



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

Diversidad filogenética de Hechtioideae (Bromeliaceae)

Tesis que presenta

Ricardo Rivera Martínez

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2021

*CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS*



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Ricardo Rivera Martínez** titulado “**Diversidad filogenética de Hechtioideae (Bromeliaceae)**” fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, en la línea de Sistemática y Florística, del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección de la **Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo**, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas dentro de la opción de Recursos Naturales de este Centro.

Atentamente



Dra. Cecilia Hernandez Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 17 de junio de 2019

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de investigación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Ricardo Rivera Martínez

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y forma parte del proyecto “La diversificación de *Hechtia* Klotzsch (Bromeliaceae) y su colonización de Megaméxico: evidencia filogenética, filogeográfica y la exploración de patrones en el espacio geográfico, ecológico y morfológico” (#283357) en el que participé bajo la dirección de la Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la Beca Nacional No. 734420, otorgada durante la realización de este trabajo. Al proyecto No. 183281 “Filogenia, evolución y biogeografía de *Hechtia* Klotzch (Hechtioideae: Bromeliaceae)”, financiado por CONACyT y dirigido por la Dra. Ivón Ramírez mediante el cual se han recolectado y producido muchos de los datos empleados en este estudio, así como al proyecto No. 283357 “La diversificación de *Hechtia* Klotzsch (Bromeliaceae) y su colonización de Megaméxico: evidencia filogenética, filogeográfica y la exploración de patrones en el espacio geográfico, ecológico y morfológico” financiado por SEP-CONACyT, por el apoyo para asistir al XXI Congreso Mexicano de Botánica y al curso “Métodos para la estimación y comparación de la diversidad biológica”, ambos eventos que contribuyeron en gran medida a la consolidación y realización de este proyecto.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY) por las instalaciones prestadas. Al Posgrado en Ciencias Biológicas por la aceptación al programa de Maestría y a la Unidad de Recursos Naturales por el espacio y las facilidades para llevar a cabo con éxito este trabajo.

A la Dra. Ivón Ramírez por haberme aceptado como su estudiante, confiar en mí, alentarme a seguir creciendo y por la hospitalidad que me brindo desde el primer momento que nos conocimos, haciéndome sentir como si fuéramos viejos amigos.

A todos los miembros del comité tutorial, Dra. Ivón Ramírez, Dr. Germán Carnevali, Dr. Arturo de Nova y Dr. Juan Pablo Pinzón, por compartir conmigo sus conocimientos y transmitirme su pasión por su trabajo, ya que ayudaron directamente en este proyecto e indirectamente a mi formación personal, incitándome a llegar más lejos y aspirar a lo grande. De igual manera, agradezco al Dr. Rodrigo Duno, parte del comité revisor, por sus comentarios y sugerencias para este trabajo.

Al cuerpo docente de la Unidad de Recursos Naturales por compartir sus conocimientos a través de sus cursos y por la amabilidad de responder siempre a mis dudas.

A Katya Romero, Laura Espinosa, Matilde Ortiz, Néstor Raigoza, Iván Tamayo, Azul Martínez, Alberto Escudero, Rodolfo Cruz, Yuliana Molina y Helena por todo el trabajo de laboratorio que llevaron a cabo para la realización de los análisis filogenéticos que sirvieron como base para muchos de los análisis de este estudio. Sin su contribución este trabajo no hubiera sido posible.

A la Dra. Ivón Ramírez y Katya Romero por el arduo trabajo de identificación taxonómica de la gran parte de ejemplares de herbario tomados en cuenta en este estudio.

A Katya Romero, Irving Sáenz, Laura Espinosa, Eduardo Chávez, Claudia Ramírez, Pedro Ruiz, Astrid Huechacona, Teague Embrey, Stephanie George, Alexis Peña, Carlos Camal y Francisco Paz por brindarme su amistad en tiempos de cambio y en una tierra para mí desconocida.

A Claudia Ramírez, por la invitación, y a todos los miembros organizadores del grupo de “Diversidad filogenética”, Juvenal Aragón, Guadalupe Munguía, Geraldine Murillo, Brandon Gutiérrez y Karem Gudiño, por la iniciativa de crear un grupo de discusión en donde hemos aprendido bastante, gracias por compartir sus conocimientos.

A todo el personal administrativo que me ayudó a resolver todas y cada una de mis dudas a través del posgrado.

A todos los colectores, curadores, responsables de herbarios y capturadores de bases en línea que trabajan constantemente para que estudios como éste puedan tomar como base su trabajo.

Al Dr. Gilberto Ocampo por haber inculcado en mí una gran pasión por la biología y por haberme brindado su amistad y su confianza.

A mis padres, Ma del Carmen Martínez y José Guadalupe Rivera por todo su amor, su cariño y el apoyo incondicional, pese a la distancia, sin el cual no hubiera podido completar esta gran etapa. A mis hermanos, José Ángel, Ana del Carmen y Edgar por todas sus enseñanzas.

A la familia Lobera Serdán por depositar en mí su confianza y alentarme a seguir creciendo.

A Denisse Lobera por creer en mí, apoyarme con gran parte de este trabajo, brindarme su compañía, apoyo y amor y, lo más importante, por decidir seguir creciendo junto conmigo.

DEDICATORIA

A mi familia, por brindarme las herramientas para navegar en este viaje.

A Denisse, por navegar junto a mí.

ÍNDICE	
ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE CUADROS	vi
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I	3
ANTECEDENTES	3
1.1 Familia Bromeliaceae	3
1.2 Subfamilia Hechtioideae	3
1.2.1 Relaciones filogenéticas de Hechtioideae	5
1.2.2 Distribución biogeográfica de Hechtioideae	7
1.3 Biogeografía y regionalización biogeográfica	11
1.3.1 Megaméxico	12
1.4 Biodiversidad	14
1.4.1 Diversidad filogenética	14
1.4.2 Estructura filogenética	16
1.4.3 Endemismo filogenético	19
1.5 Áreas ancestrales	19
HIPÓTESIS	19
OBJETIVO GENERAL	21
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	22
Objetivos documentales	22
Objetivos experimentales	22
ESTRATEGIA EXPERIMENTAL	22
CAPÍTULO II	21
MATERIALES Y MÉTODOS	21
2.1 Área de estudio	21
2.2 Datos geográficos	25
2.3 Datos filogenéticos	26
2.4 Métricas de biodiversidad	31
2.4.1 Riqueza de especies y endemismo	31
2.4.2 Diversidad filogenética	31

2.4.3 Estructura filogenética	32
2.4.4 Endemismo filogenético	33
2.2.5 Áreas ancestrales	33
CAPÍTULO III	34
RESULTADOS	34
3.1 Distribución geográfica	34
3.2 Métricas de biodiversidad	35
3.2.1 Regiones biogeográficas	35
3.2.2 Provincias biogeográficas	38
3.2.2 Provincias biogeográficas	42
3.3 Áreas ancestrales	53
CAPÍTULO IV	57
DISCUSIÓN	57
4.1 Consideraciones metodológicas	57
4.2 Distribución geográfica	59
4.3 Métricas de diversidad y patrones biogeográficos	60
4.3.1 Regiones y provincias biogeográficas	60
4.3.2 Gradiente latitudinal y cuadrantes	63
CAPÍTULO V	65
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	65
5.1 CONCLUSIONES	65
5.2 PERSPECTIVAS	66
BIBLIOGRAFÍA	67

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1 Características morfológicas de Hechtioideae y ejemplos de hábitats donde está presente. A) *Bakerantha purpusii* creciendo en un acantilado. B) *Hechtia schottii*. C) *H. laevis*. D) *Mesoamerantha dichroantha* creciendo sobre rocas. Créditos: A, D de K. Romero-Soler; B, C de I. Ramírez-Morillo. 4

Figura 1.2 Propuesta filogenética de Hechtioideae (Bromeliaceae). Árbol filogenético generado a partir de análisis Bayesiano de regiones de cloroplasto (*ycf1*, *rpl32-trnL*), regiones nucleares (*PRK*) y caracteres morfológicos. La descripción de los clados (A-F) se encuentra en el texto. Imagen tomada de Ramírez-Morillo *et al.*, 2018a. 6

Figura 1.3 Riqueza de especies y especies endémicas de Hechtioideae por provincia biogeográfica (*sensu* Morrone, 2014). Entre paréntesis se señala el número de especies / especies endémicas de cada provincia. AM: Altiplano Mexicano, DB: Depresión del Balsas, EVT: Eje Volcánico Transmexicano, PBC: Provincia de Baja California, PC: Provincia de California, PM: Provincia del Mosquito, PS: Provincia de Sonora, PT: Provincia de Tamaulipas, PV: Provincia de Veracruz, PY: Provincia de Yucatán, SMO: Sierra Madre Occidental, SMOR: Sierra Madre Oriental, SMS: Sierra Madre del Sur, TACH: Tierras Altas de Chiapas, TBP: Tierras Bajas del Pacífico. Imagen tomada de Pech-Cárdenas, 2015. 9

Figura 1.4 Riqueza de especies por cuadrantes de 50 x 50 km. Las letras indican las áreas con mayor riqueza de especies. Imagen tomada de Pech-Cárdenas, 2015. 10

Figura 1.5 Megaméxico III de acuerdo a los límites propuestos por Rzedowski (1991). 12

Figura 1.6 Árbol filogenético hipotético en donde se resaltan, mediante líneas más gruesas y números terminales, las ramas pertenecientes a un conjunto de taxones, como un ejemplo de cuantificación de diversidad filogenética. Las líneas de graduación en las ramas indican características acumuladas. En el conjunto de taxones conformado por 2, 6, 8 y 10, la diversidad filogenética es de 28 características. Imagen tomada de Faith y Baker (2006). 16

Figura 1.7 Ejemplos hipotéticos de dos comunidades que albergan tres especies cada una (señaladas en rojo) de un grupo taxonómico relacionado entre sí. Las líneas rojas representan las ramas evolutivas que conectan a las especies presentes en cada comunidad. Los valores debajo de las ramas indican el valor de divergencia evolutiva de cada especie, la cual, en este caso, esta medida en millones de años (Ma). La comunidad 1 presenta menor diversidad filogenética que la comunidad 2, aunque ambas presentan la misma cantidad de especies. Esto se debe a que en la comunidad 1, las especies están filogenéticamente agrupadas, mientras que, la comunidad 2, las especies están filogenéticamente sobredispersas. Abreviaciones: DF=diversidad filogenética, RE= riqueza de especies. 18

Figura 2.1 Megaméxico. A) Megaméxico I, B) Megaméxico II y C) Megaméxico III (Rzedowski, 1991). Imagen tomada de Rzedowski *et al.* (2012). 21

Figura 2.2 Regiones biogeográficas en Megaméxico III (*sensu* Morrone *et al.*, 2017, 2014; Escalante *et al.*, 2013). 23

Figura 2.3 Provincias biogeográficas en Megaméxico III (*sensu* Morrone *et al.*, 2017, 2014; Escalante *et al.*, 2013). 24

Figura 2.4 Cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.) en Megaméxico III con presencia de Hechtioideae. 25

Figura 2.5 Filograma de Hechtioideae generado a partir de análisis Bayesiano de regiones de cloroplasto (<i>ycf1</i> , <i>rpl32-trnL</i>) y regiones nucleares (<i>PRK</i>) (Ramírez-Morillo <i>et al. ined.</i>).....	27
Figura 2.6 Cronograma de Hechtioideae generado a partir de análisis Bayesiano de regiones de cloroplasto (<i>ycf1</i> , <i>rpl32-trnL</i>) y regiones nucleares (<i>PRK</i>) (Ramírez-Morillo <i>et al. ined.</i>).....	28
Figura 2.7 Cronograma de Hechtioideae generado a partir de análisis Bayesiano de regiones de cloroplasto (<i>ycf1</i> , <i>rpl32-trnL</i>) y regiones nucleares (<i>PRK</i>), con especies añadidas manualmente (en rojo) de acuerdo a su afinidad geográfica (Ramírez-Morillo <i>et al. ined.</i>).....	30
Figura 3.1 Distribución geográfica de Hechtioideae y sus géneros.....	35
Figura 3.2 Resultados comparativos entre las distintas métricas empleadas para medir la diversidad a nivel de regiones biogeográficas. Las barras negras y rojas indican valores con significancia estadística, sugiriendo sobredispersión o agrupamiento filogenético, respectivamente. Abreviaciones: RE=Riqueza de especies, E=Endemismos, PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto, ZTM=Zona de Transición Mexicana, Nt=Región Neotropical, Na=Región Neártica.....	37
Figura 3.3 Resultados comparativos entre las distintas métricas empleadas para medir la diversidad a nivel de provincias biogeográficas. Las barras negras y rojas indican valores con significancia estadística, sugiriendo sobredispersión o agrupamiento respectivamente. Abreviaciones: RE=Riqueza de especies, E=Endemismos, PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto, TBP=Tierras Bajas del Pacífico, CB=Cuenca del Balsas, SMOr=Sierra Madre Oriental, SMS=Sierra Madre del Sur, V=Veracruz, EVT=Eje Volcánico Transmexicano, TAC=Tierras Altas de Chiapas, DC=Desierto Chihuahuense, SMOc=Sierra Madre Occidental, T=Tamaulipas, BC=Baja California.....	41
Figura 3.4 Riqueza de especies de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: SG=Sierra Gorda, SNO=Sierras del norte de Oaxaca, STH=Sierra de Taxco Huautla, STM=Sierra Triqui-Mixteca, VJ=Valle de Jaumave, VTC=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.....	43
Figura 3.5 Especies endémicas de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: SG=Sierra Gorda, SNO=Sierras del norte de Oaxaca, STH=Sierra de Taxco Huautla, STM=Sierra Triqui-Mixteca, VJ=Valle de Jaumave, VTC=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.....	44
Figura 3.6 Diversidad filogenética de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: F=Filograma, SG=Sierra Gorda, SNO=Sierras del norte de Oaxaca, STH=Sierra de Taxco Huautla, STM=Sierra Triqui-Mixteca, VJ=Valle de Jaumave, VTC=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.....	45
Figura 3.7 Diversidad filogenética de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: C=Cronograma, SG=Sierra Gorda, SNO=Sierras del norte de Oaxaca, STH=Sierra de Taxco Huautla, STM=Sierra Triqui-Mixteca, VJ=Valle de Jaumave, VTC=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.....	46

Figura 3.8 Diversidad filogenética de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: CP=Cronograma con proxies, SG=Sierra Gorda, SNO=Sierras del norte de Oaxaca, STH=Sierra de Taxco Huautla, STM=Sierra Triqui-Mixteca, VJ=Valle de Jaumave, VTC=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.....	47
Figura 3.9 Estructura filogenética de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: F=filograma, SES.MPD= Distancia promedio por pares, SES.MNTD= Distancia promedio al taxón más cercano.....	48
Figura 3.10 Estructura filogenética de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: C=Cronograma, SES.MPD= Distancia promedio por pares, SES.MNTD= Distancia promedio al taxón más cercano.....	48
Figura 3.11 Estructura filogenética de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: CP=Cronograma con proxies, SES.MPD= Distancia promedio por pares, SES.MNTD= Distancia promedio al taxón más cercano.....	49
Figura 3.12 Endemismo filogenético de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: F=Filograma, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto.	50
Figura 3.13 Endemismo filogenético de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: C=Cronograma, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto.	50
Figura 3.14 Endemismo filogenético de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: CP=Cronograma con proxies, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto.	50
Figura 3.15 Análisis de relación entre las métricas de diversidad y el gradiente latitudinal. Abreviaciones: PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto...	52
Figura 3.16 Análisis de correlación entre las distintas métricas de diversidad empleadas en este estudio. La distribución de cada variable se muestra en la diagonal. Por debajo de ésta, se encuentran los diferentes diagramas de dispersión para cada par de variables posibles con una línea de ajuste en color rojo. Por encima de la diagonal, el valor de correlación más el valor de significancia: valor p (0.001=***, 0.01=**, 0.1=*). Abreviaciones: PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto.	53
Figura 3.17 Reconstrucción de áreas ancestrales de Hechtioideae utilizando el modelo BBM. El color dentro de la gráfica de pastel de cada nodo sugiere cual fue el área de ocupación ancestral. Los anillos que rodean cada gráfica indican si existieron eventos de dispersión (azul), vicarianza (verde) o extinción (amarillo). Aquellos círculos que no presentan anillos indican que el área ancestral de ese nodo es similar al del nodo anterior más cercano.	55
Figura 3.18 Tasas de dispersión, vicarianza y extinción de Hechtioideae a través del tiempo..	56

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1 Clasificación de las regiones y provincias biogeográficas que se encuentran en Megaméxico III, *sensu* Morrone (2017, 2014). Entre paréntesis, las abreviaciones que se usarán para nombrar cada área en este documento.22

Cuadro 3.1 Valores de las distintas métricas empleadas para medir la diversidad a nivel de regiones biogeográficas. La significancia estadística se señala con (*). Abreviaciones: RE=Riqueza de especies, E=Endemismos, PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto, ZTM=Zona de Transición Mexicana, Nt=Región Neotropical, Na=Región Neártica.36

Cuadro 3.2 Valores de las distintas métricas empleadas para medir la diversidad a nivel de provincias biogeográficas. La significancia estadística se señala con (*). Abreviaciones: RE=Riqueza de especies, E=Endemismos, PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto, TBP=Tierras Bajas del Pacífico, CB=Cuenca del Balsas, SMO_r=Sierra Madre Oriental, SMS=Sierra Madre del Sur, V=Veracruz, EVT=Eje Volcánico Transmexicano, TAC=Tierras Altas de Chiapas, DC=Desierto Chihuahuense, SMO_c=Sierra Madre Occidental, T=Tamaulipas, BC=Baja California.39

RESUMEN

La subfamilia Hechtioideae se distribuye exclusivamente en la región biogeográfica Megaméxico III. La distribución espacial de este grupo es heterogénea a través de esta región y existen ciertas áreas con mayor concentración de especies que otras. El objetivo de este estudio fue analizar los patrones biogeográficos de Hechtioideae, tomando en cuenta el componente filogenético, y someter a prueba hipótesis que nos ayudaran a esclarecer la historia evolutiva de este grupo de plantas. Para esto, implementamos diferentes métricas basadas en la cuantificación de especies y diversidad filogenética a través de distintas escalas. Utilizamos la regionalización propuesta por Morrone (2017) para delimitar las áreas a evaluar dentro de Megaméxico III. En el nivel superior, de acuerdo a la escala, evaluamos los patrones biogeográficos de Hechtioideae a través de las regiones Neártica, Neotropical y la Zona de Transición Mexicana. Posteriormente, consideramos las distintas provincias biogeográficas que conforman cada región como las áreas a evaluar y, por último, subdividimos toda la región de Megaméxico III en cuadrantes de 50 x 50 km (aprox.), para identificar patrones de manera más puntual y específica. Los análisis filogenéticos fueron realizados tomando en cuenta la más reciente propuesta filogenética del grupo (Ramírez *et al.*, *ined.*), la cual ha sido realizada mediante análisis moleculares de regiones de cloroplasto y núcleo. Debido a que esta propuesta no incluye la totalidad de los taxones, decidimos implementar una metodología basada en la adición manual de las especies faltantes. Los resultados más relevantes indican que el linaje de Hechtioideae es mucho más diverso al centro de Megaméxico III, en la región compartida por la Zona de Transición Mexicana y la región Neotropical, a diferencia de las zonas más septentrionales y australes de esta región. En esta área céntrica la riqueza de especies es mayor, así como la diversidad filogenética y el nivel de endemismo, esto sugiere que la heterogeneidad ambiental en esta región y los eventos geológicos ocurridos en los últimos 4 millones de años, que es cuando la mayoría de los linajes actuales de Hechtioideae diversificaron, han ejercido una fuerte influencia en la historia evolutiva de este grupo, generando eventos de especiación *in situ* recientes. De hecho, con la finalidad de preservar la diversidad y el potencial evolutivo de Hechtioideae, proponemos enfatizar los estudios taxonómicos, filogenéticos y de conservación en esta zona.

ABSTRACT

The subfamily Hechtioideae is distributed exclusively in the biogeographical region Megamexico III. The spatial distribution of this group is heterogeneous across this region and there are certain areas with a higher concentration of species than other. The aim of this study was to analyze the biogeographical patterns of Hechtioideae, considering the phylogenetic complement, and test hypotheses that will help us clarify the evolutionary history of this group of plants. We implemented different metrics based on species quantification and phylogenetic diversity across different scales. We used the regionalization proposed by Morrone (2017) to delimit the areas to be evaluated within Megamexico III. At the first level, we evaluated the biogeographical patterns of Hechtioideae through the Nearctic, Neotropical and Mexican Transition Zone regions. Subsequently, we considered the different biogeographical provinces as the areas to be evaluated and, finally, we subdivided the entire Megamexico III region into quadrants of 50 x 50 km (approx.), to identify patterns in a more specific way. Phylogenetic analyses were carried out taking into account the group's most recent phylogenetic proposal (Ramírez *et al.*, *ined.*), which has been performed by molecular analysis of chloroplast and nuclear regions. Given that this proposal does not include all taxa, we decided to implement a methodology based on the manual addition of missing species. The most relevant results indicate that the lineage of Hechtioideae is much more diverse to the center of Megamexico III, in the region shared by the Mexican Transition Zone and the Neotropical Region, unlike the northern and southern areas of this region. In this central area the richness of species is greater, as well as the phylogenetic diversity and the level of endemism; this suggests that the environmental heterogeneity in this region and the geological events that have occurred in the last 4 million years, which is when most of the current lineages of Hechtioideae diversified, have exerted a strong influence on the evolutionary history of this group, generating recent *in situ* speciation events.

INTRODUCCIÓN

Hechtioideae es una de las ocho subfamilias que comprende Bromeliaceae (Givnish *et al.*, 2011). Este grupo de plantas se distribuye en Megaméxico III y está compuesto por tres géneros y ca. 95 especies (Ramírez-Morillo *et al.*, 2018a). La mayoría de especies de Hechtioideae presentan un rango de distribución restringida, lo que les ha conferido, a muchas de ellas, estar catalogadas dentro de alguna categoría de riesgo de acuerdo a los criterios de la IUCN (Pech-Cárdenas, 2015).

Los patrones biogeográficos de esta subfamilia han sido poco explorados. La mayor concentración de especies está presente en la región central de Megaméxico III, en las provincias Sierra Madre del Sur, Veracruzana, Cuenca del Balsas y Tierras Bajas del Pacífico. Además, se sabe que es un grupo de plantas con altas tasas de endemismo, asociado a una fuerte especificidad por el sustrato, la poca vagilidad de sus semillas y a la presencia de barreras geográficas dentro de su área de distribución (Pech-Cárdenas, 2015). Debido a sus características morfológicas, como sus hojas con márgenes espinosos, y sexuales, ya que son especies en su mayoría dioicas, las colectas de este grupo de plantas han sido pocas y su representación en los herbarios es muy baja. Esta problemática ha causado dificultades en su descripción, identificación y circunscripción (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2014; Espejo-Serna *et al.*, 2005). Sin embargo, la incorporación de datos moleculares al estudio filogenético de las especies, ha permitido esclarecer las relaciones evolutivas de Hechtioideae (Romero-Soler *et al.*, 2020; Ramírez-Morillo *et al.*, 2018a). De igual manera, estos avances han permitido conocer y describir múltiples especies de este grupo de plantas (Hernández-Cárdenas *et al.*, 2020; Romero-Soler *et al.*, 2020; Flores-Argüelles *et al.*, 2019; Hernández-Cárdenas *et al.*, 2019; Ramírez-Morillo *et al.*, 2018b, 2016, 2015, 2014; García-Ruiz *et al.*, 2014, González-Rocha *et al.*, 2014; López-Ferrari y Espejo-Serna, 2014).

La incorporación de información filogenética al estudio biogeográfico ha permitido identificar patrones que ayudan a explicar cuáles han sido los procesos que conforman las biotas contemporáneas (Steinbauer *et al.*, 2016; Morlon *et al.*, 2011). Por lo tanto, volver a analizar los patrones espaciales de Hechtioideae, incorporando las más recientes descripciones taxonómicas y análisis filogenéticos, nos permitió reconocer patrones biogeográficos antes no descritos y hacer inferencias al respecto, para identificar los procesos que han moldeado la historia evolutiva de Hechtioideae.

El objetivo principal de este estudio fue identificar y analizar los patrones biogeográficos de Hechtioideae, incorporando métricas taxonómicas y filogenéticas. En el **Capítulo I** se presenta una síntesis de los antecedentes generales que se tienen para este grupo de plantas, las hipótesis y los objetivos de este estudio; en el **Capítulo II** se incluye la descripción detallada de los materiales y métodos que se utilizaron para resolver las preguntas de esta investigación; el **Capítulo III** corresponde a la sección de resultados, en donde se presentan en formato de cuadros, gráficas y mapas, cuáles son los patrones biogeográficos encontrados de Hechtioideae, basados en análisis de riqueza de especies, endemismo, diversidad filogenética, estructura filogenética y endemismo filogenético; en el **Capítulo IV** se presenta una discusión sobre cuáles han sido los procesos que han influido en la historia evolutiva de Hechtioideae de acuerdo a los patrones previamente identificados; en el **Capítulo V** presentamos las conclusiones y perspectivas respecto a este tema.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1.1 Familia Bromeliaceae

La familia Bromeliaceae está conformada por ocho subfamilias, 69 géneros y aproximadamente 3400 especies (Stevens, 2020; Givnish *et al.*, 2011). Este grupo de plantas son herbáceas de hábitos epífitos, líticos y terrestres y han desarrollado adaptaciones para vivir en ambientes xéricos y crecer sobre sustratos pobres en nutrientes (Benzing, 2000). Generalmente, crecen en forma de roseta y su tamaño puede ser muy variable, desde algunos centímetros hasta alcanzar dimensiones cerca de 10 m o más. En su mayoría, cuentan con flores perfectas y en algunos casos son funcionalmente unisexuales. Presentan inflorescencias terminales y frutos capsulares (Smith y Till, 1988).

Se ha estimado que esta familia Neotropical tuvo su origen hace ca. 97.5 millones de años (Ma) en el Escudo Guayanés, al noreste de América del Sur, y que de ahí se dispersó a otras áreas del Neotrópico (16-15.2 Ma) y hasta África occidental (9.3 Ma). Actualmente, las bromelias se distribuyen exclusivamente en el Nuevo Mundo, desde Norteamérica hasta la Patagonia, a excepción de *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr., que, según la más reciente evidencia, llegó hasta el continente africano por medio de eventos de dispersión a larga distancia (Givnish *et al.*, 2014, 2011, 2007; Smith y Till, 1988).

1.2 Subfamilia Hechtioideae

Hechtioideae es una de las ocho subfamilias que conforman Bromeliaceae. Esta subfamilia está compuesta por tres géneros y al menos 84 especies, además de algunas otras aún no descritas (Gouda *et al.*, 2020; Ramírez-Morillo *et al.*, 2018a). Estas plantas presentan hábitos terrestres y litófitos, suelen crecer sobre rocas volcánicas, cársticas o yesosas. Son todas plantas rosetófilas con crecimiento generalmente cespitoso y raramente caulescente. Presentan patrones de crecimiento distintivos, lo que les confiere una amplia variedad en tamaños que suelen ir desde los 30 cm (o menos) hasta los 2 m (o más) de diámetro. Presentan hojas suculentas con márgenes espinosos a aserrados (Figura 1.1). Casi todas las plantas de este grupo son dioicas, exceptuando a *Hechtia gayorum* L. W. Lenz. que es poligamomonoica. Generalmente crecen en matorrales xerófilos, bosques tropicales

caducifolios, bosques de encino y, ocasionalmente, en bosques de pino (Espejo-Serna *et al.*, 2014; Ramírez-Morillo *et al.*, 2014; 2010;).

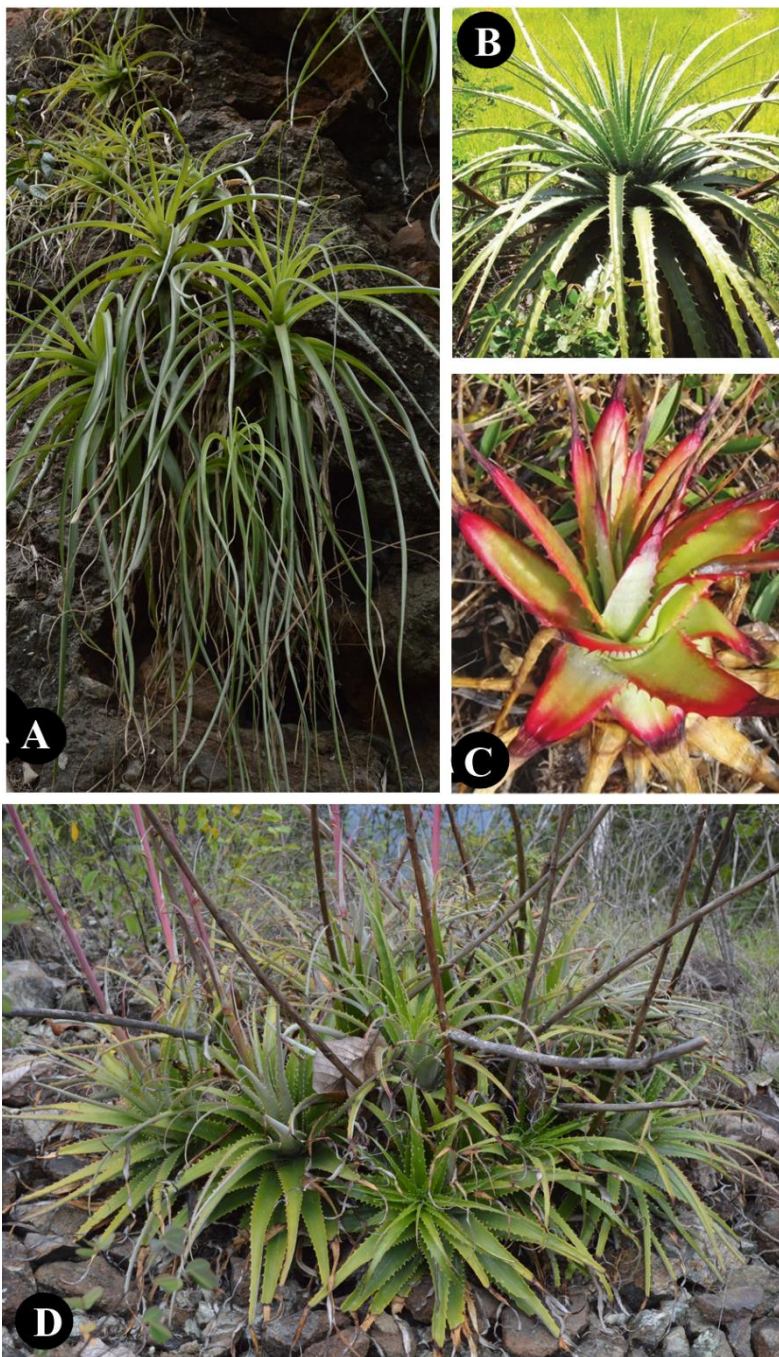


Figura 1.1 Características morfológicas de Hechtioideae y ejemplos de hábitats donde está presente. A) *Bakerantha purpusii* creciendo en un acantilado. B) *Hechtia schottii*. C) *H. laevis*. D) *Mesoamerantha dichroantha* creciendo sobre rocas. Créditos de imagen: A, D de K. Romero-Soler; B, C de I. Ramírez-Morillo.

1.2.1 Relaciones filogenéticas de Hechtioideae

Los análisis filogenéticos de Bromeliaceae han estimado que el ancestro de Hechtioideae surgió hace ca. 16.6 Ma e invadió el actual territorio de Megaméxico III, *sensu* Rzedowski (1991). Sin embargo, aún se desconoce cuál fue la vía de llegada a esta área. Se sugiere que pudo haber sido a través de dispersión a larga distancia por las islas caribeñas o por el istmo de Panamá, a través de Centroamérica (Ramírez-Morillo *et al.*, 2018a; Givnish *et al.*, 2011).

El primer análisis filogenético de Hechtioideae (Figura 1.1), realizado mediante el análisis de datos moleculares (ADN de cloroplasto y núcleo) y caracteres morfológicos, incluyó al 82.6% de las especies conocidas hasta ese momento. Los resultados revelaron la monofilia de la familia y la identificación de tres clados principales, los cuales delimitan los tres géneros que componen a Hechtioideae (Ramírez-Morillo *et al.*, 2018a, 2018b).

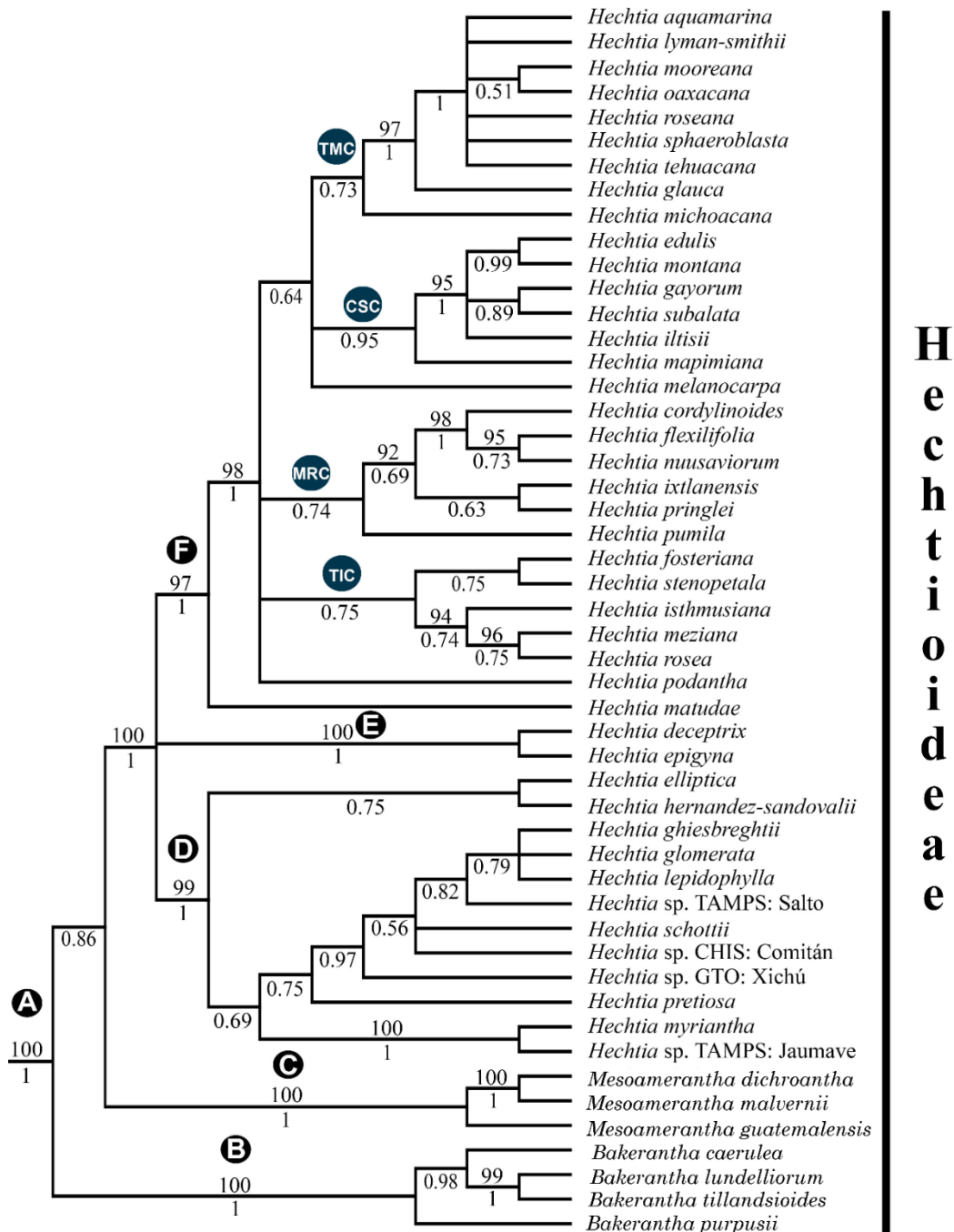


Figura 1.2 Propuesta filogenética de Hechtioideae (Bromeliaceae). Árbol filogenético generado a partir de análisis Bayesiano de regiones de cloroplasto (*ycf1*, *rpl32-trnL*), regiones nucleares (*PRK*) y caracteres morfológicos. Los números sobre las ramas indican el valor de bootstrap, por debajo de las ramas la probabilidad posterior. La descripción de los clados (A-F) se encuentra en el texto. Imagen tomada de Ramírez-Morillo *et al.* (2018a).

En la Figura 1.1, el clado B corresponde al género *Bakerantha* L.B. Sm., un género monofilético compuesto por cinco especies (Romero-Soler *et al.*, 2020; Ramírez-Morillo *et al.*, 2018b). El

clado C corresponde al género *Mesoamerantha* I. Ramírez & K. Romero, el cual ha sido recientemente propuesto y que comprende únicamente tres especies (Ramírez-Morillo *et al.*, 2018b). Por último, el género *Hechtia* Klotzsch es el que presenta mayor número de especies dentro de Hechtioideae. Este género presenta tres linajes bien apoyados: el clado D abarca al complejo *Hechtia glomerata* Zucc.; el clado E incluye solamente dos especies (*H. deceptrix* I. Ramírez & C.T. Hornung y *H. epigyna* Harms) y, por último, el clado F en donde se encuentran el resto de especies de *Hechtia* con algunos clados bien apoyados y geográficamente restringidos (Ramírez-Morillo *et al.*, 2018a, 2018b).

1.2.2 Distribución biogeográfica de Hechtioideae

El área de distribución de Hechtioideae corresponde a la región biogeográfica Megaméxico III (*sensu* Rzedowski, 1991), que abarca desde el sur de los Estados Unidos de América, incluyendo las regiones del desierto Sonorense y Chihuahuense, hasta el norte de Nicaragua en los departamentos de Nueva Segovia y Jinotega (Ramírez-Morillo *et al.*, 2018a; Pech-Cárdenas, 2015).

Múltiples estudios han resaltado la endemividad de esta subfamilia al territorio mexicano y, en su mayoría, han sugerido que más del 90% de las especies de Hechtioideae ocurren solamente en este país (Espejo-Serna *et al.*, 2020, 2018; Pech-Cárdenas, 2015; Espejo-Serna *et al.*, 2014, 2010, 2005, 2004).

En el primer, y único, estudio biogeográfico que se ha realizado para Hechtioideae, Pech-Cárdenas (2015) analizó la riqueza de especies de la subfamilia a través de las distintas provincias biogeográficas que se ubican dentro de Megaméxico III (*sensu* Morrone, 2014) y analizó el estado de conservación de cada taxón. En dicho estudio se encontró que, de las 71 especies de Hechtioideae incluidas en el análisis, 68 se distribuyen únicamente en México, las otras tres especies, que corresponden al género *Mesoamerantha*, se encuentran en Centroamérica. Además, para la mayoría de las especies, el área de distribución es restringida; el 59% de las especies habitan solamente en una provincia biogeográfica, el 35% en dos provincias y solo el 6% habitan en más de dos provincias.

En otro de los resultados de dicho estudio, se determinó que la mayoría de especies de Hechtioideae se encuentran en alguna categoría de riesgo, de acuerdo a los criterios de la IUCN. De las 71 especies evaluadas, cuatro especies se encuentran en “peligro crítico”, 29 especies en “peligro”, 13 especies “vulnerables”, 15 especies “no amenazadas” y 10 especies

presentaron “datos insuficientes”, esto debido a que las colectas de Hechtiioideae son escasas y para algunas especies solo se tiene registro del ejemplar tipo (Pech-Cárdenas, 2015). Desde entonces, la lista de especies amenazadas sigue creciendo conforme van surgiendo nuevas descripciones taxonómicas, ya que la mayoría de las especies presentan un rango de distribución muy pequeño, asociado a la poca vagilidad y la baja capacidad de dispersión de sus semillas, una alta especificidad por el sustrato en el que crecen y la presencia de barreras geográficas en su área de distribución, lo cual les impide establecerse en extensiones mayores (Ramírez-Morillo *et al.*, 2020; Romero-Soler *et al.*, 2020; Ramírez-Morillo *et al.*, 2016; Pech-Cárdenas, 2015).

En la Figura 1.2, se pueden observar los resultados de riqueza de especies y especies endémicas por provincias biogeográficas obtenidas por Pech-Cárdenas (2015). Las Tierras Bajas del Pacífico son la provincia que alberga más especies (18), seguido por la Provincia Veracruzana y la Sierra Madre del Sur, ambas con 17 especies, la Depresión del Balsas (12) y el Altiplano Mexicano (10). La Provincia de California y la Provincia del Mosquito no albergan ninguna especie de Hechtiioideae. La Provincia Veracruzana es la que presenta más especies endémicas (9), seguida por las Tierras Bajas del Pacífico (8) y la Depresión del Balsas (6).

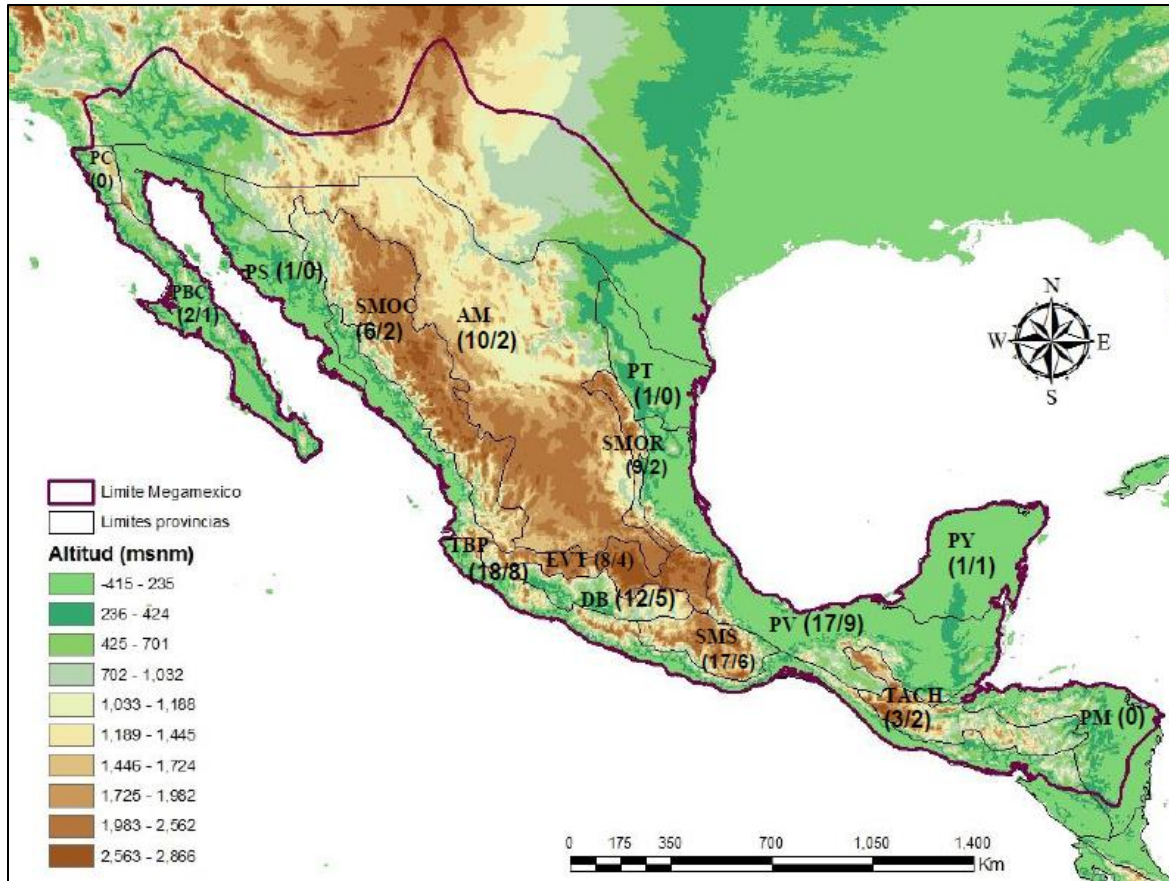


Figura 1.3 Riqueza de especies y especies endémicas de Hechtioideae por provincia biogeográfica (*sensu* Morrone, 2014) dentro de Megaméxico III (línea morada) (*sensu* Rzedowski, 1991). Entre paréntesis se señala el número de especies / especies endémicas de cada provincia. AM: Altiplano Mexicano, DB: Depresión del Balsas, EVT: Eje Volcánico Transmexicano, PBC: Provincia de Baja California, PC: Provincia de California, PM: Provincia del Mosquito, PS: Provincia de Sonora, PT: Provincia de Tamaulipas, PV: Provincia de Veracruz, PY: Provincia de Yucatán, SMOC: Sierra Madre Occidental, SMOR: Sierra Madre Oriental, SMS: Sierra Madre del Sur, TACH: Tierras Altas de Chiapas, TBP: Tierras Bajas del Pacífico. Imagen tomada de Pech-Cárdenas (2015).

En el mismo estudio, se realizó un análisis de riqueza de especies de Hechtioideae por cuadrantes de 50 x 50 km (Figura 1.3), en donde se reconocieron algunas regiones que albergan una mayor cantidad de especies de Hechtioideae. Estas áreas se concentran sobre todo en el centro de Megaméxico; al sur de la Sierra Madre Oriental (A), al norte de la Mixteca (B) y al sur del istmo de Tehuantepec (C) (Pech-Cárdenas, 2015).

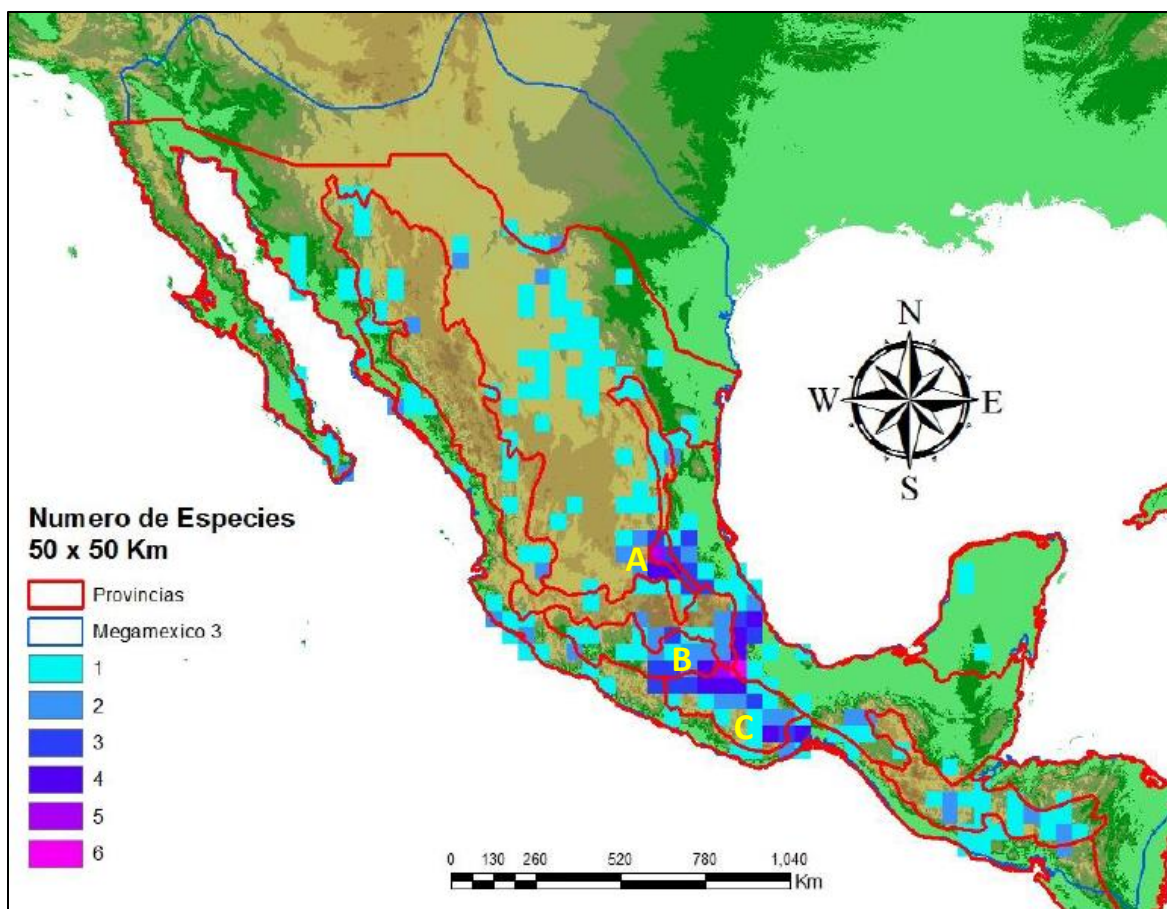


Figura 1.4 Riqueza de especies de Hechtioideae por cuadrantes de 50 x 50 km. Las líneas azules delimitan la región biogeográfica de Megaméxico III (*sensu* Rzedowski, 1991) y las líneas rojas las provincias biogeográficas dentro de esta (*sensu* Morrone, 2014). Las letras indican las áreas con mayor riqueza de especies. Imagen tomada de Pech-Cárdenas (2015).

Como ya se mencionó anteriormente, los estudios biogeográficos sobre Hechtioideae son escasos. La mayoría de los trabajos que incluyen a este grupo de plantas son tratamientos taxonómicos o floras y, en general, se han centrado únicamente en evaluar ciertas regiones específicas o entidades federativas, pero nunca un trabajo general en donde se incluya a todas las especies a lo largo de su área de distribución (Espejo-Serna *et al.*, 2017, González-Rocha *et al.*, 2016; Espejo-Serna *et al.*, 2014, 2010, 2007, 2005; Pulido-Esparza *et al.* 2004). Además, desde entonces se han descrito nuevos taxones y se han realizado trabajos en donde se ha incorporado información filogenética que ha revelado nueva evidencia sobre las relaciones evolutivas del grupo (Hernández-Cárdenas *et al.*, 2020; Romero-Soler *et al.*, 2020; Hernández-Cárdenas *et al.*, 2019; Flores-Argüelles *et al.*, 2019; Ramírez-Morillo *et al.*, 2018a, 2016, 2015, 2014; García-Ruiz *et al.*, 2014, González-Rocha *et al.*, 2014; López-Ferrari y Espejo-Serna, 2014). Por lo tanto, realizar un análisis biogeográfico en donde se incluyan a todas las especies

y, además, que incorpore la información sobre sus relaciones evolutivas, podría revelar nueva evidencia que ayude a comprender la historia evolutiva de este grupo de plantas.

1.3 Biogeografía y regionalización biogeográfica

Reconociendo que las plantas y animales del Viejo y el Nuevo Mundo eran distintas, Buffon (1761) dio la primera pauta para concebir a la biogeografía como la ciencia encargada de estudiar los patrones espaciales en la distribución de las especies. Posteriormente, múltiples naturalistas identificaron que, en efecto, la distribución de los taxones guarda ciertos patrones y que para muchos grupos taxonómicos los límites en su área de distribución son más o menos reconocibles. Udvardy (1975) definió a la biogeografía, o geografía biológica, como el estudio de las unidades geográficas en función de la biota que habita en éstas. Zunino y Zullini (2003) retoman el concepto y mencionan que, la biogeografía es el estudio de los aspectos espacio-temporales de la biodiversidad o, en otras palabras, la ciencia que estudia cómo se desenvuelve la evolución biológica a través del espacio y el tiempo. Esta disciplina busca entender que procesos causan esta diversidad y proponer una clasificación geográfica en función de las biotas y los factores climáticos y geológicos adyacentes (Wallace, 1876).

La regionalización biogeográfica es un sistema jerárquico que divide las áreas geográficas en categorías anidadas, unas dentro de otras, basados en la similitud de sus biotas. El nivel más alto en esta jerarquía es el reino, seguido por las regiones, dominios, provincias y distritos, siendo el nivel básico la provincia (Morrone, 2019; Escalante, 2009; Espinosa *et al.*, 2001).

Las zonas de transición son aquellas áreas donde dos o más elementos biogeográficos se unen. Estas zonas se comportan como una gradación de ambientes y aspectos geográficos. Desde un punto de vista biológico, las zonas de transición son áreas de alta relevancia, debido a que en estas áreas las biotas provenientes de historias evolutivas independientes se fusionan, generando un interesante mosaico biótico (Zunino y Zullini, 2003). Escalante (2009) menciona que, en la literatura, generalmente se reconoce como zona de transición a aquellas áreas entre regiones biogeográficas, pero, aún en niveles jerárquicos menores, como provincias, las zonas de transición se manifiestan como ecotonos. Morrone (2004) resalta la importancia de estas áreas, debido a que representan procesos de hibridación biótica, generalmente, impulsados por eventos ecológicos e históricos.

La panbiogeografía propone que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas, es decir, los eventos geológicos impulsan los eventos bióticos y evolutivos (Escalante, 2009).

Estudiar la dimensión espacial de los seres vivos, en un contexto geográfico-histórico, nos lleva a comprender los procesos evolutivos que han moldeado la historia de la vida, ya que la evolución biológica tiene lugar en la geografía (Morrone, 2004).

1.3.1 Megaméxico III

Rzedowski (1991) definió como Megaméxico III (Figura 1.4), a una gran región biogeográfica ubicada entre las regiones Neártica y Neotropical, caracterizada por un alto grado de endemismo en cuanto a la flora y cuyos límites naturales van desde el sur de los Estados Unidos de América, incluyendo las zonas áridas sonorenses, chihuahuenses y tamaulipecas, todo el territorio mexicano y los países centroamericanos, hasta la depresión de Nicaragua.

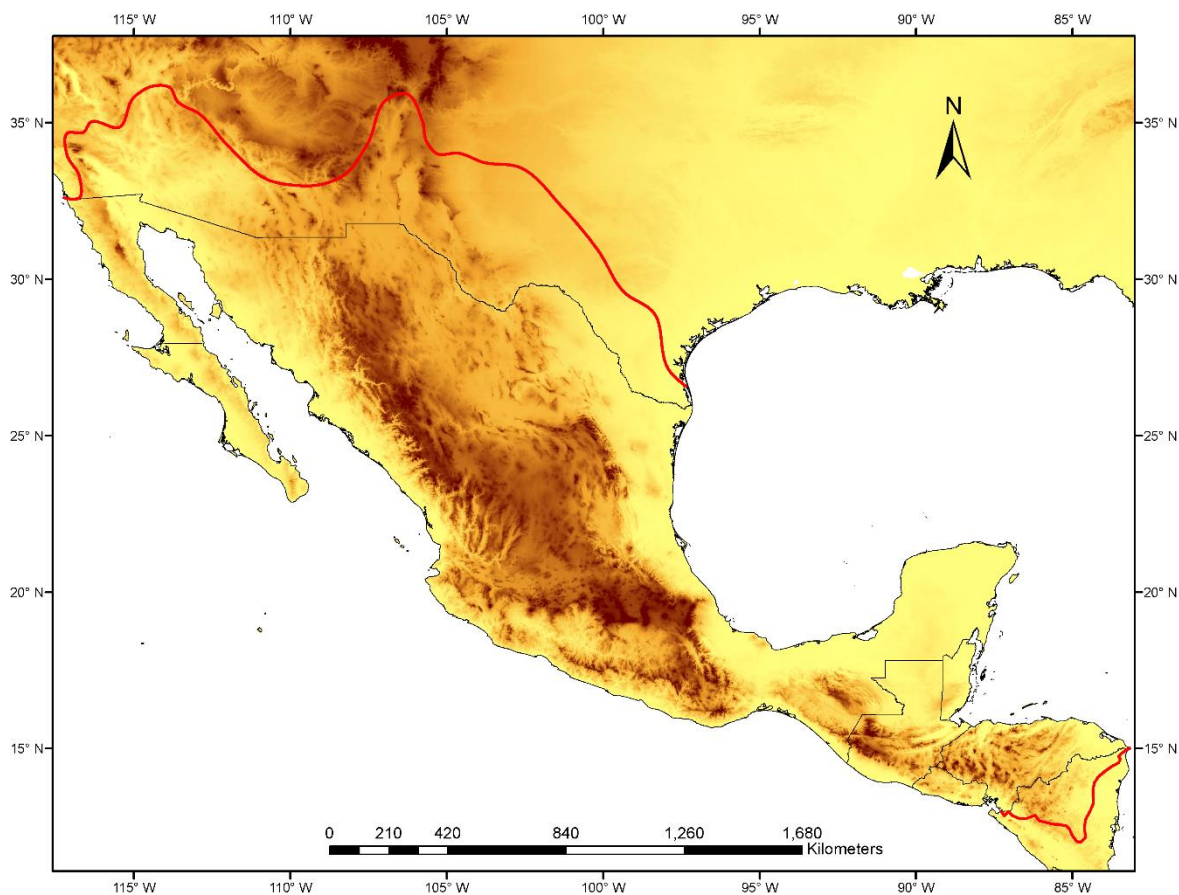


Figura 1.5 Delimitación geográfica de Megaméxico III, señalado por las líneas rojas, de acuerdo a los límites propuestos por Rzedowski (1991).

La historia geológica de Megaméxico III ha sido muy dinámica y compleja a través del tiempo. En el Periodo Cretácico (hace 145-66 Ma), la mayor parte de esta región estaba sumergida en el mar, exceptuando algunos complejos montañosos que forman parte de lo que ahora son la

Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur. A principios del Cenozoico (hace \pm 65 Ma), emergieron múltiples serranías al norte y centro de México. En el Eoceno Medio (hace \pm 50 Ma), producto de múltiples levantamientos montañosos, se formó una gran cuenca delimitada al oeste por la Sierra Madre Occidental, al sur por la Sierra Madre del Sur, al este por la Sierra Madre Oriental y al norte por las Montañas Rocosas. Tanto la península de Baja California como la de Yucatán comenzaron a emerger parcialmente en el Oligoceno (hace 25-40 Ma), sin embargo, fue en el Mioceno y Plioceno, en un período que abarca desde hace 25 Ma hasta hace 1 Ma, cuando la actividad tectónica y volcánica tuvo gran efecto y moldeó la mayor parte de los levantamientos volcánicos que se encuentran en el centro de México, como el Cinturón Volcánico Transmexicano, y concluyó el levantamiento de las dos penínsulas mexicanas; la península de Baja California y la península de Yucatán. Por último, en el Período Cuaternario, de un millón de años atrás a la fecha, ocurrieron múltiples glaciaciones y se dio el drenado de la gran cuenca ubicada en la región septentrional de Megaméxico III, caracterizando la zona árida del Altiplano Mexicano, también denominado Desierto Chihuahuense (Halffter *et al.*, 2008; Neto-Samaniego *et al.*, 2005; Ortega-Gutiérrez *et al.*, 2000; León-Díez, 1990; Trujillo-Candelaria, 1977).

Megaméxico III es una región biogeográfica que presenta una heterogeneidad temporal y espacialmente dinámica. La biodiversidad contemporánea puede ser el resultado de múltiples cambios de hábitat, es decir, linajes que se adaptan a nuevas condiciones y eventos de especiación *in situ* (Souza-Neto *et al.*, 2016). Por lo tanto, la comprensión de la diversidad biológica contemporánea y su evolución a través del tiempo en una gran región biogeográfica, como lo es Megaméxico III, requiere comprender la macroevolución en distintas unidades biogeográficas dentro de ellas (Antonelli *et al.*, 2018; Gerhold *et al.*, 2015). De tal manera que, estudiar patrones biogeográficos a nivel de regiones y provincias biogeográficas puede ser una buena herramienta para comprender la historia evolutiva de los diversos grupos taxonómicos. No obstante, los procesos que influyen en la composición y el ensamblaje biótico están sujetos a la escala espacial. De manera general, se ha documentado que en una escala macro, las fluctuaciones climáticas a través de largos periodos temporales son las que influyen en el ensamblaje biótico, mientras que, en una escala local son más bien las condiciones ecológicas y las interacciones bióticas las que moldean la composición de especies (Whittaker *et al.*, 2001). Por lo tanto, emplear análisis de diversidad biológica en diferentes escalas, desde grandes regiones hasta cuadrantes puntuales, ayuda a comprender y comparar los patrones

observados que ayudan a determinar cuáles han sido los procesos que moldearon la historia evolutiva de las biotas.

1.4 Biodiversidad

El Convenio sobre la Diversidad Biológica de las Naciones Unidas (1992) definió el concepto de biodiversidad como la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, terrestres o marinos, y la variedad dentro de cada especie, entre las especies y entre los ecosistemas. Este concepto abarca distintas escalas biológicas, desde la variabilidad entre individuos de una misma especie y sus poblaciones (intraespecífica), el conjunto de especies que componen comunidades (interespecífico) y el conjunto de comunidades que componen paisajes (Moreno, 2001).

El estudio de la biodiversidad tiene como base analizar las relaciones entre las especies, su distribución espacial, así como los patrones y las causas que la generan. La magnitud de la biodiversidad ha sido evaluada de diferentes formas a través de los años, explorando sus distintas dimensiones y atributos (Salinas-Gutiérrez, 2003). La riqueza de especies ha sido una de las métricas más utilizadas al evaluar la diversidad biológica de un sitio, esto debido a que, la variedad de especies es un parámetro relativamente fácil de identificar y cuantificar (Moreno, 2001). Sin embargo, este método ha sido criticado ya que no considera la variabilidad subyacente y ajena a la identidad taxonómica de las especies como, por ejemplo, diferencias ecológicas, funcionales o evolutivas, y trata a todas las especies como entes de un mismo valor (Hillebrand *et al.*, 2018).

Debido a las altas tasas de extinción que está sufriendo la biodiversidad, derivado de la actividad antropogénica, la biología de la conservación busca priorizar los esfuerzos enfocados en salvaguardar la diversidad biológica y ha promovido que se identifiquen, evalúen y ponderen otros atributos de diversidad, más allá que solo la riqueza de especies, en donde se incorporen factores ecológicos y evolutivos (Hernández-Ruedas *et al.*, 2019; Eguiarte *et al.*, 1999).

1.4.1 Diversidad filogenética

La diversidad filogenética es una de las dimensiones de la biodiversidad, la cual considera, además de la variedad de especies, las relaciones evolutivas que existe entre éstas. La métrica para estimar la diversidad filogenética es la diversidad de linajes presentes en un área y el grado de diferenciación que existe entre estos, representado como la longitud de las ramas en

un árbol filogenético (Winter *et al.*, 2013; Faith, 1992). Faith y Baker (2006) explican que, la pérdida de taxones representa también una pérdida de carga evolutiva subyacente, reflejada en los linajes que representan y las características que los distinguen, y que han sido adquiridas a través del tiempo. De este modo, la biología de la conservación busca, a través de la diversidad filogenética, salvaguardar el acervo evolutivo basado no solamente en el número de especies sino en la historia evolutiva subyacente.

Vane-Wright *et al.* (1991) y May (1990) propusieron distintos índices para medir la diversidad filogenética considerando las relaciones cladísticas de un conjunto de especies. Ambos índices parten de conocer la relación evolutiva entre los taxones y, considerando la topología del árbol filogenético en cuestión, mediante la cuantificación de las ramas y los nodos del árbol se le asigna un valor diferencial a cada taxón, el cual representa la contribución evolutiva que aporta cada especie. De este modo, la diversidad filogenética de un sitio o de un conjunto de especies está dada por la sumatoria de los valores asignados a cada taxón. Estos índices han quedado en desuso, debido a que, en ciertas circunstancias, como topologías filogenéticas parecidas o filogenias no completamente resueltas, generan valores no significativos.

Faith (1992) propuso incorporar el grado de diferenciación de las especies, representado como la longitud de ramas en un árbol filogenético, como un método para cuantificar la diversidad filogenética. El método de este índice se basa en medir la longitud total mínima de todas las ramas que se necesitan para abarcar un conjunto de taxones en el árbol filogenético (Figura 1.5). En este sentido, las estimaciones de diversidad filogenética están cuantificando la cantidad de características presentes en un conjunto de especies, si se está utilizando un filograma, o la cantidad de historia evolutiva, si se está usando un cronograma calibrado en el tiempo (Allen *et al.*, 2018). El cálculo de diversidad filogenética basada en la cuantificación de historia evolutiva (cronograma), parte de la idea principal de que, mientras mayor sea el tiempo evolutivo acumulado en un conjunto de taxones, mayor será la diversidad de características que estas poseen (Hernández-Ruedas *et al.*, 2019; Faith *et al.*, 2010).

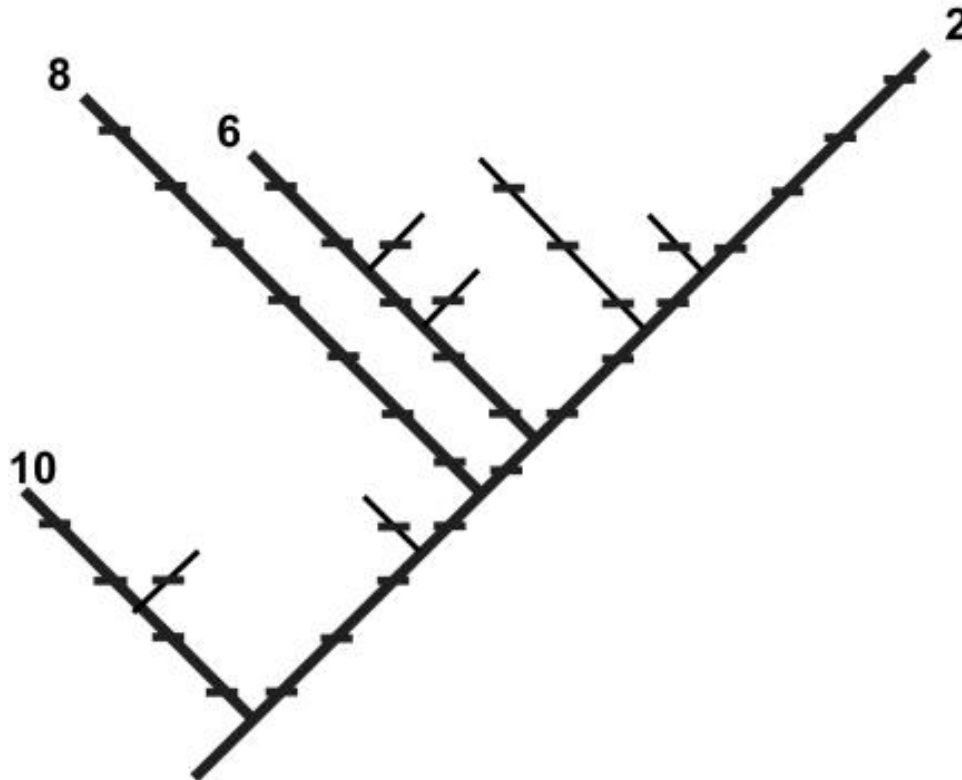


Figura 1.6 Árbol filogenético hipotético en donde se resaltan, mediante líneas más gruesas y números terminales, las ramas pertenecientes a un conjunto de taxones, como un ejemplo de cuantificación de diversidad filogenética. Las líneas de graduación en las ramas indican características acumuladas. En el conjunto de taxones conformado por 2, 6, 8 y 10, la diversidad filogenética es de 28 características. Imagen tomada de Faith y Baker (2006).

Existe una relación positiva entre la riqueza de especies y la diversidad filogenética. Esto se debe a que cada taxón almacena implícitamente una carga evolutiva que refleja todo su legado histórico, por lo tanto, la concentración de especies equivale también a una concentración de historia evolutiva subyacente y a una acumulación de características a través del tiempo (Allen *et al.*, 2018; Sandel, 2018). Sin embargo, ciertos eventos ecológicos y evolutivos pueden hacer que se presenten incongruencias en la relación entre riqueza de especies y diversidad filogenética y, mediante el análisis de la estructura filogenética, se pueden reconocer estos patrones (Sandel, 2018).

1.4.2 Estructura filogenética

La incorporación de datos filogenéticos en la ecología de comunidades permite identificar distintos atributos relacionados a los patrones de ensamblaje comunitario, pero desde un punto

de vista evolutivo (Webb *et al.*, 2002). Se ha documentado que las condiciones ambientales y evolutivas ejercen un papel importante en la estructura filogenética de las comunidades.

Para evaluar este atributo comunitario se ha propuesto utilizar métricas que cuantifican el parentesco evolutivo como un sustituto de las relaciones ecológicas. Estas métricas se basan en medir la distancia filogenética que existe entre los taxones de una comunidad. El índice Mean Pairwise Distance (MPD), calcula la distancia filogenética promedio que existe entre todos los posibles pares de taxones en una comunidad, mientras que el índice de Mean Nearest Taxon Distance (MNTD), calcula la distancia promedio que existe entre cada taxon y su taxon filogenéticamente más cercano. Ambos índices arrojan valores numéricos que requieren significancia estadística para su validación. Las versiones estandarizadas de ambos índices Standardized Error Size (SES.MPD y SES.MNTD) permiten generar una distribución de frecuencias basada en un modelo nulo y contrastar con los valores observados, para identificar si son valores esperados por el azar o si existe un patrón estadísticamente significativo. Los resultados que se obtienen al usar estos índices pueden ser: a) valores menores a los esperados por el azar (agrupamiento filogenético), b) valores mayores a los esperados por el azar (sobredispersión filogenética) y c) valores esperados por el azar (en la Figura 1.6, se muestran ejemplos hipotéticos de como son las relaciones entre especies con patrones de agrupamiento y sobredispersión filogenética). Debido a la forma en que operan ambos índices, SES.MPD tiene mayor sensibilidad de identificar patrones estructurales en las partes profundas del árbol filogenético, mientras que SES.MNTD es más sensible a identificar patrones estructurales en las partes terminales del árbol filogenético (Hernández-Ruedas *et al.*, 2019; Kembel *et al.*, 2010; Webb *et al.*, 2008, 2002).

Las condiciones que influyen en la estructura filogenética comunitaria pueden ser ecológicas, por ejemplo, cuando el estrés ambiental y la baja disponibilidad de recursos actúan como un filtro ambiental; las especies que ocurren en estas áreas suelen presentar ciertas características morfológicas y fisiológicas específicas, las cuales les permiten coexistir en ambientes hostiles. La estructura filogenética de este conjunto de especies suele presentar un patrón de agrupamiento, es decir, son especies con distancias filogenéticas cortas, debido a que no hay mucha disimilitud y puede haber cercanía evolutiva, gracias al conservadurismo filogenético de nicho ecológico, o sobredispersión, cuando las condiciones filtradas favorecen ciertos atributos adquiridos por convergencia evolutiva (Hernández-Ruedas *et al.*, 2019; Webb *et al.*, 2002). Por otra parte, cuando los recursos no son limitados y las condiciones son favorables, el principio de exclusión competitiva ejerce un papel en el ensamblaje comunitario,

causando que especies similares o cercanamente emparentadas, que compiten por el mismo recurso, no puedan coexistir. Al estimar la estructura filogenética de estas comunidades se suelen encontrar patrones de sobredispersión filogenética (Webb *et al.*, 2002; Webb, 2000). Por último, cuando la estructuración comunitaria surge de interacciones bióticas neutras se suelen encontrar patrones de estructura filogenética azarosa (Hernández-Ruedas *et al.*, 2019; Zhou *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2015; Eliosa-León *et al.*, 2010; Webb *et al.*, 2002; Webb, 2000).

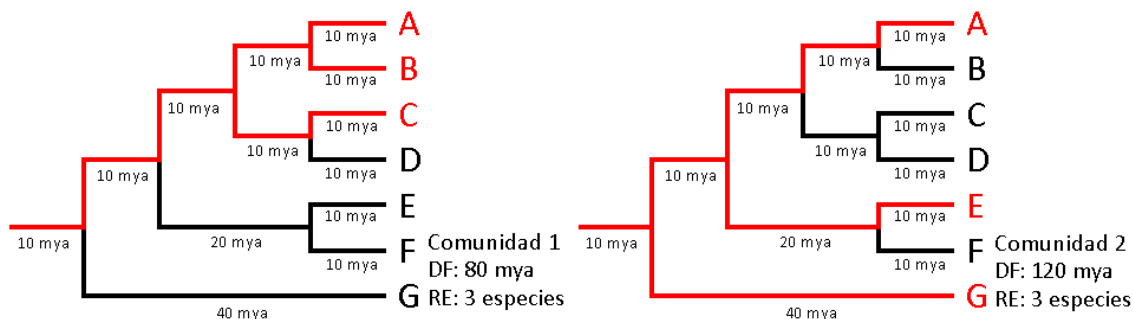


Figura 1.7 Ejemplos hipotéticos de dos comunidades que albergan tres especies cada una (señaladas en rojo) de un grupo taxonómico relacionado entre sí. Las líneas rojas representan las ramas evolutivas que conectan a las especies presentes en cada comunidad. Los valores debajo de las ramas indican el valor de divergencia evolutiva de cada especie, la cual, en este caso, esta medida en millones de años (Ma). La comunidad 1 presenta menor diversidad filogenética que la comunidad 2, aunque ambas presentan la misma cantidad de especies. Esto se debe a que en la comunidad 1, las especies están filogenéticamente agrupadas, mientras que, la comunidad 2, las especies están filogenéticamente sobredispersas. Abreviaciones: DF=diversidad filogenética, RE= riqueza de especies.

La estructura filogenética también puede estar influenciada por eventos evolutivos y biogeográficos. Cuando las presiones selectivas obligan a que los linajes sufran radiaciones en áreas específicas, es decir, que ocurra especiación *in situ*, se concentran taxones nuevos en áreas relativamente pequeñas y al provenir de un mismo linaje, generalmente, presentan características similares y la estructura filogenética es de agrupamiento. Las áreas donde estos eventos ocurren con mayor frecuencia son denominadas “cunas” de biodiversidad y alojan múltiples especies neo-endémicas. En otro sentido, cuando las características ambientales son alteradas drásticamente, el rango de distribución de las especies se ve modificado, lo que conlleva a las especies a desplazarse hacia regiones con condiciones óptimas, de esta manera, algunas áreas concentran especies provenientes de distintos linajes, que pueden ser muy disimiles, y la estructura filogenética que se presenta es sobredispersa. Estas áreas son denominadas “museos” de biodiversidad y se caracterizan por alojar especies paleo-endémicas (Allen *et al.*, 2018; Cassia-Silva *et al.*, 2018; Sosa *et al.*, 2018; Mishler *et al.*, 2014).

1.4.3 Endemismo filogenético

El endemismo filogenético es una medida que evalúa la restricción espacial de la diversidad filogenética (Rosauer *et al.*, 2009). El índice de endemismo filogenético absoluto (Faith *et al.*, 2004) se basa en identificar aquellas partes del árbol filogenético que están absolutamente restringidas a una región determinada. Por otra parte, el índice de endemismo filogenético ponderado (Rosauer *et al.*, 2009) identifica en cuántas áreas se distribuyen las partes de un árbol filogenético. En ambos casos, el endemismo filogenético refleja el grado en que la filogenia se restringe espacialmente y busca resaltar lo irremplazable que pueden ser ciertas áreas para la preservación de la historia evolutiva, así como, la identificación de patrones biogeográficos únicos e interesantes (Daru *et al.*, 2020).

1.5 Áreas ancestrales

La reconstrucción de áreas ancestrales surge como una herramienta para el estudio de la biogeografía histórica. Los métodos que se utilizan emplean información filogenética y de distribución espacial. Esta reconstrucción se basa en identificar en la escala temporal los eventos de dispersión, vicarianza y extinción que dan origen a la distribución actual de los linajes. Mediante este método, con relación a los eventos geológicos, se pueden hacer inferencias sobre cómo se han conformado las comunidades actuales o conocer el contexto histórico-evolutivo que da lugar a las distribuciones geográficas de las especies (Yu *et al.*, 2015).

HIPÓTESIS

El único análisis biogeográfico llevado a cabo para Hechtioideae, se realizó tomando en cuenta la medida de riqueza de especies a escala de provincias biogeográficas y cuadrantes, y se encontró que la mayor cantidad de especies crecen en sitios dentro de la región Neotropical de Megaméxico III. Sin embargo, nuevas especies se han descrito desde entonces y un análisis a una escala superior, como lo son las regiones biogeográficas, e inferior, como cuadrantes, en donde se incluya información filogenética, podría revelar patrones no identificados en estudios anteriores.

Las zonas de transición son áreas que se encuentran entre dos o más regiones biogeográficas, lo cual da lugar a una biota proveniente de distintas historias evolutivas. Debido a estas características, en estas áreas se suele encontrar una mayor diversidad biológica.

La Zona de Transición Mexicana es una amplia región ubicada entre las regiones Neártica y Neotropical. Esta zona presenta una biota sumamente particular, ya que, además de que coexisten linajes neárticos y neotropicales, múltiples linajes han diversificado en esta región, sobre todo a través de eventos de especiación *in situ*, lo cual ha generado que se presente una alta tasa de endemismos. El área de distribución de la subfamilia Hechtioideae abarca estas regiones, por lo que resulta ser un grupo de estudio interesante para poner a prueba estos supuestos biogeográficos y, a su vez, aportar evidencia que ayude a conocer la historia evolutiva de esta subfamilia. En este sentido, se espera que:

1. La Zona de Transición Mexicana presente mayor riqueza de especies y endemismos.
2. La Zona de Transición Mexicana presente mayor diversidad filogenética.
3. La Zona de Transición Mexicana presente agrupamiento filogenético sobre todo en los linajes más recientes.

Por otra parte, el análisis realizado previamente a nivel de provincias biogeográficas reveló que, la mayor concentración de especies está en las Tierras Bajas del Pacífico, la Sierra Madre del Sur y la provincia Veracruzana, sin embargo, las nuevas descripciones de especies podrían modificar dichos resultados, debido a que la diversidad filogenética está relacionada al número de especies. Por lo tanto, podríamos esperar que:

4. La diversidad filogenética sea mayor en las provincias previamente identificadas con más especies, como pueden ser las Tierras Bajas del Pacífico, la Sierra Madre del Sur y la provincia Veracruzana.

Adicionalmente, se ha documentado que las provincias biogeográficas son áreas donde las biotas han evolucionado en conjunto, influenciados por eventos climáticos, geológicos e históricos. Estudios previos han sugerido que los ancestros de Hechtioideae invadieron su actual área de distribución (Megaméxico III) y que posteriormente ocuparon diversas regiones en donde se produjeron radiaciones más pequeñas y confinadas geográficamente. Este fenómeno se ve reflejado en las altas tasas de endemismo que presentan las especies de esta subfamilia. Por lo tanto, si estos eventos de diversificación de Hechtioideae han ocurrido en las provincias biogeográficas dentro de Megaméxico III, al igual que ha ocurrido con muchos otros grupos taxonómicos, se espera que:

5. Las especies de Hechtioideae presentes en las provincias biogeográficas estarán agrupadas filogenéticamente.

Otro de los antecedentes que se tienen respecto a los patrones biogeográficos de Hechtioideae es que, independientemente de las provincias biogeográficas, existen ciertas áreas con una alta concentración de especies. Éstas fueron identificadas en un análisis de riqueza específica por cuadrantes de 50 x 50 km. Dichas zonas se encuentran al sur de la Sierra Madre Oriental, al norte de la Mixteca (en la región donde se encuentran las provincias de la Cuenca del Balsas, el Eje Volcánico Transmexicano, la provincia de Veracruz y la Sierra Madre del Sur) y al sur del Istmo de Tehuantepec. Al incorporar nuevos registros, las nuevas descripciones y la información filogenética que se tiene respecto a la subfamilia Hechtioideae, y considerando que la riqueza de especies es un buen predictor de la diversidad filogenética, se espera que:

6. La diversidad filogenética de Hechtioideae sea mayor en estas áreas con alta riqueza específica.

Por último, se ha inferido que los ancestros de Hechtioideae invadieron Megaméxico III hace 16.6 Ma, provenientes de América del Sur, sin embargo, aún se desconoce cuál fue la vía de llegada y el área de ocupación de aquellos primeros linajes. Se estima que el arribo pudo haber sido mediante dispersión a larga distancia por las islas caribeñas o por el istmo de Panamá, a través de Centroamérica. Considerando el área de origen (Sudamérica) y cualquiera de estas dos teorías de llegada, la región Neotropical es el área que está más expuesta hacia esas vías de entrada a Megaméxico, por lo tanto, en una escala regional, se espera que:

7. La región Neotropical sea el área ancestral de Hechtioideae.

OBJETIVO GENERAL

Analizar y describir los patrones biogeográficos de Hechtioideae en toda su área de distribución (Megaméxico III), a través de su riqueza de especies, endemismos, diversidad filogenética, endemismo filogenético, estructura filogenética y reconstrucción de áreas ancestrales.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Objetivos documentales

Generar una base de datos con información taxonómica y geográfica de las especies de Hechtioideae.

Identificar el área de distribución de cada una de las especies de Hechtioideae mediante registros de incidencia.

Objetivos experimentales

1. Cuantificar la riqueza de especies de Hechtioideae por regiones y provincias biogeográficas y a nivel de cuadrantes.
2. Cuantificar la diversidad filogenética de Hechtioideae por regiones y provincias biogeográficas y a nivel de cuadrantes.
3. Analizar la estructura filogenética de Hechtioideae por regiones biogeográficas y provincias biogeográficas y a nivel de cuadrantes.
4. Realizar una reconstrucción de áreas ancestrales de Hechtioideae.

ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Para identificar el área de distribución de cada una de las especies de Hechtioideae, se recopiló información de ejemplares de herbario depositados en múltiples herbarios nacionales e internacionales, así como en bibliografía y bases de datos digitales. Con esto, se generó una base de datos de 2764 registros que corresponden a 95 identidades taxonómicas de Hechtioideae.

Para conocer los patrones biogeográficos de Hechtioideae, se emplearon distintas métricas que consideran el número de especies y las relaciones evolutivas entre sí. Los árboles filogenéticos que se utilizaron para medir la diversidad, estructura y endemismo filogenético estuvieron basados en análisis Bayesiano de regiones de cloroplasto (*ycf1*, *rpl32-trnL*) y regiones nucleares (*PRK*), que incluyen 75 de las 95 especies consideradas en este estudio. El primer árbol filogenético corresponde a un filograma, cuya longitud de ramas indica la cantidad de características acumuladas de cada linaje, mientras que, otro árbol corresponde a un

cronograma, en donde la longitud de las ramas indica la cantidad de tiempo de divergencia entre los taxones y su ancestro común más cercano. Para compensar la pérdida de información que conlleva el no contener a todas las especies en el árbol filogenético, se realizó una inclusión manual de las especies faltantes en el cronograma. El argumento que se utilizó para ubicar a cada especie en su respectiva posición filogenética fue identificar el clado con mayor afinidad morfológica y geográfica. El árbol filogenético resultante con las especies añadidas, que aquí denominamos como “cronograma con proxies”, incluye 94 de las 95 especies que se estima contiene la subfamilia Hechtioideae.

Las métricas de diversidad fueron empleadas en diferentes escalas para evaluar los patrones biogeográficos en varios niveles. La primera escala fue a nivel regional, en donde se consideraron las regiones Neártica, Neotropical y Zona de Transición Mexicana (*sensu* Morrone, 2017). La segunda escala fue considerando las provincias biogeográficas Baja California, California, Eje Volcánico Transmexicano, Cuenca del Balsas, Desierto Chihuahuense, Mosquito, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Sonora, Tamaulipas, Tierras Altas de Chiapas, Tierras Bajas del Pacífico, Veracruz y Yucatán (*sensu* Morrone, 2017, 2014). La última escala fue a nivel de cuadrantes en donde se consideró cada cuadrante de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km. aprox.) dentro de Megaméxico III como las áreas a evaluar.

Por último, la reconstrucción de áreas ancestrales se llevó a cabo en Reconstruction Ancestral States in Phylogenies, RASP (Yu *et al.*, 2015). El modelo de reconstrucción que mejor se ajustaba a nuestros datos fue Bayesian Binary MCMC (BBM). Los estados de reconstrucción fueron las regiones biogeográficas Neártica, Neotropical y Zona de Transición Mexicana. El árbol filogenético que se utilizó para el análisis fue el cronograma con proxies.

CAPÍTULO II

MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

Este estudio comprende la región biogeográfica Megaméxico III, que abarca la unión de territorios de Megaméxico I (México y el sur de Estados Unidos de América [E.U.A.] y Megaméxico II (México y algunos países de Centroamérica) (Figura 2.1). Esta región fue propuesta por Rzedowski (1991) y sus límites generales se reconocen desde el sur de los E.U.A. (abarcando el Desierto Chihuahuense y las zonas áridas sonorenses y tamaulipecas), toda la República Mexicana, los países de Belice, Guatemala, El Salvador, Honduras y hasta el norte de Nicaragua.

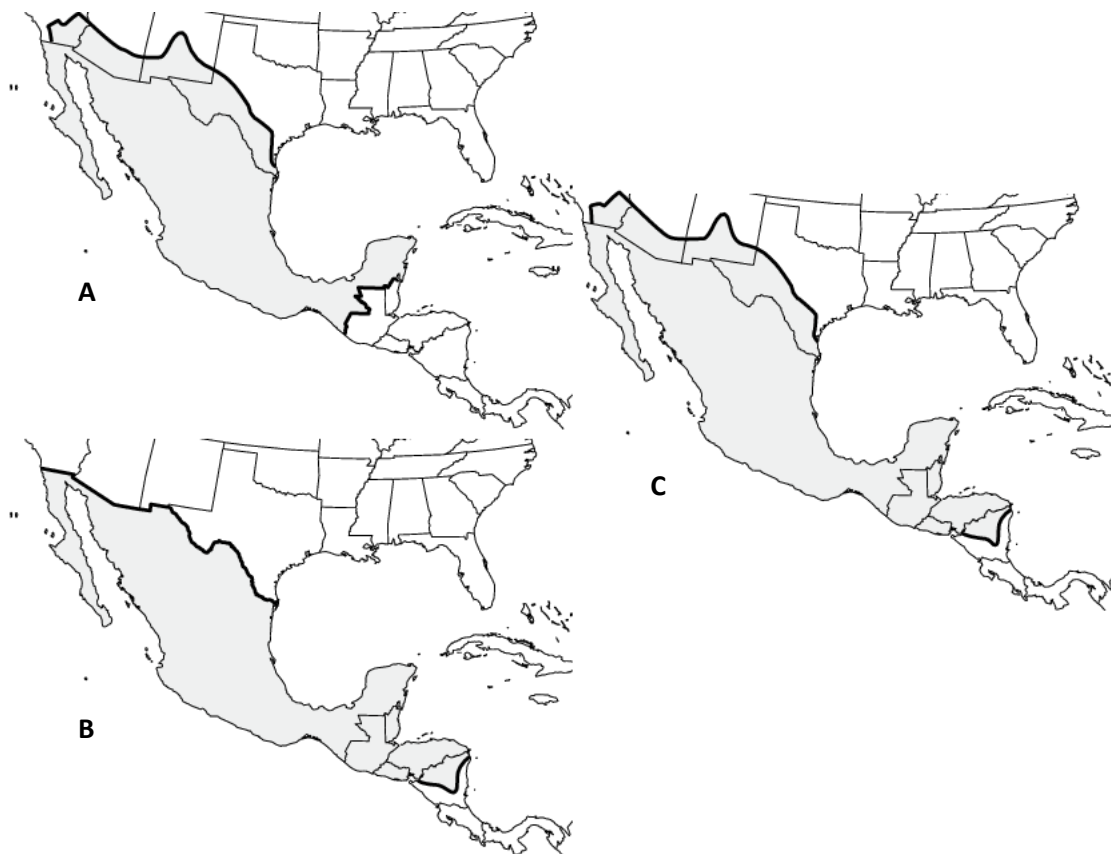


Figura 2.1 Megaméxico. A) Megaméxico I, B) Megaméxico II y C) Megaméxico III (Rzedowski, 1991). Imagen tomada de Rzedowski *et al.* (2012).

Las regiones y provincias biogeográficas tomadas en cuenta en este estudio son las propuestas por Morrone *et al.* (2017, 2014) y Escalante *et al.* (2013) (Figuras 2.2 y 2.3). Esta regionalización está basada en criterios climáticos, geológicos y bióticos. Estas provincias pertenecen a la región Neártica (California, Baja California, Desierto Chihuahuense, Sonora y Tamaulipas), región Neotropical (Tierras Bajas del Pacífico, Cuenca del Balsas, Veracruz, Yucatán y Mosquito) y Zona de Transición Mexicana (Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Transmexicano, Sierra Madre del Sur y Tierras Altas de Chiapas) (Tabla 2.1).

Cuadro 2.1 Clasificación de las regiones y provincias biogeográficas que se encuentran en Megaméxico III, *sensu* Morrone (2017, 2014). Entre paréntesis, las abreviaciones que se usarán para nombrar cada área en este documento.

Región biogeográfica	Provincia biogeográfica
Neártica (Na)	California (C)
	Baja California (BC)
	Desierto Chihuahuense (DC)
	Sonora (S)
	Tamaulipas (T)
Neotropical (Nt)	Cuenca del Balsas (CB)
	Mosquito (M)
	Tierras Bajas del Pacífico (TBP)
	Veracruz (V)
	Yucatán (Y)
Zona de Transición Mexicana (ZTM)	Eje Volcánico Transmexicano (EVT)
	Sierra Madre Occidental (SMOc)
	Sierra Madre Oriental (SMOr)
	Sierra Madre del Sur (SMS)
	Tierras Altas de Chiapas (TAC)

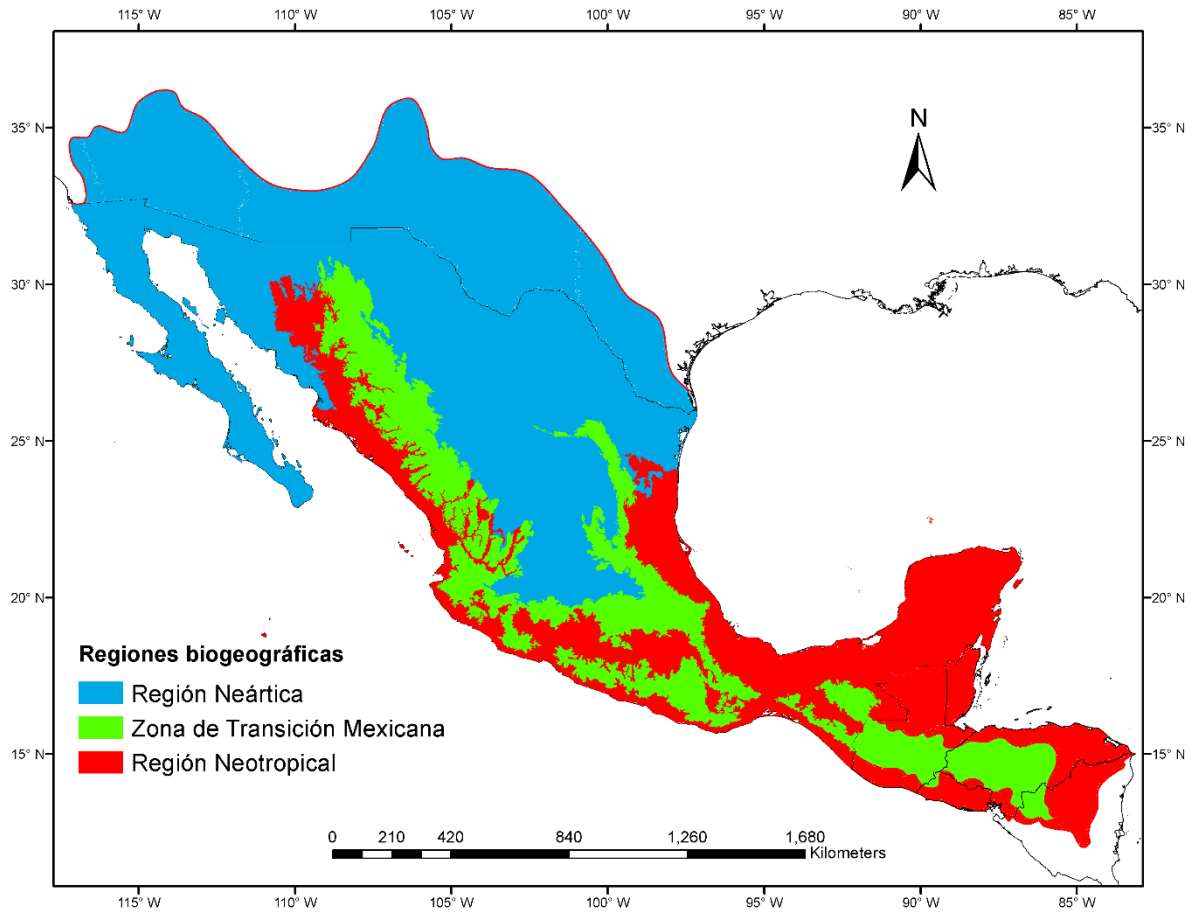


Figura 2.2 Regiones biogeográficas en Megaméxico III (*sensu* Morrone *et al.*, 2017, 2014; Escalante *et al.*, 2013).

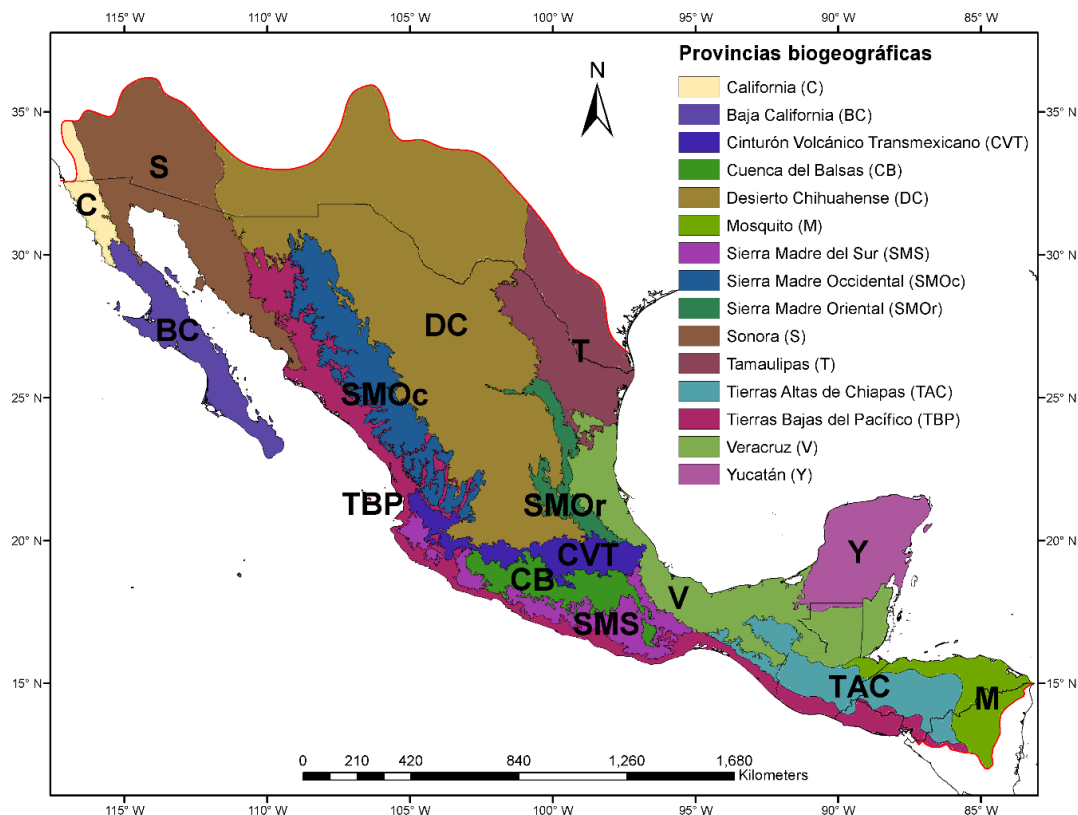


Figura 2.3 Provincias biogeográficas en Megaméxico III (*sensu* Morrone *et al.*, 2017, 2014; Escalante *et al.*, 2013).

Para identificar aquellos patrones biogeográficos no asociados a los límites preestablecidos de las regiones y las provincias biogeográficas, se realizaron los mismos análisis de diversidad, pero a través de cuadrantes. Mediante la función *create fishnet* del software ArcMap, se dividió la región de Megaméxico III en cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (aproximadamente 50 x 50 km). Posteriormente se eliminaron los cuadrantes en donde no se encuentra presente Hechtiioideae, dando como resultado un total de 229 cuadrantes (Figura 2.4).

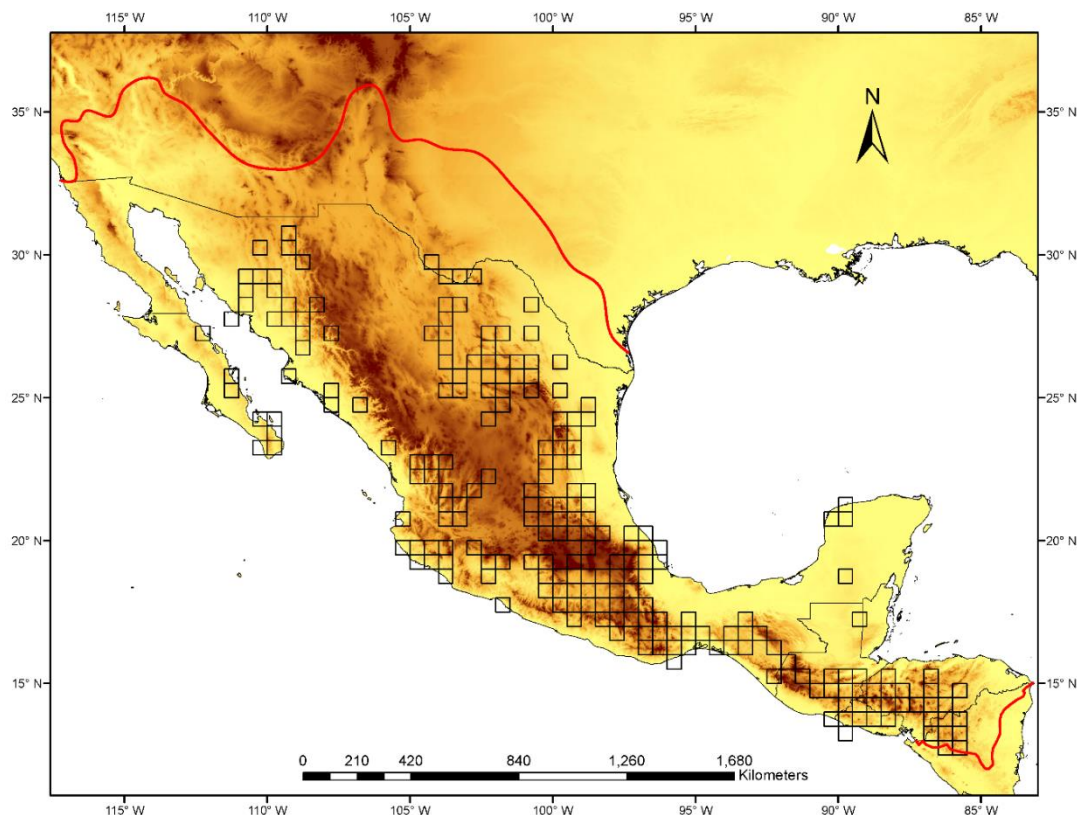


Figura 2.4 Cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.) en Megaméxico III con presencia de Hechtioideae.

2.2 Datos geográficos

Para el análisis de diversidad filogenética se requirieron datos de la distribución geográfica de las especies de Hechtioideae. Esta información se obtuvo de ejemplares de herbario depositados en múltiples herbarios nacionales (CICY, CIIDIR, ENCB, HGOM, IBUG, MEXU, OAX, QMEX, UAMIZ, XAL, entre otros) e internacionales (B, GH, K, MO, NY, TEX-LL, US, USF, entre otros), colectas de especímenes, bases de datos en línea (Tropicos, SEINet, Portal de datos abiertos de la UNAM) y revisión de documentos como: listados florísticos, tratamientos taxonómicos, protólogos de especies, artículos científicos y tesis. En total, se obtuvieron 2764 registros, los cuales fueron depositados en una base de datos.

La información geográfica se obtuvo de las etiquetas de los ejemplares de herbario, así como toda la información disponible de cada registro (identidad taxonómica, localidad de colecta, fecha de colecta, colectores, observaciones del espécimen y procedencia del ejemplar). Aquellos registros que no contaban con la precisión de coordenadas geográficas, pero sí con una descripción de la localidad, fueron calculadas con ayuda de GoogleEarthPro. Solamente

los registros que no contaban con ninguna descripción de la localidad, o esta era confusa o ambigua, quedaron fuera de los análisis. De los 2764 registros incluidos en la base de datos, 2535 presentaron información sobre su ubicación geográfica, ya sea en formato de coordenadas o una descripción detallada de la localidad, mediante la cual se pudo georreferenciar el punto de colecta.

La información sobre la identidad taxonómica de cada registro fue corroborada por especialistas del área de Sistemática y Florística del Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C. y del Herbario CICY.

Considerando los últimos trabajos taxonómicos y sistemáticos realizados hasta la fecha de elaboración de este estudio, para este trabajo se tomaron en cuenta 95 especies, de las cuales, cinco aún no han sido descritas (*Hechtia* sp. Comitán, *Hechtia* sp. Jaumave, *Hechtia* sp. Salto, *Hechtia* sp. Tzimol y *Hechtia* sp. Xichú), pero debido a que se cuenta con información de su distribución geográfica, fueron incluidas en los análisis.

Las coordenadas en grados decimales de cada uno de los registros fueron georreferenciadas en ArcMap junto con las capas de extensión territorial de cada uno de los países que conforman el área de distribución de Hechtioideae (Belice, El Salvador, E.U.A., Guatemala, Honduras, México y Nicaragua).

Una vez georreferenciados todos los puntos de colecta de las especies de Hechtioideae, se desplegaron las capas de las áreas a evaluar, es decir, regiones biogeográficas, provincias biogeográficas y cuadrantes. Posteriormente, se generaron matrices de presencia y ausencia de las especies por cada una de las áreas. Estas matrices fueron necesarias para llevar a cabo los análisis de diversidad filogenética.

2.3 Datos filogenéticos

La hipótesis filogenética que se utilizó para los análisis de diversidad filogenética fue generada y proporcionada por el grupo de trabajo de Ramírez-Morillo *et al.* (*ined.*) el cual incluye 75 de las 95 especies tomadas en cuenta en este estudio. Este análisis filogenético fue generado a partir de datos moleculares de regiones de cloroplasto (*ycf1* y *rpl32-trnL*) y de núcleo (*PRK*).

A partir del análisis filogenético se generaron dos árboles con los cuales se realizaron los análisis posteriormente descritos: el primer árbol filogenético es un filograma (Figura 2.5), en el

cual, la longitud de las ramas está indicando el número de cambios entre los taxones y su ancestro común más cercano, esto significa que, las ramas largas son indicio de una mayor acumulación de cambios mientras que las ramas cortas indican una menor acumulación de cambios. De esta manera, al utilizar un filograma en análisis de diversidad filogenética, lo que se está cuantificando es la diversidad de características o el número de cambios de estado, en este caso, número de cambios en las secuencias de las regiones de ADN utilizadas para el análisis filogenético.

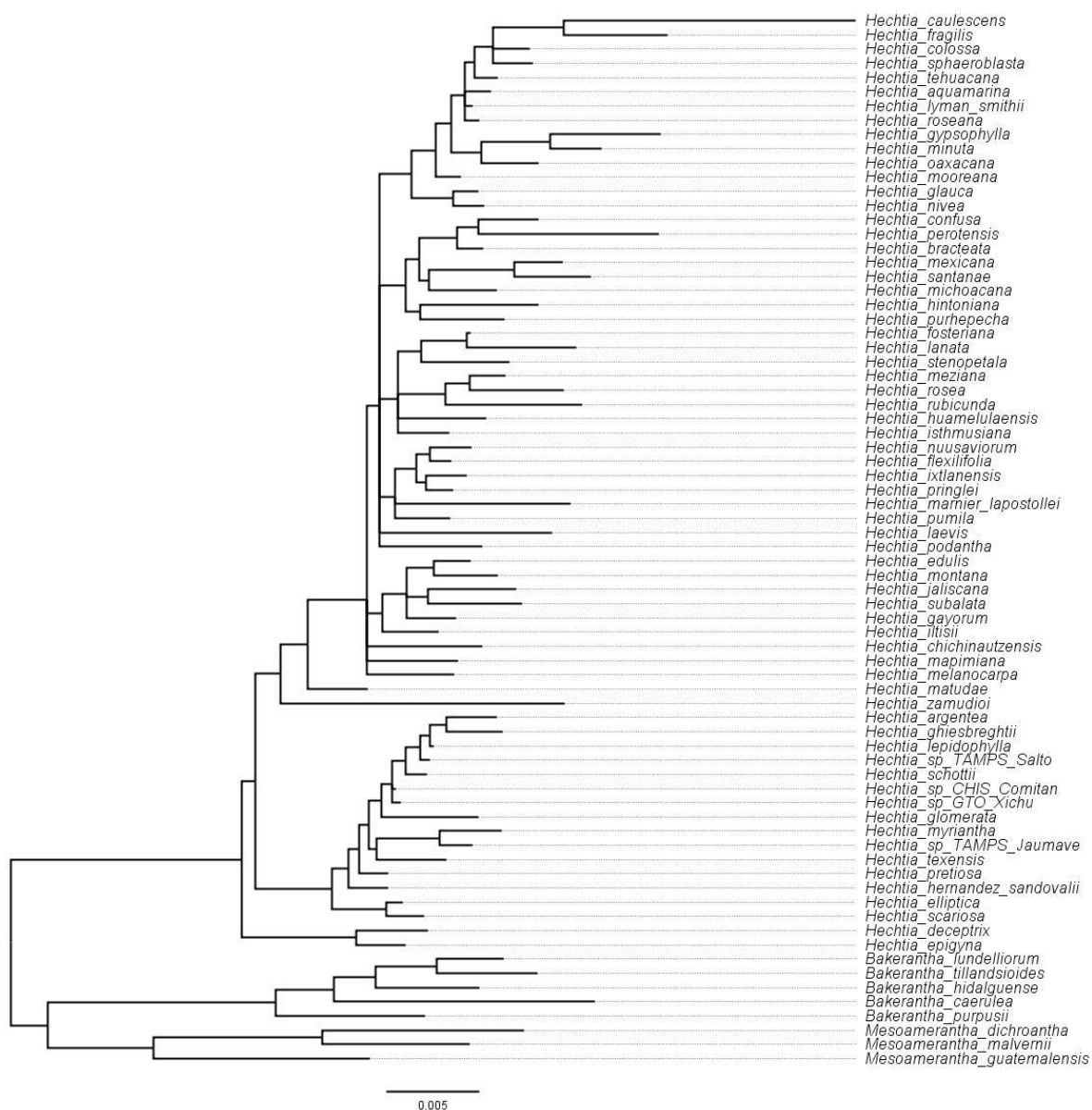


Figura 2.5 Filograma de Hechtioideae generado a partir de análisis Bayesiano de regiones de cloroplasto (*ycf1*, *rpl32-trnL*) y regiones nucleares (*PRK*) (Ramírez-Morillo *et al. ined.*).

El segundo árbol filogenético es un cronograma (Figura 2.6), en el cual, la longitud de las ramas está indicando el tiempo de divergencia entre los taxones y su ancestro común más cercano y están medidas en Millones de años (Ma). Debido a la falta de fósiles en bromelias la datación fue realizada con base en las aportaciones de Givnish *et al.* (2011), en donde se sugiere que la edad de la corona de Hechtioideae ocurrió 10.3 Ma (SD \pm 1). Al utilizar cronogramas en los análisis de diversidad filogenética, se está cuantificando la historia evolutiva subyacente en un conjunto de especies.

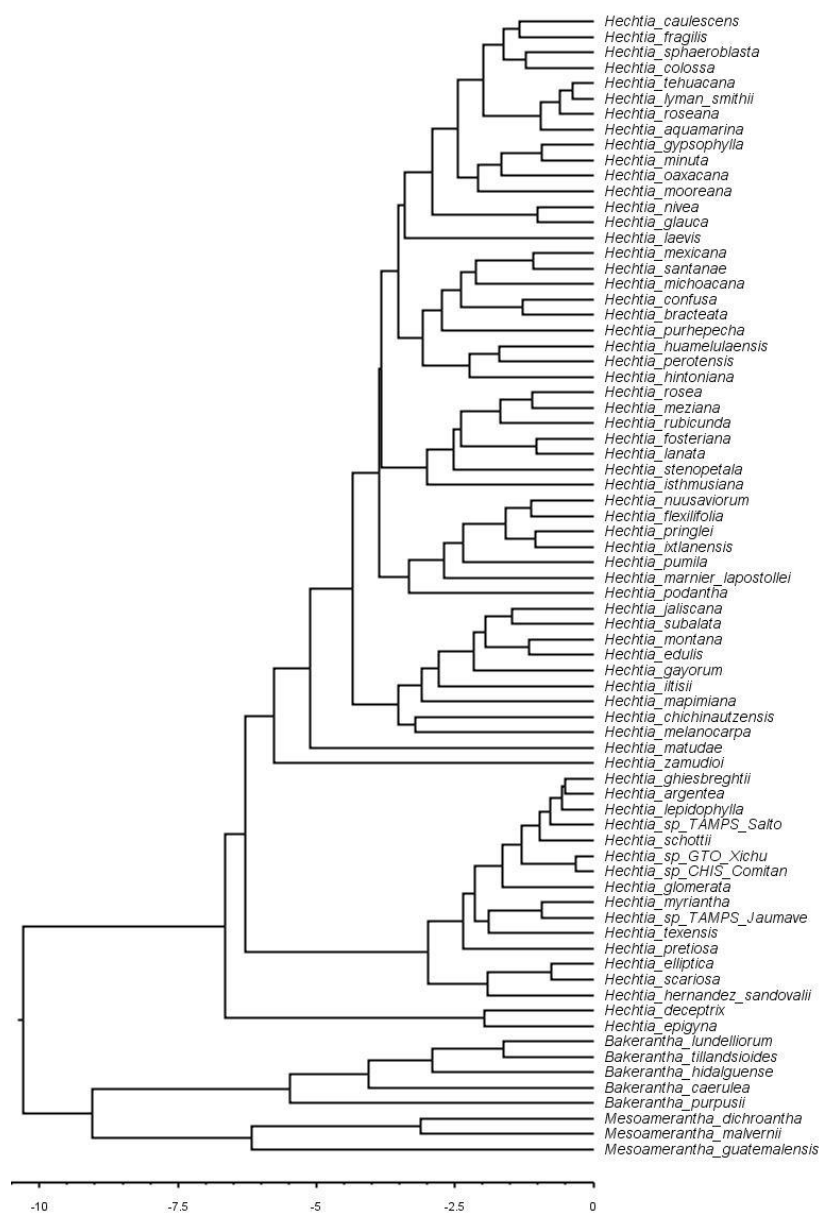


Figura 2.6 Cronograma de Hechtioideae generado a partir de análisis Bayesiano de regiones de cloroplasto (*ycf1*, *rpl32-trnL*) y regiones nucleares (*PRK*) (Ramírez-Morillo *et al. ined.*).

Debido a que la propuesta filogenética antes descrita no cuenta con todas las especies consideradas para este estudio, se realizó una inclusión manual de los taxones no incluidos en el árbol filogenético. Las relaciones evolutivas de las especies faltantes, es decir, su posición filogenética, eran desconocidas, por lo tanto, se incluyeron como politomías en ciertos clados del árbol. El criterio de selección estuvo basado en la afinidad geográfica, ya que la mayoría de los clados de Hechtioideae suelen presentar patrones de distribución restringida, esto sugiere que, muy probablemente, las especies que comparten un área de distribución formen parte del mismo clado. La falta de información sobre el patrón de ramificación generó que la longitud de cada rama anexada fuera del mismo tamaño que las especies hermanas. Para esta inclusión, se exportó el árbol filogenético a un archivo de texto y manualmente se añadieron las especies en su respectivo clado. Esta metodología ya ha sido empleada en otras áreas de estudio, p. ej., estudios de biología reproductiva (Munguía-Rosas *et al.*, 2011, 2009), y se ha sugerido que esto ayuda a compensar la pérdida de información subyacente al no contar con un análisis filogenético completo.

En la Figura 2.7, se muestra el árbol filogenético (cronograma) con las especies añadidas manualmente, el cual denominaremos de ahora en adelante “cronograma con proxies”. Esta propuesta filogenética incluye a 94 de las 95 especies de Hechtioideae consideradas para este estudio, es decir, se añadieron 19 taxones. La única especie no añadida fue *Hechtia reticulata* L.B. Sm., ya que no se encuentra bien definida debido a que el material tipo es solo de frutos.

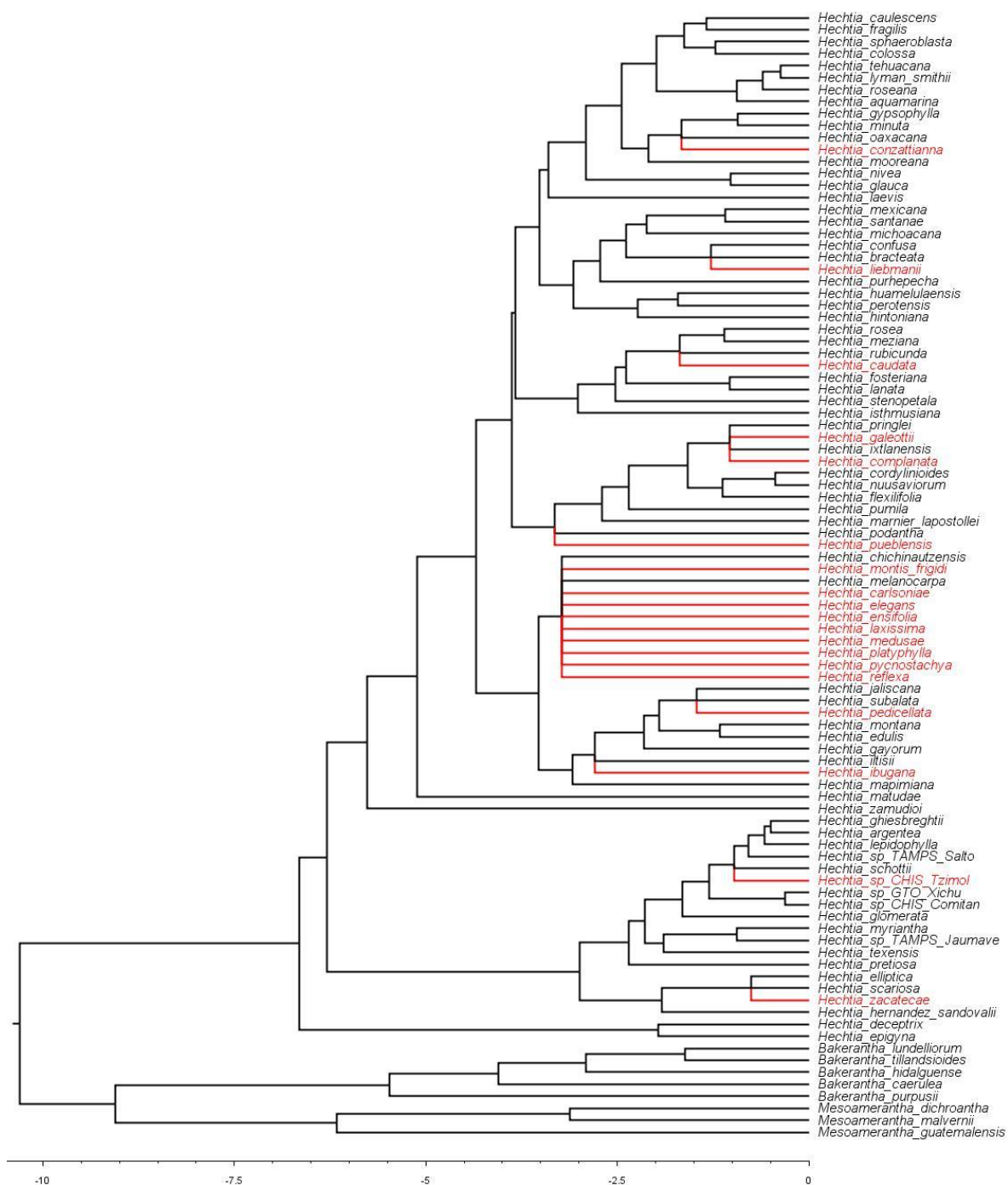


Figura 2.7 Cronograma de Hechtioideae generado a partir de análisis Bayesiano de regiones de cloroplasto (*ycf1*, *rpl32-trnL*) y regiones nucleares (*PRK*), con especies añadidas manualmente (en rojo) de acuerdo a su afinidad geográfica (Ramírez-Morillo *et al. ined.*).

2.4 Métricas de biodiversidad

2.4.1 Riqueza de especies y endemismo

La riqueza específica se cuantificó de manera convencional, identificando el rango de distribución de cada especie mediante sus puntos de ocurrencia y su presencia en cada una de las áreas a evaluar (regiones, provincias y cuadrantes). Para el caso de filograma y cronograma, se tomaron en cuenta solamente las 75 especies presentes en el análisis filogenético, mientras que para el caso del cronograma con proxies, se tomaron en cuenta el total de especies incluidas en este estudio (95).

Para el endemismo, se tomaron los puntos de ocurrencia como el rango de distribución, por ende, solamente se clasificaron como endémicas aquellas especies cuyos puntos de ocurrencia no salían del área a evaluar (regiones, provincias y cuadrantes).

2.4.2 Diversidad filogenética

Los análisis de diversidad filogenética se realizaron con el paquete Picante (Kembel *et al.*, 2010), disponible para R Statistical Software y en Biodiverse (Laffan *et al.*, 2010).

La diversidad filogenética fue calculada con el índice PD (Phylogenetic Diversity) (Faith, 1992), el cual se basa en sumar la longitud total de las ramas del árbol filogenético que conectan a un conjunto de taxones.

La función SES.PD (Standardized Effect Size Phylogenetic Diversity) (Webb *et al.*, 2008; Proches *et al.*, 2006), disponible en Picante, se empleó para identificar aquellas áreas que presentan más o menos diversidad filogenética de lo que se podría esperar con su respectiva riqueza de especies. Este índice contrasta la diversidad filogenética observada en un conjunto de especies contra la diversidad filogenética esperada en un modelo nulo. El mecanismo de este índice se basa en aleatorizar la posición filogenética de los taxones (*taxa labels*) y calcular el valor de diversidad filogenética. Esto se realiza en múltiples ocasiones (iteraciones), generando así valores promedios, y el contraste entre el valor observado y el valor promedio del modelo nulo determina si hay mayor o menor diversidad filogenética de lo esperado en un conjunto de taxones. La significancia estadística de esta métrica se determina mediante una prueba de dos colas, en donde, mediante la construcción de una distribución de frecuencias, se estima la probabilidad (P) de que los valores observados sean por simple azar o si existe algún

factor determinante. La significancia estadística se toma en cuenta para aquellos valores $P < 0.05$ o $P > 0.95$.

2.4.3 Estructura filogenética

Para la identificación de la estructura filogenética, se utilizaron los índices MPD (Mean Pairwise Distance) y MNTD (Mean Nearest Taxon Distance), así como sus versiones estandarizadas, SES.MPD (Standardized Effect Size of Mean Parwise Distance) y SES.MNTD (Standardized Effect Size of Mean Nearest Taxón Distance) (Webb *et al.* 2002). Todos estos índices están disponibles en el paquete Picante (Kembel *et al.*, 2010).

MPD es el valor promedio de la distancia filogenética calculada entre todos los pares de taxones posibles de un conjunto de especies. Mientras que, MNTD es el valor promedio de la distancia filogenética calculada entre cada especie y su taxón más cercano. Ambos valores representan distancias filogenéticas y carecen de pruebas estadísticas para su interpretación. Por otra parte, las versiones estandarizadas de estos índices, al igual que SES.PD, se basan en contrastar los valores observados frente a valores esperados generados mediante modelos nulos. Estos valores nulos surgen de aleatorizar la posición filogenética de cada taxón (*taxa labels*) y calcular ambas métricas en múltiples iteraciones, de ese modo, se genera un valor promedio y el contraste entre el valor observado y el valor promedio determina si hay mayor o menor distancia promedio de la esperada. La significancia estadística se comprueba mediante la construcción de una distribución de frecuencias con lo que se puede identificar la probabilidad (P) de que los valores observados sean azarosos o si algún factor los determina. La significancia estadística se toma para valores $P < 0.05$ o $P > 0.95$.

En cuanto a la interpretación de resultados, tanto para SES.MPD como para SES.MNTD, los valores negativos sugieren agrupamiento filogenético, mientras que los valores positivos sugieren sobredispersión filogenética. Con ayuda del valor (P) se identifican aquellos valores con significancia estadística. Por la naturaleza en que opera cada índice; SES.MPD detecta patrones de estructuramiento filogenético en todo el árbol, incluyendo los nodos más internos, mientras que SES.MNTD detecta patrones sobre todo en las partes externas o terminales del árbol.

2.4.4 Endemismo filogenético

El endemismo filogenético fue estimado con el programa Biodiverse (Laffan *et al.*, 2010). Los índices que se utilizaron fueron CWPE (Corrected Weighted Phylogenetic Endemism) y PE (Phylogenetic Endemism) (Rosauer *et al.*, 2009).

El índice CWPE toma en cuenta todas las ramas del árbol filogenético y divide su valor de manera proporcional entre el número de cuadrantes en el que están presentes. El valor de endemismo filogenética de cada área es la suma de las proporciones de cada rama dentro de esta. Por ejemplo, si un cuadrante alberga únicamente ramas compartidas con otros cuadrantes su endemismo filogenético será bajo, mientras que a medida que las ramas se vuelven exclusivas a cada cuadrante su valor aumenta. Si una rama es exclusiva de un cuadrante todo su valor corresponde únicamente a dicho cuadrante y de este modo aquellos que presentan más ramas exclusivas presentan el endemismo filogenético más alto. Este índice es análogo al endemismo ponderado.

El índice PE identifica aquellas ramas del árbol filogenético que se presentan exclusivamente en un área, es decir, si una rama se presenta en más de un cuadrante no se ve representada con este índice. La longitud de la rama exclusiva a un cuadrante indica el valor de endemismo filogenético, por ejemplo, si una rama larga es exclusiva de un cuadrante y una rama corta es exclusiva de otro cuadrante, el endemismo filogenético absoluto es mayor en el primer cuadrante y menor en el segundo. Este índice es análogo al endemismo absoluto.

2.2.5 Áreas ancestrales

La reconstrucción de áreas ancestrales se llevó a cabo con Reconstruct Ancestral State in Phylogenies, RASP (Yu *et al.*, 2015). El modelo de reconstrucción que se utilizó fue Bayesian Binaty MCMC (BBM), el cual calcula el área de distribución de los nodos ancestrales basado en los rangos de ocupación de los taxones terminales. Los estados de reconstrucción fueron las regiones biogeográficas Neártica, Neotropical y Zona de Transición Mexicana. La información filogenética que se utilizó para el análisis fue el cronograma.

CAPÍTULO III

RESULTADOS

3.1 Distribución geográfica

Se obtuvieron 2764 registros de Hechtioideae, correspondientes a 95 identidades taxonómicas. La especie con más registros fue *Mesoamerantha guatemalensis* (140), seguida por *Hechtia podantha* (138), *M. malvernii* (118), *H. glomerata* (103) y *Bakerantha lundelliorum* (102), mientras que, las especie con menos registros fueron *H. gayorum*, *H. laxissima* y *H. liebmanii*, todas estas con un único registro. Cabe mencionar que, para varias especies (15) se cuenta con una única localidad de colecta, aunque los registros sean varios.

En total, de los 2764 registros de la base de datos, 2535 presentaron información sobre su ubicación geográfica, ya sea en formato de coordenadas (983) o con una descripción detallada de la localidad de colecta (1552). Todos y cada uno de los registros fueron revisados, de tal modo que no se presentaran datos atípicos como, por ejemplo, incongruencias en la distribución geográfica de las especies, es decir, algún registro que se saliera del área de distribución de forma extraordinaria. Cabe mencionar que, aunque el total de registros georreferenciados son 2535, muchos de esos registros son ejemplares duplicados o pertenecen a una misma localidad visitada por diferentes colectores o la misma localidad, pero en diferentes fechas, por lo tanto, presentan los mismos datos geográficos. De esta manera, al momento de mapear los registros, muchos de ellos se sobreponen, dando un total de 1063 puntos de ocurrencia diferentes.

En la Figura 3.1, se muestra la distribución geográfica de Hechtioideae conocida hasta el momento. El género más ampliamente distribuido es *Hechtia*, seguido de *Mesoamerantha* y, por último, *Bakerantha*, el cual se presenta únicamente en ciertas regiones del centro de México.

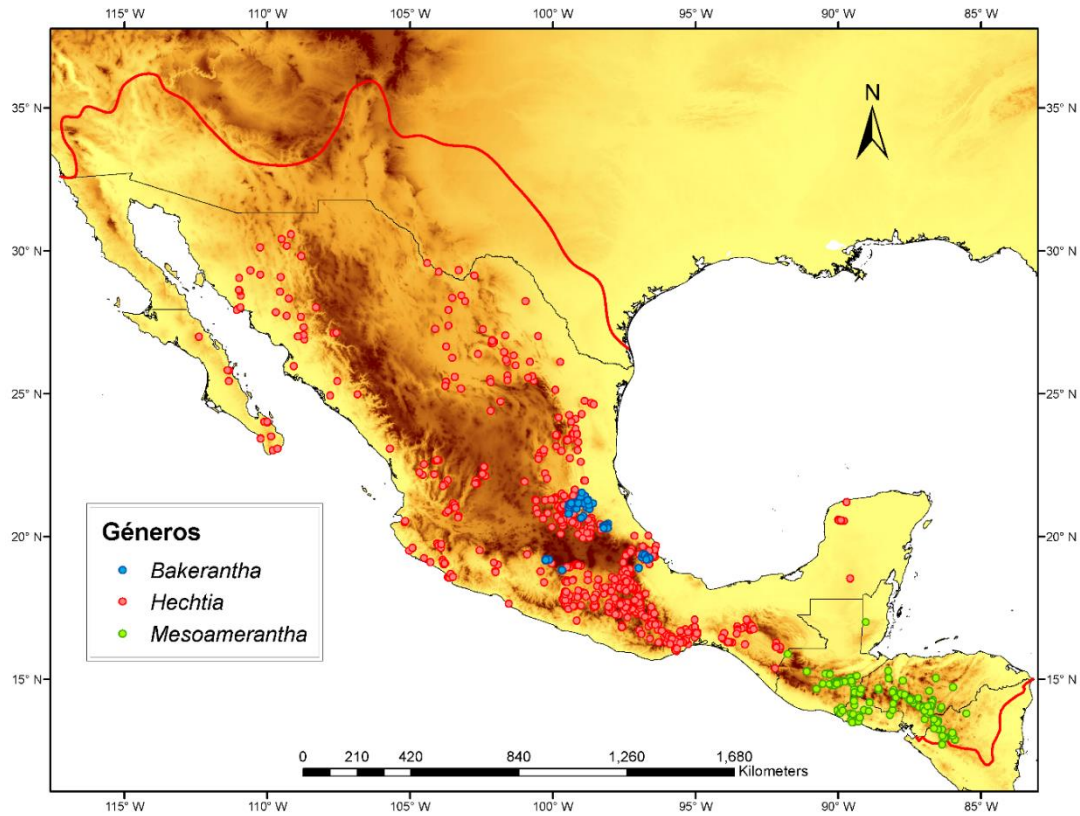


Figura 3.1 Distribución geográfica de Hechtioideae y sus géneros.

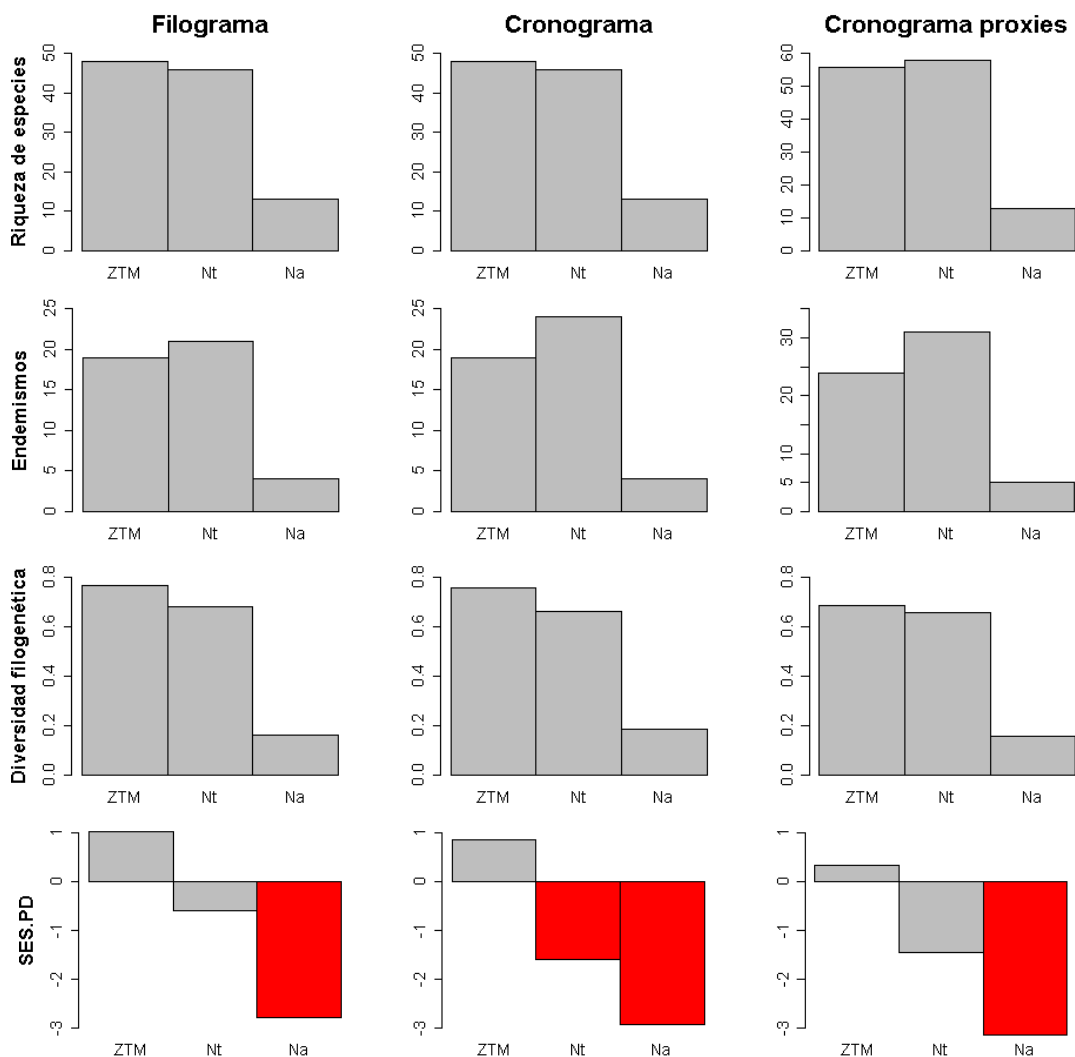
3.2 Métricas de biodiversidad

3.2.1 Regiones biogeográficas

Los resultados de los análisis de diversidad a nivel de regiones biogeográficas se muestran en el Cuadro 3.1 y en la Figura 3.2. Para cada una de las métricas empleadas, solo se tomaron en cuenta las especies presentes en el árbol filogenético, es decir, 75/95 al utilizar el filograma y el cronograma y 94/95 al utilizar el cronograma con proxies.

Cuadro 3.1 Valores de las distintas métricas empleadas para medir la diversidad a nivel de regiones biogeográficas. La significancia estadística se señala con (*). Abreviaciones: RE=Riqueza de especies, E=Endemismos, PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto, ZTM=Zona de Transición Mexicana, Nt=Región Neotropical, Na=Región Neártica.

Métricas	Filograma			Cronograma			Cronograma proxies		
	ZTM	Nt	Na	ZTM	Nt	Na	ZTM	Nt	Na
RE	48	47	12	48	47	12	56	59	13
E	19	21	4	19	21	4	24	31	5
PD	0.769	0.685	0.163	0.759	0.676	0.188	0.689	0.659	0.156
SES.PD	1.030	-0.594	-2.787*	0.858	-1.602*	-2.925*	0.331	-1.458	-3.154*
SES.MPD	1.771*	-1.331	-1.907*	1.769*	-2.331*	-1.794*	1.878*	-2.234*	-1.796*
SES.MNTD	0.318	-0.011	-2.488*	0.201	-0.909	-2.659*	-0.637	-0.823	-2.781*
CWPE	0.642	0.612	0.457	0.645	0.616	0.491	0.666	0.668	0.501
PE	0.258	0.194	0.023	0.258	0.196	0.034	0.265	0.259	0.031



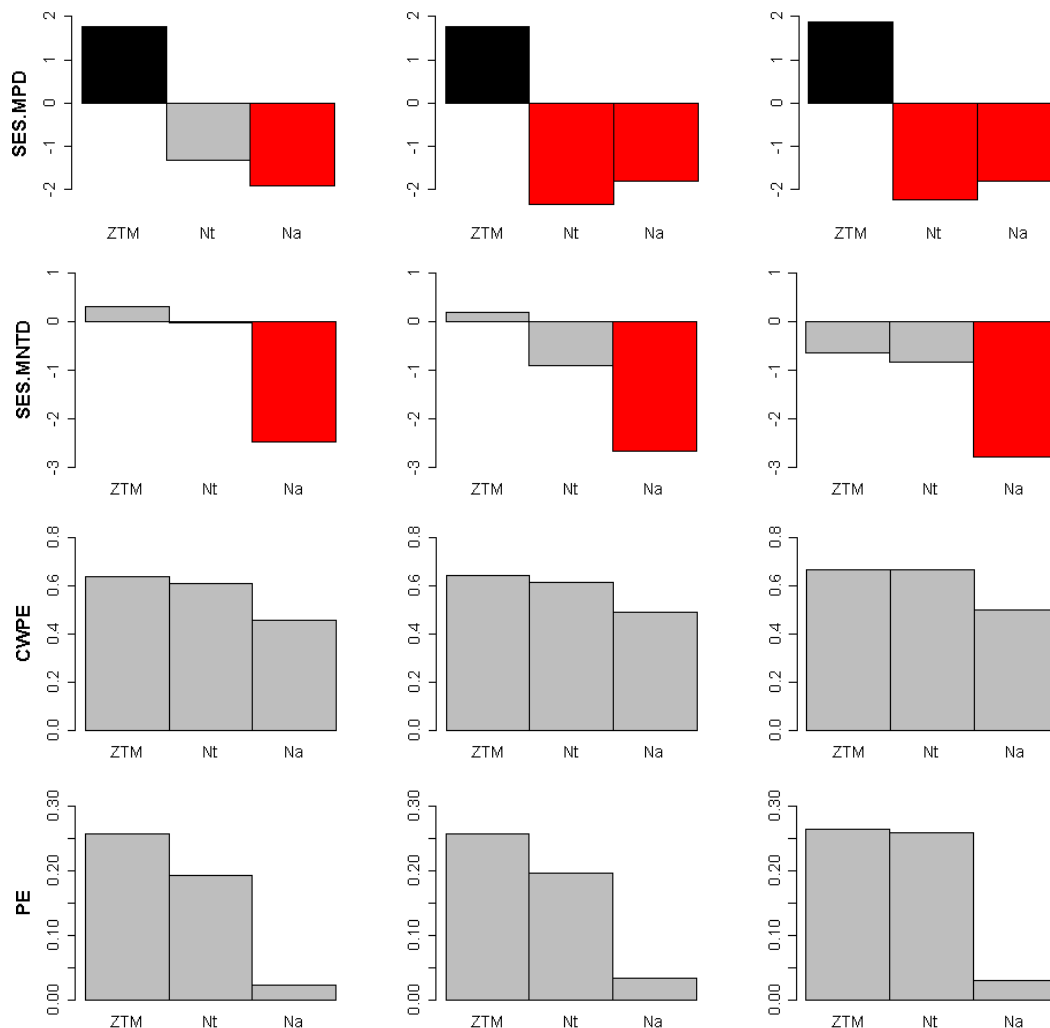


Figura 3.2 Resultados comparativos entre las distintas métricas empleadas para medir la diversidad a nivel de regiones biogeográficas. Las barras negras y rojas indican valores con significancia estadística, sugiriendo sobredispersión o agrupamiento filogenético, respectivamente. Abreviaciones: RE=Riqueza de especies, E=Endemismos, PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto, ZTM=Zona de Transición Mexicana, Nt=Región Neotropical, Na=Región Neártica.

La Zona de Transición Mexicana (ZTM) es la región que presenta mayor diversidad filogenética (PD) de Hechtioideae. En el caso del análisis con filograma y cronograma, el valor de PD podría estar influenciado por el número de especies, ya que, al no incluir todos los taxones, la ZTM es la región con mayor riqueza. Sin embargo, al utilizar el cronograma con proxies, la región Neotropical (Nt) presenta más especies que la ZTM, pero la ZTM continúa albergando mayor PD. Este resultado sugiere que, independientemente del número de especies, la ZTM

presenta un alto valor de PD. De hecho, aunque los resultados no son estadísticamente significativos, el valor de diversidad filogenética corregida (SES.PD) indica que la PD en la ZTM es mayor a la esperada de acuerdo con el número de especies. Además, los valores de SES.MPD y SES.MNTD sugieren que las especies presentes en la ZTM están filogenéticamente sobredispersas, aunque solamente los valores de SES.MPD son significativos.

La región Nt es la que alberga mayor cantidad de especies endémicas, sin embargo, considerando los resultados con filograma y cronograma, el mayor endemismo filogenético ponderado (CWPE) y absoluto (PE) se encuentra en la ZTM, mientras que, al tomar en cuenta el cronograma con proxies los valores de CWPE y PE son muy similares entre la ZTM y la región Nt.

Pese a que la región Nt presenta una gran cantidad de especies y valores altos de PD, el valor de SES.PD indica que hay una menor PD de la esperada. Los valores de SES.MPD y SES.MNTD sugieren agrupamiento filogenético entre las especies presentes en esta región, aunque solamente los valores de SES.MPD obtenidos del análisis con el cronograma y el cronograma con proxies son estadísticamente significativos.

Por otra parte, la región Neártica (Na) es la que presenta los valores más bajos de PD, CWPE y PE. Estos resultados podrían estar siendo influenciados por el bajo número de especies que, además, se encuentran filogenéticamente agrupadas de acuerdo con los valores de SES.PD, SES.MPD y SES.MNTD.

3.2.2 Provincias biogeográficas

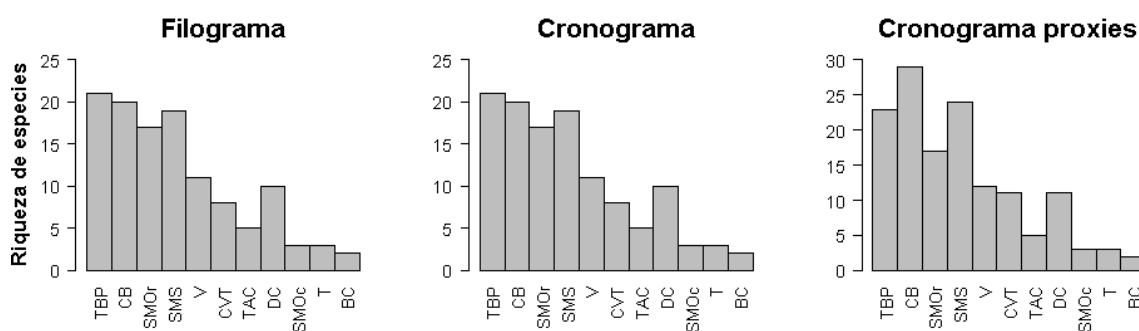
Los resultados de los análisis de diversidad a nivel de provincias biogeográficas se muestran en el Cuadro 3.2 y en la Figura 3.3. Al igual que en el análisis por regiones biogeográficas, el conteo de riqueza de especies se realizó considerando únicamente a las especies presentes en el árbol filogenético, es decir, 75/95 en el caso del filograma y el cronograma y 94/95 en el caso del cronograma con proxies. En los resultados presentados no se incluyen a las provincias del Mosquito (M), Sonora (S) y Yucatán (Y), que cuentan con una sola especie cada una, y a la provincia de California (C), que no alberga ninguna especie, ya que es necesario al menos dos especies para calcular las métricas de diversidad y estructura filogenética.

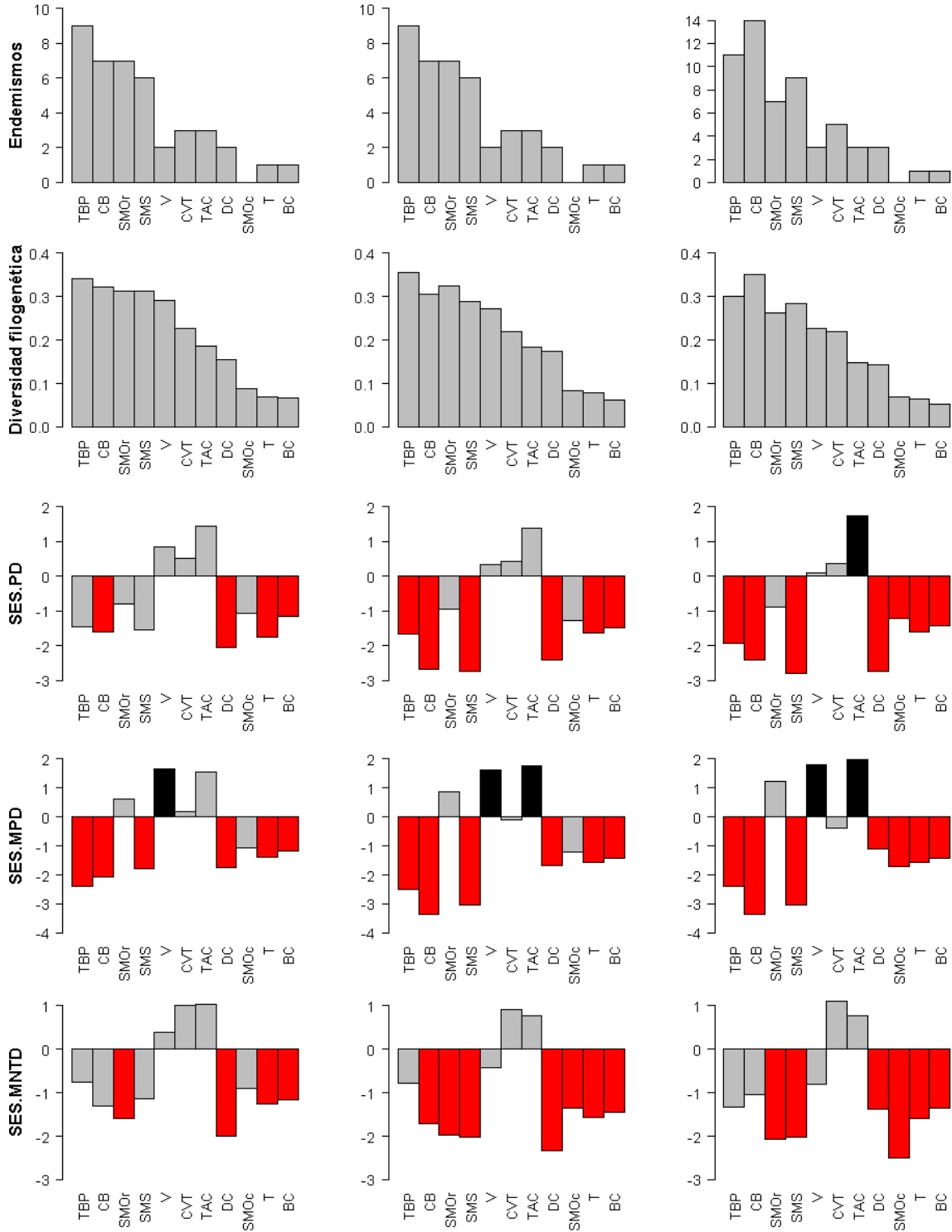
Cuadro 3.2 Valores de las distintas métricas empleadas para medir la diversidad a nivel de provincias biogeográficas. La significancia estadística se señala con (*). Abreviaciones: RE=Riqueza de especies, E=Endemismos, PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto, TBP=Tierras Bajas del Pacífico, CB=Cuenca del Balsas, SMOr=Sierra Madre Oriental, SMS=Sierra Madre del Sur, V=Veracruz, EVT=Eje Volcánico Transmexicano, TAC=Tierras Altas de Chiapas, DC=Desierto Chihuahuense, SMOc=Sierra Madre Occidental, T=Tamaulipas, BC=Baja California.

Filograma												
Métricas	TBP	CB	SMOr	SMS	V	EVT	TAC	DC	SMOc	T	BC	
RE	21	20	17	19	11	8	5	10	3	3	2	
E	9	7	7	6	2	3	3	2	0	1	1	
PD	0.342	0.323	0.313	0.312	0.292	0.227	0.187	0.156	0.089	0.07	0.066	
SES.PD	-1.462	-1.614*	-0.782	-1.546	0.845	0.518	1.452	-2.061*	-1.052	-1.749*	-1.141*	
SES.MPD	-2.379*	-2.065*	0.623	-1.784*	1.647*	0.195	1.546	-1.739*	-1.071	-1.374*	-1.191*	
SES.MNTD	-0.75	-1.312	-1.603*	-1.146	0.385	1.008	1.025	-1.999*	-0.891	-1.267*	-1.168*	
CWPE	0.460	0.480	0.498	0.487	0.340	0.425	0.456	0.304	0.187	0.207	0.193	
PE	0.080	0.073	0.095	0.054	0.025	0.044	0.064	0.016	0	0.001	0.006	

Cronograma												
Métricas	TBP	CB	SMOr	SMS	V	EVT	TAC	DC	SMOc	T	BC	
RE	21	20	17	19	11	8	5	10	3	3	2	
E	9	7	7	6	2	3	3	2	0	1	1	
PD	0.356	0.306	0.324	0.289	0.273	0.219	0.184	0.173	0.084	0.079	0.063	
SES.PD	-1.672*	-2.668*	-0.937	-2.749*	0.328	0.423	1.372	-2.411*	-1.268	-1.631*	-1.476*	
SES.MPD	-2.499*	-3.363*	0.873	-3.039*	1.629*	-0.109	1.771*	-1.674*	-1.198	-1.573*	-1.436*	
SES.MNTD	-0.792	-1.724*	-1.973*	-2.032*	-0.424	0.913	0.781	-2.345*	-1.344*	-1.578*	-1.447*	
CWPE	0.463	0.461	0.528	0.462	0.355	0.446	0.409	0.324	0.185	0.261	0.277	
PE	0.090	0.062	0.110	0.043	0.030	0.051	0.049	0.019	0	0.004	0.011	

Cronograma proxies												
Métricas	TBP	CB	SMOr	SMS	V	EVT	TAC	DC	SMOc	T	BC	
RE	23	29	17	24	12	11	5	11	3	3	2	
E	11	14	7	9	3	5	3	3	0	1	1	
PD	0.301	0.352	0.263	0.284	0.226	0.219	0.149	0.144	0.069	0.064	0.052	
SES.PD	-1.938*	-2.413*	-0.894	-2.782*	0.092	0.371	1.737*	-2.727*	-1.226*	-1.592*	-1.409*	
SES.MPD	-2.397*	-3.367*	1.214	-3.052*	1.784*	-0.388	1.964*	-1.088*	-1.719*	-1.573*	-1.439*	
SES.MNTD	-1.323	-1.045	-2.069*	-2.021*	-0.8	1.107	0.777	-1.375*	-2.490*	-1.588*	-1.364*	
CWPE	0.452	0.594	0.526	0.525	0.364	0.487	0.406	0.324	0.175	0.234	0.271	
PE	0.081	0.138	0.091	0.067	0.029	0.062	0.040	0.019	0	0.003	0.009	





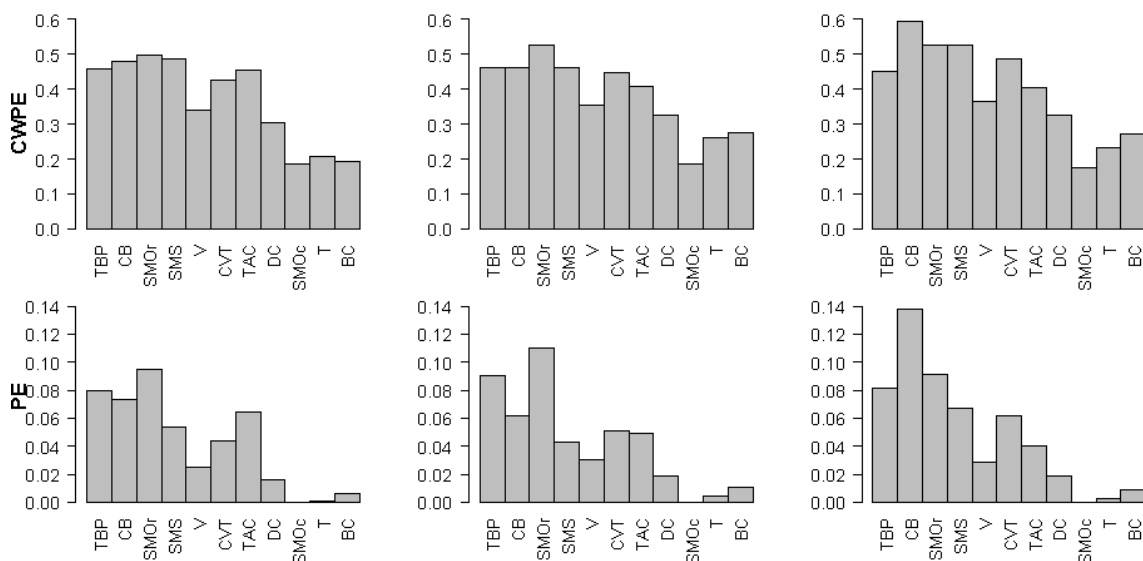


Figura 3.3 Resultados comparativos entre las distintas métricas empleadas para medir la diversidad a nivel de provincias biogeográficas. Las barras negras y rojas indican valores con significancia estadística, sugiriendo sobredispersión o agrupamiento respectivamente. Abreviaciones: RE=Riqueza de especies, E=Endemismos, PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto, TBP=Tierras Bajas del Pacífico, CB=Cuenca del Balsas, SMOr=Sierra Madre Oriental, SMS=Sierra Madre del Sur, V=Veracruz, EVT=Eje Volcánico Transmexicano, TAC=Tierras Altas de Chiapas, DC=Desierto Chihuahuense, SMOc=Sierra Madre Occidental, T=Tamaulipas, BC=Baja California.

Las Tierras Bajas del Pacífico (TBP) es la provincia que alberga más especies, mayor endemismo y más diversidad filogenética (PD), esto al considerar las especies presentes en el filograma y el cronograma, mientras que, al realizar los análisis con el cronograma con proxies, la Cuenca del Balsas (CB) resulta ser la provincia con mayor riqueza, mayor endemismo y mayor PD. Sin embargo, ambas provincias cuentan con menor diversidad filogenética de la esperada y sus especies se encuentran agrupadas filogenéticamente. De hecho, este patrón de agrupamiento filogenético se encuentra presente en la mayoría de las provincias, aunque, dependiendo del árbol filogenético y el índice empleado, no todos los valores presentan significancia estadística.

El Eje Volcánico Transmexicano (EVT), la provincia Veracruzana (V) y las Tierras Altas de Chiapas (TAC), presentan más diversidad filogenética de la esperada, aunque este valor solamente es significativo para las TAC al considerar el cronograma con proxies. Los valores de SES.MPD para V y TAC sugieren sobredispersión filogenética. Este mismo patrón se observa para SES.MNTD, pero sin significancia estadística.

Las provincias con valores más bajos de PD y riqueza de especies son la Sierra Madre Occidental (SMOc), la provincia de Tamaulipas (T) y la de Baja California (BC). Todas estas presentan valores negativos de SES.PD, es decir, cuentan con menor diversidad filogenética de la esperada y esto podría estar asociado a su estructura filogenética agrupada que revelan los valores de SES.MPD y SES.MNTD, todos estos con significancia estadística.

La SMOc es la única provincia que no presenta endemismos, por ende, su valor de endemismo filogenético ponderado (CWPE) es el más bajo de todos y el endemismo filogenético absoluto (PE) es inexistente.

La Sierra Madre Oriental (SMOr) es la provincia que alberga mayor CWPE y PE, esto al tomar en cuenta a las especies presentes en el filograma y cronograma, ya que cuando se utilizó el cronograma con proxies, la CB es la provincia con valores más altos de endemismos, CWPE y PE.

3.2.3 Cuadrantes

Los resultados de los análisis a nivel de cuadrantes se presentan en forma de mapas. Al igual que en los análisis anteriores, las métricas que requieren datos filogenéticos se emplean en cuadrantes con al menos dos especies, por lo tanto, aquellos cuadrantes con ninguna o solo una especie, quedaron fuera de los análisis de diversidad y estructura filogenética.

En la Figura 3.4, se muestra el resultado de la cuantificación de especies por cuadrantes. Se pueden identificar ciertas áreas donde la riqueza es mayor y estas corresponden a cuadrantes que se encuentran al centro de Megaméxico III y que pertenecen a más de una provincia. De hecho, se pueden reconocer ciertas áreas, cuyos límites no corresponden a los preestablecidos por las provincias, pero que coinciden con los cuadrantes con mayor número de especies. Estas áreas corresponden a algunas sierras y valles del norte, centro y sur de México. Por ejemplo, la zona de Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC) y la Sierra Gorda (SG) son áreas donde se presenta una mayor concentración de especies.

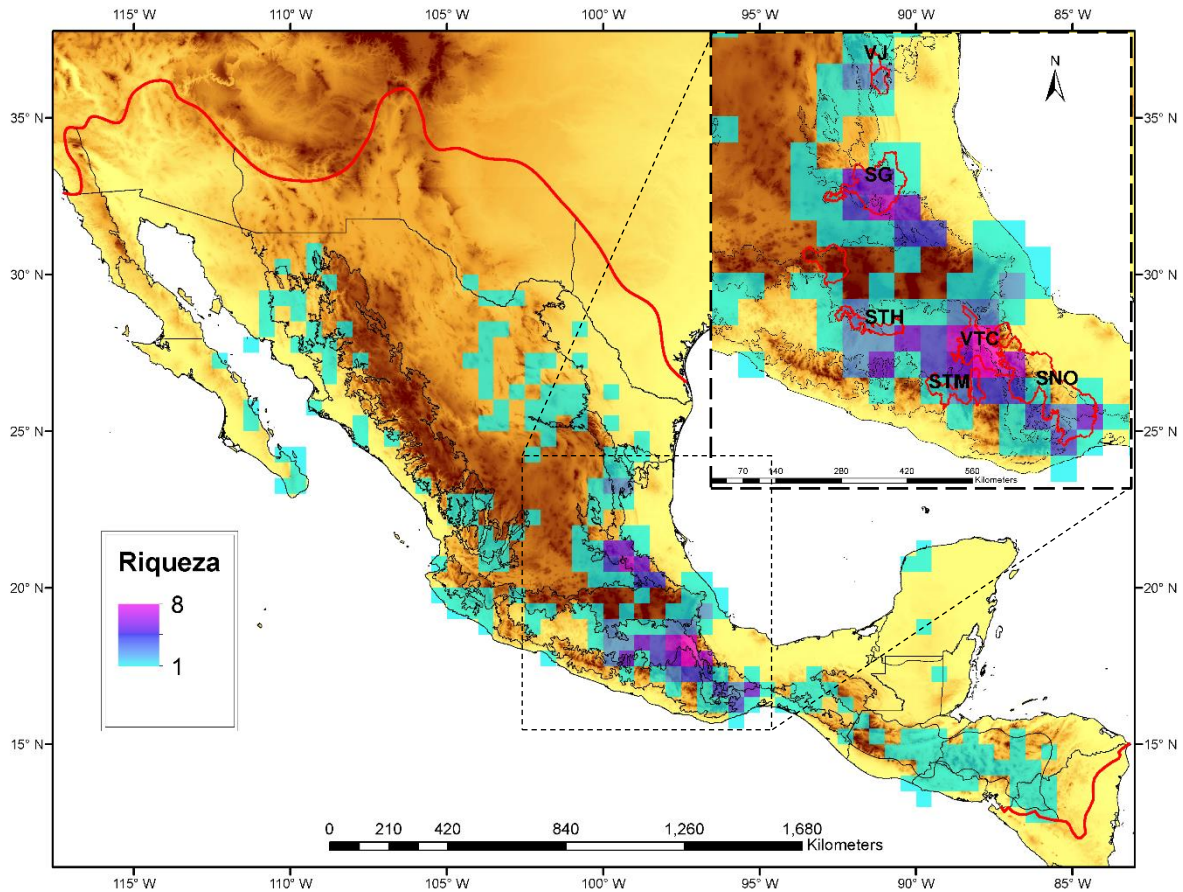


Figura 3.4 Riqueza de especies de Hechioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: SG=Sierra Gorda, SNO=Sierras del norte de Oaxaca, STH=Sierra de Taxco Huautla, STM=Sierra Triqui-Mixteca, VJ=Valle de Jaumave, VTC=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Los valores de endemismo por cuadrante se muestran en la Figura 3.5. El número máximo de especies endémicas por cuadrante son dos y esto ocurre únicamente en tres cuadrantes, ubicados al centro de Megaméxico III, específicamente al sur de la Sierra de Taxco Huautla (STH) y al sur de la Sierra Triqui-Mixteca (STM).

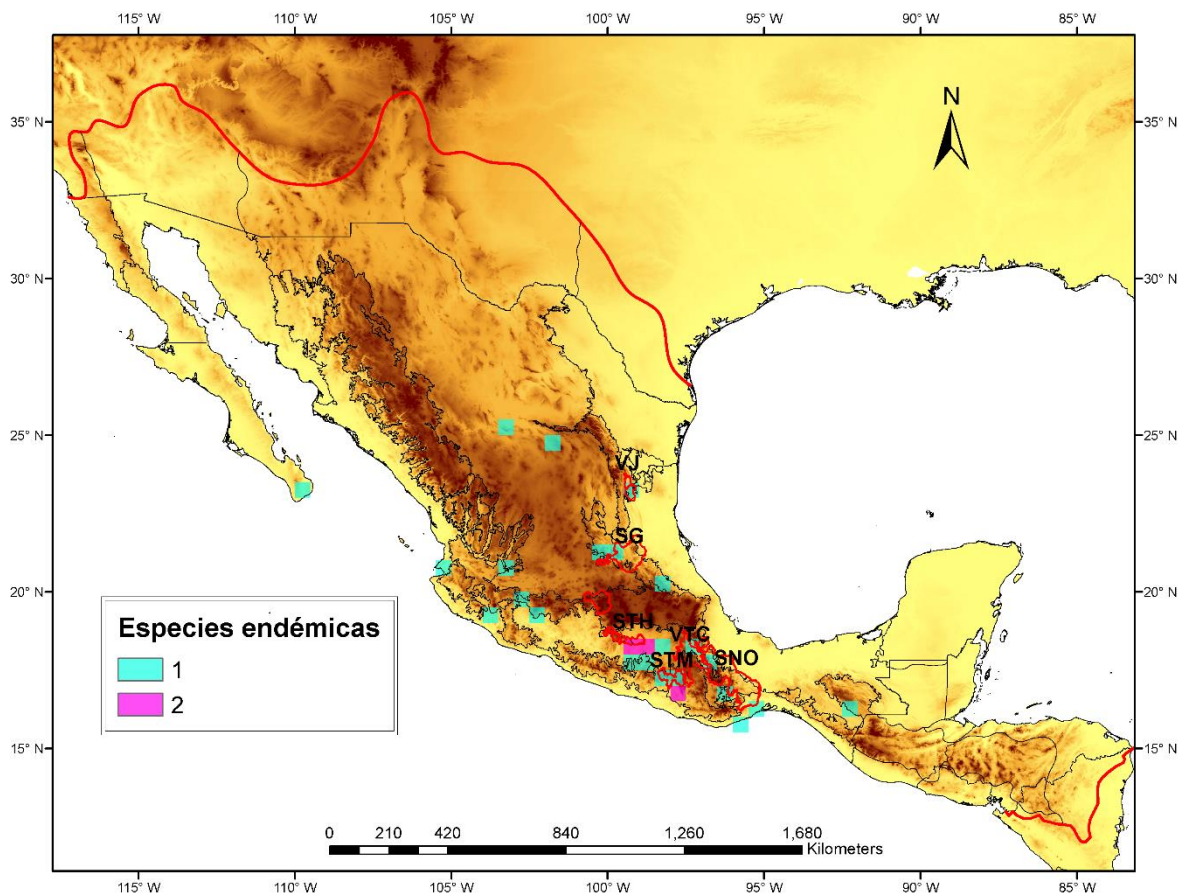


Figura 3.5 Especies endémicas de Hechtiioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: SG=Sierra Gorda, SNO=Sierras del norte de Oaxaca, STH=Sierra de Taxco Huautla, STM=Sierra Triqui-Mixteca, VJ=Valle de Jaumave, VTC=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Los valores de diversidad filogenética (PD) con filograma, cronograma y cronograma con proxies, se muestran en las Figura 3.6, 3.7 y 3.8, respectivamente. De manera general, los resultados revelan patrones similares al emplear cualquiera de los tres árboles filogenéticos. La mayor concentración de PD está al sur de la Sierra Madre Oriental (SMOr), particularmente en la región que corresponde a la Sierra Gorda (SG). Mientras que, otra gran cantidad de cuadrantes pertenecientes a la Cuenca del Balsas (CB) y la Sierra Madre del Sur (SMS), sobre todo de la región del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC), almacenan valores intermedios de PD.

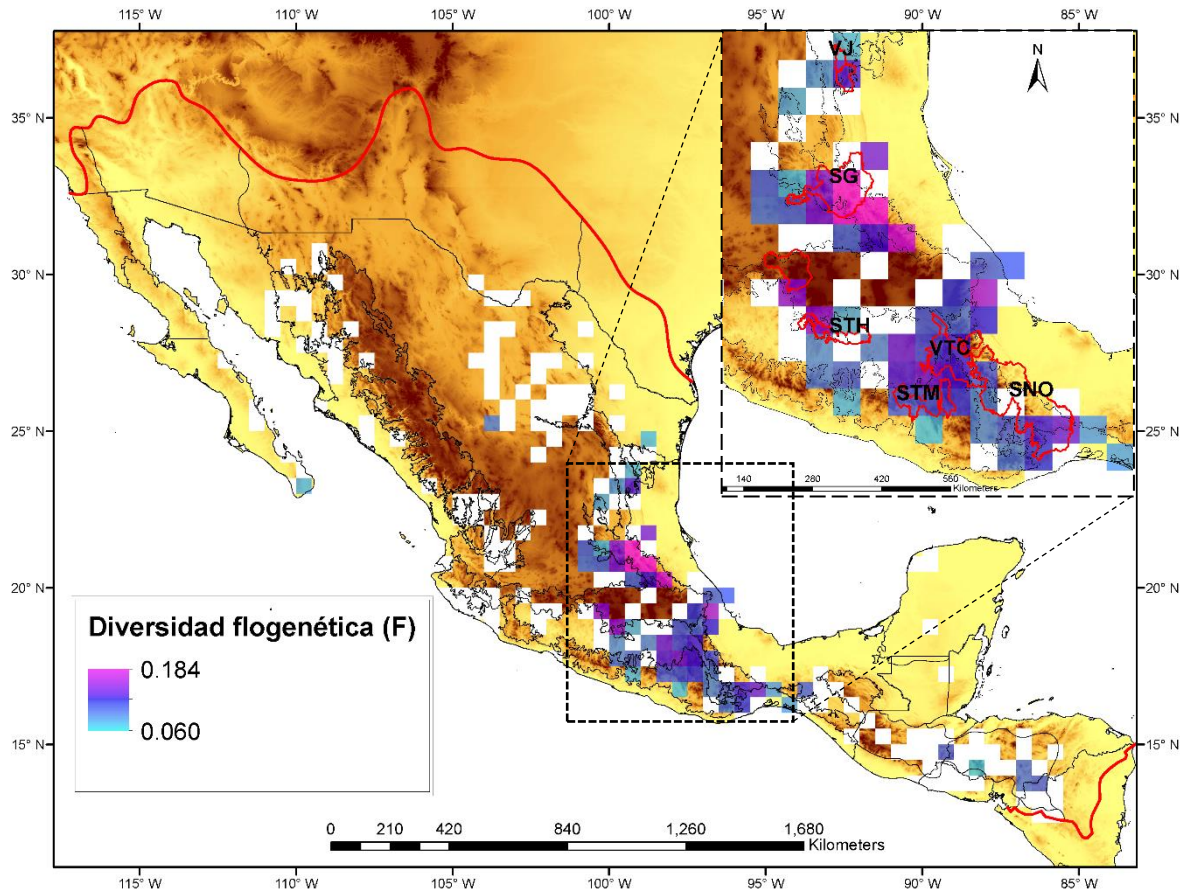


Figura 3.6 Diversidad filogenética de Hechtiioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: F=Filograma, SG=Sierra Gorda, SNO=Sierras del norte de Oaxaca, STH=Sierra de Taxco Huautla, STM=Sierra Triqui-Mixteca, VJ=Valle de Jaumave, VTC=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

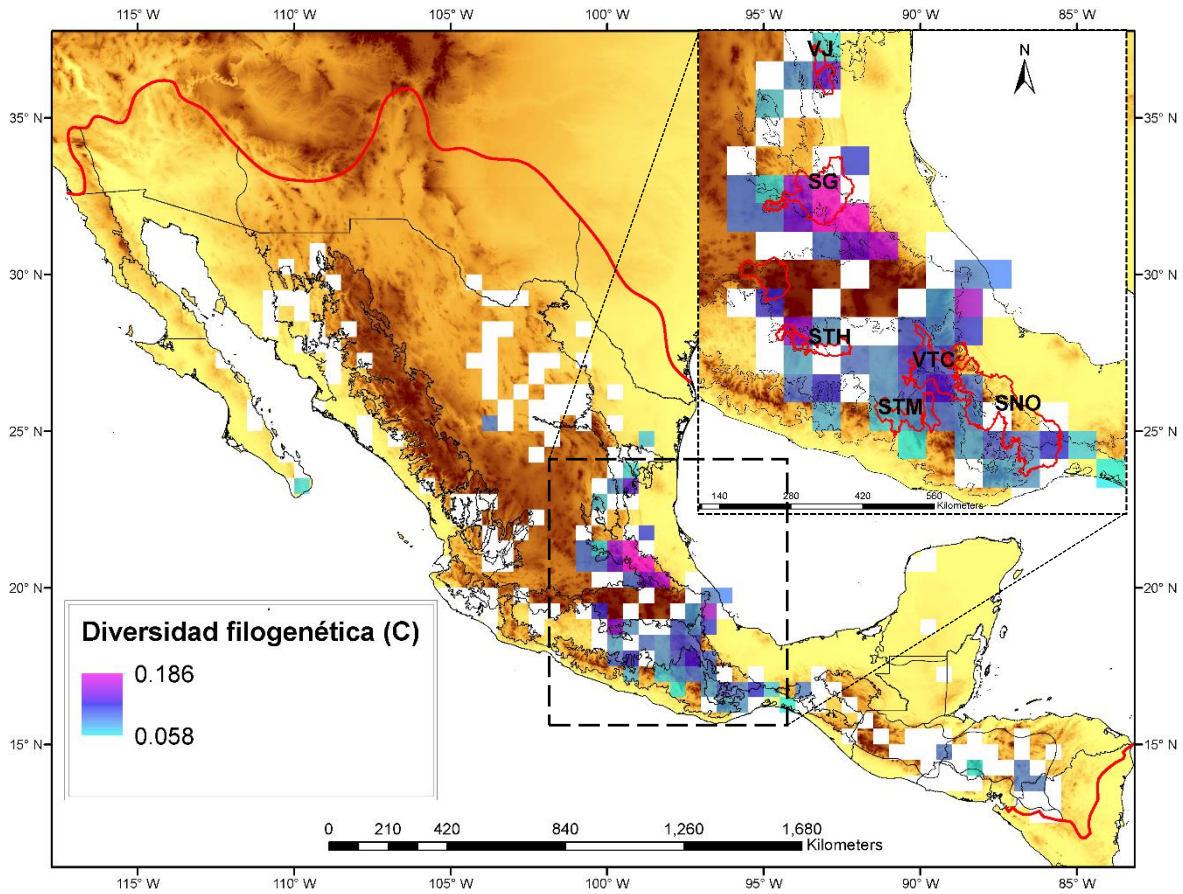


Figura 3.7 Diversidad filogenética de Hechtiioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: C=Cronograma, SG=Sierra Gorda, SNO=Sierras del norte de Oaxaca, STH=Sierra de Taxco Huautla, STM=Sierra Triqui-Mixteca, VJ=Valle de Jaumave, VTC=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

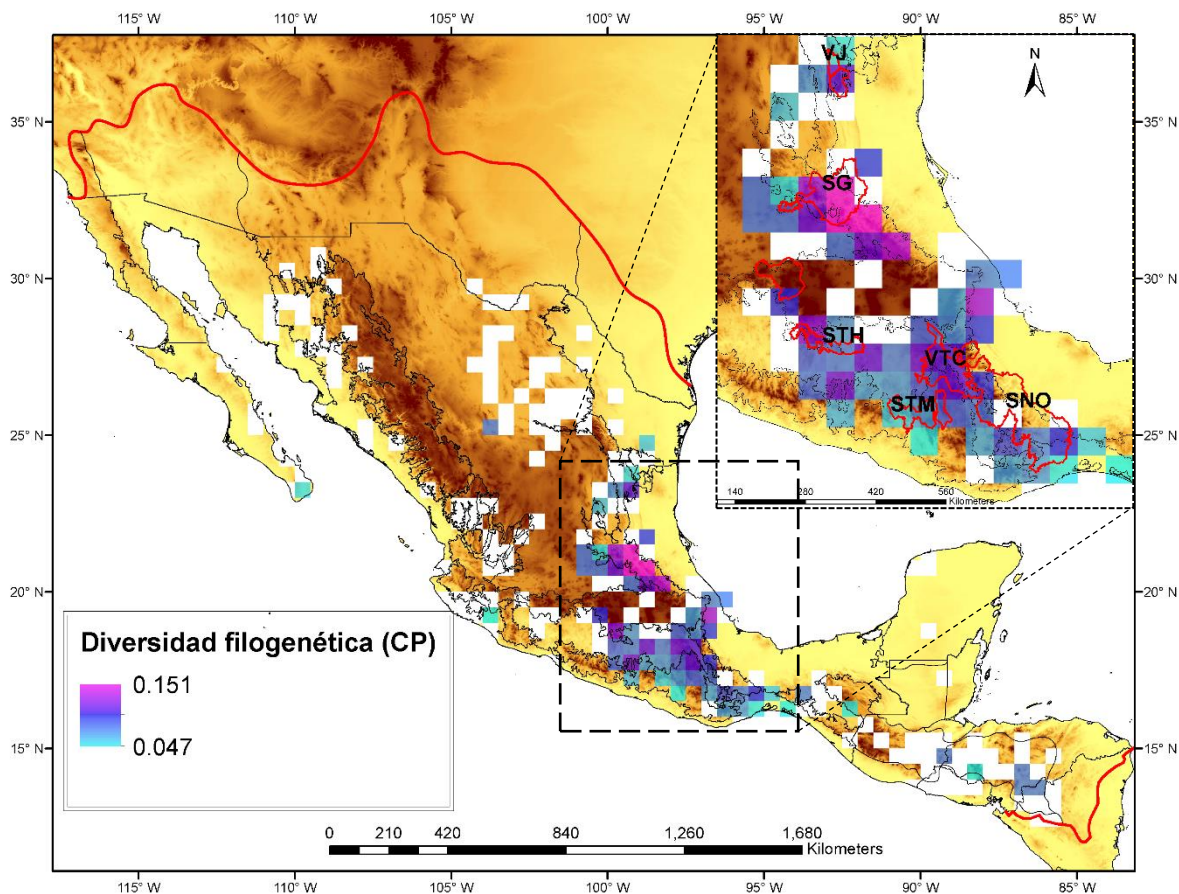


Figura 3.8 Diversidad filogenética de Hechioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: CP=Cronograma con proxies, SG=Sierra Gorda, SNO=Sierras del norte de Oaxaca, STH=Sierra de Taxco Huautla, STM=Sierra Triqui-Mixteca, VJ=Valle de Jaumave, VTC=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Los resultados de los análisis SES.MPD y SES.MNTD para identificar la estructura filogenética por cuadrantes, utilizando el filograma, cronograma y cronograma con proxies, se muestran en las Figuras 3.9, 3.10 y 3.11, respectivamente. De manera general, los patrones de agrupamiento o sobredispersión filogenética son similares independientemente del árbol filogenético utilizado y, si bien, los índices SES.MPD y SES.MNTD identifican patrones de estructura filogenética a distintas profundidades del árbol, en ambos casos, los resultados son muy congruentes, lo que resalta ciertas condiciones discutidas más adelante.

La región central de Megaméxico III, correspondiente a las provincias Cuenca del Balsas (CB) y Sierra Madre del Sur (SMS), y a las regiones del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC), Sierra Triqui-Mixteca (STM) y Sierras del norte de Oaxaca (SNO), es una zona en donde se concentran múltiples cuadrantes cuyos taxones están filogenéticamente agrupados. De igual

forma, ciertos cuadrantes más septentrionales, ubicados en la parte más sureña de la península de Baja California y cerca del Valle de Jaumave (VJ) presentan estos mismos patrones de agrupamiento filogenético.

Por otra parte, la sobredispersión filogenética a nivel de cuadrantes es muy rara. Este patrón se encuentra presente únicamente en tres, cuatro o cinco cuadrantes, dependiendo de cada índice y del árbol filogenético empleado. En general, la sobredispersión ocurre en cuadrantes al sur de la Sierra Madre Oriental (SMOr) y al norte de la Sierra de Taxco-Huautla (STH).

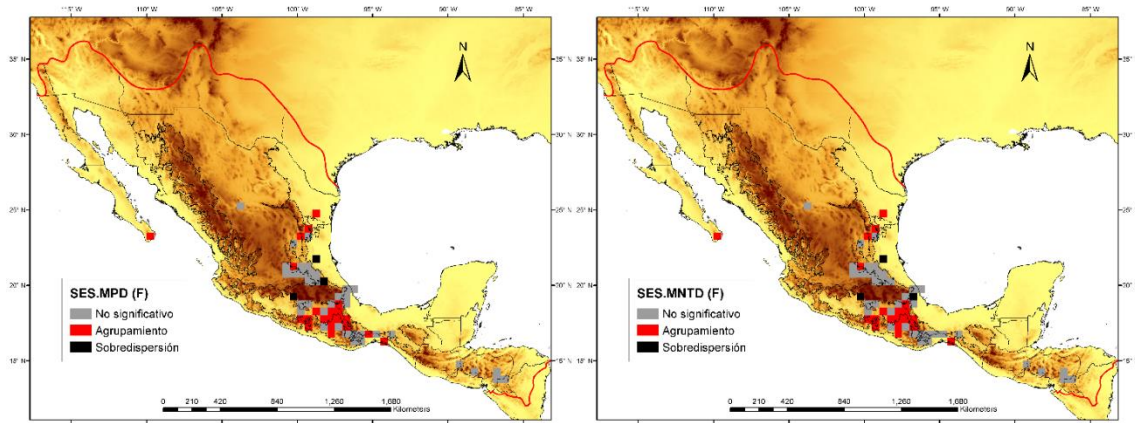


Figura 3.9 Estructura filogenética de Hechtiioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: F=filograma, SES.MPD= Distancia promedio por pares, SES.MNTD= Distancia promedio al taxón más cercano.

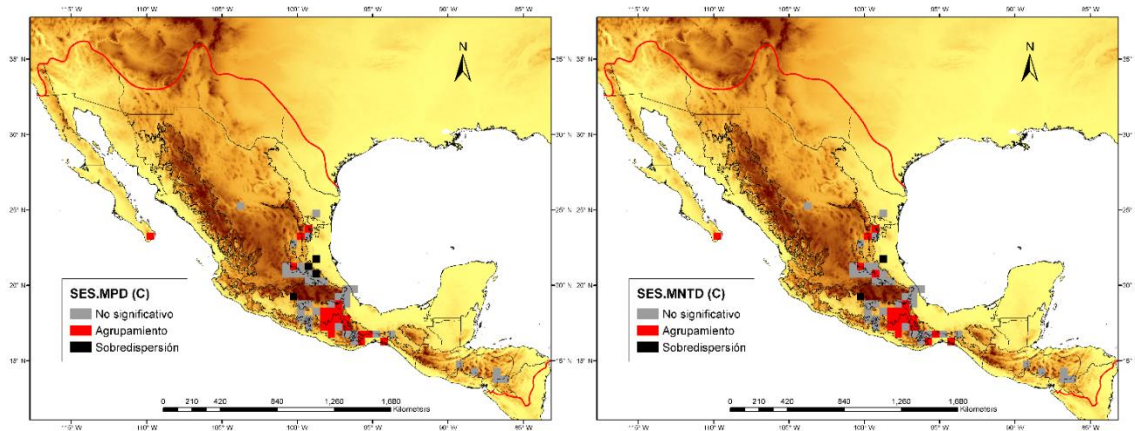


Figura 3.10 Estructura filogenética de Hechtiioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: C=Cronograma, SES.MPD= Distancia promedio por pares, SES.MNTD= Distancia promedio al taxón más cercano.

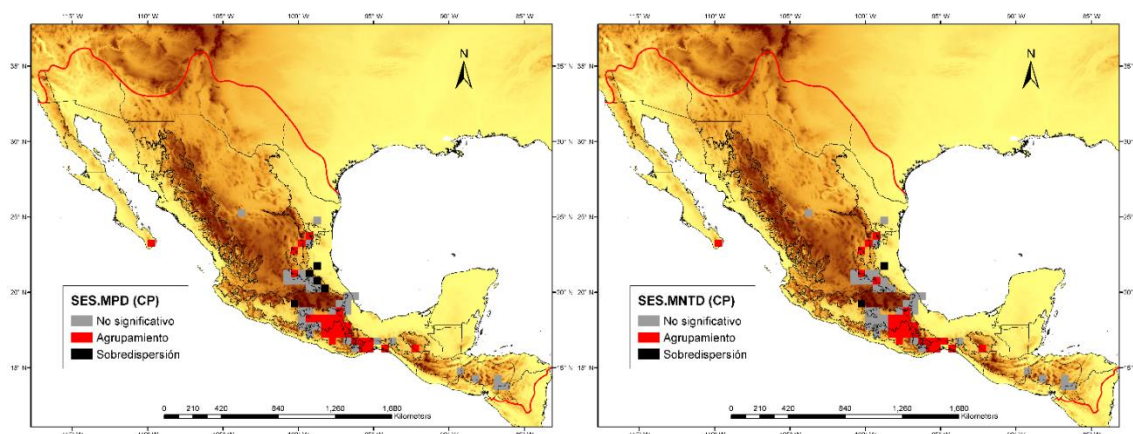


Figura 3.11 Estructura filogenética de Hechtiioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: CP=Cronograma con proxies, SES.MPD= Distancia promedio por pares, SES.MNTD= Distancia promedio al taxón más cercano.

Los valores de endemismo filogenético ponderado (CWPE) y endemismo filogenético absoluto (PE) por cuadrantes, utilizando el filograma, cronograma y cronograma con proxies, se muestran en las Figura 3.12, 3.13 y 3.14, respectivamente.

Los patrones de endemismo filogenético fueron correspondientes al utilizar el filograma y el cronograma. Los cuadrantes que presentan mayor CWPE y PE están ubicados en el centro de Megaméxico entre las provincias del Eje Volcánico Transmexicano (EVT), Cuenca del Balsas (CB), Sierra Madre del Sur (SMS) y Tierras Bajas del Pacífico (TBP). Para el resto de cuadrantes los valores son intermedios y bajos.

Por otra parte, al calcular el endemismo filogenético con el cronograma con proxies, se puede identificar que ciertos cuadrantes de la provincia CB, que corresponden a la región de la Sierra de Taxco-Huautla (STH), son los que albergan los valores más altos de CWPE y PE.

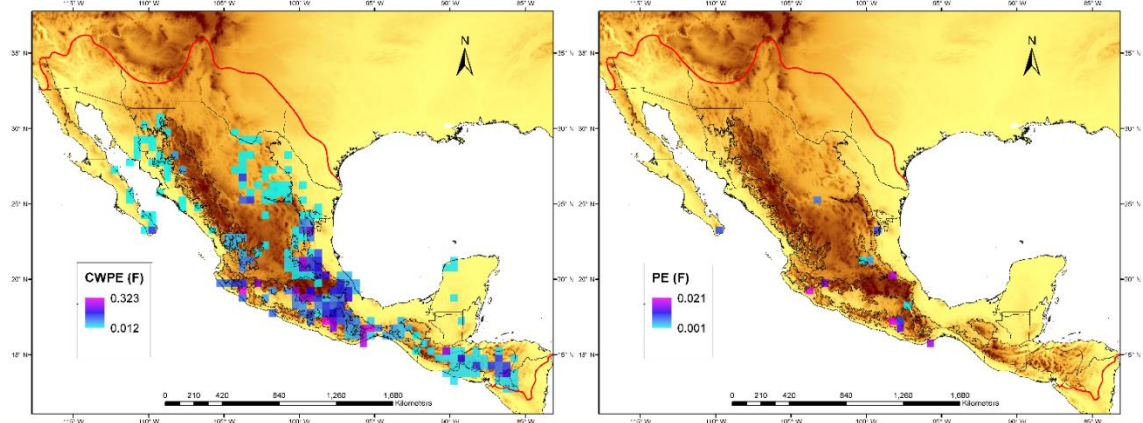


Figura 3.12 Endemismo filogenético de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: F=Filograma, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto.

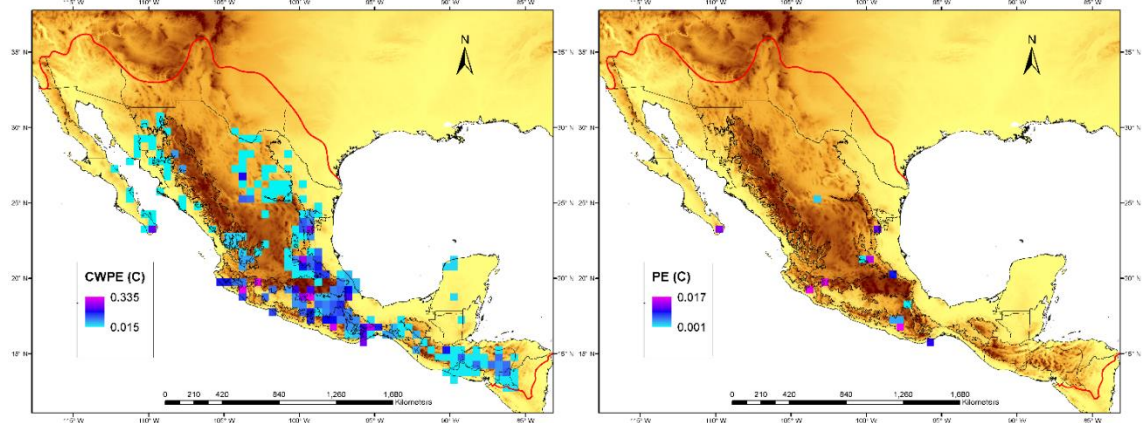


Figura 3.13 Endemismo filogenético de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: C=Cronograma, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto.

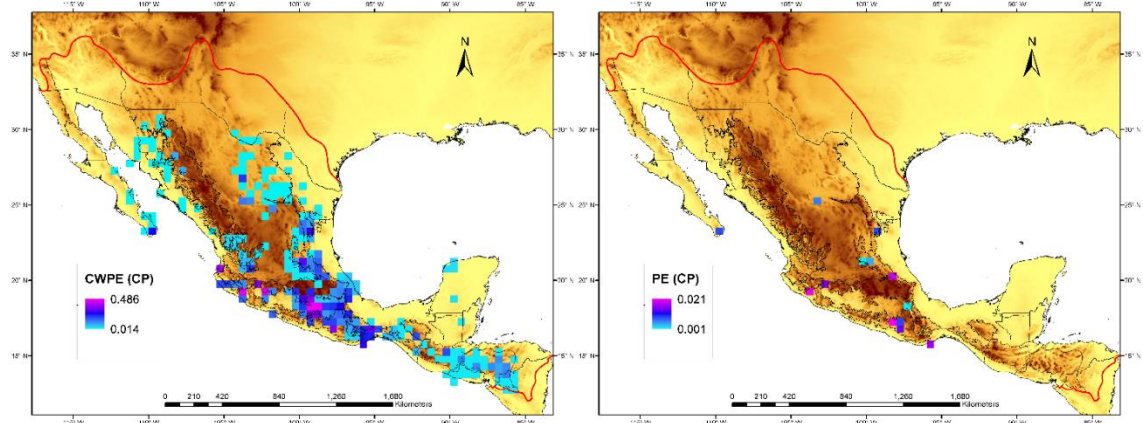


Figura 3.14 Endemismo filogenético de Hechtioideae por cuadrantes de 0.5 x 0.5 grados (50 x 50 km aprox.). Abreviaciones: CP=Cronograma con proxies, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto.

Debido a que, de manera general, los análisis a través de provincias y cuadrantes sugieren que los valores más altos de todas las métricas ocurren en la región central de Megaméxico y que conforme se aleja hacia el norte y sur, de esta región central, los valores decaen, se realizó un análisis de correlación para identificar patrones biogeográficos a través del gradiente latitudinal. Para esto, se calcularon todas las métricas antes descritas, pero por franjas latitudinales de medio grado. Los análisis se realizaron con el cronograma con proxies. Los resultados de este análisis se muestran en la Figura 3.15. De igual manera, se incluyó un análisis de correlación entre los resultados de cada una de las métricas para cuantificar la relación que existe entre estas (Figura 3.16).

Los valores de riqueza, endemismos, diversidad filogenética (PD) y endemismo filogenético (CWPE y PE), tienden a ser mayores entre los 15° y 25° N, llegando a su pico más alto entre los 17° y 18° N. Mientras que, los resultados del análisis de estructura filogenética (SES.PD, SES.MPD y SES.MNTD) reflejan un patrón de agrupamiento filogenético a los 16°-18° N y, en contraste a este resultado, a los 15° se presentan valores que sugieren sobredispersión filogenética.

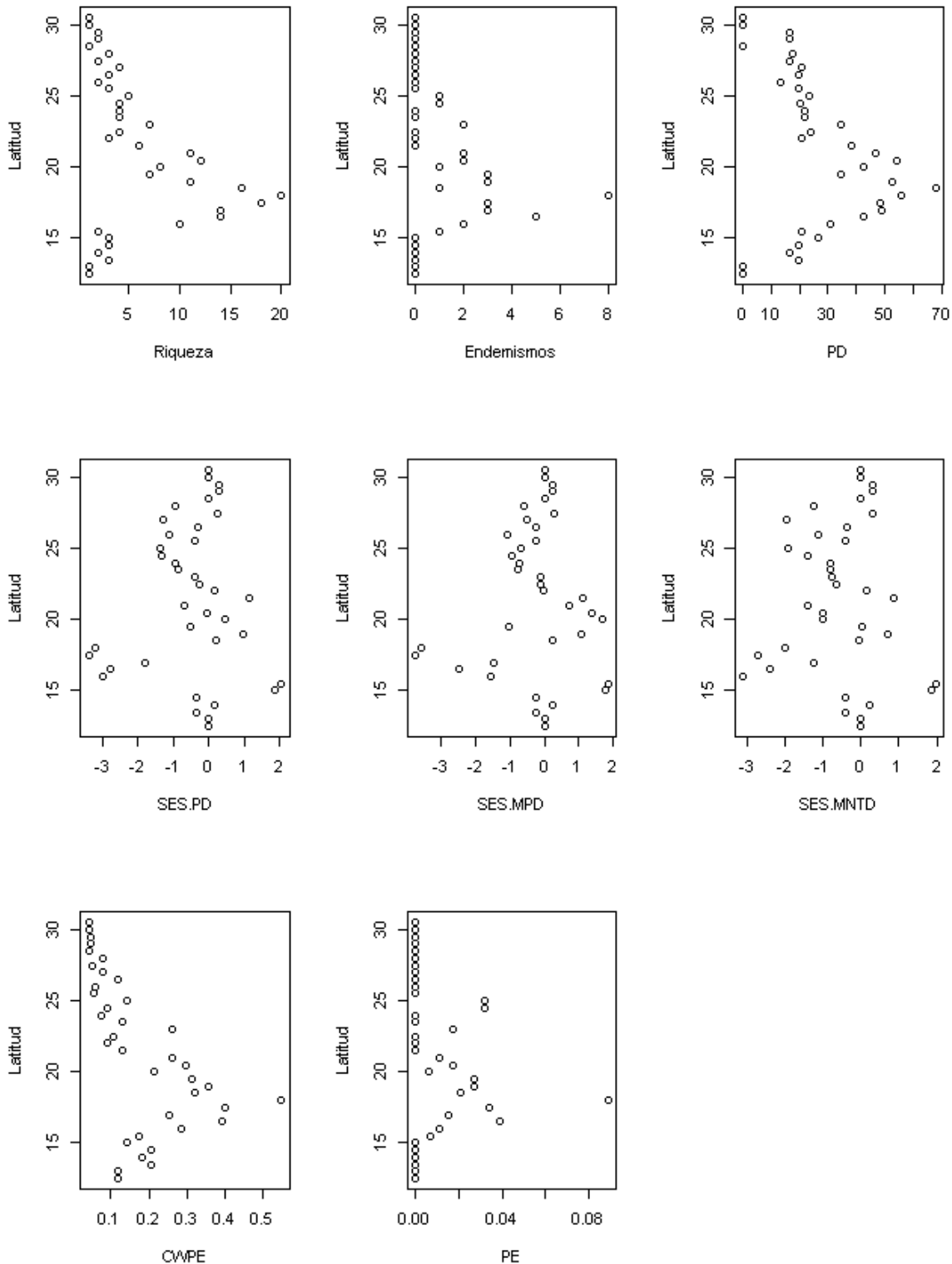


Figura 3.15 Análisis de relación entre las métricas de diversidad y el gradiente latitudinal. Abreviaciones: PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto.

El análisis de correlación entre los valores de los distintos índices empleados (Figura 3.16) reveló que la riqueza de especies tiene una correlación significativa y positiva con el número de endemismos, la diversidad filogenética (PD) y el endemismo filogenético (CWPE y PE). De igual forma, el endemismo está altamente relacionado a los valores de CWPE y PE. Los valores de los índices estandarizados SES.PD, SES.MPD y SES.MNTD presentan una relación significativamente positiva entre sí.

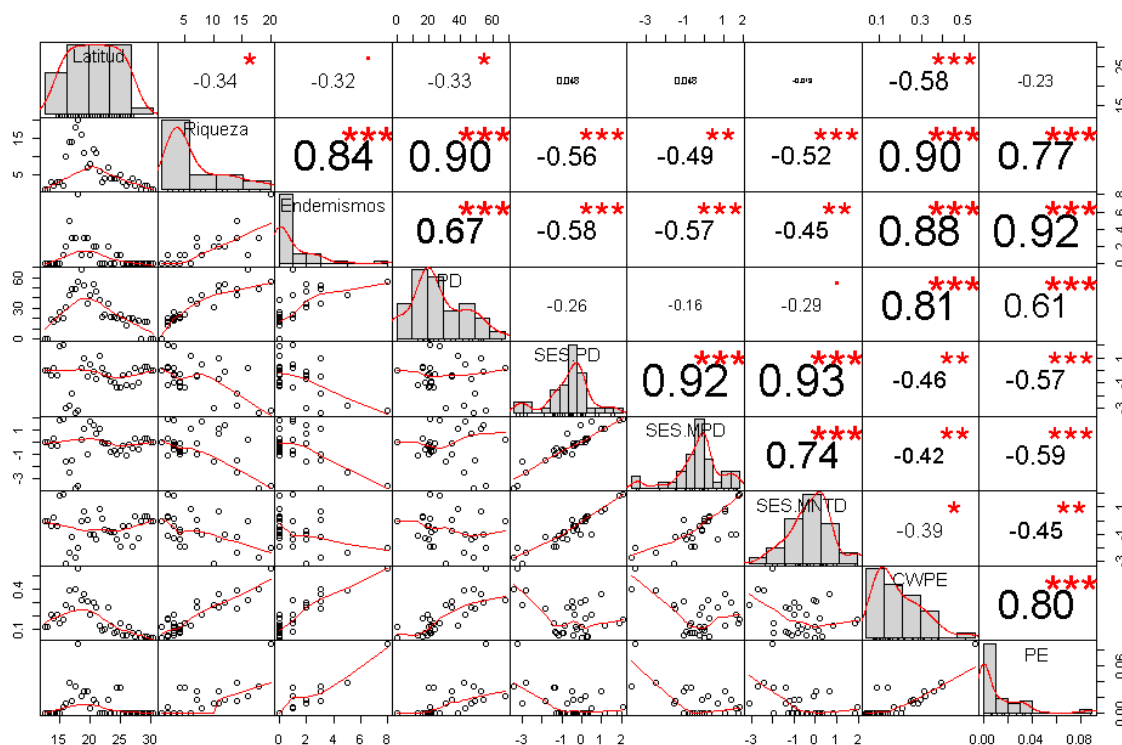


Figura 3.16 Análisis de correlación entre las distintas métricas de diversidad empleadas en este estudio. La distribución de cada variable se muestra en la diagonal. Por debajo de ésta, se encuentran los diferentes diagramas de dispersión para cada par de variables posibles con una línea de ajuste en color rojo. Por encima de la diagonal, el valor de correlación más el valor de significancia: $p < 0.001 = ****$, $p < 0.01 = ***$, $p < 0.1 = **$). Abreviaciones: PD=Diversidad filogenética, SES.PD=Diversidad filogenética corregida, SES.MPD=Distancia promedio por pares, SES.MNTD=Distancia promedio al taxón más cercano, CWPE=Endemismo filogenético ponderado, PE=Endemismo filogenético absoluto.

3.3 Áreas ancestrales

El análisis para identificar las áreas ancestrales de Hechtioideae, se llevó a cabo en el software RASP. La reconstrucción se realizó tomando en cuenta la filogenia del cronograma con proxies, ya que este incluye el mayor número de especies de Hechtioideae. Se consideraron a las

regiones biogeográficas (Neártica, Neotropical y Zona de Transición Mexicana) como los estados para la reconstrucción de áreas. Los resultados de este análisis se muestran en la Figura 3.17.

La reconstrucción de áreas ancestrales sugiere que, los ancestros de todo el linaje de Hechtioideae tuvieron su área de distribución en una región entre la Zona de Transición Mexicana (ZTM) y la región Neotropical (Nt) y que, posteriormente, mediante eventos de dispersión y vicarianza fueron ocupando otras áreas. El linaje de *Mesoamerantha*, que actualmente se distribuye en la región sur de Megaméxico III, y el linaje de *Bakerantha*, que se distribuye en la región central de México, comparten el mismo patrón de reconstrucción, es decir, sus ancestros se distribuían entre la ZTM y la Nt, y el resultado del análisis sugiere que mediante eventos de dispersión llegaron a ocupar sus actuales áreas de distribución. Por otra parte, se sugiere que, el ancestro de todo el grupo de *Hechtia* ocupó la ZTM y, posteriormente, muchos de los diversos linajes que abarca este género, se desplazaron hacia diversas zonas de la ZTM, hacia la región Nt y, otros pocos, a la región Neártica (Na). De tal modo que, los ancestros de la mayoría de los linajes de *Hechtia* presentan áreas ancestrales compartidas entre la ZTM y la Nt, y el complejo *Hechtia glomerata* es el único que presenta su área ancestral entre la ZTM y la Na. Es importante mencionar que, debido a que algunas especies se distribuyen en más de una región y a que el modelo BBM reconstruye el área ancestral de cada nodo en base a las distribuciones actuales de las puntas terminales que surgen de éste, la probabilidad de reconstrucción no es del 100%, por lo tanto, en la gráfica (Fig. 3.17), la mayoría de nodos (graficas de pastel) muestran porciones en color gris que corresponde al porcentaje de incertidumbre en la reconstrucción. Los demás colores indican la probabilidad de cada área en la reconstrucción.

Otro de los resultados obtenidos con el análisis de reconstrucción de áreas ancestrales es la identificación de los eventos de dispersión, vicarianza y extinción que se han presentado en Hechtioideae a través del tiempo. Estos resultados se pueden visualizar directamente en la Figura 3.17, mediante anillos de distintos colores que envuelven la gráfica de pastel en cada nodo. Los anillos en color azul sugieren eventos de dispersión, los anillos verdes indican eventos de vicarianza, y, por último, los anillos amarillos sugieren eventos de extinción. De manera general, se puede apreciar que en una gran cantidad de nodos se presentaron eventos de dispersión, en algunos pocos eventos de vicarianza y solamente en el linaje *Bakerantha* y el complejo *Hechtia glomerata* se presentan eventos de extinción.

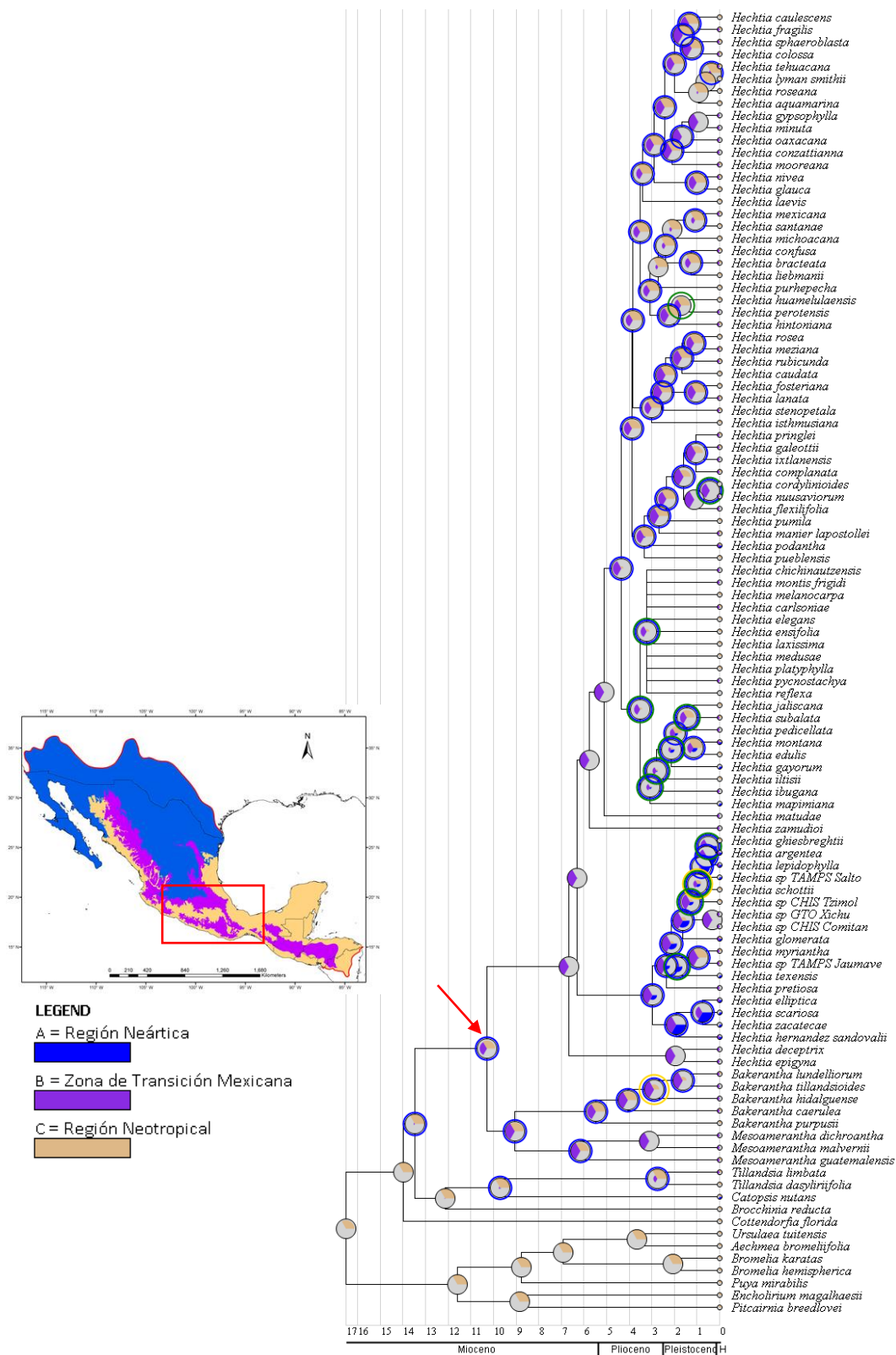


Figura 3.17 Reconstrucción de áreas ancestrales de Hectioideae utilizando el modelo BBM. El color dentro de la gráfica de pastel de cada nodo sugiere cual fue el área de ocupación ancestral. Los anillos que rodean cada gráfica indican si existieron

eventos de dispersión (azul), vicarianza (verde) o extinción (amarillo). Aquellos círculos que no presentan anillos indican que el área ancestral de ese nodo es similar al del nodo anterior más cercano.

En la Figura 3.18 se presentan las tasas de dispersión, vicarianza y extinción que ha presentado Hechtioideae a través del tiempo. Este resultado sugiere que los eventos de dispersión y vicarianza, comenzaron a suceder con mayor frecuencia hace 4.5 Millones de años (Ma), encontrando el pico más alto hace 3.5 Ma y otro repunte hace 1 Ma, aproximadamente. Los eventos de extinción han sido escasos y han ocurrido en dos ocasiones, uno de estos hace 3 Ma y el otro hace 1 Ma.

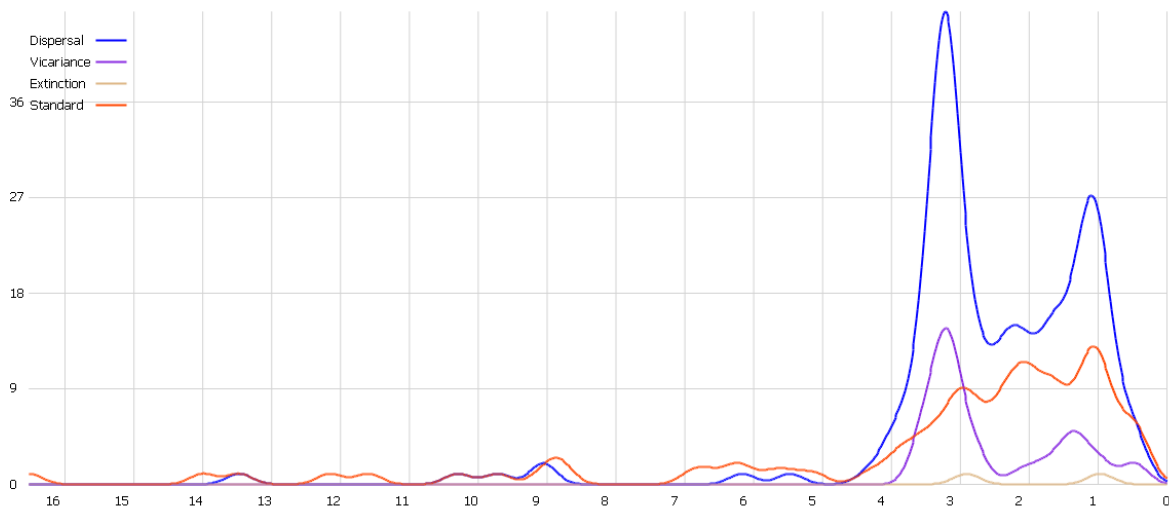


Figura 3.18 Tasas de dispersión, vicarianza y extinción de Hechtioideae a través del tiempo.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN

4.1 Consideraciones metodológicas

Este es el primer estudio biogeográfico de Hechtioideae en donde se incluyen aspectos geográficos y filogenéticos que ayuden a comprender la historia evolutiva de este grupo de plantas. Se ha sugerido que el conocimiento taxonómico de Hechtioideae ha sido problemático desde sus inicios debido, principalmente, a que no ha sido un grupo muy estudiado, ya que, de manera general, las colecciones son escasas y muchas veces incompletas. La razón de esto es que, la mayoría de especies de Hechtioideae, son dioicas y muchas de las colecciones no incluyen ejemplares completos, en donde se incorporen tanto frutos como flores masculinas y femeninas, lo que dificulta en gran medida su identificación. Aunado a esto, la morfología de estas plantas (rosetas espinosas) y la rareza en que se presentan, ha dificultado su colección, descripción y circunscripción (López-Ferrari, 2014; Espejo-Serna *et al.* 2005). Por otra parte, los esfuerzos de exploración, colecta y muestreo para este grupo no han sido homogéneos a través del espacio. Hay algunas regiones con mayor densidad de colectas que otros, sobre todo en la región central de México, mientras que, la región norteña de este país presenta una baja densidad de colectas, un patrón que se ha presentado en varios grupos de plantas además de Hechtioideae. De manera general, se ha documentado que la mayor parte del norte de México ha sido poco explorada y presenta índices de completitud de muestreo bajos, así como algunas regiones al sur, en los estados mexicanos de Guerrero y Oaxaca (Soberón *et al.*, 2007). En este sentido, se ha sugerido estudiar con mayor énfasis dichas regiones y priorizar la exploración de sitios como riscos, peñascos, acantilados y cañones, ya que, son sitios poco visitados y de donde han surgido las más recientes novedades específicas de estos linajes (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2018).

Debido a que la información geográfica de las especies con la cual se llevó a cabo este estudio, tiene su origen en una recopilación de información proveniente de recolectas y registros de ejemplares de Hechtioideae de múltiples autores a través de los años, y no a un muestreo sistematizado, en el cual se empleara la misma intensidad de colecta en toda el área de distribución de esta subfamilia, los resultados pueden estar influenciado por este fenómeno a tal punto que, no es posible asegurar que las áreas de distribución de las especies, géneros o de toda la subfamilia sea únicamente las que logramos identificar en este trabajo.

Otra de las consideraciones que deben tomarse en cuenta es que, la información filogenética que fue necesaria para realizar muchos de los análisis, incluyó únicamente al 79% de las especies de Hechtioideae consideradas en este estudio (75/95), por lo tanto, existe una subestimación en los cálculos con los que medimos la diversidad a través de las áreas evaluadas, aunque este sesgo fue minimizado al agregar las especies, de forma manual, al árbol filogenético en cuestión. Esta adición estuvo basada en que Hechtioideae presenta altas tasas de endemismo asociado a un confinamiento de sus linajes a áreas geográficas, por lo tanto, las especies ausentes fueron insertadas en clados específicos del árbol filogenético junto con las especies que comparten su rango de distribución. Esta metodología ya ha sido empleada en otros estudios (Munguía-Rosas *et al.*, 2011, 2009) y se ha sugerido que ayuda a compensar la pérdida de información subyacente al no contar con una filogenia completa. Cabe mencionar que, la adición de estas especies generó ciertas politomías en la filogenia, ya que las relaciones entre las especies de esos clados no están del todo resueltas y solamente fue para compensar la pérdida de información filogenética que se presenta al no incluir a muchas de las especies en el análisis molecular.

El efecto en los resultados de los análisis empleados en este estudio, al realizar los cálculos con la propuesta filogenética que incluye especies añadidas manualmente, fue relevante. Para explicar esto, hay que tener en cuenta que todas las métricas filogenéticas que utilizamos tienen como base principal, evaluar el número de especies presentes en cada área y su posición filogenética, es decir, cómo se relacionan evolutivamente entre sí, de tal modo que el uso de filogenias incompletas, o no del todo resueltas, puede llevar a identificar ciertos patrones sesgados por esta incompletitud. Por ejemplo, al analizar los valores de diversidad de Hechtioideae a través de las distintas provincias biogeográficas (Cuadro 2.3 y Figura 2.10) encontramos que, al utilizar el filograma y el cronograma, que incluyen 75 de los 95 taxones reconocidos en este estudio, la provincia de las Tierras Bajas del Pacífico (TBP) es la que presenta la mayor riqueza de especies, el mayor número de endemismos y los valores más altos de diversidad filogenética, mientras que, al utilizar el cronograma con proxies, en donde se añadieron las especies faltantes, la provincia de la Cuenca del Balsas (CB) es la que presenta mayor número de especies, mayor número de especies endémicas y mayor diversidad filogenética. Esto se debe a que la riqueza de especies está estrechamente relacionada al valor de diversidad filogenética, ya que cada especie almacena implícitamente una carga evolutiva que refleja todo su legado histórico (Sandel, 2018). Por lo tanto, la ausencia de taxones en los análisis de diversidad filogenética puede influenciar los resultados

de manera significativa, sobre todo en estudios como este, en donde el número de taxones es relativamente bajo (<100) y, por ende, la presencia o ausencia de especies en el análisis filogenético causa un impacto significativo en los resultados.

4.2 Distribución geográfica

El análisis de distribución geográfica de Hechtioideae, llevado a cabo en este estudio, sugiere que este grupo de plantas es endémico de la región biogeográfica Megaméxico III, *sensu* Rzedowski (1991), mismo patrón que ya se había reportado previamente (Espejo-Serna *et al.*, 2020; Ramírez *et al.*, 2018b; Pech-Cárdenas, 2015). En este estudio se incluyó el 100% de las especies descritas hasta la fecha y se consideró la circunscripción más reciente, basada en análisis morfológicos y moleculares (Ramírez *et al.*, 2018b).

Hechtia es el género más ampliamente distribuido y se encuentra presente en casi todo Megaméxico III, exceptuando la región más sureña, en donde se distribuyen las especies del género *Mesoamerantha*. Por otra parte, el género *Bakerantha* se presenta en la región central de Megaméxico (Figura 2.8).

Las especies de Hechtioideae se distribuyen de manera heterogénea a través de su área de distribución. De hecho, existen ciertas zonas con mayor concentración de especies que otras. Por ejemplo, las áreas del sur de los Estados Unidos de América (E.U.A.) y el noroeste de México, incluyendo la península de Baja California, que corresponden sobre todo a la región Neártica (Na), presentan una baja riqueza de especies. Estas áreas septentrionales se caracterizan por su aridez y su clima templado-frío, efecto de las glaciaciones del Pleistoceno y la aridez del Holoceno. Estos fenómenos son los que han moldeado la evolución biótica a través del tiempo y que ha dado lugar a la biota que ocupa esta región actualmente (Morrone, 2019; Nieto-Samaniego *et al.* 2005; León-Díez, 1990; Trujillo-Candelaria, 1977). El hecho de que las especies de Hechtioideae se presenten en menor cantidad en la región Na, puede estar relacionado a que este es un linaje Neotropical, al igual que el resto de las bromelias (Givnish *et al.*, 2014; 2011; 2007), cuyas adaptaciones morfológicas les impide tolerar climas fríos o la presencia de heladas.

Por otra parte, las regiones del centro y sur de Megaméxico III, correspondientes a la región Neotropical (Nt) y a la Zona de Transición Mexicana (ZTM), son áreas con una gran concentración de especies de Hechtioideae. En estas regiones se presentan una gran variedad de climas y ambientes, que dan lugar a diversos tipos de vegetación, siendo algunos de estos

los tipos de hábitat donde se presenta Hechtioideae, como el bosque tropical caducifolio y el matorral xerófilo (López-Ferrari y Espejo-Serna, 2014; Espejo-Serna *et al.*, 2010; Rzedowski, 2006; Espejo-Serna *et al.*, 2005).

De acuerdo con nuestros resultados, la distribución geográfica de Hechtioideae corresponde al *Patrón Neotropical Típico* (*sensu* Morrone, 2019), lo cual sugiere que, al ser un linaje neotropical, su rango de distribución difícilmente se extiende hasta las regiones más septentrionales, debido a las condiciones ambientales, y aquellos taxones que llegan hasta latitudes más altas, lo hacen a través de las costas y las montañas del pacífico y el golfo de México, que sirven como un canal de intercambio biótico entre la región Neotropical y Neártica (Morrone, 2019).

4.3 Métricas de diversidad y patrones biogeográficos

4.3.1 Regiones y provincias biogeográficas

Los análisis de diversidad empleados en este estudio indican que el grupo Hechtioideae es mucho más diverso en las provincias de la región Neotropical (Nt) y de la Zona de Transición Mexicana (ZTM), que en las de la región Neártica (Na) (Cuadros 2.2 y 2.3 y Figuras 2.9 y 2.10).

Las especies de Hechtioideae presentes en la región Na son pocas y cerca de la mitad de éstas son endémicas, ya sea a esta región o a las respectivas provincias que la componen. Como se mencionó anteriormente, las condiciones ambientales, caracterizadas por climas templados-fríos y una alta aridez, que son consecuencia de eventos geológicos, como las glaciaciones del Pleistoceno, la desecación de la gran cuenca norteamericana y la aridez en el Holoceno, han moldeado la historia evolutiva de las biotas presentes en esa región. Webb *et al.* (2002) mencionan que cuando las condiciones ambientales no son favorables para el establecimiento de los linajes, el filtrado ambiental ejerce un papel importante en la estructura filogenética de las comunidades o los conjuntos de especies presentes en una región. Para el caso de Hechtioideae, un linaje neotropical, cuyas especies presentes en la región Na se encuentran agrupadas filogenéticamente, se podría sugerir que las condiciones climáticas han moldeado la historia evolutiva de este grupo, de tal modo que solo ciertos linajes, cercanamente emparentados o con características específicas, se hayan podido establecer en la región Na. Por otra parte, se ha documentado que ciertos procesos evolutivos, como especiación *in situ*, aislamiento de linajes y divergencia reciente, reflejan estructuras filogenéticas de agrupamiento (Webb *et al.*, 2002; Morlon *et al.*, 2011). De acuerdo con los

análisis filogenéticos y reconstrucción de áreas ancestrales (Figuras 2.25 y 2.26), hace ± 3.5 Ma, los linajes de Hechtioideae presentes en la región Na, presentaron las mayores tasas de diversificación, derivadas de procesos de dispersión y vicarianza. Es muy probable que ciertos eventos geológicos, como la formación del Eje Volcánico Transmexicano, haya aislado algunos linajes del centro de Megaméxico III y que estos linajes se hayan establecido en la región Na, en donde diversificaron. La evidencia que apoya esta hipótesis es la presencia de ciertos clados, cuyas especies se distribuyen en la región Na, como el caso de *Hechtia argentea*, *H. lepidophylla* y *Hechtia* sp. TAMPS Salto, y que están dentro del mismo clado junto con *H. ghiesbreghtii*, *H. schottii* y *Hechtia* sp. CHIS Tzimol, que son de la región Nt. Los resultados sugieren que hubo eventos de vicarianza dentro de este clado y que ocurrieron hace ± 2 Ma, es decir, son relativamente recientes. Otra situación similar se puede observar en el clado de las especies *H. gayorum*, *H. mapimiana* y *H. montana*, que se encuentran en el árbol filogenético junto con especies que se distribuyen en la región Nt y la ZTM. De igual forma, los resultados sugieren que, en este clado, hubo eventos de vicarianza y dispersión hace ± 3 o 4 Ma. Además, hay otros clados que se encuentran completamente en la región Na, como el formado por *H. elliptica*, *H. hernandez-sandovalii*, *H. scariosa* y *H. zacatecae*, cuya diversificación ocurrió hace ± 3 o 2 Ma, y donde los resultados sugieren que ocuparon sus áreas de distribución mediante eventos de dispersión, es decir, son linajes que ocuparon y diversificaron en la región Na.

La región Nt y la ZTM presentan casi el mismo número de especies, aunque en la región Nt la riqueza es mayor, así como el número de endemismos. Sin embargo, en la ZTM se presenta una mayor diversidad filogenética (PD). Este resultado es interesante puesto que, como Webb *et al.* (2002) mencionan, la relación positiva que existe entre la riqueza de especies y la diversidad filogenética puede ser menor bajo ciertos escenarios evolutivos y ecológicos, y es mediante el análisis de la estructura filogenética que se pueden evidenciar y entender dichos procesos. El análisis de la estructura filogenética de Hechtioideae entre estas dos regiones reveló que, los linajes presentes en la región Nt se encuentran agrupados filogenéticamente, mientras que, los linajes de la ZTM se encuentran sobredispersos en las partes internas del árbol (SES.MPD) y agrupados en las partes externas (SES.MNTD). Esto significa que en la ZTM se encuentran presentes linajes lejanamente emparentados pero que han diversificado *in situ*. Por ejemplo, en la ZTM se encuentran presentes cuatro de las cinco especies de *Bakerantha*, todas las especies de *Mesoamerantha* y por lo menos una especie de todos los grandes clados de *Hechtia*. Mientras que en la región Nt, a pesar de que también se

encuentran presentes los tres géneros, no se encuentran representados todos los linajes ancestrales de *Hechtia*, sino que solamente algunas especies agrupadas filogenéticamente se encuentran en esta región. Este patrón es por demás interesante, ya que como mencionan Halffter *et al.* (2008), la ZTM es una región que ha servido como canal de intercambio biótico entre linajes neotropicales y neárticos, con una gran variedad de climas y ambientes, lo cual ha promovido que las especies sigan las condiciones geográficas y ecológicas que le son más adecuadas, generando así, escenarios que promueven eventos de diversificación evolutiva.

El análisis de diversidad de Hechtioideae por provincias biogeográficas es congruente con los resultados discutidos anteriormente, es decir, las provincias del centro de Mègaméxico III, son más diversas que las que se encuentran al norte y sur de esta región. La provincia de la Cuenca del Balsas (CB) es la que presenta mayor riqueza de especies, endemismos, diversidad y endemismo filogenético. De igual forma, las provincias contiguas a ésta, como el Eje Volcánico Transmexicano (EVT), la Sierra Madre Oriental (SMOr) y la Sierra Madre del Sur (SMS), presentan valores altos de diversidad (Cuadro 2.3 y Figura 2.10). El análisis de reconstrucción de áreas ancestrales reveló que el área ancestral de todo el linaje de Hechtioideae, debió ocupar alguna área entre la región Nt y la ZTM, lo cual coincide con las provincias de mayor diversidad antes mencionadas.

El análisis de estructura filogenética a través de las provincias biogeográficas reveló que, en la mayoría de las provincias, a excepción de la Veracruzana (V) y las Tierras Altas de Chiapas (TAC), las especies de Hechtioideae se encuentran agrupadas filogenéticamente, esto puede estar asociado a que en estas provincias se encuentran presentes dos de los tres géneros que comprenden al grupo. Este resultado arroja evidencia para apoyar la predicción basada en que, las provincias biogeográficas son reconocidas como tal, debido a que las biotas que las conforman han evolucionado en conjunto y se reconocen como las unidades de endemismo más pequeñas identificables (Escalante, 2009). Basados en la evidencia de los análisis realizados en este estudio, podemos sugerir que los linajes ancestrales de Hechtioideae se desplazaron desde alguna área entre la región Neotropical y la Zona de Transición Mexicana (Figura 3.17) hasta las distintas provincias, mediante eventos de dispersión, en mayor medida, y vicarianza, y que fue ahí donde diversificaron.

4.3.2 Gradiente latitudinal y cuadrantes

Otro de los resultados reconocidos en este estudio sugiere que, de manera general, el patrón de diversidad de Hechtioideae, no corresponde estrictamente al patrón del gradiente latitudinal de diversidad (GLD), advertido por primera vez por Forster (1778) y reconocido por Humboldt (1807), el cual sugiere que la diversidad biológica es mayor en el Ecuador y disminuye conforme se aleja hacia los polos. Para el caso de Hechtioideae, la diversidad (riqueza de especies, endemismos, diversidad y endemismo filogenético) es mayor entre los 17° y 18° N, y va disminuyendo gradualmente hacia latitudes mayores o menores a esta (Figura 2.22). Este patrón ha sido reportado para muchos otros taxones y se ha sugerido que esto se debe a que en el Neotrópico, los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES), ubicados cerca de los trópicos, han funcionado como refugio para las condiciones de inestabilidad climática, que afectaron en gran medida a los linajes neotropicales, y que han servido como cunas y museos de la biota que se encuentra presente actualmente, causando así, que ciertos atributos, como la diversidad filogenética, sea mayor en estas latitudes (15°-18° N) (Arango *et al.*, 2020; Sosa *et al.*, 2018). Además, en el caso de Hechtioideae, las especies se agrupan filogenéticamente en estas latitudes, lo que aporta evidencia para sugerir que, las condiciones climáticas del Pleistoceno moldearon la historia evolutiva de este grupo, promoviendo la diversificación de linajes, que ahora se ven reflejadas en los patrones de agrupamiento y las altas tasas de endemismo.

Al igual que el análisis de diversidad por gradiente latitudinal, el cual permitió identificar ciertos patrones no asociados a los límites preestablecidos por las regiones o las provincias biogeográficas, el análisis por cuadrantes reveló que ciertas áreas geográficas, presentan patrones interesantes para analizar. Por ejemplo, el conjunto de cuadrantes que corresponden al Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC), alberga la mayor riqueza de especies de Hechtioideae. Esta región se encuentra ubicada entre las provincias de la Cuenca del Balsas (CB) y la Sierra Madre del Sur (SMS), y ha sido amplio objeto de estudio, debido a que ciertos eventos geológicos, como el levantamiento del Eje Volcánico Transmexicano (EVT), causaron un aislamiento de linajes adaptados a zonas áridas, que habitaron en el Altiplano Mexicano, también nombrado Desierto Chihuahuense (DC) y que encontraron refugio en esta región (Valle de Tehuacán-Cuicatlán), cuando las condiciones climáticas se vieron afectadas por el Último Máximo Glacial (LGM por sus siglas en inglés), lo que propició la diversificación de linajes *in situ*, que ahora se ve reflejado en altas tasas de diversidad y endemismos en esta región (Aguirre-Planter *et al.*, 2020; Vázquez-Cruz y Sosa, 2020, 2016; Ruíz-Sánchez *et al.*,

2013). De acuerdo a nuestros resultados, este mismo fenómeno pudo haber afectado a los linajes de Hechtioideae, ya que actualmente, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es la región con mayor riqueza de especies (Figura 2.11), las cuales se encuentran agrupadas filogenéticamente (Figura 2.16, 2.17 y 2018), lo que sugiere que son especies recientes y cercanamente emparentadas.

Por otra parte, la región de la Sierra Gorda (SG), es la que presenta el valor más alto de diversidad filogenética (Figuras 2.13, 2.14 y 2.15). Este resultado está influenciado por la presencia de linajes lejanamente emparentados (*Bakerantha* y *Hechtia*), que se ven reflejados en el análisis de estructura filogenética que, para ciertos cuadrantes en esta región, es de sobredispersión (Figuras 2.16, 2.17 y 2.18). Gutiérrez-Yurrita *et al.* (2002), han reconocido que, las condiciones geográficas y topográficas de la Sierra Gorda, tales como, su posición entre la región Neártica y Neotropical, la influencia de las montañas de la SMO, que impiden el paso de vientos húmedos, lo cual propicia que existan climas tropicales en la planicie costera y climas secos en vertiente de la Mesa Central, o las grandes elevaciones que promueven diferentes microclimas, han determinado la historia evolutiva de la biota que se encuentra en esta región. Probablemente, el grupo de Hechtioideae ha encontrado en esta área, una variedad de ambientes en donde establecerse y los eventos de ocupación han ocurrido en diferentes momentos, ya que las especies que se encuentran presentes provienen de linajes lejanamente emparentados y poseen características, como la succulencia y el metabolismo CAM, que les permiten ser exitosas, sobre todo en ambientes xéricos.

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

5.1 CONCLUSIONES

Los análisis de diversidad filogenética de Hechtioideae, aplicados en distintas escalas (regiones, provincias y cuadrantes), ayudaron a reconocer e identificar distintos patrones biogeográficos que se asocian y esclarecen la historia evolutiva del grupo. En ese sentido, nuestros resultados sugieren que los patrones observados son el resultado de procesos geológicos, climáticos e históricos que han moldeado la historia evolutiva de Hechtioideae.

Los resultados de este estudio revelaron que, considerando la riqueza de especies, diversidad filogenética y endemismo, la subfamilia Hechtioideae es mucho más diversa en la región Neotropical (Nt) y en la Zona de Transición Mexicana (ZTM), en comparación con la región Neártica (Na). Asociamos este patrón al origen y las características propias de todo el grupo Hechtioideae que, al ser un linaje neotropical, encontró mejores condiciones ambientales para su establecimiento y diversificación en estas dos regiones (Nt y ZTM), mientras que, en los dominios neárticos, son pocas las especies que se distribuyen y, además, se encuentran agrupadas filogenéticamente, ya sea por el proceso de filtrado ambiental, la hipótesis del conservadurismo tropical o eventos de especiación recientes. Otro patrón similar, de baja diversidad, se aprecia en la región más sureña de Megaméxico III, es decir, en los países centroamericanos, donde solamente se encuentran presentes las especies de *Mesoamerantha*, generando así una mayor concentración de diversidad en la porción compartida entre la región Nt y la ZTM. La estructura filogenética de Hechtioideae en la ZTM presentó patrones de sobredispersión en las partes internas del árbol y agrupamiento en las partes terminales. Asociamos este resultado a las condiciones geológicas e históricas de esta región, las cuales han promovido que se establezcan los tres géneros de Hechtioideae (*Bakerantha*, *Hechtia* y *Mesoamerantha*) y que, además, se llevaran a cabo eventos de diversificación *in situ*, de los cuales proporcionan evidencia las altas tasas de endemismo en esta región.

Por otra parte, a nivel de provincias biogeográficas, los resultados de los análisis revelaron patrones similares a los observados en los análisis por regiones biogeográficas, es decir, la mayor diversidad, tanto de especies como de diversidad filogenética y endemismos, se da en el centro de Megaméxico III, en las provincias Cuenca del Balsas (CB), Tierras Bajas del Pacífico

(TBP), Sierra Madre del Sur (SMS) y Sierra Madre Oriental (SMOr). La diversidad filogenética estuvo estrechamente relacionada a la riqueza de especies. En este sentido, la provincia CB es la que presentó los más altos valores de riqueza específica y diversidad filogenética, así como endemismo y endemismo filogenético.

Al analizar la estructura filogenética de las especies de Hechtioideae por provincias biogeográficas encontramos que la mayoría de las provincias presentaron patrones de agrupamiento filogenético, con excepción de la provincia Veracruzana (V) y las Tierras Altas de Chiapas (TAC). Este resultado aportó evidencia para sugerir que los ancestros de Hechtioideae se desplazaron y ocuparon distintas áreas en donde diversificaron. Estas áreas pudieron ser las respectivas provincias biogeográficas que se caracterizan por compartir condiciones geográficas y ambientales, en donde los distintos elementos bióticos han evolucionado en conjunto

La implementación de los análisis de diversidad por cuadrantes nos permitió identificar algunas áreas con ciertos patrones biogeográficos importantes para Hechtioideae. Por ejemplo, los cuadrantes que corresponden al Valle de Tehuacán-Cuicatlán presentaron valores altos de riqueza específica y una estructura filogenética de agrupamiento, mientras que, los cuadrantes correspondientes a la Sierra Gorda presentaron la mayor diversidad filogenética y una estructura sobredispersa. Asociamos estos resultados a los procesos biogeográficos que han influenciado la historia evolutiva de otros linajes en estas áreas y a las condiciones ambientales que, de igual forma, ejercen un papel importante en el establecimiento de linajes.

El análisis de reconstrucción de áreas ancestrales reveló que el área ancestral de todo el linaje de Hechtioideae corresponde a alguna zona entre la región Neotropical (Nt) y la Zona de Transición Mexicana (ZTM). Por otra parte, las tasas de dispersión y vicarianza sugieren que la mayor actividad evolutiva ocurrió hace $\pm 3.5-4$ Ma, que es también cuando el centro de Megaméxico III sufrió una gran actividad geológica, asociada al levantamiento de los volcanes y cadenas montañosas que conforman el Eje Volcánico Transmexicano, lo cual sugiere que este fenómeno influyó en gran medida la historia evolutiva de este grupo, promoviendo la dispersión de linajes y la especiación por vicarianza en aquellos linajes que quedaron aislados.

5.2 PERSPECTIVAS

De manera general y tomando en cuenta que, en los últimos años, se han descrito múltiples especies gracias a los esfuerzos de muestreo y recolección de ejemplares de Hechtioideae y a

la implementación de análisis moleculares para esclarecer las relaciones evolutivos dentro de este grupo, sugerimos continuar con la exploración, recolección y descripción de taxones de Hechtioideae, sobre todo para aquellas regiones menos exploradas y que presentan una menor densidad de colectas, como lo son el sur de E.U.A., el norte de México y, en general, los países centroamericanos que conforman Megaméxico III.

Debido a que la provincia de la Cuenca del Balsas es la que presentó los valores más altos de diversidad, de acuerdo con los índices empleados en este estudio, se sugiere que se incrementen los esfuerzos de muestreo y recolección de ejemplares de Hechtioideae en esta área, ya que probablemente, es en esta región donde se pueden encontrar más novedades taxonómicas para este grupo. Aunado a esto, reconocemos el alto valor de diversidad que existe en esta provincia, por lo cual, recomendamos priorizar los esfuerzos de conservación en esta zona, que si bien, presenta una amplia extensión territorial, alberga diversas áreas más pequeñas que ya cuentan con planes de conservación, como lo son el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la Sierra de Taxco-Huautla o la Sierra Triqui-Mixteca, y, con los resultados de este estudio, se resalta la importancia de preservar estas áreas, desde un enfoque de biodiversidad el cual contempla el potencial evolutivo de ciertos grupos como Hechtioideae.

Respecto a la cuestión metodológica, asumimos que llevar a cabo el análisis de diversidad filogenética con un análisis filogenético incompleto, sesgó nuestros resultados, aunque posteriormente, este sesgo fue compensado con la inclusión manual de las especies faltantes. Sin embargo, esta metodología generó politomías en el árbol filogenético. Por lo tanto, se sugiere que, se resuelvan completamente las relaciones evolutivas entre las especies de Hechtioideae para obtener resultados más precisos que conlleven a mejorar la interpretación de los patrones biogeográficos observados. A pesar de esto, encontramos que la inclusión manual de especies al árbol filogenético no modificó drásticamente los resultados, sino que ayudó a reafirmar patrones previamente observados, por lo cual sugerimos implementar esta metodología como una alternativa a la ausencia de especies en análisis filogenéticos.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre-Planter, E., J. G. Parra-Leyva, S. Ramírez-Barahona, E. Scheinvar, R. Lira-Saade y L. E. Eguiarte (2020). Phylogeography and genetic diversity in a Southern North American Desert: *Agave kerchovei* from the Tehuacán-Cuicatlán Valley. *Frontiers in Plant Sciences*, 11, 1-13.
- Allen, M.J., C.C. Germain-Aubrey, N. Barve, Neubig, K.M., Majure, L.C., Laffan, S.W., Mishler, B.D., Owens, H.L., Smith, S.A., Whitten, W.M., Abbott, J.R., Soltis, D.E., Guralnick, R., Soltis, P.S. (2019). Spatial Phylogenetics of Florida Vascular Plants: The Effects of Calibration and Uncertainty on Diversity Estimates. *iScience*, 11, 57-70.
- Antonelli, A., Zizka, A., Carvalho, F.A., Scharn, R., Bacon, C.D., Silvestro, D., Condamine, F.L. (2018). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the Natural Academic Sciences*, 115, 6034–6039.
- Arango, A., Villalobos, F., Prieto-Torres, D.A., Guevara, R. (2020). The phylogenetic diversity and structure of the seasonally dry forests in the Neotropics. *Journal of biogeography*, 48, 176-186.
- Benzing, D.H. (2000). Bromeliaceae: Profile of an adaptative radiation. Cambridge University Press. U.K., p.p. 675.
- Buffon, G. L. (1761). *Histoire naturelle, générale et particuliere*. Paris.
- Cassia-Silva, C., Ciancaruso, M.V., Dias, P.A., Freitas, C.G., Souza-Neto, A.C., Collevatti, R.G. (2018). Among cradles and museums: seasonally dry forest promotes lineage exchange between rain forest and savanna. *Plant Ecology & Diversity*, 13.
- Daru, B.H., Farooq, H., Antonelli, A., Faurby, S. (2020). Endemism patterns are scale dependent. *Nature Communications*, 11.
- Dirección General de Repositorios Universitarios, Universidad Nacional Autónoma de México (Actualizado constantemente). Portal de Datos Abiertos UNAM, Colecciones Universitarias. <https://datosabiertos.unam.mx/>. (Acceso 2020).

- Eguiarte, L., Larson-Guerra, J., Nuñez-Farfan, J., Martínez-Palacios, A., Santos, K., Arita, H. (1999). Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoriae-reginae* en el desierto de Chihuahua, México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 475-492.
- Eliosa-León, H.R., Nieto-Montes de Oca, A. y Navarro-Carvajal, M.C. (2010). Conservadurismo filogenético del nicho ecológico un enfoque integral de la evolución. *Ciencias*, 98, 64-69.
- Escalante, T., Morrone, J.J., Rodríguez-Tapia, G. (2013). Biogeographic regions of North American mammals based on endemism. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110, 485-499.
- Escalante, T. (2009). Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80 (2).
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., Martínez-Correa, N. (2020). *Hechtia* Bromeliaceae, en: Monocotyledons. Illustrated Handbook of Succulent Plants, Egli U., Nyffeler R. (eds) Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 997-1032.
- Espejo-Serna, A. y López-Ferrari, A.R. (2018). La familia Bromeliaceae en México. *Botanical Sciences*, 96 (3), 533-554.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., Martínez-Correa, N., Pulido-Esparza, V.A. (2017). Bromeliad flora of Chiapas state, México: richness and distribution. *Phytotaxa*, 310 (1), 001-074.
- Espejo-Serna, A. y López-Ferrari, A.R. (2014). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Bromeliaceae. Fascículo 122. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, pp. 142.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., Ramírez-Morillo, I.M. (2010). Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Bromeliaceae. Fascículo 165. Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 40.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., Martínez-Correa, N., Pulido-Esparza, V.A. (2007). Bromeliad flora of Oaxaca, México: richness and distribution. *Acta Botánica Mexicana*, 81, 71-147.
-

- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., Ramírez-Morillo, I.M. (2005). Flora de Veracruz. Bromeliaceae. Fascículo 136. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México, pp. 86.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., Ramírez-Morillo, I.M., Holst, B.K., Luther, H.I., Till, W. (2004). Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana*, 25(1), 33-86.
- Espinosa, D., Aguilar, C., Escalante, T. (2001). Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica, en: Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones, J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. pp. 31–37.
- Faith, D.P., Magallón, S., Hendry, A.P., Conti, E., Yahara, T., Donoghue, M.J. (2010). Ecosystem services: an evolutionary perspective on the links between biodiversity and human well-being. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2, 66–74.
- Faith, D.P. y Baker, A.M. (2006). Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: some bioinformatic challenges. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 2, 121-128.
- Faith, D.P., Reid, C.A.M., Hunter, J. (2004). Integrating phylogenetic diversity, complementarity and endemism for conservation assessment. *Conservation Biology*, 18, 255-261.
- Faith, D.P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1-10.
- Flores-Argüelles, A., López-Ferrari, A.R., Espejo-Serna, A., Romero-Guzmán, A.R. (2019). A novelty in the genus *Hechtia* (Hechtioideae, Bromeliaceae) from Jalisco, México. *Phytotaxa*, 414 (2), 105-112.
- Forster, J.R. (1778). Observations made during a voyage round the world. University of Hawaii Press, Hawaii, Estados Unidos.
- García-Ruiz, I. Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R. (2014). Novedades de la familia Bromeliaceae para el noroccidente de Michoacán, México. *Acta Botánica Mexicana*, 107, 9-18.

- Gerhold, P., Cahill, J.F., Winter, M., Bartish, I.V., Prinzing, A. (2015). Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29, 600-614.
- Givnish, T.J., Barfuss, M.H.J., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P.A., Jabaily, R.S., Crayn, D.M., Smith, J.A.C., Winter, K., Brown, G.K., Evans, T.M., Holst, B.K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P.E., Sytsma, K.J. (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71, 55–78.
- Givnish, T.J., Barfuss, M.H.J., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P.A., Jabaily, R.S., Crayn, D.M., Smith, J.A.C., Winter, K., Brown, G.K., Evans, T.M., Holst, B.K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P.E., Sytsma, K.J. (2011). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98, 872-895.
- Givnish, T.J., Millam, K.C., Berry, P.E., Sytsma, K.J. (2007). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhf sequence data. *Aliso* 23, 3–26.
- González-Rocha, E., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., Cerros-Tlatilpa, R. (2016). Las Bromeliaceae del estado de Morelos. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, México, pp. 117.
- González-Rocha, E., López-Ferrari, A.R., Cerros-Tlatilpa, R., Espejo-Serna, A. (2014). Una nueva especie de *Hechtia* (Bromeliaceae; Hechtioideae) del estado de Morelos, México. *Acta Botánica Mexicana*, 109, 45-54.
- Gouda, E.J., Butcher, D., Gouda, C.S. (Actualizado continuamente). Encyclopaedia of Bromeliads. Version 4. University Botanic Gardens, Utrecht. <http://bromeliad.nl/encyclopedia/> (Acceso 28 de septiembre del 2020).
- Gutiérrez-Yurrita, P.J., Morales-Ortiz, A., Oviedo, A., Ramírez-Pérez, C. (2002). Distribution, spread, habitat characterisation and conservation of the crayfish species (Cambaridae) in Querétaro (Central México). *Freshwater Crayfish*, 13, 288-297.

- Halffter, G., Llorente-Bousquets, J., Morrone, J.J. (2008). La perspectiva biogeográfica histórica, en: Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad, Sarukhán, J., J. Soberón, G. Halffter and J. Llorente- Bousquets (Eds.). CONABIO, México, pp. 67-86.
- Hernandez-Cárdenas, R.A., Siekkinen, A., López-Ferrari, A.R., Espejo-Serna, A. (2020). Five new species of *Hechtia* (Bromeliaceae; Hechtioideae) from Guerrero México. *Systematic Botany*, 45 (3), 466-477.
- Hernandez-Cárdenas, R.A., López-Ferrari, A.R. y Espejo-Serna, A. (2019) Two new species of *Hechtia* (Bromeliaceae, Hechtioideae) from Oaxaca, México. *Phytotaxa*, 397 (4), 280-290.
- Hernández-Ruedas M.A., Gómez-Ortiz Y., Herrera-Alsina L., Pérez-Hernández C.X. (2019). La diversidad filogenética y su utilidad para la conservación de la biodiversidad, en: La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio, Moreno C.E. (Ed) Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, pp. 307-323.
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E. T., Chase, J. M., Downing, J. A., Eriksson, B. K., Filstrup, C. T., Harpole, W. S., Hodapp, D., Larsen, S., Lewandowska, A. M., Seabloom, E. W., Van de Waal, D. B., Ryabov, A. B. (2018). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55 (1), 169-184.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., Webb, C.O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26 (11), 1463–1464.
- Laffan, S.W., Lubarsky, E., Rosauer, D.F. (2010). Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*, 33, 643-647.
- León-Diez, C. (1990). Historia geológica de Baja California. Baja California desde el principio. Universidad Autónoma de Baja California.
- Li, R., Kraft, N.J.B., Yu, H., Li, H. (2015). Seed plant phylogenetic diversity and species richness in conservation planning within a global biodiversity hotspot in eastern Asia. *Conservation Biology*, 29 (6), 1552-1562.
-

- López-Ferrari, A.R. y Espejo-Serna, A. (2014). *Hechtia rubicunda* (Bromeliaceae; Hechtioideae), una nueva especie de Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*, 107, 153-164.
- May, R. M. (1990). Taxonomy as destiny. *Nature*, 347, 129-30.
- Mishler B.D., Knerr, N., González-Orozco, C.E., Thornhill, A.H., Laffan, S.W., Miller J.T. (2014). Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo- endemism in Australian *Acacia*. *Nature Communications*, 5.
- Missouri Botanical Garden (Actualizado constantemente). Tropicos.org <https://www.tropicos.org> [Acceso 2020].
- Moreno, C.E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol 1, Zaragoza, pp. 84.
- Morlon, H., Schwilk, D. W., Bryant, J. A., Marquet, P. A., Rebelo, A. G., Tauss, C., Bohannan, B. J., Green, J. L. (2011). Spatial patterns of phylogenetic diversity. *Ecology letters*, 14(2), 141–149.
- Morrone, J.J. (2019). Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista mexicana de biodiversidad*, 90.
- Morrone, J.J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G. (2017). Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa*, 4277(2), 277-279.
- Morrone, J.J. (2014). Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782 (1), 001-110.
- Morrone, J. J. (2004). La zona de transición sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena*, 28, 41–50.
- Munguía-Rosas, M.A., Ollerton, J., Parra-Tabla, V., De-Nova, J.A. (2011). Meta-analysis of flowering phenology suggest that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters*, 14, 511-521.
- Munguía-Rosas, M.A., Sosa, V.J., Ojeda, M.M., De-Nova, J.A. (2009). Specialization clines in the pollination systems of Agaves (Agavaceae) and Columnar Cacti (Cactaceae): A

- phylogenetically controlled meta-analysis. *American Journal of Botany*, 96(10), 1887-1895.
- Nieto-Samaniego, A.F., Alaniz-Álvarez, S.A., Cano, A.C. (2005). La Mesa Central de México: estratigrafía, estructura y evolución tectónica cenozoica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57 (3), 285-318.
- Ortega-Gutiérrez, F., Sedlock, R.L., Speed, R.C. (2000). Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico, en: Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento, Volumen II. Llorente-Bousquets, J., E. González-Soriano y N. Papavero, (eds), Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., pp. 3-59.
- Pech-Cárdenas, F. (2015). Análisis de la distribución geográfica y el estado de conservación de *Hechtia* Klotch (Hechtioideae: Bromeliaceae) en Megaméxico 3. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., México, pp. 126.
- Proches, S., Wilson, J.R.U., Cowling, R.M. (2006). How much evolutionary history in a 10 x 10m plot? *Proceedings of Royal Society of London B, Biological Sciences*, 273, 1143-1148.
- Pulido-Esparza, V.A., López-Ferrari, A.R., Espejo-Serna, A. (2004). Flora Bromeliológica del estado de Guerrero, México: riqueza y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75, 55-104.
- Ramírez-Morillo, I.M., Hornung-Leoni, C., González-Ledesma, M., Romero-Soler, K.J. (2020). "The Old White Lady of Kew Gardens", *Hechtia argentea* (Bromeliaceae: Hechtioideae), found her homeland in Mexico. *Taxon*, 1-10.
- Ramírez-Morillo, I.M., Carnevali, G., Pinzón, J.P., Romero-Soler, K., Raigoza, N., Hornung-Leoni, C., Duno, R., Tapia-Muñoz, J.L., Echevarría, I. (2018a). Phylogenetic relationships of *Hechtia* (Hechtioideae; Bromeliaceae). *Phytotaxa*, 376 (6), 227-253.
- Ramírez-Morillo, I.M., Romero-Soler, K., Carnevali, G., Pinzón, J.P., Raigoza, N., Hornung-Leoni, C., Duno, R., Tapia-Muñoz, J.L. (2018b). The reestablishment of *Bakerantha*, and a new genus in Hechtioideae (Bromeliaceae) in Megaméxico, *Mesoamerantha*. *Harvard Papers in Botany*, 23 (2), 301-312.

- Ramírez-Morillo, I., Carrillo-Reyes, P., Tapia-Muñoz, J.L., Cetzal-Ix, W. (2016). An addition to genus *Hechtia* (Hechtioideae; Bromeliaceae) from Jalisco, México. *Phytotaxa*, 266 (4), 261-270.
- Ramírez-Morillo, I., Hornung-Leoni, C.T., González-Ledesma, M., Treviño-Carreón, J. (2015). A new species of *Hechtia* (Bromeliaceae: Hechtioideae) from Hidalgo (México). *Phytotaxa*, 221 (2), 157-165.
- Ramírez-Morillo, I., Jiménez, C.F., Carnevali, G. & Pinzón, J.P. (2014). Three new species and growth patterns in *Hechtia* (Bromeliaceae: Hechtioideae). *Phytotaxa*, 178, 113–127.
- Ramírez-Morillo, I. y Jiménez, C.F. (2012). *Hechtia aquamarina*, a new name for *Hechtia pueblensis* I. Ramírez & Jiménez. *Phytotaxa*, 48, 33.
- Red de Herbarios Mexicanos (2021). Red de Herbarios del Noroeste de México. <http://herbanwmex.net/portal/index.php>. (Acceso 2020).
- Romero-Soler, K.J., Ramírez-Morillo, I.M., Ruiz-Sánchez, E., Hornung-Leoni, C., Carnevali, G. y Raigoza, N. (2020). Phylogenetic relationships within the Mexican genus *Bakerantha* (Hechtioideae, Bromeliaceae) based on plastid and nuclear DNA: Implications for taxonomy. *Journal of Systematics and Evolution*, 1-18.
- Rosauer, D., Laffan, S.W., Crisp, M.D., Donnellan, S.C., Cook, L. G. (2009). Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology*, 18, 4061-4072.
- Ruiz-Sanchez, E., Rodriguez-Gomez, F., Sosa, V. (2012). Refugia and geographic barriers of populations of the desert poppy, *Hunnemannia fumariifolia* (Papaveraceae). *Organisms Diversity and Evolution*, 12, 133-143.
- Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Rzedowski, J. (1991). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, 14, 3–21.

- Salinas-Gutiérrez, J.L. (2003). Índices filogenéticos para la conservación: una discusión del método. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 74(1), 21-34.
- Sandel, B. (2018). Richness-dependence of phylogenetic diversity indices. *Ecography*, 41, 837-844.
- Smith, L.B. y Till, W. (1998). Bromeliaceae, en: *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 4. Flowering Plants Monocotyledons, Kubitzki K. (Ed.) Springer, Berlin, Heidelberg, p.p. 74-99.
- Soberón, J., Jiménez, R., Golubov, J., Koleff, P. (2007). Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography*, 30, 152-160.
- Sosa V., De-Nova J.A., Vásquez-Cruz M. (2018). Evolutionary history of the flora of México: Dry forests cradles and museums of endemism. *Journal of Systematics and Evolution*, 56 (5), 523-536.
- Souza-Neto, A.C., Cianciaruso, M.V., Collevatti, R.G. (2016). Habitat shifts shaping the diversity of a biodiversity hotspot through time: insights from the phylogenetic structure of Caesalpinioideae in the Brazilian Cerrado. *Journal Biogeography*, 43, 340-350.
- Steinbauer, M.J., Schweiger, A.H., Irl, S.D.H. (2016). Biogeography, Patterns in, en: *Encyclopedia of Evolutionary Biology*, Vol.1, Kliman, R.M. (ed.). Academic Press, Oxford, pp. 221–230.
- Stevens, P.F. (Actualizado continuamente). Angiosperm Phylogeny Website. Versión 14, Julio 2017. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb> (Acceso 01 de octubre 2020).
- Trujillo-Candelaria, J.A. (1977). Posibilidades acuíferas en sedimentos continentales terciarios de la República Mexicana. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 2, 34-51.
- Udvardy, M. (1975). A classification of the Biogeographical Provinces of the World. *IUCN Occasional Paper*, 18, 48.
- UNEP. (1992). Convention on biological diversity. United Nations Environmental Program, Environmental Law and Institutions Program Activity Centre. Nairobi.

- Vane-Wright, R.I., Humphries, C.J., Williams, P.H. (1991). What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55, 235-254.
- Vásquez-Cruz, M. y Sosa, V. (2020). Assembly and origin of the flora of the Chihuahuan Desert: The case of sclerophyllus Rosaceae. *Journal of Biogeography*, 47, 445-459.
- Vásquez-Cruz, M. y Sosa, V. (2016). New insights on the origin of the woody flora of the Chihuahuan Desert: The case of *Lindleya*. *American Journal of Botany*, 103(9), 1694-1707.
- Wallace, A.R. (1876). The geographical distribution of animals, 2 vol. Harper, New York, pp. 1108.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., Kembel, S.W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24 (18), 2098-2100.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Webb, C.O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 145–155.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., Field, R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28 (4), 453-470.
- Winter M., Devictor V., Schweiger O. (2013). Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology & Evolution*, 28,199–204.
- Yu, Y., Harris, A.J., Blair, C., He, X. (2015). RASP (Reconstruction Ancestral States in Phylogenies): A tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 87, 46-49.
- Zhou, Y., Chen, S., Hu, G., Mwachala, G., Yan, X., Wang, Q. (2018). Species richness and phylogenetic diversity of seed plants across vegetation zones of Mount Kenya, East Africa. *Ecology and Evolution*, 8 (17), 8930-8939.
- Zunino, M. y A. Zullini (2003). Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica, México. pp. 366.