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California peninsular desert biota. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 97 (26):14438-14443.
- Riemann, H., E. Ezcurra. 2005. Plant endemism and natural protected areas in the peninsula of Baja California, Mexico. *Biol Cons.* 122:141-150.
- Roberts N.C., E. Ezcurra. 2012. Climate. En: Rebman, J.P., N.C., Roberts (eds.). *Baja California plant field guide*. San Diego Natural History Museum Publicatios. San Diego CA, EUA. pp 1-10.
- Robinson, M.K. 1973. Atlas of monthly mean sea surface and subsurface temperatures in the Gulf of California, Mexico. San Diego Society of Natural History. 98 p.
- Rogers, A.R., H. Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol. Biol. Evol.* 9 (3):552-569.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. Van Der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard, J.P. Huelsenbeck. 2012. Mrbayes 3.2: Efficient

bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 61 (3):539-542.

Russell I.C. 1897. *Volcanoes of North America; A reading lesson for students of geography and geology.* Macmillan, New York. 346 p.

Ryder, A.O., W.M. Christen. 1988. Species, subspecies and ex situ conservation. *Zool. Soc. Lond.* 27:134-140.

Ryder, O.A. 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends Ecol. Evol.* 1:9-10.

Scheinvar, E., N. Gámez, G. Castellanos-Morales, E. Aguirre-Planter, L.E. Eguiarte. 2017. Neogene and Pleistocene history of *Agave lechuguilla* in the Chihuahuan Desert. *J. Biogeogr.* 44 (2):322-334.

Schmitt, A.K., D.F. Stockli, S. Niedermann, O.M. Lovera, B.P. Hausback. 2010. Eruption ages of Las Tres Vírgenes volcano (Baja California): A tale of two helium isotopes. *Quat. Geochronol.* 5:503-511.

Schönenberger, J. 2009. Comparative floral structure and systematics of Fouquieriaceae and Polemoniaceae (Ericales). *Bot. Gaz. Int. J. Plant Sci* 170 (9):1132-1167.

Schönenberger, J., A.A. Anderberg, K.J. Sytsma. 2005. Molecular phylogenetics and patterns of floral evolution in the Ericales. *Bot. Gaz. Int. J. Plant Sci* 166 (2):265-288.

Schönenberger, J., A. Grenhagen. 2005. Early floral development and androecium organization in Fouquieriaceae (Ericales). *Pl. Syst. Evol.* 254:233-249.

Schultheis, L.M. y B.G. Baldwin. 1999. Molecular phylogenetics of Fouquieriaceae: Evidence from nuclear rDNA ITS studies. *Am. J. Bot.* 86 (4):578-589.

Shaw, J., E.B. Lickey, E.E. Schilling, R.L. Small. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: The Tortoise and the hare III. *Am. J. Bot.* 94 (3):275-288.

Sjöstrand, A.E., P. Sjödin, M. Jakobsson. 2014. Private haplotypes can reveal local adaptation. *BMC Genet.* 15 (1):61.

Soltis, D.E., M.A. Gitzendanner, G. Stull, M. Chester, A. Chanderbali, I. Jordon-Thaden, S. Chamala, I. Jordon-Thaden, P.S. Soltis, P.S. Schnable, W. Brad Barbazuk. 2013. The potential of genomics in plant systematics. *Taxon.* 62 (5):886-898.

- Stadler, T., D. Kühnert, S. Bonhoeffer, A.J. Drummond. 2013. Birth death skyline plot reveals temporal changes of epidemic spread in HIV and hepatitis C virus (HCV). *Pnas.* 110 (1):228-233.
- Su, Z., B. Pan, S.C. Sanderson, X. Jiang, M. Zhang. 2015. Conservation genetics and geographic patterns of genetic variation of the endangered officinal herb *Fritillaria pallidiflora*. *Nord. J. Bot.* 33 (4):506-512.
- Su, Z., M. Zhang, S.C. Sanderson. 2011. Chloroplast phylogeography of *Helianthemum songaricum* (Cistaceae) from northwestern China: Implications for preservation of genetic diversity. *Conserv. Genet.* 12 (6):1525-1537.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics.* 123 (3):585-95.
- Tamura, K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski, S. Kumar. 2013. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 30 (12):2725-2729.
- <http://www.theplantlist.org/1.1/browse/A/Fouquieriaceae/Fouquieria/> (21/11/2017)
The Plant List. 2016.
- Turner, R.M., J.E. Bowers, T.L. Burgess, R.J. Hastings. 1995. Sonoran desert plants : An ecological atlas. Tucson: University of Arizona Press, 504 p.
- Valdivia-Carrillo, T., F.J. García-De León, M.C. Blázquez, C. Gutiérrez-Flores, Z.P. González. 2017. Phylogeography and ecological niche modeling of the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*, Baird & Girard 1852) in the Baja California Peninsula. *J. Hered.* 108 (6):640-649.
- Valencia-Moreno, M., A. Ortega-Rivera. 2011. Cretácico tardío-Eoceno medio en el noroeste de México: Evolución del arco magmático continental y su contexto geodinámico (Orogenia Laramide). *Panorama de la geología de Sonora, México.* Universidad Nacional Autónoma de México, 26 p.
- Van Devender, T.R., T.L. Burgess, J.C. Piper, R.M. Turner. 1994. Paleoclimatic Implications of Holocene plant remains from the Sierra Bacha, Sonora, Mexico. *Quat. Res.* 41:99-108.
- Van Devender, T.R., W.G. Spaulding. 1979. Development of vegetation and climate in the southwestern United States. *Science* 204:701-710.
- Vargas-Rodriguez, Y.L., W.J. Platt, L.E. Urbatsch, D.W. Foltz. 2015. Large scale patterns of genetic variation and differentiation in sugar maple from tropical Central America to temperate North America. *BMC Evol. Biol.* 15:257.

- Wang, S.H., L. Bao, T.M. Wang, H.F. Wang, y J.P. Ge. 2016. Contrasting genetic patterns between two coexisting *Eleutherococcus* species in northern China. *Ecol. Evol.* 6 (10):3311-3324.
- Webb, R.H., M. Salazar-Ceseña, R. M. Turner. 2014. The Distribution of Cirio (*Fouquieria columnaris*) in Baja California, Mexico. *Haseltonia*. 19:26-37.
- Weir, J.T. y D. Schluter. 2008. Calibrating the avian molecular clock. *Mol. Ecol.* 17:2321-2328.
- Wells, G.P., A.G. Young. 2002. Effects of seed dispersal on spatial genetic structure in populations of *Rutidosis leptorrhychoides* with different levels of correlated paternity. *Genet. Res* 79 (10):219-226.
- Zhan, J., B.A. McDonald. 2004. The interaction among evolutionary forces in the pathogenic fungus *Mycosphaerella graminicola*. *Fungal Genet. Biol.* 41(4):590-599.
- Zuckerandl, E., L. Pauling. 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins. In Bryson, V., y H.J. Vogel (eds.), *Evolving Genes and Proteins*. New York: Academic, pp. 97-166.
- Zwickl, D.J. 2006. Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Tesis (Doctor en filosofía). Austin: The University of Texas. 115 p.

11. ANEXOS

11.1 Anexo A. Sitios de recolecta de *Fouquieria columnaris* en la Península de Baja California.

ID.	Localidad	N	Coordenadas	Fecha de Recolecta
1	Norte de Cataviña	11	N 29.7710, W -114.7862, 592 MSNM	22/05/2016
2	Kilómetro 2 cerca del cruce en carretera Bahía de los Ángeles	19	N 29.0570 W, -114.1042, 388 MSNM	17/01/2013
3	Norte de Rosarito	16	N 28.6484, W -114.0245, 143 MSNM	22/05/2016
4	Camino hacia Piedras Blancas	16	N 28.0644, W -113.3755, 380 MSNM	22/05/2016
5	Sierra San Francisco	14	N 27.5669, W -113.0739, 1042 MSNM	17/10/2016
6	Volcán Las Tres Vírgenes	16	N 27.4849, W -112.5749, 1045 MSNM	17/10/2016
7	Punta Cirio, Puerto Libertad	16	N 29.8404 W -112.64711 61 MSNM	14/04/2016

11.2 Anexo B. Tabla comparativa de diversidad genética de secuencias de ADN cloroplástico entre distintas especies vegetales para los espaciadores psbJ-petA y ndhF-rpl32.

Especie		psbJ-petA	ndhF-rpl32	Concatenado
	bp	761	723	1484
	n	108	108	108
<i>Fouquieria columnaris</i> <i>Presente estudio</i>	S	7	3	10
	H	19	5	28
	<i>h</i>	0.8984	0.4557	0.9339
	π	0.003811	0.001144	0.002512
	bp	929	894	-
<i>Fouquieria shrevei</i> (Aguirre-Liguori <i>et al.</i> , 2014)	n	94	94	-
	S	5	4	-
	H	5	3	-
	<i>h</i>	0.579	0.3992	-
	π	0.001272	0.000787	-
<i>Tilia americana</i> (McCarthy y Mason- Gamer, 2016)	bp	-	1143±1076	-
	n	-	298	-
	S	-	-	-
	H	-	33	-
	<i>h</i>	-	-	-
<i>Chamaerops humilis</i> (Guzmán <i>et al.</i> , 2017)	π	-	-	-
	bp	989	-	-
	n	218	-	-
	S	27	-	-
	H	4	-	-
<i>Acer saccharum</i> (Vargas-Rodriguez <i>et al.</i> , 2015)	<i>h</i>	0.642	-	-
	π	0.017	-	-
	bp	729	770	1499
	n	233	233	233
	S	-	-	13
<i>Avicennia germinans</i> (Cerón-Souza <i>et al.</i> , 2015)	H	-	-	34
	<i>h</i>	0.62	0.667	0.8609
	π	0.00168	0.00295	0-0.00288
<i>Avicennia germinans</i> (Cerón-Souza <i>et al.</i> , 2015)	bp	461	-	-
	n	53	-	-
	S	-	-	-

	H	10	-	-
	<i>h</i>	0.861	-	-
	π	-	-	-
	bp	-	-	-
	n	-	21	-
<i>Scutellaria indica</i> (Chiang <i>et al.</i> , 2012)	S	-	-	-
	H	-	2	-
	<i>h</i>	-	0.514	-
	π	-	0.003	-
	bp	-	-	-
	n	-	31	-
<i>Scutellaria taiwanensis</i> (Chiang <i>et al.</i> , 2012)	S	-	-	-
	H	-	2	-
	<i>h</i>	-	0.452	-
	π	-	0.001	-
	bp	-	-	-
	n	-	68	-
<i>Scutellaria tashiroi</i> (Chiang <i>et al.</i> , 2012)	S	-	-	-
	H	-	5	-
	<i>h</i>	-	0.717	-
	π	-	0.003	-
	bp	-	-	-
	n	-	83	-
<i>Scutellaria playfairii</i> (Chiang <i>et al.</i> , 2012)	S	-	-	-
	H	-	3	-
	<i>h</i>	-	0.626	-
	π	-	0.001	-
	bp	1113	-	-
	n	289	-	-
<i>Agave lechuguilla</i> (Scheinvar <i>et al.</i> , 2017b)	S	-	-	-
	H	14	-	-
	<i>h</i>	-	-	-
	π	-	-	-

11.3 Anexo C. Haplotipos para los espaciadores psbJ-petA, ndhF-rpl32 y fragmento concatenado.

Haplotipo	psbJ-petA
A	AGGGTTT
B	AGGGGTT
C	AAAAGGT
D	AAAATGT
E	AAAGGGT
F	AAGAGGT
G	AAGGGGT
H	AAAGTTT
I	-GGGTTG
J	AGGGGGG
K	AAAGGGG
L	AAAAGGG
M	AGGGTTG
N	AAAATGG
O	AAGGGGG
P	AAAGTGG
Q	AGAGTTG
R	AGGGGTG
S	AGGGTGG

Haplotipo	ndhF-rpl32
A	TGG
B	TGA
C	GAA
D	GAG
E	GGG

Haplotipo	Concatenado
Fhap_1	TGGAGGGTTT
Fhap_2G..
Fhap_3	..A.AAAGG.
Fhap_4	..A.AAA.G.
Fhap_5	..A.AA.GG.
Fhap_6	..A.A.AGG.
Fhap_7	..A.A..GG.
Fhap_8	..A.....
Fhap_9	..A...G..
Fhap_10	..A.AA....
Fhap_11	GAA.AAAGGG
Fhap_12	GA..AA..GG
Fhap_13	GAA.AA..GG
Fhap_14	G.....G
Fhap_15	GAA....GGG
Fhap_16	GA..AA.GGG
Fhap_17	GAA..A..G
Fhap_18	GAA.....G
Fhap_19	GAA.AA.GGG
Fhap_20	GAA.A..GGG
Fhap_21	GAA....G.G
Fhap_22	GAA.....GG
Fhap_23	GAA.AAA.GG
Fhap_24	GA..AAA.GG
Fhap_25	GAA-.....G
Fhap_26	GA.-.....G
Fhap_27	...-.....G
Fhap_28	G..-.....G

11.4 Anexo D. Tabla de riqueza haplotídica y riqueza de haplotipos privados de *Fouquieria columnaris*, estimadas mediante el método de rarefacción y a partir de las secuencias espaciadoras de ADN cloroplásticas psbJ-petA, ndhF-rpl32 y el fragmento concatenado entre ambas.

Población	A_R			A_P		
	Concatenado	ndhF-rpl32	psbJ-petA	Concatenado	ndhF-rpl32	psbJ-petA
A	4.54	1.9612	7.118	2.48	0.0019	4.9487
B	2.43	3.8667	1	0.52	1.0396	0
C	2.5	1	4	0.53	0	1.0565
D	4.8	1.9917	7.6	4.36	1.124	7.6

A_R = Riqueza haplotídica; A_P= Riqueza de haplotipos privados; A Población de Baja California, B Población de Las Tres Vírgenes, C Población de Sierra de San Francisco y D Población de Sierra Bacha.

11.5 Anexo E. Tabla de diferencias pareadas (Fst).

1: Punta Cirio, Puerto Libertad

2: Camino hacia Piedras Blancas

3: Norte de Cataviña

4: Norte de Rosarito

5: Kilómetro 2 cerca del cruce en carretera Bahía de los Ángeles

6: Volcán Las Tres Vírgenes

7: Sierra San Francisco

	1	2	3	4	5	6	7
1	0						
2	0.5357	0					
3	0.49665	-0.0197	0				
4	0.55516	0.02435	0.02644	0			
5	0.58971	0.12385	0.12662	0.04846	0		
6	0.7284	0.59403	0.55873	0.67207	0.73424	0	
7	0.66811	0.37007	0.36351	0.48082	0.60608	0.27324	0