



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

VARIACIÓN GENÉTICA E IMPACTO DE LOS EVENTOS
GEOCLIMÁTICOS EN EL CIRIO (*Fouquieria columnaris*).

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

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

P r e s e n t a

Josué Jacob Martínez Noguez

La Paz, Baja California Sur, mayo de 2023.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12 horas del día 2 del Mes de mayo del 2023, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Variación genética e impacto de los eventos geoclimáticos en el cirio (*Fouquieria columnaris*)"

Presentada por el alumno:

Josué Jacob Martínez Noguez

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Ecología**

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

LA COMISIÓN REVISORA



Dr. Francisco Javier García de León
Director de Tesis



Dr. José Luis León de la Luz
Co-Tutor de Tesis



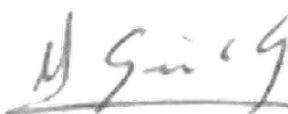
Dr. Rafael Hernández Guzmán
Co-Tutor de Tesis



Dr. Paul F. Gugger
Co-Tutor de Tesis



Dr. Vladimir Ulyantsev
Co-Tutor de Tesis



Dra. Alejandra Nieto Garibay,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

La Paz, Baja California Sur, a 10 de abril de 2023.

Los miembros del comité de tesis del estudiante JOSUÉ JACOB MARTÍNEZ NOGUEZ del Programa de Doctorado en el Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo.Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio:
iThenticate
- Filtros utilizados:
Exclusión de citas
Exclusión de bibliografía
Exclusión de coincidencias inferiores a 10 palabras
- Porcentajes de similitud:
7%
Se muestra captura de pantalla

Variación genética e impacto de los eventos geoclimáticos en el cirio (*Fouquieria columnaris*)

INFORME DE ORIGINALIDAD

7%

ÍNDICE DE SIMILITUD

FUENTES PRIMARIAS

1	cibnor.repositorioinstitucional.mx Internet	696 palabras — 2%
2	academic.oup.com Internet	305 palabras — 1%
3	tesis.repo.sld.cu Internet	52 palabras — < 1%
4	tesis.ipn.mx Internet	42 palabras — < 1%
5	"Antropización: Primer Análisis Integral", Universidad Nacional Autónoma de México, 2019 Crossref	40 palabras — < 1%

Firmas del comité



Dr. Francisco Javier García de León
Director de Tesis



Dr. José Luis León de la Luz
Co-Tutor



Dr. Rafael Hernández Guzmán
Co-Tutor



Dr. Paul F. Gugger
Co-Tutor



Dr. Vladimir Ulyantsev
Co-Tutor

Conformación de Comités

Comité Tutorial

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

Dr. José Luis León de la Luz
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
Co-Tutor de Tesis

Dr. Rafael Hernández Guzmán
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
Co-Tutor de Tesis

Dr. Paul F. Gugger
University of Maryland Center for Environmental Science
Co-Tutor de Tesis

Dr. Vladimir Ulyantsev
ITMO University
Co-Tutor de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. Francisco Javier García de León
Dr. José Luis León de la Luz
Dr. Rafael Hernández Guzmán
Dr. Paul F. Gugger
Dr. Vladimir Ulyantsev

Jurado de Examen

Dr. Francisco Javier García de León
Dr. José Luis León de la Luz
Dr. Rafael Hernández Guzmán
Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco
Dr. Gopal Murugan

Suplentes

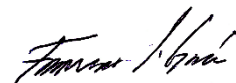
Dr. Pedro Peña Garcillán

Resumen

Para fundamentar estrategias de manejo y conservación de la biodiversidad es importante comprender la historia filogeográfica, identificar y delimitar espacialmente poblaciones genéticamente distintas y comprender su grado de conectividad, así como su capacidad para responder a eventos de cambio climático actuales y futuros. En el presente estudio se emplearon distintas aproximaciones para estimar la diversidad, la estructura genética y el impacto de escenarios climáticos históricos a lo largo de la distribución geográfica del cirio (*Fouquieria columnaris*): 1) Con una perspectiva filogeográfica y empleando espaciadores intergénicos de ADN cloroplásticos (ADNcp) se detectaron cuatro linajes, Norte peninsular, San Francisco de la Sierra, el complejo volcánico Tres Vírgenes y la localidad continental de Sierra Bacha, estos linajes divergieron por barreras vicariantes; además, la especie redujo su distribución a áreas de refugios durante el Último Máximo Glacial (UMG). 2) Mediante métodos genómicos se generaron 1,137 SNPs (polimorfismos de un solo nucleótido) neutrales en individuos de los cuatro linajes previamente detectados con ADNcp, con esta variación del ADN nuclear neutral se identificaron cuatro poblaciones, Norte, Central, Tres Vírgenes, y Sierra Bacha. Además, con esta información genética se detectaron patrones de diversidad asociados con cuellos de botella históricos para la especie y eventos de flujo génico asimétrico desde Sierra Bacha hacia la población Norte. En el área peninsular se encontró un patrón de aislamiento por distancia ($r = 0.816$). 3) Se detectaron eventos de contracción en el área de distribución del cirio durante el UMG mediante el uso de modelación de nicho al pasado y se identificaron los posibles sitios que funcionaron como refugio durante el Holoceno, donde la especie comenzaría a ocupar el área de distribución actual. En las modelaciones del presente se definió la amplitud y diferenciación del nicho entre poblaciones genéticas detectadas con la variación del ADN nuclear neutral. Estas se proyectaron al futuro, observándose una persistencia en los hábitats para Tres Vírgenes y Sierra Bacha, pero una importante reducción del hábitat para las poblaciones Norte y Central. Ninguno de estos rasgos poblacionales había sido descrito para la especie, por lo que esta información debería auxiliar a las estrategias futuras de conservación para evitar la pérdida de la biodiversidad en esta icónica especie.

Palabras clave: cirio, *Fouquieria columnaris*, SNPs, ADN cloroplástico, modelación de nicho, genética poblacional, filogeografía, Desierto de Sonora.

ORCID: 0000-0002-8322-0740



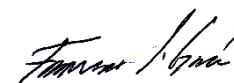
Vo. Bo.
Dr. Francisco Javier García de León
Director de Tesis

Summary

To support biodiversity management and conservation strategies, it is important to understand the phylogeographic history, identify and spatially delimit genetically distinct populations, and understand their degree of connectivity, as well as their ability to respond to current and future climate change events. In the present study, different approaches were used to estimate the diversity, the genetic structure, and the impact of historical climatic scenarios throughout the geographic distribution of the cirio (*Fouquieria columnaris*): 1) With a phylogeographic perspective and using chloroplast DNA intergenic spacers (cpDNA) four lineages were detected, the North of the peninsula, San Francisco de la Sierra, the Tres Vírgenes volcanic complex and the continental locality of Sierra Bacha. These lineages diverged by vicariant barriers; In addition, the species reduced its distribution to refuge areas during the Last Glacial Maximum (LGM). 2) Using genomic methods, 1,137 neutral SNPs (single nucleotide polymorphisms) were generated in individuals of the four lineages previously detected with cpDNA, with this variation of neutral nuclear DNA four populations were identified: North, Central, Tres Vírgenes, and Sierra Bacha. In addition, with this genetic information, patterns of diversity associated with historical bottlenecks and an asymmetric gene flow from Sierra Bacha to the North population were detected. In the peninsular area, a pattern of isolation by distance was found ($r = 0.816$). 3) Contraction events in the distribution area of the cirio during the LGM were detected using past niche modeling and the possible sites that functioned as a refuge during the Holocene were identified, where the species would begin to occupy the distribution area. current. In the modeling of the present, the amplitude and differentiation of the niche between genetic populations detected with the variation of the neutral nuclear DNA were defined. These were projected into the future, observing a persistence in the habitats for Tres Vírgenes and Sierra Bacha, but an important reduction of the habitat for the North and Central populations. None of these population traits had been described for the species, so this information should help future conservation strategies to prevent the loss of biodiversity in this iconic species.

Keywords: cirio, *Fouquieria columnaris*, SNPs, chloroplast DNA, niche modeling, population genetics, phylogeography, Sonoran Desert.

ORCID: 0000-0002-8322-0740



Vo. Bo.

Dr. Francisco Javier García de León
Director de Tesis

Dedicatoria

Dedicado a mis queridos padres a quienes siempre agradeceré su valioso ejemplo de amor y perseverancia, pero sobre todo agradezco el enseñarme que en el señor Jesucristo encontramos lo verdaderamente trascendental.

Agradecimientos

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por la beca otorgada para continuar mis estudios académicos (Beca No. 2019-000002-01NACF-06864, CVU: 631335).

Al **Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR)** por albergarme para mi formación académica.

A **“The Rufford Foundation”** por la beca de investigación otorgada (ID: 32109-1).

Al **Dr. Francisco García De León** por su valioso ejemplo de disciplina y dedicación a su trabajo. Gracias por su guía, sus enseñanzas y por la confianza depositada en mi persona para lograr culminar este trabajo. Además, agradezco su compañía y apoyo en las salidas de campo que me permitieron conocerlo fuera del ajetreo académico, una enriquecedora experiencia a su lado.

Al **Dr. José Luis León De la Luz** gracias por su dirección académica y brindarme su valiosa perspectiva como botánico para interpretar los resultados de mi trabajo. Agradezco además su valiosa amistad y los tiempos de esparcimiento que pasé junto con usted (las caminatas, las múltiples charlas, sus historias, los libros prestados y las salidas de campo que tuvimos), sin duda le considero mi familia aquí en La Paz.

Al **Dr. Paul Gugger** por su asesoría y recomendaciones para realizar el ensamblaje *de novo* para mi especie.

Al **Dr. Rafael Hernández Guzmán** por recibirme con amabilidad y hospitalidad en mi estancia en Morelia y por mantenerse siempre dispuesto a apoyarme; gracias por toda su paciencia y por todo lo aprendido.

A **Biol. Víctor Sánchez Sotomayor**, director del Área de Protección de Flora y Fauna Silvestre Valle de los Cirios, por su apoyo para aplicar a fuentes de financiamiento.

A **Rosalía Avalos** por su apoyo en las múltiples visitas a campo que tuvieron la intención de ingresar a la isla Ángel de la Guarda.

Al personal de la Dirección de Estudios de Posgrado y formación de Recursos Humanos del CIBNOR: **Dra. Alejandra Nieto Garibay, Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro, Lic. Osvelia Ibarra Morales, Lic. Leticia González Rubio, Lic. Raquel Herrera, Tania Verónica Nuñez Valdez y Ing. Horacio Sandoval Gómez** por todo su apoyo y disposición en todo momento.

Al personal de la biblioteca “DR. Daniel Lluch Belda”: **Lic. Ana María Talamantes Cota, Lic. María Esther Ojeda Castro y Susana Luna García.**

A **Don Oscar Castañeda** y su familia por su amistad, hospitalidad y disposición durante su participación como guía en el complejo volcánico de las Tres Vírgenes.

Al **Dr. Alejandro Varela Romo, Dr. Alexandre Gutiérrez Barragán**, por su apoyo y compañía en las visitas a Sonora para realizar las recolectas de la localidad de Sierra Bacha.

Al **Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco, M. en C. Fernanda Jacqueline Manríquez Gómez** y la **M. en C. Anayeli Márquez Márquez** por todo el apoyo brindado en las salidas de campo que nos tocó compartir a lo largo de la península.

A la **Dra. Verónica Mendoza Portillo**, por brindarme su apoyo para evaluar la calidad de la secuenciación y apoyarme para ejecutar los filtros de neutralidad en mis SNPs, además de su disponibilidad y pronta respuesta ante cualquier duda que me surgiera.

Al **Dr. Robert Webb** por compartir la base de datos de presencia y ausencia de la distribución geográfica del cirio.

Al personal del herbario Annetta Mary Carter: **Dr. Reymundo Domínguez Cadena** y el **Dr. Alfonso Medel Narváez**, por su asesoría en diversos tópicos en plantas.

Al **Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez** por siempre recibirme con amabilidad y disposición al solicitarle sus recomendaciones y sugerencias en tópicos variados.

A todos los compañeros del Laboratorio de Genética para la Conservación (GENCON) con los que me tocó compartir: **Biol. Ángel Antonio Arroyo Aguilera, Biol. José Luis Olivas Hernández, M. en C. Georgina Morales Flores, M. en C. Karen García López, M. en C. Adonají Orozco Ruíz, M. en C. Víctor Manuel Arano Sierra, Dra. Laura Carreón Palau, Dra. Carolina Galván Tirado y Dra. Carina Gutiérrez Flores.**

A mis compañeros del doctorado, **Dr. Juan Alfredo López Ramírez, Dr. Carlos Alonso Godínez Pérez y Dra. Angelica Colín Martínez** por el agradable tiempo de esparcimiento, recreación y compañerismo que compartimos y por siempre brindar palabras de ánimo.

A mi amada esposa **Michelle Olivas Bandala** por brindarme en todo momento de su apoyo, cariño y oraciones.

Contenido

Resumen.....	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	vi
Lista de figuras	x
Lista de tablas	xii
Abreviaturas	xiii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1 Marcadores genéticos en plantas	4
2.3 Región de estudio	6
2.5 Filogeografía del noroeste mexicano en plantas	9
2.2 Unidades de conservación.....	11
2.6 Incongruencias citonucleares	12
2.7 Modelos de distribución de especies	13
2.8 Modelos de circulación global	14
2.9 Especie de estudio	16
2.9 Estudios genéticos en <i>Fouquieria columnaris</i>	19
3. JUSTIFICACIÓN	22
3.1 Importancia científica	22
3.2 Importancia con fines de conservación.....	22
4. HIPÓTESIS	24
5. OBJETIVOS	25
5.1 Objetivo General.....	25
5.2 Objetivos particulares.....	25
6. MATERIAL Y MÉTODOS.....	26
6.1 Filogeografía de <i>Fouquieria columnaris</i>	26
6.1.1 Descripción del muestreo	26
6.1.2 Extracción de ADN, selección y amplificación de secuencias de ADNcp	28
6.1.3 Detección de barreras y tiempos de divergencia	29
6.1.4 Historia demográfica.....	30

6.2 Análisis genético poblacional basado en SNPs neutrales para <i>Fouquieria columnaris</i>	32
6.2.1 Diseño del muestreo	32
6.2.2 Construcción de librerías, llamado y filtrado de polimorfismos de un solo nucleótido	32
6.2.3 Filtrado de loci atípicos o presuntamente adaptativos.	34
6.2.4 Diversidad genética a partir de loci neutrales	35
6.2.5 Análisis de agrupamiento	35
6.2.6 Patrones espaciales de estructura	36
6.2.7 Clasificación jerárquica de la diversidad genética	37
6.2.8 Conectividad genética.....	37
6.3 Congruencia entre matrices de distancias genéticas	38
6.4 Modelado de nicho ecológico actual y al pasado de <i>Fouquieria columnaris</i>	39
6.4.1 Registros de presencia-ausencia.....	39
6.4.2 Variables predictivas y modelos de circulación global	39
6.4.3 Modelación de la distribución potencial actual y proyecciones al pasado	40
6.5 Modelado de nicho ecológico actual y futuro de las poblaciones genéticas de <i>Fouquieria columnaris</i>	41
6.5.1 Registros de presencia-ausencia poblacional	41
6.5.2 Variables predictivas y modelos de circulación global	42
6.5.3 Modelación de la distribución potencial actual y futuro a nivel de poblaciones genéticas	42
6.5.4 Amplitud y similitud de nicho	42
7. RESULTADOS.....	44
7.1 Filogeografía de <i>Fouquieria columnaris</i>	44
7.1.1 Detección de barreras y tiempos de divergencia	44
7.1.2 Reconstrucción de la historia demográfica a partir del ADNcp.....	48
7.2 Análisis genético poblacional basado en SNPs neutrales para <i>Fouquieria columnaris</i>	50
7.2.1 Llamado, filtrado de polimorfismo de un solo nucleótido y de loci atípicos.....	50
7.2.2 Diversidad genética a partir de loci neutrales	52
7.2.3 Análisis de agrupamiento	53
7.2.4 Patrones espaciales de estructura y conectividad de las poblaciones	57
7.2.5 Clasificación jerárquica de la diversidad genética	58
7.2.6 Conectividad genética.....	59
7.3 Congruencia entre matrices de distancias genéticas	60
7.4 Modelado de nicho ecológico actual y al pasado de <i>Fouquieria columnaris</i>	61

7.4.1 Registros de presencia-ausencia.....	61
7.4.2 Variables predictivas y modelos de circulación global	61
7.4.3 Modelación de la distribución potencial actual y proyecciones al pasado	61
7.5 Modelación de la distribución potencial actual y proyecciones al futuro de las poblaciones delimitadas de <i>Fouquieria columnaris</i>	62
7.5.1 Registro de presencia-ausencia poblacional	62
7.5.2 Variables predictivas y modelos de circulación global	63
7.5.3 Modelos de distribución potencial actual y futuro a nivel poblacional	64
7.5.4 Amplitud y similitud de nicho	69
8. DISCUSIÓN	71
8.1 Filogeografía de <i>Fouquieria columnaris</i>	71
8.2 Genética poblacional de <i>Fouquieria columnaris</i> en base a loci neutrales	74
8.3 Análisis de congruencia entre matrices.....	79
8.4 Modelación de nicho y cambio climático	80
8.5 Implicaciones para el manejo	84
9. CONCLUSIONES	86
10. LITERATURA CITADA.....	87
11. ANEXOS.....	103
Anexo A. Coordenadas de los sitios de colecta utilizados.	103
Anexo B. Distribuciones previas de parámetros demográficos históricos, y los parámetros empleados para la simulación demográfica por ABC para probar las hipótesis de refugios glaciales e interglaciales en <i>Fouquieria columnaris</i>	104
Anexo C. Optimización de ensamblaje <i>de novo</i> en STACKS. Combinaciones de los parámetros principales usando la función <i>denovo_map.pl</i> en STACKS.....	105
Anexo D. Estimaciones de la distribución <i>a posteriori</i> de los modelos demográficos históricos revelado por el análisis ABC para el escenario de Hipótesis del Refugio Glacial para los cuatro linajes de <i>Fouquieria columnaris</i>	107
Anexo E. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para tres estadísticos resumen entre localidades.	108
Anexo F. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para tres estadísticos resumen entre cuatro poblaciones genéticas.	109
Anexo G. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para la riqueza alélica enrarecida por pares (A_r) utilizando 1,137 SNPs neutrales en siete localidades de <i>Fouquieria columnaris</i>	110
Anexo H. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para el coeficiente de consanguinidad (F_{IS}) por pares utilizando 1,137 SNPs neutrales en siete localidades de <i>Fouquieria columnaris</i>	111

Anexo I. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para la heterocigosidad observada por pares (H_o) usando 1,137 SNPs neutrales en siete localidades de <i>Fouquieria columnaris</i> .	112
Anexo J. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para la riqueza alélica enrarecida por pares (A_r) utilizando 1,137 SNPs neutrales en cuatro poblaciones de <i>Fouquieria columnaris</i> .	113
Anexo K. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para el coeficiente de consanguinidad (F_{IS}) por pares utilizando 1,137 SNPs neutrales en cuatro poblaciones de <i>Fouquieria columnaris</i> .	114
Anexo L. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para la heterocigosidad observada por pares (H_o) usando 1,137 SNPs neutrales en cuatro poblaciones del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>).	115
Anexo M. Análisis de parentesco para los 55 individuos del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>), visualizados a través de un mapa de calor basado en 1,137 SNPs neutrales..	116
Anexo N. Red de NeighborNet de las cuatro poblaciones identificadas por los análisis de conglomerados..	117
Anexo O. Comparaciones pareadas de la migración relativa poblacional estimada por divMigrate..	118
Anexo P. Valor promedio de las seis variables bioclimáticas empleadas para la modelación de nicho ecológico de las cuatro poblaciones de <i>Fouquieria columnaris</i> .	119
Anexo Q.- Artículo aceptado.- Phylogeography and genetic structure of an iconic tree of the Sonoran Desert, the Cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>), based on chloroplast DNA.....	120
Anexo R.- Artículo aceptado.- Using genome-wide diversity and population structure to define management units in the cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>), an emblematic tree of the Sonoran Desert.	134

Lista de figuras

Figura 1. Esquema de los principios metodológicos y flujo de trabajo para la formación de librerías y secuenciación por ddRADseq.....	6
Figura 2. Representación esquemática generalizada de los procesos geológicos y climáticos más representativos en la PBC y el Noroeste mexicano.	9
Figura 3. Paisaje de cirios en distintas áreas de su distribución..	17
Figura 4. Distribución del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>) y su asociación con las áreas naturales protegidas de la región..	18
Figura 5. Red de haplotipos reconstruida a partir de Máxima Verosimilitud de los espaciadores intergénicos de cloroplasto psbJ-petA y ndhF-rpl32 del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>)... ..	21
Figura 6. Sitios de recolecta del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>). Los puntos negros representan las ubicaciones muestreadas.....	27
Figura 7. Escenarios demográficos para probar la Hipótesis de Refugio Glacial (HRG) y la Hipótesis de Refugio Interglaciario (HRI) simulados en Approximate Bayesian Computation..	31
Figura 8. Resultado del programa BARRIER 2.2... ..	45
Figura 9. Tiempos de divergencia expresados en millones de años para el cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>), basado en el fragmento concatenado de los espaciadores intergénicos psbJ-petA y ndhF-rpl32.	47
Figura 10. Gráfico de coalescencia bayesiana de Skyline en millones de años (Ma). Se muestra la variación del tamaño efectivo poblacional para el cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>) a lo largo del tiempo.....	48
Figura 11. Gráfico de coalescencia bayesiana de Skyline en millones de años (Ma). Variación del tamaño efectivo poblacional con base a los cuatro linajes del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>) a lo largo del tiempo..	49
Figura 12. Gráfico de dispersión para la identificación de agrupaciones (K) propuestas por el paquete Adegenet con base al Criterio de Información Bayesiana (BIC).	54
Figura 13. Estructura de la población del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>) con base al Análisis Discriminante de Componentes Principales de las siete localidades muestreadas.....	54
Figura 14. Número de poblaciones detectadas utilizando el método de Evanno en el análisis de STRUCTURE.....	55
Figura 15. Estructura de la población del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>) con base a la aproximación bayesiana del programa STRUCTURE.....	56
Figura 16. Mapa de calor de las distancias genéticas de <i>D</i> de Jost y el agrupamiento jerárquico para las 7 localidades.....	57
Figura 17. Gráfico de correlación de la prueba de Mantel entre la <i>D</i> de Jost y las distancias geográficas euclidianas.....	58
Figura 18. A) Estimación de la superficie de migración efectiva (EEMS) de <i>Fouquieria columnaris</i>	60

Figura 19. Probabilidad de presencia y cambios en la idoneidad del hábitat para <i>Fouquieria columnaris</i> bajo los escenarios del Último Máximo Glacial (UMG) y Holoceno medio de los modelos de circulación global CCSM4 y MIROC-ESM.	62
Figura 20. Sitios de presencia y ausencia del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>).	63
Figura 21. Comparación del rendimiento de los modelos de distribución potencial actual con base a seis algoritmos, utilizando los estadísticos de rendimiento de área bajo la curva (AUC) y los valores de True Skill Statistic (TSS).	64
Figura 22. Mapa de calor que muestra la contribución porcentual de las seis variables bioclimáticas no correlacionadas en las 10 repeticiones de los algoritmos de modelación empleados para las cuatro poblaciones.	66
Figura 23. Cambios del hábitat climático para las cuatro poblaciones genéticas (Central, Norte y TV = población de Tres Vírgenes y SB = población de Sierra Bacha) de <i>Fouquieria columnaris</i> al presente y bajo los escenarios de cambio climático futuro para la proyección optimista MESSAGE-GLOBIOM (SSP245) y el escenario catastrófico REMIND-MAgPIE (SSP585)..	68
Figura 24. Amplitud de nicho climático de las cuatro poblaciones del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>) en un espacio climático multivariable.	69

Lista de tablas

Tabla 1. Pruebas de los escenarios hipotéticos para el cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>) bajo el enfoque de simulación ABC..	50
Tabla 2. SNPs retenidos por cada método de filtrado.	52
Tabla 3. Estadísticos de diversidad genética con base a 1,137 SNPs neutrales de 7 localidades distintas del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>)..	53
Tabla 4. Valores pareados de similitud de nicho para los índices de <i>D</i> de Schoener y la <i>I</i> de Hellinger para las cuatro poblaciones del cirio (<i>Fouquieria columnaris</i>)..	70

Abreviaturas

ACP Análisis de Componentes Principales

ADCP Análisis Discriminante de Componentes Principales

ADN Ácido Desoxirribonucleico

ADNcp Ácido Desoxirribonucleico del cloroplasto

AFLPs Polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados (Amplified Fragment Length Polymorphism)

AUC Área bajo la curva (Area Under the Curve)

BIC Criterio de Información Bayesiano (Bayesian Information Criterion)

CADM Congruencia entre matrices de distancia (Congruence Among Distance Matrices)

CMCC (Centro Euromediterráneo sobre el Cambio Climático (Euro-Mediterranean Centre on Climate Change)

EEMS Estimación de Superficies de Migración Efectiva (Estimation of Effective Migration Surfaces)

GBS Genotipado por secuenciación (Genotyping by Sequencing)

HRG Hipótesis del refugio glacial

HRI Hipótesis del refugio Interglacial

IUCN Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (International Union for Conservation of Nature)

Ma Millones de años

MCMC Cadena de Markov Monte Carlo

MIROC Modelo para la Investigación Interdisciplinaria del Clima (Model for Interdisciplinary Research on Climate)

PBC Península de Baja California

RADseq Secuenciación de ADN asociada al sitio de restricción (Restriction site associated DNA Sequencing)

SH Valor de Shapley

SNPs Polimorfismos de un solo nucleótido (Single Nucleotide Polymorphisms)

SSP Trayectorias Socioeconómicas Compartidas (Shared Socioeconomic Pathways)

TSS Estadística de habilidad verdadera (True Skill Statistic)

UC Unidad de Conservación

UES Unidades Evolutivamente Significativas (Evolutionarily Significant Units)

UM Unidad de Manejo

UMG Último Máximo Glacial

1. INTRODUCCIÓN

El cirio (*Fouquieria columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curran) es una de las once especies de la familia Fouquieriaceae y es reconocida por ser un árbol longevo de gran altura (Henrickson, 1972; Humphrey y Marx, 1980) y una de las plantas endémicas más emblemáticas del Desierto Sonorense. Es una especie con una distribución peculiar, la cual se puede encontrar casi continuamente a través del desierto central de la Península de Baja California (PBC), pero también en localidades aisladas como son en la Sierra de San Francisco y el complejo volcánico Tres Vírgenes en Baja California Sur; además, en el continente puede encontrarse en las montañas al Sur de Puerto Libertad en Sonora, conocidas como Sierra Bacha y finalmente se han reportado algunos individuos en ambientes insulares en la Isla Ángel de la Guarda en el Golfo de California (Humphrey, 1981; Webb *et al.*, 2014). Esto ha llevado a reconocer al cirio como una planta con una historia evolutiva compleja, producto de acontecimientos geológicos y climáticos que han repercutido en aislamientos poblacionales reiterados para la especie (Schultheis y Baldwin, 1999).

Existen pocos antecedentes sobre estudios de genética poblacional en esta especie. Como parte de nuestra contribución al conocimiento de la diversidad genética, usamos secuencias intergénicas de ADN de cloroplastos (ADNcp), con las que se descubrieron cuatro linajes evolutivos que son adjudicados a la distribución fragmentada que tiene la especie, probablemente asociada a los eventos vicariantes históricos, como lo son la apertura del Golfo de California que permitió una profunda divergencia entre el linaje continental con los peninsulares y además el presunto canal medio transpeninsular que fragmentó los linajes en Norteños y Sureños (Martínez-Noguez, 2017). En otro estudio para entender la diversidad genética de la localidad de Sierra Bacha, se usaron marcadores AFLPs nucleares, los autores observaron una alta homogeneidad genética para esta localidad (Gutiérrez-Ruacho *et al.*, 2018); lo que supone un aislamiento por efecto de la barrera vicariante marítima. Sin embargo, hasta la presente investigación, no se habían evaluado las barreras regionales que permitan estimar tiempos de divergencia con base a dataciones geológicas recientes, ni se había valorado el efecto de otras barreras vicariantes como el vulcanismo del complejo Tres Vírgenes, ni colocado a la especie ante un contexto de cambio climático como lo fue el evento del Último Máximo Glacial

(UMG) y el Holoceno.

Es importante señalar que la estructura genética no solo depende de barreras geológicas o climáticas, sino que hay factores adicionales que influyen en los patrones de la diversidad en plantas, como la longevidad, el tipo de reproducción y el grado de conectividad genética mediada por la dispersión tanto del polen, como de la semilla (Duminil *et al.*, 2007; Wessinger, 2021). El uso de enfoques moleculares basados en secuenciación de última generación han permitido en corto tiempo develar eventos relacionados a las historias de vida de las especies, como son los eventos de dispersión y conectividad poblacional (Nazareno *et al.*, 2019). En el caso del cirio la dispersión se realiza por anemocoria, con visitantes de floración que incluyen abejas, artrópodos y colibríes (Humphrey y Werner, 1964; Nabhan *et al.*, 2000), aunque no se ha evaluado si estos organismos participan realmente como polinizadores. Por lo que la herramienta molecular podría ayudar a comprender estos procesos de dispersión en la especie.

Desde el panorama de la conservación, el cirio es una especie icónica por la que existe un amplio interés para su preservación, donde casi toda la distribución peninsular se encuentra asociada a áreas naturales protegidas mexicanas como el Área de Protección de Flora y Fauna Valle de los Cirios, la Reserva de la Biosfera El Vizcaíno, el Área Protegida del Complejo Islas del Golfo de California y la Reserva de la Biosfera Bahía de Los Ángeles, Canales Ballenas y Salsipuedes, todos protegidos por la ley federal mexicana. Únicamente la localidad de Sierra Bacha, en Sonora, se encuentra sin definirse como área protegida, pero ha sido propuesta como Región Terrestre Prioritaria para la conservación (Arriaga *et al.*, 2000). Esta especie está incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), que incluye especies que no están necesariamente amenazadas de extinción, pero que podrían llegar a estarlo a menos que se controle estrictamente su comercio. También se le reconoce como una especie bajo el estatus de vulnerable en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Sin embargo, hay poca información para evaluar y sustentar el estado de su conservación, pero datos recientes indican que la especie se encuentra bajo un efecto de disminución demográfica poblacional (Bullock *et al.*, 2005).

El interés por proteger las especies y mejorar la gestión de las áreas protegidas hace imprescindible promover acciones para comprender los cambios y desafíos que enfrentan las poblaciones de vida silvestre, para lo cual el enfoque genético proporciona un conjunto de herramientas y metodologías que permiten conocer sistemas biológicos complejos, que pueden ayudar al manejo y monitoreo de especies en riesgo de extinción y de los hábitats donde se les encuentra (Hohenlohe *et al.*, 2021). De acuerdo con estos principios, este estudio utilizó tres enfoques para evaluar la diversidad y la estructura genética del cirio, así como su respuesta ante escenarios climáticos históricos en el área conocida de su distribución geográfica: 1) Enfoque filogeográfico. Bajo esta perspectiva se emplearon secuencias del ADNcp, con ellas se detectaron cuatro linajes distintos delimitados por barreras vicariantes regionales, con estos datos y algoritmos especializados se pudo estimar tiempos de divergencia y la respuesta demográfica de los linajes a eventos de cambio climático histórico. 2) Se siguió el enfoque sobre la variación genómica neutral. Mediante una inspección reducida del genoma se planteó reconocer la diversidad y estructura de la especie que permitiera develar eventos como cuellos de botella históricos, endogamia y conectividad. 3) Finalmente se usó la modelación de nicho para evaluar la respuesta histórica de la especie ante los eventos pasados de cambio climático y se evaluó el impacto del cambio climático futuro sobre las poblaciones genéticamente diferenciadas.

La información que se reporta acerca de las poblaciones y linajes filogeográficos del cirio permitirán contribuir y fundamentar estrategias para el manejo y preservación de la diversidad de la especie en la vida silvestre.

2. ANTECEDENTES

2.1 Marcadores genéticos en plantas

Los genomas de las plantas, así como en todos los organismos eucariontes, se constituyen por un genoma nuclear, además de poseer orgánulos como resultado de la endosimbiosis (Archibald, 2015). En el caso de las plantas pueden encontrarse tanto los genomas de los plástidos y mitocondrias (Greiner *et al.*, 2011). Con base al desarrollo tecnológico se comenzaron a estudiar distintos genomas para estimar niveles de diversidad genética de las especies, la cual se define como una medida cuantitativa de la variabilidad de la molécula del ácido desoxirribonucleico (ADN), ya sea de origen nuclear o citoplasmático, cuyo polimorfismo refleja un equilibrio entre las ganancias y pérdidas de la composición de la molécula, debido a fuerzas que las hacen variar como eventos mutacionales, deriva génica, flujo genético, migración y eventos de selección natural (Hedrick, 2011).

En la mayoría de las angiospermas se hereda el ADNcp a través del linaje materno, con una baja tasa de mutación, y que muy rara vez está sujeta a recombinación (Greiner *et al.*, 2014). El genoma del cloroplasto ha sido reconocido durante mucho tiempo como el principal informante de los procesos evolutivos en las plantas, empleando principalmente las regiones del genoma conocidas como espaciadores intergénicos; participado como importantes regiones variables entre los linajes de angiospermas (Shaw *et al.*, 2014). Las estimaciones de diversidad genética basadas en secuencias de ADNcp se han empleado para proporcionar inferencias sobre los eventos históricos evolutivos de las especies de plantas, incluidas posibles rutas de recolonización, eventos de diversificación y flujo de genes (Guo *et al.*, 2018; Klimova *et al.*, 2021), valorando las relaciones que existen entre los fenómenos biológicos y geográficos (Huang *et al.*, 2004; Su *et al.*, 2011). Además, se han empleado exitosamente para inferir relaciones en distintos niveles taxonómicos, desde las relaciones a nivel profundo (Borsch *et al.*, 2003), a niveles taxonómicos intermedios de órdenes y familias, hasta relaciones entre especies y a nivel poblacional (Garrick *et al.*, 2009; Aguirre-Liguori *et al.*, 2014; McCarthy y Mason-Gamer, 2016; De-Nova *et al.*, 2018).

Las mejoras recientes en la precisión y velocidad de la secuenciación de última generación, así como la disminución de los costos y los avances en las herramientas bioinformáticas que acompañan este desarrollo, brindan la oportunidad de generar recursos genéticos de forma eficiente en organismos no modelo (Helyar *et al.*, 2011). La secuenciación de última generación hace posible descubrir y genotipificar simultáneamente miles de polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs, por las siglas en inglés). Los SNPs son variaciones en una sola base nitrogenada, los cuales se encuentran en varias secciones del genoma, tanto regiones codificantes, como no codificantes y son empleados principalmente como marcadores bialélicos; y si están en regiones no codificantes estarán sujetos a una evolución neutral, mientras que si están en regiones codificantes estarán regulados por procesos de adaptación (Poland y Rife, 2012).

En la actualidad para obtener este tipo de marcadores se ocupan estrategias de muestreo reducido del genoma, el más popular de estos utiliza enzimas de restricción para reducir la complejidad del genoma y secuenciar un conjunto de loci ortólogos entre individuos (Baird *et al.*, 2008). Este enfoque se le conoce como RADseq (*Restriction site associated DNA Sequencing*) y se ha popularizado por las ventajas que otorga, como el que no requiere de un genoma de referencia, aunque es mejor tener uno (Paris *et al.*, 2017) y presentar un bajo costo al generar las librerías (Bayona-Vásquez *et al.*, 2019). La construcción de librerías consiste principalmente en el uso de enzimas de restricción que fragmentan el ADN genómico; para la secuenciación, los fragmentos pueden ser de dos tipos, lecturas simples o lecturas pareadas, esto se define por medio de los adaptadores empleados y el tipo de lectura que dará el secuenciador bajo una talla específica (Fig. 1, Davey y Blaxter, 2010). A partir de este enfoque se han desarrollado muchas variantes que incluyen el genotipado por secuenciación (Genotyping by Sequencing, GBS por su siglas en inglés) (Elshire *et al.*, 2011), GBS de 2 enzimas (Poland y Rife, 2012), ddRADseq de doble digestión (Peterson *et al.*, 2012), y la variante utilizada en este trabajo que se nombra como 3dRADseq (Bayona-Vásquez *et al.*, 2019). Este último consiste en emplear dos enzimas de restricción fundamentalmente como el *ddRAD*, pero añade una tercera enzima de restricción para separar los dímeros formados por el adaptador fosforilado, lo que aumenta la eficacia de la unión del adaptador a la muestra de ADN (Bayona-Vásquez *et al.*, 2019). Además de añadirse adaptadores, una ventaja de estos métodos es que se pueden conjuntar muchos individuos para

una misma secuenciación, con la condición de que se agreguen los llamados *Barcode* individuales, permitiendo reducir costos en la secuenciación de última generación (Fig. 1).

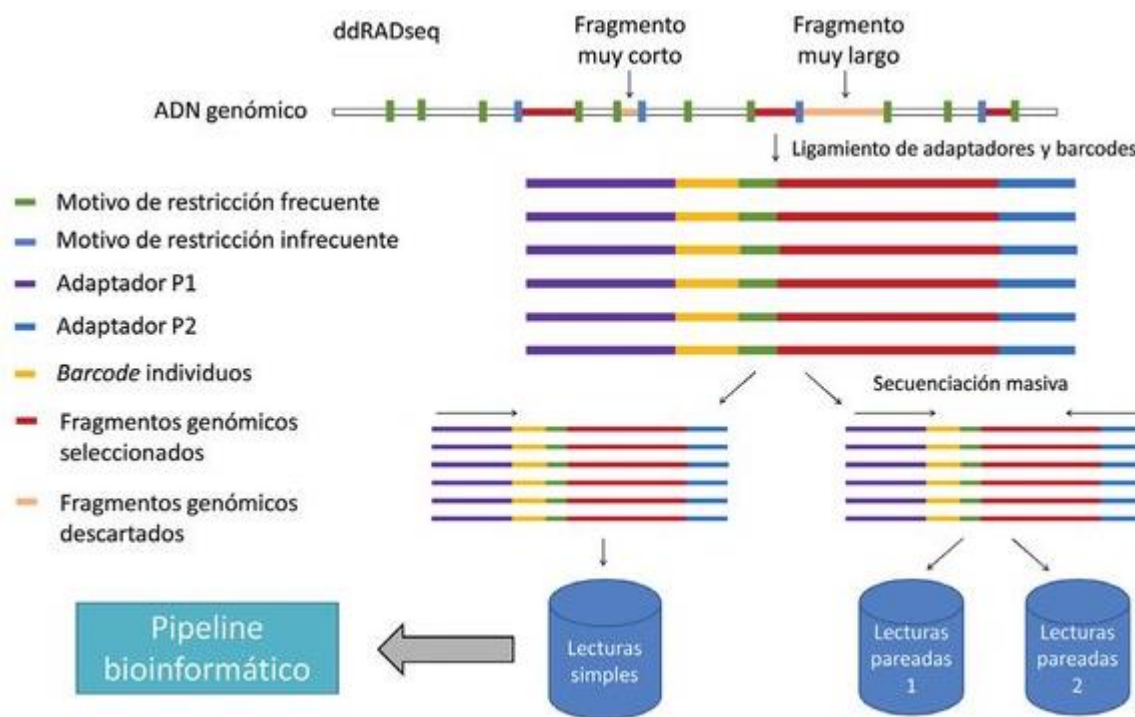


Figura 1. Esquema de los principios metodológicos y flujo de trabajo para la formación de librerías y secuenciación por ddRADseq (Modificado de López de Heredia, 2016).

2.3 Región de estudio

El presente trabajo se basa puntualmente en la región de distribución de la especie *Fouquieria columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curran, Fouquieriaceae, cuya área actual de distribución ocupa la parte central de la península de Baja California; biogeográficamente, el territorio correspondiente se encuentra dentro de la provincia florística del Desierto Sonorense (Shreve y Wiggins, 1964) y sus particularidades geográficas y climáticas se describen a continuación (Fig. 2).

El Noroeste mexicano se encuentra principalmente representado por la formación del Golfo de California. Este evento se inició durante el Neógeno (hace 23-2.6 Ma) con la intersección de la placa dorsal Pacífico y la placa Farallón con la trinchera de Norteamérica, lo que provocó la subducción de la placa de Farallón, dejando una cinta de la placa norteamericana acoplada con la del Pacífico, provocando desde entonces un ensamble y arrastre hacia el Noroeste (Ferrari *et al.*,

2005). La incursión marina que dio lugar al proto-Golfo y posteriormente al Golfo de California, que se dio en sentido Sur a Norte, con estimaciones en base a registros de depósitos marinos de una formación gradual que va entre los 8.9 - 8.2 Ma en la zona sur peninsular y para la región central entre los ~ 8 - 7 Ma y en la región norte entre los ~6.5 - 6.3 Ma y un establecimiento de lo que hoy identificamos como la Península de Baja California (PBC) hace 5.4 - 5.1 Ma (Oskin y Stock, 2003; Miranda, 2019).

La formación de las islas que encontramos dentro del Golfo de California han sido causadas por efectos más recientes, por ejemplo, la formación del estrecho canal de Ballenas y de Salsipuedes que conforma una profunda falla de deslizamiento que separa a Ángel de la Guarda de Baja California probablemente ocurrió hace ~3.3 – 2 Ma (Nagy y Stock, 2000). En cambio, la Isla Tiburón de la costa de Sonora probablemente ha presentado aislamientos temporales y eventos de conectividad con el macizo continental en periodos transitorios, especialmente ante eventos de cambio climático que pudieron hacer fluctuar los niveles del mar (Lambeck y Chappell, 2001).

Además, en la región peninsular se han descrito escenarios que conjuntan interacciones físicas, donde se experimentó la transgresión marina en distintas latitudes. Uno es el canal medio transpeninsular en la región de San Ignacio y en Agua Armada durante el Pleistoceno medio (1.6- 3 Ma) (Helenes y Carreño, 1999; Dolby *et al.*, 2015). Es importante resaltar que existen observaciones en terrazas marinas pleistocénicas en la región del desierto El Vizcaíno (Ortlieb, 1978) y la detección de discontinuidades genéticas entre diversas especies nativas que ocurren tanto en el norte como en sur peninsular (Lindell *et al.*, 2006; Riddle y Hafner, 2006), las cuales han apoyado la hipótesis de la existencia de un canal medio transpeninsular. Sin embargo, no hay una clara evidencia geológica que permita constatar una invasión marina que dividiera eficazmente en su totalidad estas regiones, ya sea porque los sedimentos marinos terminaron por erosionarse, no se han encontrado todavía, o porque la vía marítima no fue un evento real (Dolby *et al.*, 2015). Otro evento que pudo existir es una canal marítimo en la región del istmo de La Paz, que pudo cerrarse hace 3 Ma, que parece haber participado en la diversificación de taxones terrestres entre el norte y sur de esta área geográfica (Munguía-Vega, 2011; Dolby *et al.*, 2015).

Los registros paleoclimáticos del Desierto Sonorense, por otro lado, han sido reconstruidos a partir de granos de polen, diatomeas, química e isótopos de sedimentos y madrigueras de ratas del género *Neotoma* (Metcalf, 2006). El clima de las zonas áridas del noroeste mexicano ha sido afectado por las oscilaciones de la circulación general de la atmósfera debido a importantes variables climáticas, incluidas las precipitaciones y las temperaturas bajo cero durante el UMG (Van Devender *et al.*, 1994; Holmgren *et al.*, 2011). Se ha demostrado que la oscilación climática llevó a la vegetación a pasar de periodos glaciares compuestos por *Juniperus*, *Pinus* y *Quercus*, a una vegetación xerófila en el periodo interglacial, tal y como lo que se encuentra hoy en día (Van Devender, 1987). Este último periodo de transición climática que ha experimentado la región tuvo lugar hace 20,000 años durante el Último Periodo Glaciar denominado Wisconsin que duró hasta principios del Holoceno hace 10,000 años (Peñalba y Van Devender, 1998; Sankey *et al.*, 2001; Holmgren *et al.*, 2011).

El clima de la península en la actualidad muestra una composición y estacionalidad estructurada en gradiente, donde el aumento de la precipitación invernal disminuye de Norte-Sur, debido al debilitamiento de los vientos del Oeste y en un gradiente de humedad que se manifiesta de Oeste-Este (Jáuregui Ostos y Cruz Navarro, 1980; Holmgren *et al.*, 2011). El Sur de la península, por su parte, tiene su mayor pico de precipitaciones durante el verano tardío, especialmente durante el mes de septiembre, influenciado principalmente por el cambio en la circulación atmosférica y temporadas de huracanes (Holmgren *et al.*, 2011).

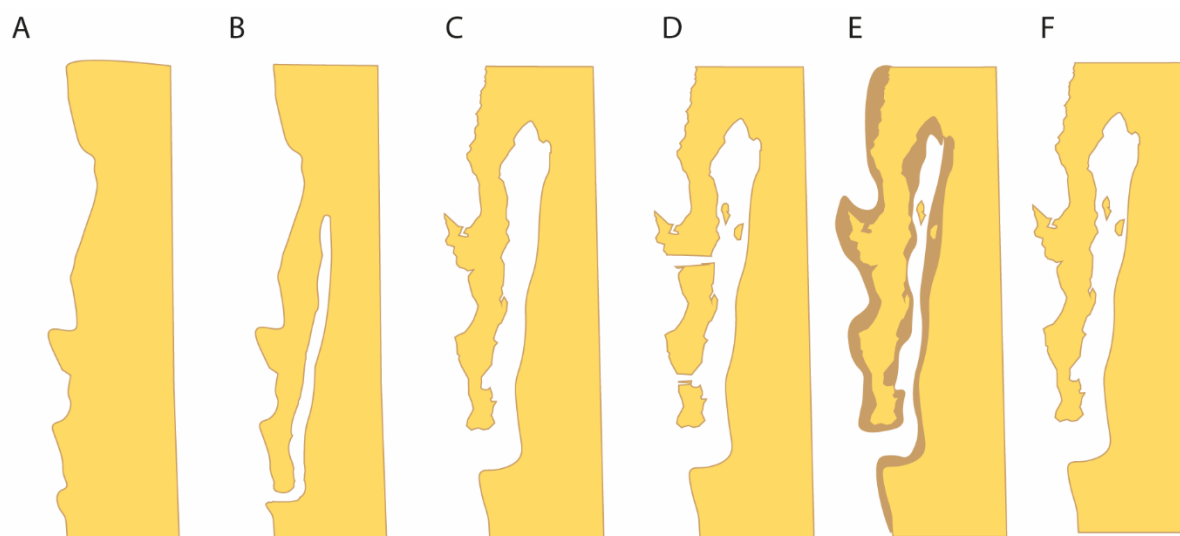


Figura 2. Representación esquemática generalizada de los procesos geológicos y climáticos más representativos en la PBC y el Noroeste mexicano. A) La península formaba parte del macizo continental hace >9 Ma, B y C) Formación del Golfo de California en dirección Sur a Norte ~8.9-5.1 Ma, D) Formación de las vías marítimas transpeninsulares e inicio de la formación de algunas islas del Golfo de California ~1-3 Ma, E) Nivel bajo del mar, asociado a glaciaciones hace ~100 mil años y F) Escenario actual de la península. Modificado de Dolby et al., (2016) y (Riddle *et al.*, 2000)

2.5 Filogeografía del noroeste mexicano en plantas

La composición florística y la vegetación del estado, tal como se conoce actualmente, ha sido modelada por eventos geológicos y climáticos históricos, así como por procesos biológicos que operan a diferentes escalas espacio-temporales, lo que sin duda ha dejado señales en los genomas de las plantas. La vicarianza como causante de la diversificación de especies debido a eventos históricos, es una hipótesis biogeográfica que ha permitido explicar la diversificación de la flora y fauna (Avice, 2000). En particular, en el noroeste mexicano los cambios debidos a eventos geológicos y variaciones climáticas han impactado la historia evolutiva de la flora de la PBC, dejando señales que pueden identificarse como discontinuidades genéticas o rupturas filogeográficas (Dolby *et al.*, 2015).

Estudios filogeográficos de plantas con flores en el territorio de la PBC, han mostrado señales genéticas que sugieren discontinuidades genéticas, congruentes con la formación del Golfo de California. Las especies que han mostrado este patrón son *Brahea brandegeei* y *Washingtonia robusta* (Klimova *et al.*, 2017), *Phoradendron californicum* (Lira-Noriega *et al.*, 2015), *Stenocereus*

gummosus (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003) y *Lophocereus schottii* (Nason *et al.*, 2002). En cambio otras especies vegetales como es el caso de *Euphorbia lomelii* (Garrick *et al.*, 2009), *P. californicum* (Lira-Noriega *et al.*, 2015) y *Encelia farinosa* (Fehlberg *et al.*, 2015) mostraron una ruptura relacionada con el canal medio transpeninsular (vía marítima), activo alrededor de 1 Ma (Upton y Murphy, 1997; Riddle *et al.*, 2000).

Se han sugerido otros factores que influyen en el patrón de estructura poblacional entre la flora de la PBC, tales como el cambio brusco de condiciones medioambientales que ocurre precisamente a la altura de media península y condiciones climáticas distintas para la denominada región del Cabo. Como en el caso de la variación geográfica de los sistemas de reproducción en *P. pringlei* (Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016); las interacciones parásito-hospedero en *P. californicum* (Lira-Noriega *et al.*, 2015); la distribución y tipo de polinizadores en *S. gummosus* (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003) y adaptación a condiciones locales en *W. robusta* (Klimova *et al.*, 2018).

Más recientemente, la distribución de las especies vegetales de los desiertos mexicanos se originó por eventos de expansión poblacional durante el Holoceno medio (Sankey *et al.*, 2001). Estos cambios demográficos históricos son consistentes con la Hipótesis del Refugio Glacial (HRG) donde las poblaciones nativas sufrieron una contracción poblacional al perder áreas propicias durante temporadas de frío-húmedo/glacial seco, y se expandieron en los periodos interglaciares subsiguientes de cálido-húmedo/seco. En cambio, la Hipótesis del Refugio Interglacial (HRI), sugiere que las poblaciones extranjeras (del Norte) se contrajeron durante interglaciares y se expandieron durante los periodos glaciares (Cornejo-Romero *et al.*, 2017). Diversos estudios de plantas en el desierto Sonorense han indicado asociaciones a escenarios de HRG, como con el caso de *E. farinosa*, *P. pringlei* y las palmeras *Washingtonia* y *Brahea* (Fehlberg y Ranker, 2009; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016; Klimova *et al.*, 2017). Mientras que otras se asocian a escenarios HRI, como es el caso de *Agave lechuguilla* de los desiertos continentales de Chihuahua (Scheinvar *et al.*, 2017). Casos interesantes de resaltar es el roble *Quercus brandegeei*, una especie perteneciente a un grupo de vegetales tolerantes a climas fríos y que se restringe actualmente a la región de Los Cabos donde hay relativamente alta disponibilidad de agua, la evidencia

molecular con marcadores microsatélites y del ADNcp sugieren retracción de su rango de distribución, asociado al cambio climático actual en la mayor parte de la península, que incluye un régimen más cálido y seco que en tiempos históricos pasados (Cavender-Bares *et al.*, 2015). Como se aprecia en los estudios generados hasta el momento, el panorama filogeográfico de la flora regional no presenta un patrón homogéneo que permita definir y caracterizar a todas las especies, sino que dependerá de las características biológicas de cada organismo, como sus condiciones climáticas óptimas, su longevidad, tolerancia al cambio climático, sus mecanismos de reproducción y dispersión entre otras más.

2.2 Unidades de conservación

Un requisito para una gestión adecuada para la conservación es el desarrollo de métodos para clasificar la biodiversidad de alguna forma que garantice su persistencia a largo plazo (Funk *et al.*, 2012). Los datos genómicos son una herramienta importante para conseguir esos fines. Estas herramientas permiten a los tomadores de decisiones emprender acciones específicas con propósitos de conservación, manejo de la vida silvestre y de sus hábitats en el corto plazo (Hohenlohe *et al.*, 2021). Las especies de árboles son de particular interés para el manejo y la conservación debido a su importancia económica y ecológica (Sork *et al.*, 2013).

La diversidad genética es sin duda un importante componente de la biodiversidad y determina la persistencia de las poblaciones naturales, por lo que uno de los principales desafíos que enfrenta la planificación de la conservación es maximizar el potencial evolutivo de las especies. Una forma de conseguir estos objetivos es usar las denominadas Unidades de Conservación (UC) bajo un contexto evolutivo (Benestan *et al.*, 2016). Las UC mejor establecidas son las “Unidades Evolutivamente Significativas” (UES) y aunque se han propuesto varias definiciones a lo largo de los años, existe una aceptación común de que las UES deberían reflejar rupturas importantes en la diversidad genética dentro de las propias especies (Moritz, 1994; Funk *et al.*, 2012). Estos patrones de diferenciación (rupturas filogeográficas) surgen a lo largo de una escala de tiempo evolutiva, frecuentemente debido a divergencias alopátricas, y se reflejan en la historia filogeográfica de las especies (Avice, 2009). Con la llegada de las herramientas genómicas, la definición de las UC ahora puede abarcar incorporar en sus conceptos información sobre la

variación neutral y adaptativa de las especies. Esto permite el reconocimiento de dos categorías adicionales: las Unidades de Manejo (UM) y las Unidades Adaptativas (Funk *et al.*, 2012; Hohenlohe *et al.*, 2021). Las UM son la unidad básica de gestión y, por lo tanto, deben representar grupos de población demográficamente independientes entre sí. Para definirlos debe abordarse a partir de marcadores de evolución neutral, con el fin de garantizar que la similitud genética entre poblaciones se deba a procesos puramente demográficos (Barbosa *et al.*, 2018). Por otro lado, las Unidades Adaptativas son definidas mediante marcadores del tipo adaptativos, donde un locus polimórfico contiene uno o más alelos que aumentan la aptitud de la especie, dándole ventajas para adaptarse a entornos locales (Funk *et al.*, 2012).

2.6 Incongruencias citonucleares

Para evaluar las relaciones genéticas interespecíficas e intraespecíficas se han utilizado de forma reiterada los marcadores de citoplasmáticos. En animales ha sido evaluado principalmente a partir del ADN mitocondrial y en plantas el ADN del cloroplasto (Schaal *et al.*, 1998; Avise, 2009). Sin embargo, los marcadores citoplasmáticos muchas veces muestran patrones filogenéticos marcadamente diferentes de los marcadores nucleares, a este fenómeno se le denomina discordancia citonuclear (Renoult *et al.*, 2009; Bernardo *et al.*, 2019; Xu *et al.*, 2021).

Varios procesos pueden conducir a estos patrones de discordancia citonuclear entre y dentro de los taxones. En primer lugar, pueden explicarse debido a que los diferentes genomas presentan distinción en los patrones evolutivos, los que involucran diferentes tipos de herencia, tasas mutacionales y eventos de selección natural, lo que termina por establecer divergencias entre los genomas (Drouin *et al.*, 2008). El genoma nuclear presenta regiones con una tasa mutacional mayor que los genomas citoplasmáticos; además, eventos de recombinación permiten que se fijen polimorfismos con mayor facilidad, a diferencia de los genomas cloroplásticos, que presentan genomas muy conservados con bajas tasas de mutación y son genomas que no recombinan (Drouin *et al.*, 2008; Xu *et al.*, 2021). Además, estos marcadores se heredan la mayoría de las veces, por vía matrilineal (Greiner *et al.*, 2014).

Estas condiciones pueden provocar que polimorfismos ancestrales pueden dar como resultado una clasificación de linaje incompleta, de modo que las relaciones filogenéticas entre los

marcadores de organelos no logran capturar la verdadera historia de la divergencia poblacional (Drouin *et al.*, 2008; Renoult *et al.*, 2009). Otro factor que puede generar la discordancia citonuclear es la selección positiva que puede fomentar la fijación de diferentes partes genómicas (Pavlova *et al.*, 2013). Alternativamente, la hibridación entre especies y la introgresión citoplasmática, que puede o no involucrar selección es otro factor que puede producir una discordancia citonuclear (Sloan *et al.*, 2017). Para las plantas, la discordancia puede deberse a la tasa de dispersión del polen y la dispersión de la semilla, lo que puede producir eventos de flujo genético ligado al sexo, eventos que pocas veces han sido explorados para explicar las discordancias citonucleares (Hu, 2011; Xu *et al.*, 2021; Wessinger, 2021).

2.7 Modelos de distribución de especies

Los componentes que pueden intervenir y limitar la distribución de las especies incluyen gradientes abióticos como lo son el clima, la luz solar, la topografía, el suelo, y aunado a esto las interacciones bióticas como parásitos, competidores, depredadores y la abundancia de facilitadores como polinizadores y dispersores de semillas (Gaston, 2003). Cuantificar e identificar los factores ecológicos que determinan los límites y la distribución de una especie es un reto que requiere de elementos conceptuales y características ecológicas que las definan. Esto dio lugar al concepto de nicho ecológico, concepto que describe cómo los organismos logran interactuar bajo distintos niveles de organización con el medio ambiente en diferentes escalas espacio-temporales, definiéndose como el hipervolumen de n-multidimensiones que expresa las características bióticas y abióticas de idoneidad que permiten la supervivencia de la especie (Hutchinson, 1957).

El modelado de nicho ha sido utilizado para evaluar la distribución potencial y predecir las áreas que probablemente serán ocupadas en función de las condiciones ambientales impuestas para la especie. Siendo representaciones geográficas de sitios ecológicos ajustados a la presencia de las especies con base en proyecciones bioclimáticas, utilizadas para generar las representaciones de su distribución (Guisan y Zimmermann, 2000). Con este fin, se han implementado gran número de algoritmos que permiten evaluar la relación existente entre la distribución conocida de la especie con las características ambientales, otorgando la capacidad de transferir su distribución

a otros lugares y tiempos (Peterson y Soberón, 2012). Los principales algoritmos para esto se encuentran desarrollados bajo principios estadísticos de regresión logística, métodos de clasificación y los más utilizados históricamente que se basan en modelos de inteligencia artificial reconocidos como “Machine Learning”, siendo el más representativo el algoritmo de máxima entropía (Hamid *et al.*, 2019).

La cuantificación de las diferencias o similitudes ambientales, bajo un contexto geográfico, entre las especies o de las poblaciones dentro de las especies permiten conocer el estado evolutivo de la diferenciación a los diferentes niveles jerárquicos (Devictor *et al.*, 2010). Con estos fines se han desarrollado los índices de D de Schoener y de I de Hellinger, los cuales permiten estimar las similitudes entre los nichos de dos grupos distintos y cuantificar el nivel de conservadurismo de nicho, lo que significa la incapacidad de expandir el nicho ecológico de la especie o su radiación adaptativa (Warren *et al.*, 2008).

Entre las aplicaciones más comunes para la modelación de nicho se encuentran la determinación de sitios adecuados para la distribución de las especies (Guisan y Zimmermann, 2000), la evaluación de refugios pleistocénicos, la predicción de impactos de los eventos de cambio climático futuro en la distribución de especies (Pearson y Dawson, 2003), la evaluación de especies exóticas que se muestran como potencialmente invasoras (Liu *et al.*, 2020) y la planificación de estrategias para la conservación (Guisan y Zimmermann, 2000), entre otros. Además, en la actualidad se ha comenzado a emplear este tipo de modelación para evaluar el papel de la diversidad genética entre miembros de una misma especie, por el aporte que puede brindar para evaluar eventos de respuesta de las especies a entornos rápidamente cambiantes (Ellegren y Galtier, 2016). Estos modelos permiten evaluar la respuesta de las poblaciones genéticas dentro de una especie con la intención de crear estrategias para conservar su diversidad genética (Theodoridis *et al.*, 2018).

2.8 Modelos de circulación global

Con la necesidad de pronosticar y comprender los eventos de cambio climático se han desarrollado modelos matemáticos sobre la circulación global de la atmósfera, la tierra, el mar y

el componente de masas de hielo marinas, los cuales son denominados modelos de circulación global (Sekiguchi y Nakajima, 2008; Scoccimarro *et al.*, 2011). Diversos grupos de trabajo se han encargado del desarrollo de modelos que permitan expresar estimaciones realistas de la variabilidad del clima y su respuesta a las perturbaciones en los componentes químicos de la atmósfera y las modificaciones de la superficie terrestre exponiendo modelos con proyecciones históricas y diferentes escenarios futuros (Riahi *et al.*, 2017; Guevara *et al.*, 2018).

Las principales proyecciones utilizadas han sido generadas por el Centro Euromediterráneo sobre el Cambio Climático (CMCC, por sus siglas en inglés) y por la agencia japonesa de Modelo de Investigación Interdisciplinaria sobre el Clima (MIROC por sus siglas en inglés) donde ambas proyecciones de circulación global coinciden en el pronóstico del aumento en el calentamiento global terrestre a medida que avance la generación de gases de efecto invernadero, la acidificación de los océanos por absorción de CO₂ atmosférico y derretimiento de los casquetes polares (Tatebe *et al.*, 2019; Lovato *et al.*, 2022).

Para estos escenarios futuros las proyecciones han comenzado a generarse a partir del concepto de “trayectorias socioeconómicas compartidas” (SSP, por su acrónimo en inglés), que consta de cinco descripciones cualitativas en el futuro desarrollo social del ser humano. Estas son el estilo de vida, políticas, tecnologías, economías y provisión de servicios ambientales. Las diferentes combinaciones de estos componentes presentan desafíos para la mitigación y adaptación climática. Existen cinco supuestos implícitos con respecto a los caminos hacia la infraestructura y el uso de recursos para la protección de la energía y el medio ambiente. El primero llamado SSP1 describe un escenario con bajos desafíos para la mitigación e incorporación de un estado social orientado hacia un bajo crecimiento consumista y una menor intensidad de uso de recursos y energía. El SSP2 describe desafíos medios, el SSP3 involucra grandes desafíos, el SSP4 alude a una sociedad dividida que continua con la inversión a combustibles fósil, pero también fuentes de energía bajas de carbón y finalmente el SSP5 que habla de un escenario fatalista basado en serios problemas ambientales (Riahi *et al.*, 2017).

2.9 Especie de estudio

Una de las especies vegetales con mayor atractivo por la particularidad de su forma de crecimiento, es sin duda *Fouquieria columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curran (Fig. 3), conocida en lengua cochimí como Milapá. Muchos angloparlantes la conocen como Boojum y en castellano es comúnmente nombrada como el cirio (Humphrey, 1974). Es una de las 11 especies de la Familia Fouquieriaceae, reconocida por su notable endemismo en la región noroeste del desierto Sonorense. La especie habita principalmente en las subregión del Vizcaíno (Shreve y Wiggins, 1964; Medina, 2005). Particularmente, presenta una distribución continua en la región que comprende el desierto central de Baja California; y una distribución discontinua dentro de Baja California Sur, encontrándose en la región montañosa de Sierra de San Francisco y en el complejo volcánico de las Tres Vírgenes. Se le encuentra en el volcán La Virgen y el Cerro el Azufre a partir de los 969 m de elevación (Webb *et al.*, 2014). Además, existen registros en la isla Ángel de la Guarda en el Golfo de California y en una cadena montañosa al sur de Puerto Libertad, en una provincia costera del noroeste del Estado de Sonora a la que se denomina como Sierra Bacha (Humphrey y Marx, 1980). La mayor parte de la distribución que presenta la especie se encuentra asociada con sitios destinadas por decreto federal a la conservación, como lo son las reservas de: Área de protección de flora y fauna Valle de los Cirios en Baja California, Reserva de la Biosfera del Vizcaíno en Baja California Sur y el Área Protegida del Complejo Islas del Golfo de California (Fig. 4). Prácticamente la única región que no se encuentra en un área para la conservación es Sierra Bacha en Sonora (Fig. 4), aunque ha sido propuesta como parte del programa de Regiones Terrestres Prioritarias la Sierra Seri (Arriaga *et al.*, 2000).



Figura 3. Paisaje de cirios en distintas áreas de su distribución. A. Localidad de Sierra Bacha, de fondo se aprecia el Golfo de California. B. Desierto Central de Baja California, C. Volcán de las Tres Vírgenes, en el fondo se aprecia parte del Cerro El Azufre de Baja California Sur y D. Localidad de Sierra de San Francisco. Autor: Josué Jacob Martínez Noguez.

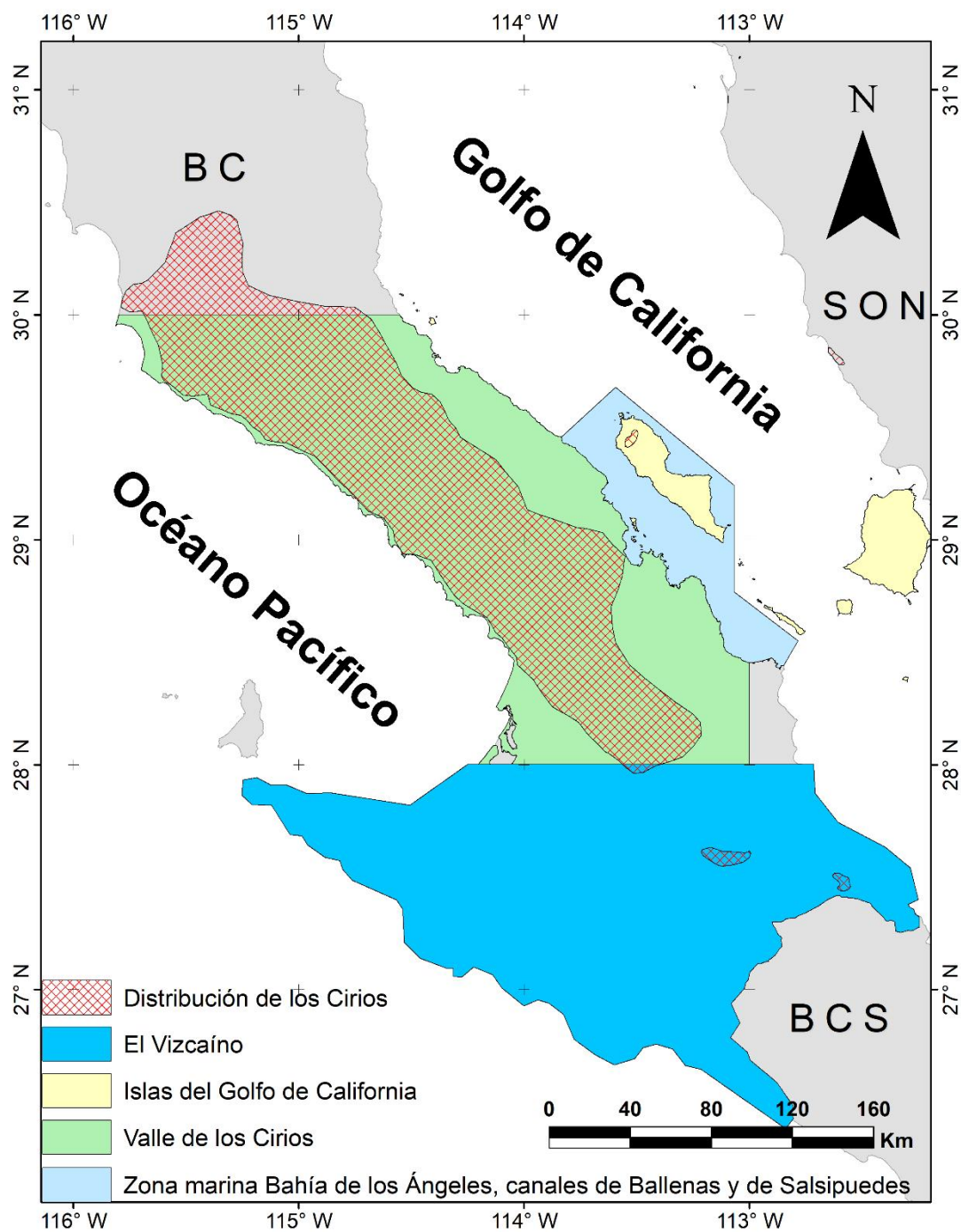


Figura 4. Distribución del cirio (*Fouquieria columnaris*) y su asociación con las áreas naturales protegidas de la región. Mapa de elaboración propia.

El cirio es un árbol longevo que tiene su primera floración entre los 50 a los 100 años después de la germinación y se dispersa a través de un mecanismo denominado como anemocora, el cual se

basa en la dispersión por medio del aire. A pesar de que se ha considerado que esta capacidad puede ser de bajo alcance y la semilla no llegaría a viajar muy lejos de la planta madre (Humphrey, 1974), la altura de la planta puede ser determinante para auxiliar a que la semilla pueda trasladarse a mayor distancia (Bullock *et al.*, 2005). La especie florece durante la temporada seca, de los meses de julio a septiembre; con algunas proyecciones atípicas hasta noviembre (Humphrey, 1974). Se ha demostrado que el cirio es una especie con la capacidad de autofecundarse bajo condiciones de cultivo, pero se cree que puede ser un evento atípico en el medio silvestre ya que las flores tienen un arreglo que ubica el estilo por abajo del nivel de los estambres (exertos), incluido en la corola, por lo cual se requiere de un vector que lleve el polen de los estambres a través de la cerrada corola (Henrickson, 1972). Se reconocen para la especie diversos visitantes florales durante su temporada fenológica de floración, entre ellos se menciona diversos tipos insectos de los grupos Lepidóptera, Himenóptera, Díptera y Coleóptera, además de colibríes que son recurrentes visitantes florales, presumiblemente atraídos por el néctar o el polen de las flores, aunque también podría visitar para cazar los insectos visitantes (Humphrey, 1974; Nabhan *et al.*, 2000). Sin embargo, ninguno de estos organismos ha sido evaluado como un verdadero polinizador para el cirio.

La especie se encuentra en la Lista Roja (*Red List*) de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) mediante el estatus de “Vulnerable” bajo el criterio D2, que implica que la especie tiene poblaciones en áreas restringidas (≤ 5 localidades) con un número reducido de individuos. Además, se encuentra dentro de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), Apéndice II, considerándole como una especie susceptible de riesgo futuro de extinción. Estudios recientes con registros fotográficos de horizontes del paisaje, apoyan las iniciativas de conservación, ya que muestran que durante los últimos 100 años la especie presenta un nivel de mortalidad que sobrepasa el número de individuos reclutados, lo que ha hecho que la presencia en los paisajes peninsulares se haya reducido considerablemente (Bullock *et al.*, 2005; Webb *et al.*, 2014).

2.9 Estudios genéticos en *Fouquieria columnaris*

Fouquieria es un género antiguo, probablemente ya adaptado al ambiente estacionalmente seco

que vio el mayor evento de radiación durante la transición entre el periodo del Mioceno y la edad geológica del Plioceno (12.72 Ma), siendo la primera cladogénesis para la Familia la aparición de *Fouquieria columnaris*, según datos basados en marcadores de secuencias intergénicas de ADN cloroplástico (De-Nova *et al.*, 2018). Esta cladogénesis puede estar relacionado con el levantamiento secundario de la región que hoy comprende la Sierra Madre Occidental que ocurrió entre finales del Mioceno y principios del Plioceno como se ha descrito para algunas especies de plantas (Moore y Jansen, 2006; Gándara y Sosa, 2014). El cirio es una de las cuatro especies poliploides de Fouquieriaceae, por lo que se ha pensado que su origen proviene de eventos de poliploidía causada por poseer el complemento cromosómico total de las especies progenitoras (anfiploide), con *F. fasciculata*, *F. purpusii* o algún ancestro extinto (Henrickson, 1972). Estudios sobre los cromosomas en la Fouquieriaceae basados en secuencias de marcadores nucleares *waxy*, sugieren que el cirio puede haberse producido a partir de autopoliploidía y posibles eventos de hibridación reciente con *F. splendens* (Redfern, 2008). Distintos esfuerzos a partir del análisis de ADN ribosomal y el uso de fragmentos de ADNcp se apoyó la monofila del género *Fouquieria*, y únicamente mediante el uso del ADN ribosomal se encontró la subdivisión de tres subgéneros: *Fouquieria*, *Bronnia* e *Idria* (Schultheis y Baldwin, 1999; Medina, 2005). Adicionalmente una segunda exploración de los subgéneros basada en ADNcp, ADN nuclear y datos de AFLPs del ADN nuclear, sugieren la fusión del subgénero *Bronnia* con *Idria*.

La tesis doctoral de Hall (1973) brinda el primer panorama sobre la diversidad genética del cirio. Este análisis se basó en isoenzimas para evaluar la estructura y conectividad entre localidades peninsulares y la localidad de Sierra Bacha en Sonora. El autor concluyó que la especie posee un bajo grado de diferenciación entre sitios, lo que puede sugerir que la localidad de Sierra Bacha proviene de las poblaciones peninsulares por el parecido de los morfos del interior de la península (Las Arrastras). Sin embargo, el origen de la población continental no logró definirse con claridad. Recientemente para Sierra Bacha se evaluó la rizosfera asociada al cirio y de forma adicional se descubrió un alto grado de homogeneidad genética mediante el uso de marcadores moleculares AFLPs analizados en nueve individuos (Gutiérrez-Ruacho *et al.*, 2018).

Un estudio reciente basado en el uso de dos secuencias de espaciadoras intergénicas de cloroplasto (psbJ-petA y ndhF-rpl32) bajo un muestreo que cubre la mayor parte de la distribución del cirio, se encontró que la especie presenta bajos niveles de diversidad nucleotídica y altos niveles de diversidad haplotípica en base a 28 haplotipos distintos que diferenciaron cuatro linajes (Martínez-Noguez, 2017). El primer linaje estuvo conformado por individuos del desierto central, reconocido como el linaje Norteño, además dos linajes del sur, uno perteneciente al área volcánica denominada Tres Vírgenes, otro a la Sierra de San Francisco y finalmente un linaje perteneciente al macizo continental en Sierra Bacha (Fig. 5). Dicha estructura fue explicada por tres distintos eventos geológicos tales como, la formación del Golfo de California, el canal medio transpeninsular y se propuso por primera vez, la actividad volcánica del complejo Tres Vírgenes como un evento vicariante de divergencia genética. La datación empleada para evaluar estas hipótesis vicariantes se basó en dataciones previas hecha para otros organismos (reptiles, aves y mamíferos), por lo que se requiere poner a prueba dataciones recientes en base a evidencias geológicas y climáticas regionales.

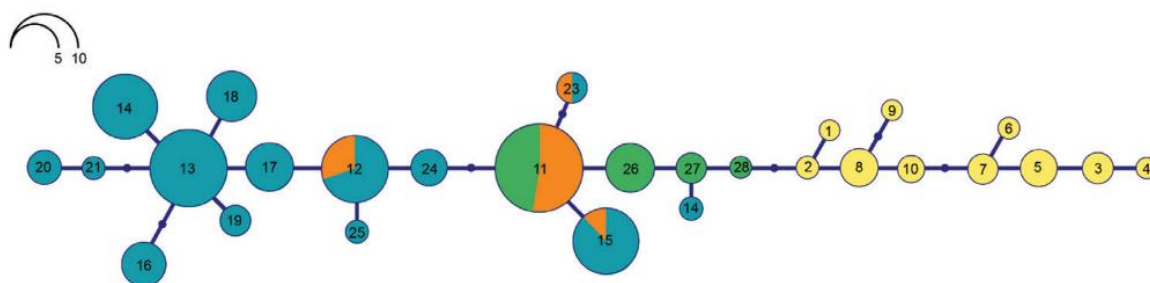


Figura 5. Red de haplotipos reconstruida a partir de Máxima Verosimilitud que muestra los 28 haplotipos desarrollados a partir del concatenado de los espaciadores intergénicos de cloroplasto psbJ-petA y ndhF-rpl32 del cirio (*Fouquieria columnaris*). Modificado de Martínez-Noguez (2017). De color amarillo se muestran los haplotipos del linaje de Sierra Bacha, de azul el linaje Baja California, de naranja el linaje de Sierra de San Francisco y de verde el linaje de Tres Vírgenes.

3. JUSTIFICACIÓN

3.1 Importancia científica

El Desierto de Sonora es de gran interés y relevancia para abordar el estudio de modelos de especiación en vida silvestre, especialmente en especies distribuidas en regiones que incluyen la península de Baja California por los diversos eventos geológicos y climáticos que han impactado la región. Sin embargo, estos trabajos se centran en animales, siendo la vegetación regional uno de los grupos con mayor rezago respecto al conocimiento filogeográfico. El presente trabajo explica por primera vez la estructura y diversidad de los linajes cloroplásticos del cirio ante los procesos geológicos y climáticos que han impactado la región, otorgando la capacidad de ampliar el conocimiento de la flora regional y los procesos filogeográficos que han incidido en ella.

Por primera vez se informa la distribución espacial de la diversidad genética poblacional del cirio inferida por la variación del ADN nuclear donde se documentó el flujo de genes unidireccional desde Sierra Bacha, Sonora hacia las localidades del Norte de la península, posiblemente mediado por polinizadores que cruzaron el Golfo de California. Además, se modeló la respuesta de la distribución de estas poblaciones a futuros eventos de cambio climático. La presente información contribuye al conocimiento de la biodiversidad a nivel genético y a la biología de la especie en problemas difíciles de abordar como lo son la reproducción y la dispersión en una de las familias botánicas más representativas de nuestro país.

3.2 Importancia con fines de conservación

La especie exhibe gran interés para la conservación, se encuentra dentro de tres áreas naturales protegidas a nivel federal, siendo dos de ellas de las más grandes del país. Por lo que la información generada debería auxiliar a las estrategias futuras de conservación que permitan evadir eventos asociados a la pérdida de la biodiversidad en esta icónica especie regional.

Con base a los resultados obtenidos en el presente trabajo se apoya el establecimiento de una Área Natural Protegida reconocida anteriormente como Región Terrestre Prioritaria para la Conservación de “Sierra Seri”. En esta región se encuentra una de las poblaciones con mayor

variabilidad genética y por lo tanto de gran relevancia para la conservación de esta especie. Además, la sólida información que se presenta ayudará junto con estudios previos, a definir el estado de conservación de la especie y fundamentar su estado de conservación del cirio en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN.

4. HIPÓTESIS

Puesto que la variación del ADNcp de *F. columnaris* detectó una estructura genética asociada a barreras históricas, también reportadas en distintas especies vegetales en la Península de Baja California, se espera que los patrones filogeográficos y demográficos se hayan configurado desde el Mioceno tardío y Pleistoceno. Si estos linajes perduraron hasta la actualidad en ambientes heterogéneos, al emplear la variación de loci nucleares (SNPs) neutrales se espera observar una estructura poblacional concordante con la variación del ADNcp. Finalmente, el cirio al ser una especie climáticamente sensible al calentamiento global, se espera que las poblaciones reduzcan la superficie de su hábitat adecuado.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo General

Explicar la estructura de los linajes cloroplásticos de *F. columnaris* con base a los procesos geográficos y climáticos históricos de la región. Evaluar la diversidad, estructura y conectividad de las poblaciones de *F. columnaris* usando la variación del ADN nuclear y su respuesta ante escenarios futuros de cambio climático.

5.2 Objetivos particulares

1. Explicar la estructura genética de los linajes cloroplásticos en *F. columnaris*, evaluando los principales eventos vicariantes regionales que pudieron modelar la estructura identificada para la especie.
2. Reconstruir mediante el uso del ADNcp la historia demográfica y evaluar el impacto histórico del cambio climático en la especie.
4. Identificar la diversidad, estructura y conectividad de las poblaciones de *F. columnaris* bajo loci neutrales y valorar su concordancia con el ADNcp.
3. Modelar el nicho ecológico de *F. columnaris* y proyectarlo a modelos de circulación global para el Último Máximo Glaciar y del Holoceno medio, para identificar sitios que pudieron funcionar como refugios glaciares.
5. Modelar el nicho ecológico de las poblaciones de *F. columnaris*, bajo modelos de circulación global futuros basadas en distintas trayectorias socioeconómicas compartidas.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Filogeografía de *Fouquieria columnaris*

Los datos genéticos empleados para esta sección fueron los datos generados por Martínez-Noguez (2017), el diseño de la recolecta, la extracción y amplificación de secuencias de ADNcp se describe a continuación:

6.1.1 Descripción del muestreo

El muestreo se diseñó procurando obtener siete localidades distintas que abarcaran la mayor parte de distribución de la especie y que dieran acceso a evaluar la influencia de los principales eventos de quiebres (rupturas) filogeográficos regionales como son la formación del Golfo de California y el hipotético canal medio transpeninsular (Fig. 6). Se estudió tanto la región peninsular como la localidad continental de la distribución espacial de la especie, obteniendo un total de 108 individuos.

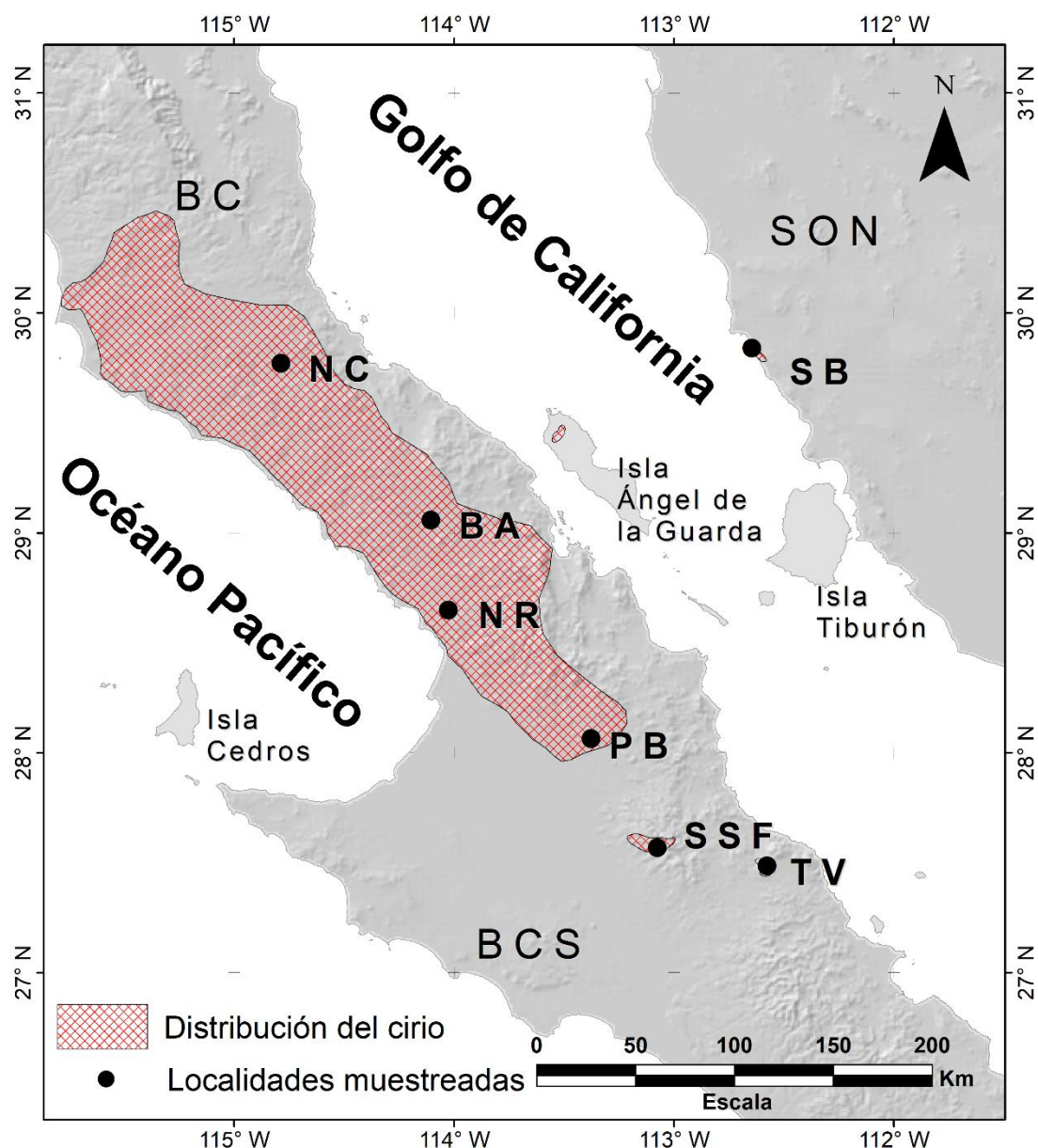


Figura 6. Sitios de recolecta del cirio (*Fouquieria columnaris*). Los puntos negros representan las ubicaciones muestreadas. Leyenda de localidades: Sierra Bacha (SB), Norte de Cataviña (NC), Bahía de los Ángeles (BA), Norte de Rosarito (NR), Piedras Blancas (PB), Sierra de San Francisco (SSF), Tres Vírgenes (TV). Se muestran en el mapa los nombres de las grandes islas regionales y los Estados de Baja California (BC), Baja California Sur (BCS) y Sonora (Son).

Se recolectaron muestras de hojas juveniles en árboles adultos, los cuales debieron tener una distancia mínima entre un individuo y otro de 20 metros, con la intención de reducir la probabilidad de encontrar individuos cercanamente emparentados. Se considera que las semillas de una planta madre no logran desplazarse a una distancia mayor a la talla de altura de la

progenitora (Humphrey, 1974). Las muestras se obtuvieron recolectando aproximadamente 5 gramos de tejido foliar de árboles adultos y se secó en bolsas de papel estraza.

6.1.2 Extracción de ADN, selección y amplificación de secuencias de ADNcp

La extracción del ADN se realizó a partir del protocolo de CTAB al 2 % (Doyle y Doyle, 1990) y el protocolo de purificación se realizó utilizando el kit de purificación por perlas magnéticas: “KingFisher del kit Thermo Scientific KingFisher Plant DNA”. Los productos de la extracción de ADN fueron cuantificados mediante el espectrofotómetro Thermo Scientific™ NanoDrop 8000 y fueron estandarizadas en alícuotas de 50 ng/μL.

La amplificación de fragmentos fue a partir de dos secuencias espaciadoras de ADNcp: *ndhF-rpl32* y *psbJ-petA*, estos son espaciadores intergénicos universales para plantas publicado por Shaw et al. (2007) y reconocidos como sitios con alto polimorfismo y empleados en *Fouquieria shrevei* de la misma familia botánica Fouquieriaceae (Aguirre-Liguori *et al.*, 2014). El proceso para la amplificación de los fragmentos se basó en reacciones en la Cadena Polimerasa en volúmenes de reacción de 30 μL con un tampón de reacción (20 Mm Tris-HCl, 50 Mm KCl a pH 8.4), 2.0 mmol/L de cloruro de magnesio (MgCl₂), 200 μmol/L de dNTPs, 0.2 μmol/L de ambos cebadores, una unidad de Taq polimerasa (Invitrogen, Carlsbad, CA), y 2 μL de ADN a 20 ng/μL. Se emplearon dos ciclos diferentes de amplificación: uno para el fragmento *psbJ-petA*, donde el paso inicial fue una desnaturalización a 94 °C durante cinco minutos; seguido de 35 ciclos consistentes en 94 °C por 30 segundos, 58 °C por 30 segundos y 72 °C por 70 segundos; y luego una extensión final a 72 °C por ocho minutos. El fragmento *ndhF-rpl32* se amplificó usando una desnaturalización inicial a 94 °C durante cinco minutos; seguido de 35 ciclos consistentes en 94 °C por 30 segundos, 50 °C por 30 segundos y 72 °C por 70 segundos; con una extensión final a 72 °C por ocho minutos. El servicio de secuenciación fue realizado por la empresa Macrogen (Seúl, Corea del Sur; <http://www.macrogen.com/eng/>). El alineamiento de las secuencias se realizó mediante el algoritmo MUSCLE en el programa MEGA 6 (Tamura *et al.*, 2013). El concatenado de las secuencias intergénicas de ADNcp presentó una longitud total de 1,484 pb, donde 761 pb pertenecían a *psbJ-petA* y 723 pb para *ndhF-rpl32*.

6.1.3 Detección de barreras y tiempos de divergencia

Para determinar el patrón filogeográfico se empleó el algoritmo de Monmonier (Manni *et al.*, 2004). Este método se basa en triangulaciones Delaunay que permiten estimar distancias genéticas y geográficas para identificar áreas de cambios abruptos en los patrones genéticos de variación entre una localidad adyacente a la otra. Para este análisis se utilizó el programa BARRIER v.2.2 (Manni *et al.*, 2004), basado en las distancias genéticas F_{st} obtenidas por Martínez-Noguez (2017). Se utilizaron 100 repeticiones para generar un valor de soporte de las barreras genéticas identificadas.

Se estimaron tiempos de divergencia mediante el programa bayesiano de BEAST v. 2.5.2 (Drummond *et al.*, 2013). Para ello se usó un reloj molecular que se calibró mediante cuatro puntos de calibración distintos: 1) un punto con distribución normal, basado en la apertura y establecimiento del Golfo de California con una datación de un máximo de 8.2 Ma para el inicio de la incursión marina en la región sur del Golfo y una edad mínima de 6.3 Ma en la región norte, estas fechas se dataron a partir de estudios en rocas y sedimentos marinos (Oskin y Stock, 2003; Miranda, 2019); 2) un segundo punto con distribución normal, basado en el vulcanismo constante existente desde hace 1.17 ± 0.07 Ma en el complejo Tres Vírgenes (Schmitt *et al.*, 2006); 3) un punto con distribución normal, basado en la hipótesis del canal medio transpeninsular, con una edad de apertura supuesta para hace 1 Ma (Upton y Murphy, 1997; Riddle *et al.*, 2000); y finalmente 4) un punto de calibración con una distribución logarítmica normal que consideró el evento de radiación de la familia Fouquieriaceae, estimado en dataciones previas de 12.72 ± 8.2 millones de años (De-Nova *et al.*, 2018). El análisis se desarrolló mediante el modelo evolutivo de GTR + I + G, el cual se eligió mediante el criterio de AICc para el concatenado de las secuencias, esto mediante el programa jModelTest 2 (Darriba *et al.*, 2012). Se empleó la tasa de sustitución mínima y máximas estimadas para genes de cloroplasto en trigo y maíz (1.1×10^{-9} y 1.6×10^{-9} sustituciones/por sitio/por año (Wolfe *et al.*, 1987).

Los parámetros utilizados para la reconstrucción filogenética bayesiana fueron un modelo de reloj relajado con una distribución logarítmica normal y bajo un modelo de especiación de Yule. Se

requirieron un total de 50 millones de generaciones de cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) por cada 5,000 pasos. Como grupos externos se utilizaron las secuencias de los mismos espaciadores de: *Fouquieria splendens* (GenBank no. KJ137189.1 y KJ137199.1), *Fouquieria shrevei* (GenBank no. KJ137187.1 y KJ137180.1) y *Fouquieria purpusii* (GenBank no. KJ137183.1 y KJ137177) obtenidas de GenBank. Al finalizar se implementó el procesamiento de los datos de salida bajo el flujo de rutina de trabajo que involucra los subprogramas: TRACER v. 1.7.1 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer>), con el cual se evalúa la convergencia de las corridas y los tamaños de muestra efectivos; considerando únicamente aquellos valores >200 como aceptables para todos los parámetros. Después se usó TREEANNOTATOR 1.6.1 para anotar un árbol con mayor consenso con la máxima credibilidad de cada clado, calculando un 10 % de “burning” y un límite de probabilidad a posteriori de 0.5. El árbol resultante fue editado mediante el programa FIGTREE v. 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>).

6.1.4 Historia demográfica

Para determinar la demografía histórica de la especie se abordaron dos metodologías distintas. Primeramente, mediante análisis bayesianos de coalescencia denominados Skyline Plot y empleando las secuencias concatenadas del ADNcp. Para ello se reconstruyó la historia demográfica de la especie bajo dos aproximaciones distintas: 1) individualmente para cada linaje identificado y 2) como especie con un set de datos de todos los linajes. Estos análisis se realizaron mediante BEAST v2.5.2 (Bouckaert *et al.*, 2014), donde se utilizó un modelo de sustitución GTR y un reloj molecular relajado con una distribución logarítmica normal no correlacionada, con una tasa de sustitución de nucleótidos estimada de 1.1×10^{-9} y 1.6×10^{-9} por sitio/por año. Con un muestreo de 20 millones de réplicas de la cadena de Markov Monte Carlo (MCMC), cada 1,000 pasos. La reconstrucción demográfica histórica y la visualización de los resultados se realizó mediante el programa Tracer v1.7.1.

Para el segundo método empleado para la demografía se utilizó el programa DIYABC V2.03 para efectuar simulaciones de dos posibles dinámicas en el tamaño efectivo poblacional para la especie (Cornuet *et al.*, 2010). El primero denominado HRG que implica la existencia de cuellos

de botella poblacionales durante el UMG, seguido de un evento de expansión poblacional durante el inicio del periodo interglacial con la entrada del Holoceno, y el segundo definido como HRI que se basa en eventos de expansión durante el UMG y reducción poblacional en el periodo interglaciario. Para estas simulaciones se consideró el período Wisconsin de 8 a 22-11 miles de años y el rango de 11-4 miles de años del periodo que comprende el Holoceno temprano y medio (Van Devender, 1977; Van Devender y Spaulding, 1979, Fig. 7 y Anexo A). Para determinar el escenario estadísticamente más probable para los datos, se tomó en cuenta aquel escenario con mayor soporte en la probabilidad a posteriori (PP), y después se realizó una regresión logística politómica ponderada al 0.1 % del conjunto de datos simulados más parecidos al escenario más probable (Cornuet *et al.*, 2008). Para la calibración de los modelos de simulación se utilizó valores mínimos y máximos para establecer los datos demográficos (Anexo B). Se asumió una distribución uniforme para todos los parámetros, excepto para las fechas de los eventos climáticos que llevaron a una distribución normal.

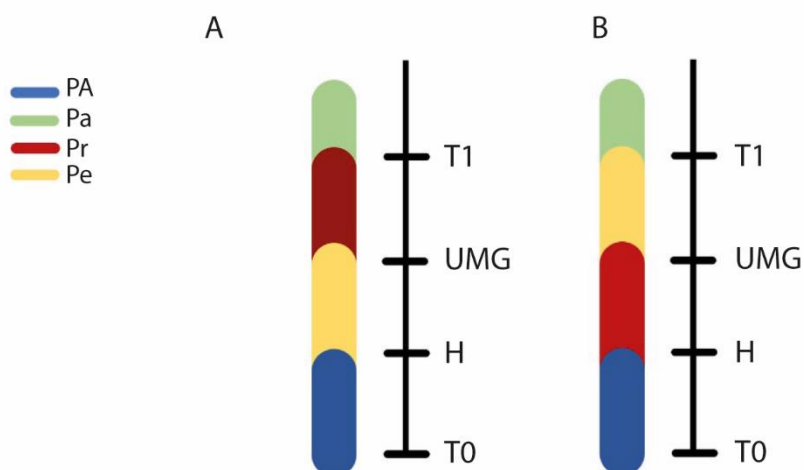


Figura 7. Escenarios demográficos para probar la Hipótesis de Refugio Glacial (HRG) y la Hipótesis de Refugio Interglaciario (HRI) simulados en Approximate Bayesian Computation. A) La HRG considera eventos de contracción poblacional que ocurrieron durante el Último Máximo Glacial y eventos de expansión poblacional en el Holoceno y B) La HRI implica una expansión durante el Último Máximo Glacial y contracción en el Holoceno. Las leyendas del gráfico hacen referencia a: Pa, población ancestral, PA: población Actual, Pr: población en reducción, Pe: población en expansión, UMG: Último Máximo Glacial, H: Holoceno, T1: tiempo ancestral y T0: tiempo actual.

Se empleó un tiempo generacional promedio de 75 años, definido con base a la primera floración de la especie que se estima ocurre entre los 50 a 100 años desde la germinación (Humphrey, 1974). Se utilizó el modelo de mutación HKY y la misma tasa de mutación empleada en los análisis anteriores para genes del ADNcp en trigo y maíz. Finalmente se evaluó las distribuciones posteriores de los parámetros, que se estimaron mediante la transformación “*logit*” de los parámetros y la regresión lineal en el 0.1 % más cercano de los conjuntos de datos simulados a los conjuntos de datos observados (Cornejo-Romero *et al.*, 2017). Para probar las tasas de error Tipo I que indican la probabilidad de rechazar el mejor escenario y la tasa de error Tipo II que es la probabilidad de seleccionar un mejor escenario incorrecto; se simularon 500 conjuntos de datos pseudo-observación para cada escenario (Scheinvar *et al.*, 2017).

6.2 Análisis genético poblacional basado en SNPs neutrales para *Fouquieria columnaris*

En la presente sección se describe la metodología con la que se abordaron temáticas relacionadas a la diversidad, estructura y conectividad de las poblacional del cirio a partir de loci neutrales obtenidos por secuenciación reducida del genoma.

6.2.1 Diseño del muestreo

Se seleccionaron 64 individuos de los 108 individuos analizados previamente por el marcador cloroplástico. Para la selección de individuos se trató de representar a los cuatro linajes distintos en la distribución de la especie. Así, 34 individuos pertenecieron a las localidades del linaje norte, que tienen una distribución continua en la Península de Baja California: 8 individuos del Norte de Cataviña, 11 de Bahía de los Ángeles, 7 del Norte de Rosarito y 8 de Piedras Blancas. Además de 20 individuos de los dos linajes sureños, 10 de Tres Vírgenes y 10 de la Sierra de San Francisco. Y finalmente 10 individuos pertenecientes al linaje de Sierra Bacha.

6.2.2 Construcción de librerías, llamado y filtrado de polimorfismos de un solo nucleótido

La secuenciación reducida del genoma del cirio se desarrolló a partir de la metodología de 3RADseq (Bayona-Vásquez *et al.*, 2019). Las enzimas de restricción utilizadas para el cirio fueron: NheI, EcoRI y XbaI. La secuenciación se desarrolló bajo la plataforma Illumina Hiseq 4000 en el

Georgia Genomics and Bioinformatics Core de la Universidad de Georgia sobre fragmentos pareados de 140 pares de bases. Las lecturas obtenidas del secuenciador fueron valoradas a través de la inspección de calidad al valorar el número de lecturas, %GC y el valor de *Phred* por individuo mediante el programa FASTQC V.0.11.7 (<http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>). Posterior a esto, los datos sin procesar se filtraron por distintos parámetros de calidad y se demultiplexaron mediante la función *process_radtags* en la canalización STACKS v2.4 (Catchen *et al.*, 2013). Los códigos de barras y las etiquetas RAD (-r) de las lecturas pareadas se retiraron y las lecturas fueron filtradas mediante a los siguientes criterios; lecturas con una base no llamada (-c), se descartaron lecturas de baja calidad (-q) y se limitó la talla de los fragmentos a las 140 pb (-t). Al carecer de un genoma de referencia del cirio e incluso al carecer de un genoma estrechamente relacionado, se realizó un ensamblaje *de novo* a partir de diversas réplicas para optimizar el ensamblaje. Este ensamblado se realizó con diferentes valores de parámetros con la línea de comandos y opciones de *denovo_map.pl* en STACKS (Catchen *et al.*, 2013). Se empleó el parámetro -m = 3-5 (profundidad mínima de cobertura para crear una pila), -M = 1-3 (distancia máxima entre pilas) mediante *ustacks* y el parámetro -n = 1-4 (número de desajustes entre pilas al crear un catálogo). Se varió estos parámetros para minimizar el error de genotipado (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015; Paris *et al.*, 2017). A partir de cada ensamble generado con cada variante paramétrica se efectuó un Análisis de Componentes Principales para valorar el parámetro que mejoró el agrupamiento del set de datos, este análisis se realizó mediante el programa PLINK 1.90b2n (Chang *et al.*, 2015). Los parámetros óptimos fueron -m = 3, -M = 2 y -n = 4, ya que fue la parametrización que maximizó el número de sitios variantes y que los componentes principales explicaron el mayor porcentaje de varianza y minimizaron las diferencias inferidas del arreglo de los SNPs, permitiendo estructurar de forma resumida el set de datos obtenidos (Anexo C).

Además, en cada ensamble distinto se implementó un filtro de calidad que consistió en un modelo de error acotado con la opción *--model_type*, con un *-bound_high* de 0.05 y una pila máxima permitida por locus de 3 (*--max_locus_stacks*), reteniendo solo un SNP por pila para evitar loci ligados físicamente (*-write_single_snp*) y se requirió que cada loci estuviera presente en al menos el 70% del total de individuos (-r) con una frecuencia de alelo menor > 0.05 (MAF). De forma

adicional se implementó un filtrado de los SNPs por medio del programa VCFtools v1.16 (Danecek *et al.*, 2011). Se descartaron todos aquellos sitios que presentaran una desviación al equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE, $P < 0.001$), y aquellos sitios con valores de $r^2 > 0.5$ (`--genor2`, `--min-r2 0.5`) fueron también considerados en desequilibrio y eliminados. Finalmente se realizó un filtrado donde solo se mantuvieron los SNP bialélicos (`--max-alleles 2`), y se descartaron los individuos que tuvieran ≥ 30 % de datos faltantes en todos los loci. Se usó el programa PGDSPIDER v.2.1.1.5 (Lischer y Excoffier, 2012) para formatear con diferentes formatos el conjunto final de datos filtrados para los análisis subsiguientes.

6.2.3 Filtrado de loci atípicos o presuntamente adaptativos.

Se emplearon tres enfoques diferentes para detectar y eliminar loci atípicos que podrían afectar la neutralidad del conjunto de datos finales. El primero se ejecutó con base a un Análisis de Componentes Principales mediante el paquete computacional PCAdapt (Luu *et al.*, 2017). Se retuvieron cuatro componentes principales ($k=4$). El segundo enfoque fue un análisis bayesiano que utiliza el modelo multinomial de Dirichlet, basado en un modelo de islas y coeficientes de F_{st} . Este análisis se realizó en el programa computacional BayeScan 2.0 (Foll y Gaggiotti, 2008). En el tercer método se evaluó la correlación genotipo-ambiente utilizando el programa BayeScEnv (de Villemereuil y Gaggiotti, 2015). Para la parametrización tanto del programa BayesCan como de BayeScEnv se usó 5,000 corridas piloto, un precalentamiento (*burn-in*) de 50,000 iteraciones y una probabilidad a priori (`-pr_odds`) de uno a diez. Para BayeScEnv se generó una matriz ambiental a partir de 19 capas bioclimáticas con una resolución de 2.5 minutos de arco de la base de datos WorldClim (www.worldclim.org). Aquellas variables que se identificaron como correlacionadas se descartaron con base en la correlación de Pearson de > 0.6 o < -0.6 , buscando evitar una correlación alta entre variables (Hernández *et al.*, 2018). Esto se efectuó mediante el paquete '*raster*' (Hijmans *et al.*, 2023) con el que se extrajeron las variables ambientales para cada individuo y que se evaluaron mediante el paquete '*Corrplot*' (Wei, 2021). Con el análisis anterior se obtuvieron un total de 5 variables bioclimáticas diferentes (BIO1= temperatura media anual, BIO3 = isothermalidad, BIO8= temperatura media del trimestre más lluvioso, BIO14 = precipitación del mes más seco y BIO15 = estacionalidad de la precipitación). Después de escalar y centrar cada variable para considerar las diferencias en magnitud, se analizó individualmente

con los parámetros predeterminados. Para los tres métodos empleados se utilizó una tasa de descubrimiento de los falsos positivos de 0.05 (FDR, Benjamini y Hochberg, 1995).

6.2.4 Diversidad genética a partir de loci neutrales

La estimación de diversidad genética a través de loci neutrales se realizó a partir de los datos de secuenciación reducida del genoma descritos en el apartado 6.2.2 y filtrados de loci atípicos en la sección 6.2.3. Las estimaciones se realizaron de dos formas, una por localidades (Norte de Cataviña, Bahía de los Ángeles, Sierra Bacha, Piedras Blancas, Norte de Rosarito, Sierra de San Francisco y Tres Vírgenes) y por poblaciones genéticas estructuradas por los análisis de agrupamiento en el apartado 6.2.5 (Norte Peninsular, Central Peninsular, Tres Vírgenes y Sierra Bacha). Se calculó la riqueza alélica rarificada (A_r), la heterocigosidad observada (H_o) y el coeficiente de consanguinidad (F_{IS}) usando '*basicStats*' en el paquete *diveRsity* R (Keenan *et al.*, 2013). Para evaluar las diferencias entre localidades y poblaciones de cada uno de los anteriores parámetros de diversidad genética se empleó la prueba de significancia de Kruskal- Wallis y la prueba posterior de Gao en el paquete *nparcomp* v.3.0 (Konietzschke *et al.*, 2015). Se usó el programa VCFtools v1.16 (Dancek *et al.* 2011) para valorar los coeficientes de consanguinidad (*estadístico F*) con la opción '*-het*'. Siendo que algunas localidades parecen estar aisladas y con un tamaño poblacional pequeño, se evaluó el índice de parentesco por pares entre cada par de individuos usando el método de '*-relatedness*', los valores resultantes del análisis van de 0 a 1, siendo 1 cuando es el mismo individuo y cero cuando es un par no relacionado (Yang *et al.*, 2010).

6.2.5 Análisis de agrupamiento

Se exploró la estructura genética de la población utilizando tres enfoques diferentes a partir del mismo conjunto de datos SNPs neutrales empleados en la sección 6.2.4. El primero fue un Análisis Discriminante de Componentes Principales (ADCP), usando la función '*dapc*' en el paquete R *adegenet* v.2.1.1 (Jombart y Ahmed, 2011). Para elegir el número óptimo de componentes principales a retener se implementó un análisis de validación cruzada mediante la función *xvalDapc*. Para seleccionar la estructura de población más adecuada (K), se empleó el método de criterio de información bayesiano (BIC por sus siglas en inglés) con la función '*find.cluster*'.

Como segundo enfoque para inferir el valor más probable de K , se utilizó el programa STRUCTURE v2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000). Este método de agrupamiento bayesiano determina el número de poblaciones ancestrales basado en las frecuencias alélicas, bajo suposiciones de que la población se encuentra bajo expectativas de desequilibrio de ligamiento y asumiendo Hardy-Weinberg. El programa STRUCTURE se implementó en paralelo mediante el programa StrAuto v1.0 (Chhatre y Emerson, 2017), que combina el análisis del programa STRUCTURE basado en el estadístico de Evanno (Evanno *et al.*, 2005) y el análisis de STRUCTURE Harvester para inferir el número de K más probable (Earl y vonHoldt, 2012). El análisis se ejecutó utilizando un modelo de mezcla y frecuencias alélicas correlacionadas con un valor alfa de $1/k$, como se recomienda cuando los tamaños de muestra difieren entre las localidades (Wang, 2017) y empleando 100,000 pasos de precalentamiento y 1,000,000 de MCMC con 15 repeticiones para cada valor de población ($k=1-7$), considerando cada localidad como una posible población diferente. Para visualizar los resultados se fusionaron las réplicas ejecutadas con el programa CLUMPP v1.1.2 (Jakobsson y Rosenberg, 2007). Se ejecutó el programa de manera jerárquica, permitiendo identificar presuntas poblaciones ocultas dentro de los grupos inferidos (Pritchard *et al.*, 2000).

El tercer método empleado para evaluar la composición genética y la divergencia entre sitios fue por medio de las distancias genéticas de la D de Jost. Este método de distancias genéticas ha sido reconocido como un buen predictor para evaluar los procesos evolutivos en las especies (Jost *et al.*, 2018). La diferenciación genética entre los sitios de muestreo y sus valores p correspondientes se calcularon con el paquete de R llamado strataG, con base a 1,000 réplicas de arranque (Archer *et al.*, 2017). Los valores de p resultantes se corrigieron para detectar falsos positivos mediante FDR = 0.05 (Benjamini y Yekutieli, 2001). Para visualizar los resultados pareados se realizó un mapa de calor y agrupamiento jerárquico basado en la D de Jost para determinar las relaciones entre grupos, esto mediante el paquete pheatmap (v1.0.12) (<https://cran.r-project.org/web/packages/pheatmap/index.html>).

6.2.6 Patrones espaciales de estructura

Las pruebas de correlación de Mantel se utilizaron para determinar si la similitud genética disminuye con el aumento de la distancia geográfica (aislamiento por distancia) a lo largo de la

distribución del cirio. Las pruebas de correlación se desarrollaron de dos formas distintas, primero utilizando toda el área de distribución del cirio y un segundo análisis evaluando únicamente la distribución que comprende la región peninsular de la especie. Se emplearon las distancias genéticas D de Jost generadas en la sección 6.2.5 Análisis de agrupamiento y se generó una matriz de distancias geográficas euclidianas por pares, utilizando el programa Geographic Distance Matrix Generator v.1.2.3 (Erst, 2015).

También se ejecutó una prueba de correlación de Mantel para valorar el aislamiento por ambiente. Se utilizó de igual forma las distancias genéticas de D de Jost y se valoró la influencia del ambiente sobre la diversidad genética espacial de todas las localidades y las localidades peninsulares. Para las distancias ambientales entre localidades se emplearon cinco variables bioclimáticas previamente seleccionadas en la sección 6.2.3. Todas las pruebas de Mantel se realizaron en el paquete estadístico de adegenet v2.1.1 (Jombart y Ahmed, 2011).

6.2.7 Clasificación jerárquica de la diversidad genética

Se empleó el criterio de clasificación priorizada basado en la métrica de Shapley (SH ; Haake, Kashiwada y Su, 2008). Este método permite generar una clasificación de diferenciación genética que refleja el grado de aislamiento e individualidad de la unidad genética que conforma, jerarquizando la relevancia para contribuir a la diversidad genética futura de la especie (Volkman *et al.*, 2014). Para ello, se usó la distancia genética D de Jost generadas en la sección 6.2.5 y se generó una matriz de distancias bajo el algoritmo de NeighborNet, calculado utilizando el programa SplitsTree5 V.5.3.0 (Huson y Bryant, 2006) y a partir de esta red no enraizada se estimaron los valores de SH conforme al método propuesto por Volkman *et al.* (2014).

6.2.8 Conectividad genética

Para evaluar los patrones espaciales de la estructura genética y la existencia de barreras de flujo genético entre las localidades del cirio, se empleó el método Bayesiano de Estimación de Superficies de Migración Efectiva (EEMS, por sus siglas en inglés). Este método emplea el

concepto de migración efectiva para modelar de forma gráfica la relación entre la genética y la geografía, permitiendo identificar aquellos sitios donde la similitud genética disminuye rápidamente, siendo estos los que pueden interpretarse como barreras de flujo genético entre las poblaciones (Petkova *et al.*, 2016). Esto se realizó a partir de la función *make_eems_plots*, que es una función del paquete *reemplots2* (<https://github.com/dipetkov/reemplots2>), que permite visualizar los resultados en función de las tasas de migración efectivas estimadas en la escala normalizada de $\log^{10}$ después del índice medio de migración efectiva. Adicionalmente, para evaluar la direccionalidad de la migración del flujo genético entre localidades se empleó el enfoque de diferenciación genética direccional bajo el concepto de migración relativa, empleando el programa *divMigrate-online* (Sundqvist *et al.*, 2016) (<https://popgen.shinyapps.io/divMigrate-online/>). Este método permite calcular los valores de *D* de Jost entre dos poblaciones con lo que es posible detectar migración de asimetría relativa. Este método detecta aquellos sitios que tienen una mayor señal de migrantes hipotéticos en comparación a otros. Se empleó un umbral arbitrario de 0.40 para descartar los valores de las tasas de migración relativas que estuvieran por debajo de esta. Además, para probar si la migración relativa condujo a un flujo de genes significativo entre localidades, se ejecutaron 1,000 réplicas de arranque para todos los pares de localidades ($\alpha = 0.05$). Se asumió que la migración simétrica ocurría en sitios que tenían la misma tasa de migración relativa y un flujo de genes significativo; en los casos en que no se cumplieron estas condiciones, la migración se consideró asimétrica (Sundqvist *et al.*, 2016).

6.3 Congruencia entre matrices de distancias genéticas

Para evaluar la concordancia entre dos matrices de distancia genética se utilizó el programa *Congruence Among Distance Matrices* (CADM) que permite valorar el nivel de similitud entre matrices de distinto origen (Campbell *et al.*, 2011). Se emplearon las matrices de distancia genética de *D* de Jost generadas en la sección 6.2.5 basada en los 1,137 SNPs neutros, y la matriz de distancia genética de *F_{st}* de secuencias de ADNcp reportadas por Martínez-Noguez (2017). El análisis fue efectuado en el paquete computacional *Ape* 3.0 (Paradis *et al.*, 2004) y se realizó con 100,000 permutaciones para la prueba de significancia. El estadístico de concordancia (estadístico *W* de Kendall) proporciona el grado de congruencia de las dos matrices de distancia con un valor

en una escala de 0 que significa sin congruencia alguna y 1 que señala completa congruencia (Kendall y Babington, 1939).

6.4 Modelado de nicho ecológico actual y al pasado de *Fouquieria columnaris*

Los métodos descritos en esta sección tienen la finalidad de proyectar la distribución potencial actual del nicho ecológico de *F. columnaris* como especie, además de identificar los sitios de refugio durante periodos climáticos históricos de glaciación e interglaciación.

6.4.1 Registros de presencia-ausencia

Se compiló una base de datos georreferenciada de presencia-ausencia compuestos por coordenadas de latitud y longitud para *Fouquieria columnaris*, obtenidos a partir de datos de diversas fuentes, por ejemplo: 1) La Información sobre la Biodiversidad Global (Global Biodiversity Information Facility, GBIF por sus siglas en inglés; <https://www.gbif.org>); 2) El repositorio digital del herbario del Museo de Historia Natural de San Diego (<https://bajaflora.org/>); 3) Los registros de presencia reportados en Martínez-Noguez (2017); 4) Los registros de presencia - ausencia reportados por Webb *et al.* (2014); 5). La consulta física del Herbario "Anetta Mary Carter" (HCIB) del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste y; 6) Los muestreos realizados en este estudio a lo largo del rango de distribución de *F. columnaris*, tanto en el ambiente peninsular como en Sonora durante el 2021 y 2022. Además, con la intención de reducir el sesgo del muestreo geográfico por sobreexpresión de puntos de colecta, se limitó a un registro por píxel de $\sim 1 \text{ km}^2$ de resolución espacial (Hernández-Guzmán *et al.*, 2019). Se eliminaron registros con puntos de ocurrencia atípicos, es decir aquellos que se encontraban fuera del rango de distribución delimitado de la especie (Humphrey y Marx, 1980; Webb *et al.*, 2014).

6.4.2 Variables predictivas y modelos de circulación global

Como variables predictivas se emplearon 19 variables bioclimáticas de la base de datos que se encuentra en WorldClim v1.4 y v2.1 (<https://www.worldclim.org/>), tanto para la modelación potencial de la distribución actual como para las proyecciones al pasado (Hijmans *et al.*, 2005; Fick y Hijmans, 2017).

Con respecto al modelado al pasado se emplearon las variables paleoclimáticas de WorldClim 1.4 basados en los Modelos de Circulación Global (GCM) CCSM4 (Rosenbloom *et al.*, 2013) y MIROC-ESM (Sueyoshi *et al.*, 2013) para las proyecciones al Último Máximo Glacial (22,000 años atrás) y al Holoceno medio (6,000 años atrás). Para estos últimos modelos se utilizó un set de datos de presencia-ausencia totales sin diferenciación poblacional.

Previo al proceso de modelación se analizó la correlación entre las 19 variables bioclimáticas para descartar aquellas variables altamente correlacionadas (Pearson $r \geq 0.75$). Para esto, se extrajo el valor de cada variable para cada localidad utilizando el paquete '*raster*' (Hijmans *et al.*, 2023), y se graficaron utilizando el paquete '*Corrplot*' (Wei, 2021). Además, para evaluar colinealidad entre variables se consideraron los Factores de Inflación de la Varianza (VIF) a partir de la función '*vifcor*' (threshold=0.8) y '*vifstep*' (threshold=3) del paquete '*usdm*' (Naimi, 2022). Todo lo anterior dentro del ambiente de programación de R (Versión 4.0.5, R Core Team 2021). Es importante mencionar que tanto para los modelos actuales y el Holoceno medio se utilizó una resolución espacial de 30 arc-seg (~ 1 km), mientras que para el Último Máximo Glacial una resolución espacial de 2.5 minutos (~ 4.5 km).

6.4.3 Modelación de la distribución potencial actual y proyecciones al pasado

Para determinar la distribución potencial de *F. columnaris* se consideró el ensamblaje de seis algoritmos basados en tres enfoques estadísticos distintos, dos de ellos fundados por el método de regresión: Modelos Aditivos Generalizados (Generalized additive models) y Modelos potenciados generalizados (Generalized Boosted Models). Dos modelos basados en técnicas de clasificación: Análisis de árbol de clasificación (Classification Tree Analysis), Análisis discriminante flexible (Flexible Discriminant Analysis); y dos modelos por algoritmos de Aprendizaje automático (Machine Learning); Bosque aleatorio (Random Forest) y Máxima entropía (Maximum entropy, MaxEnt.Phillips). Cada técnica de modelación se realizó con 10 repeticiones distintas y para los datos de presencia se realizó un submuestreo del 75% de los datos para entrenamiento y un 25% para evaluar el modelo. Además, se utilizaron dos indicadores para evaluar el desempeño de cada modelo, el Área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés; Hanley y McNeil, 1982) y el True Skill

Statistic (TSS, por sus siglas en inglés) (Allouche *et al.*, 2006). Para el ensamblaje final se consideraron únicamente aquellos modelos que maximizaran el valor de TSS ($TSS \geq 0.65$) y el área bajo la curva ($AUC > 0.7$) para cada población. Los valores seleccionados se encuentran dentro de los rangos recomendados para categorizar un modelo como bueno y excelente para ambos criterios (Landis y Koch, 1977; Swets, 1988; Eskildsen *et al.*, 2013). Lo anterior se llevó a cabo con las variables predictivas no correlacionadas dentro del paquete 'BIOMOD2' (Thuiller *et al.*, 2009) en el ambiente estadístico de R.

6.5 Modelado de nicho ecológico actual y futuro de las poblaciones genéticas de *Fouquieria columnaris*

A continuación, se describen los métodos empleados para la evaluación de la diversidad y la similitud de los modelos de nicho ecológico de las poblaciones genéticas de *F. columnaris* y el cambio de sus áreas de idoneidad climática ante escenarios de cambio climático.

6.5.1 Registros de presencia-ausencia poblacional

Se utilizó la base de datos compilada de puntos georreferenciada de presencia-ausencia del cirio descrita en la sección 6.4.1 Registros de presencia-ausencia; pero los puntos de presencia se clasificaron dentro de una de las cuatro poblaciones genéticas diferenciadas por marcadores SNPs neutrales (ver sección 6.2). Los registros ubicados en el estado de Sonora se clasificaron como pertenecientes a la población genética de Sierra Bacha. Los puntos presentes en el complejo volcánico de las Tres vírgenes como parte de la población genética de Tres Vírgenes. Las poblaciones genéticas Norte y Central se conformaron por aquellos puntos que estuvieran más cercanos a los sitios genotipificados, esto debido a que la estructura genética peninsular muestra un aislamiento por distancias, por lo que se espera que los sitios de presencia más cercanos geográficamente presentarán una identidad genética más cercana. Dado que el cirio es una especie de lento crecimiento y con capacidad de dispersión limitada (Humphrey, 1974), se consideró un radio de 25 km² alrededor de cada sitio de presencia, definiendo así el área de influencia de cada población genética, con respecto al área total proyectada.

6.5.2 Variables predictivas y modelos de circulación global

Los escenarios a futuro fueron desarrollados bajo los horizontes de tiempo cercano (2041-2060) y lejano (2081-2100) y bajo dos trayectorias socioeconómicas compartidas distintas (SSP). Se usaron los GCM CMCC-ESM2 (Lovato *et al.*, 2022) y MIROC6 (Tatebe *et al.*, 2019) del CMIP6. Se consideró la proyección MESSAGE-GLOBIOM (SSP245) como la proyección optimista (Fricko *et al.*, 2017) y REMIND-MAgPIE (SSP585) como el escenario catastrófico (Kriegler *et al.*, 2017). Se evaluó la correlación entre las 19 variables bioclimáticas de igual forma a lo descrito en la sección 6.4.2 Variables predictivas y modelos de circulación global. Para los modelos actuales y futuros se utilizó una resolución espacial de 30 arc-seg (~1 km).

6.5.3 Modelación de la distribución potencial actual y futuro a nivel de poblaciones genéticas

La distribución potencial a nivel poblacional de *F. columnaris* se realizó bajo el mismo flujo de trabajo de la metodología descrita en la sección 6.4.3 Modelación de la distribución potencial actual, que consta de seis algoritmos de modelación distintos, con evaluaciones de desempeño basadas en la AUC y la TSS y un ensamblaje resumen desarrollado bajo el paquete 'BIOMOD2' (Thuiller *et al.*, 2009). Esto se realizó de forma individual para las cuatro poblaciones genéticas y descritas en la sección 6.5.1 Registros de presencia-ausencia poblacional.

6.5.4 Amplitud y similitud de nicho

Para evaluar la diversidad y la similitud de nicho ecológico entre las poblaciones de la especie, se utilizaron los puntos de ocurrencia de las cuatro poblaciones genéticas identificadas. Para cuantificar la amplitud del nicho climático en el espacio climático multidimensional, se extrajeron los valores de las variables que se identificaron como no correlacionadas y se proyectaron en un Análisis de Componentes Principales (ACP) para valorar su distribución (Broennimann *et al.*, 2012). Además, se evaluó la similitud de nicho entre pares de poblaciones utilizando el índice de Schoener (D) y el índice de distancias de Hellinger (I) propuestos para evaluar si los grupos tienden a ser más similares de lo que se esperaría por casualidad (Warren *et al.*, 2008). Ambas pruebas se encuentran implementadas dentro del paquete 'ecospat' (Di Cola *et al.*, 2016) y toman un valor

de interpretación que va del 0 a 1, con los valores menores indicando un bajo traslape y valores cercanos a 1 indicando nichos muy parecidos (Warren *et al.*, 2008).

7. RESULTADOS

7.1 Filogeografía de *Fouquieria columnaris*

El panorama filogeográfico de *F. columnaris* se abordó a partir de un set de datos que consistió en 108 secuencias concatenadas de los fragmentos intergénicos de cloroplasto psbJ-petA y ndhF-rpl32 con una longitud total de 1,484 pares de bases.

7.1.1 Detección de barreras y tiempos de divergencia

El análisis para la detección de barreras históricas detectó tres límites geográficos como eventos vicariantes para la especie, estas se muestran con distintos soportes estadísticos (Fig. 8). El área que presentó el mayor soporte fue la región del Golfo de California que separa la localidad de Sierra Bacha de toda la PBC. Además, se detectó un área que divide la localidad del complejo volcánico de las Tres Vírgenes con el resto de las localidades peninsulares, pero la barrera disminuye su intensidad al pasar por la línea de triangulación de Delaunay que proyecta con la localidad de Sierra de San Francisco. Finalmente se detectó una tercera barrera entre Sierra de San Francisco con la región del Desierto Central de la PBC, región donde se ha descrito el supuesto canal medio transpeninsular (Fig. 8).

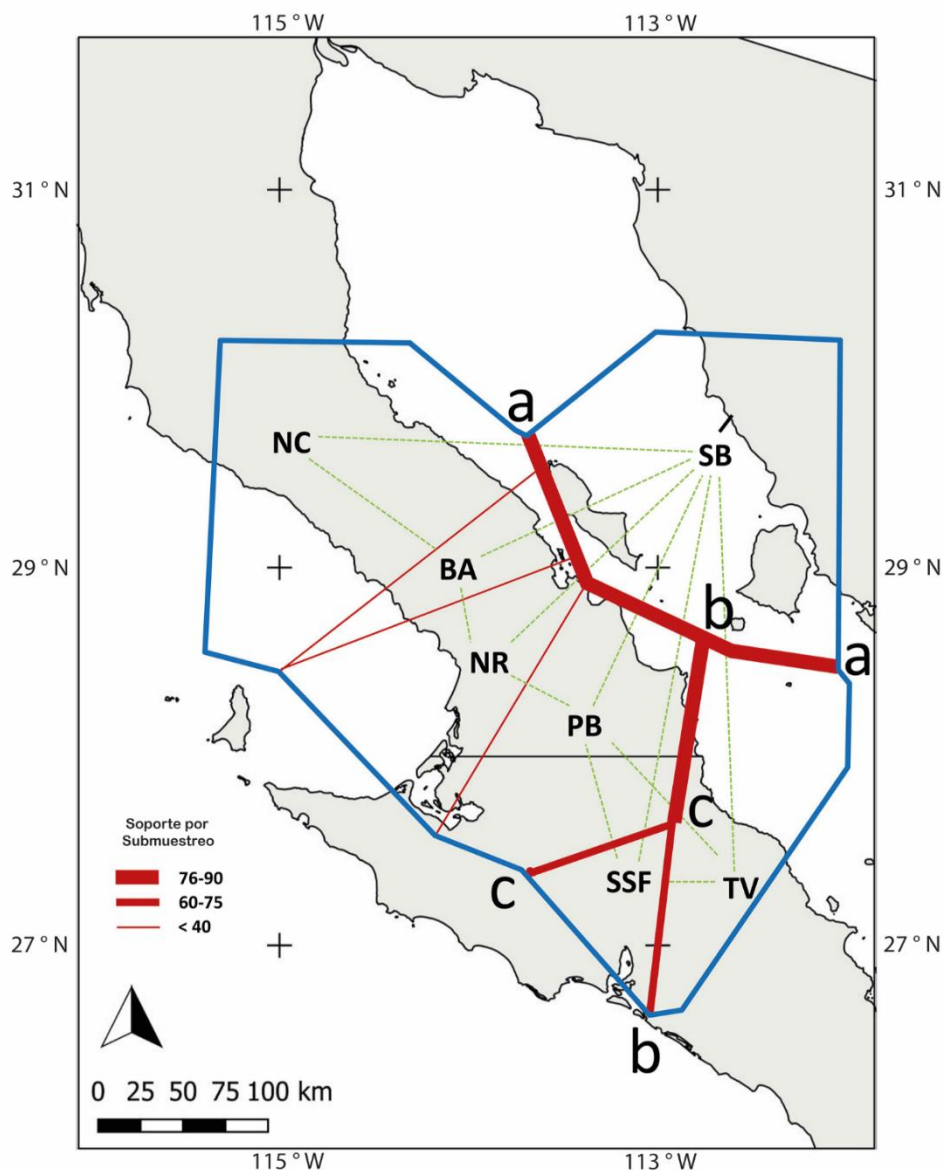


Figura 8. Resultado del programa BARRIER 2.2. Muestra los límites geográficos de las barreras históricas identificadas para el cirio (*Fouquieria columnaris*). Las líneas azules indican las teselaciones de Voronoi, área hipotética de los sitios de muestreo. Las líneas verdes punteadas son la triangulación de Delaunay que asocia sitios con las ubicaciones adyacentes. El nivel de confianza de la barrera en cada triangulación está indicado por el valor de soporte por submuestreo por las líneas rojas. Las líneas rojas representan las barreras: a) Golfo de California de 8.2–6.3 Ma (Oskin y Stock, 2003; Miranda, 2019), b) vulcanismo en el complejo Tres Vírgenes, fechado en 1.17 ± 0.07 Ma (Schmitt *et al.*, 2006), c) canal medio transpeninsular fechada en 1 Ma (Upton y Murphy, 1997; Riddle *et al.*, 2000). Los nombres y coordenadas de los sitios de muestreo abreviados se muestran en la Anexo A.

El software BEAST v. 2.5.2 generó un árbol filogenético que muestra que *F. columnaris* divergió de sus especies hermanas (*F. splendens*, *F. shrevi* y *F. purpusii*) hace 12.27 Ma [95% de densidad a posteriori más alta (HPD), 11.41–12.72 Ma] durante el Mioceno medio. Al interior de *F. columnaris*, el primer evento de separación ocurre entre la localidad de Sierra Bacha y las localidades de la PBC, estimada hace 7.24 Ma (95% HPD, 5.75–8.74 Ma), al final del Mioceno. Una segunda divergencia de los linajes ocurre entre las localidades peninsulares, diferenciando las localidades de Baja California y las de Baja California Sur hace 1.53 Ma (95% HPD, 1.23–1.86 Ma) y finalmente una separación del linaje de TV hace 1.20 Ma (95% HPD, 1.06–1.33 Ma; Fig. 9).

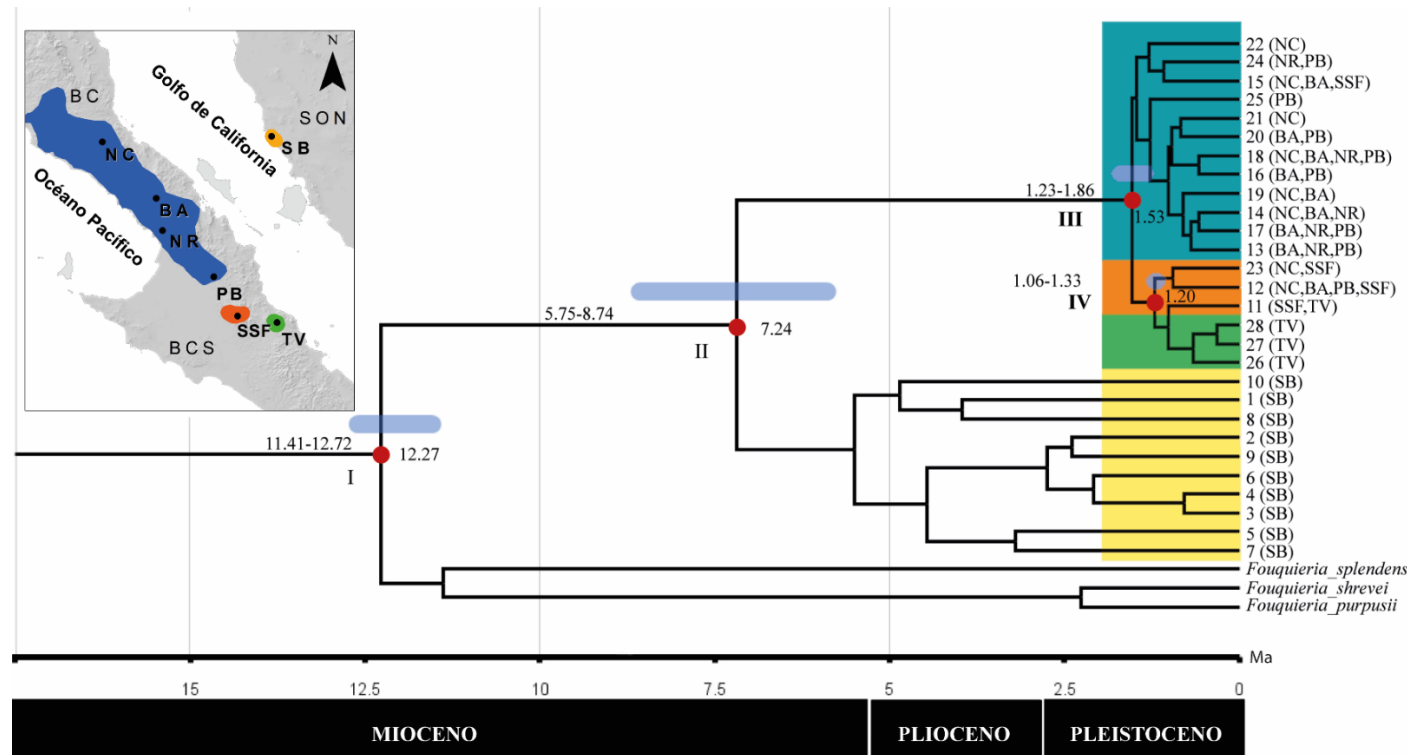


Figura 9. Tiempos de divergencia expresados en millones de años para el cirio (*Fouquieria columnaris*), basado en el fragmento concatenado de los espaciadores intergénicos psbJ-petA y ndhF-rpl32. Los puntos de calibración se representaron en color rojo en los sitios de coalescencia de la reconstrucción filogenética, el número romano adyacente indica el nombre de la calibración: I. Radiación en la familia Fouquieriaceae, basado en la datación previa de 12.72 ± 8.2 Ma; II. Origen del Golfo de California datado para hace 8.2–6.3 Ma; III. Canal medio transpeninsular fechado en 1 Ma; IV. actividad volcánica en Tres Vírgenes en 1.17 ± 0.07 Ma. Las barras azules muestran intervalos de confianza del 95 % para las estimaciones de la edad de los nodos. Los clados terminales muestran entre paréntesis los sitios de muestreo y el linaje que pertenece se diferencia por el color: amarillo para Sierra Bacha, naranja para Sierra de San Francisco, verde para Tres Vírgenes y azul para Baja California. En el mapa superior izquierdo se representan los sitios muestreados y el color del linaje que representan. Las siete localidades están representadas por los siguientes acrónimos: Sierra Bacha (SB), Norte de Cataviña (NC), Bahía de los Ángeles (BA), Norte de Rosarito (NR), Piedras Blancas (PB), Sierra de San Francisco (SSF) y Tres Vírgenes (TV).

7.1.2 Reconstrucción de la historia demográfica a partir del ADNcp

El gráfico de coalescencia bayesiana de Skyline mostró un evento de contracción poblacional a partir de los últimos ~100 mil años, la cual parece finalizar en los últimos ~15 mil años, donde comienza a experimentar una expansión poblacional gradual hasta el presente (Fig. 10). Lo anterior sitúa a la especie en un panorama temporal consistente con el cambio del período climático de Wisconsin al Holoceno, el paso del período de transición del UMG al interglaciar actual. Los análisis para cada linaje por separado fueron menos informativos.

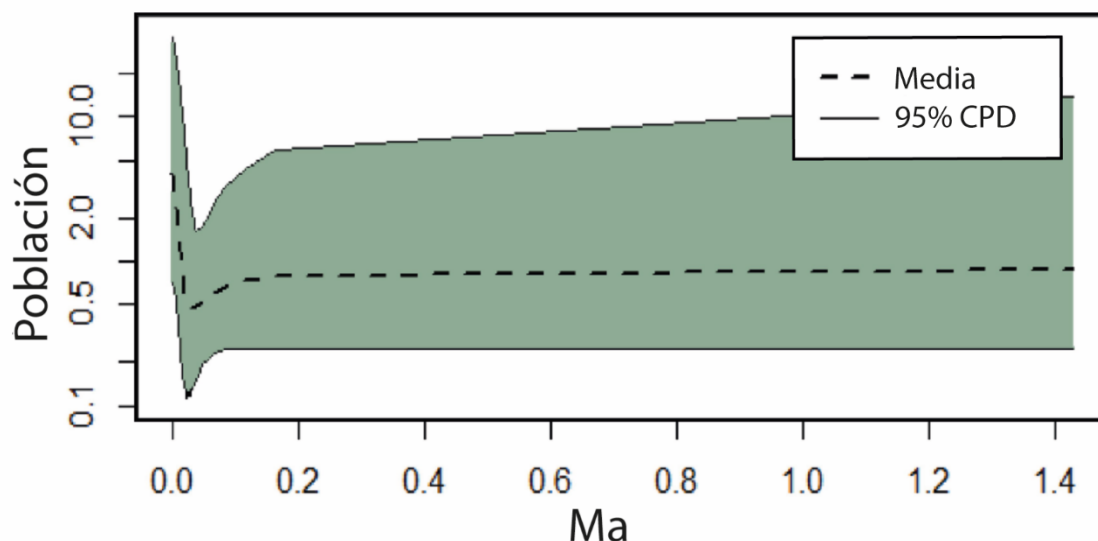


Figura 10. Gráfico de coalescencia bayesiana de Skyline en millones de años (Ma). Se muestra la variación del tamaño efectivo poblacional para el cirio (*Fouquieria columnaris*) a lo largo del tiempo. La línea negra interrumpida representa la media del tamaño efectivo poblacional y el área verde sombreada son los límites del intervalo 95 % CPD (intervalos de densidad central a posteriori).

Para el análisis individual para los cuatro linajes de coalescencia bayesiana de Skyline, se aprecia de igual forma el aumento en el tamaño efectivo de la población en los últimos ~50 mil años hasta el día de hoy (Fig. 11). El linaje de Baja California mostró un mayor tamaño poblacional estimado al presente, seguido del linaje de Sierra Bacha, además de que se aprecia que los linajes de Tres Vírgenes y Sierra de San Francisco presentan un tamaño efectivo poblacional más pequeño, concordante con el área geográfica que actualmente ocupan (Fig. 11).

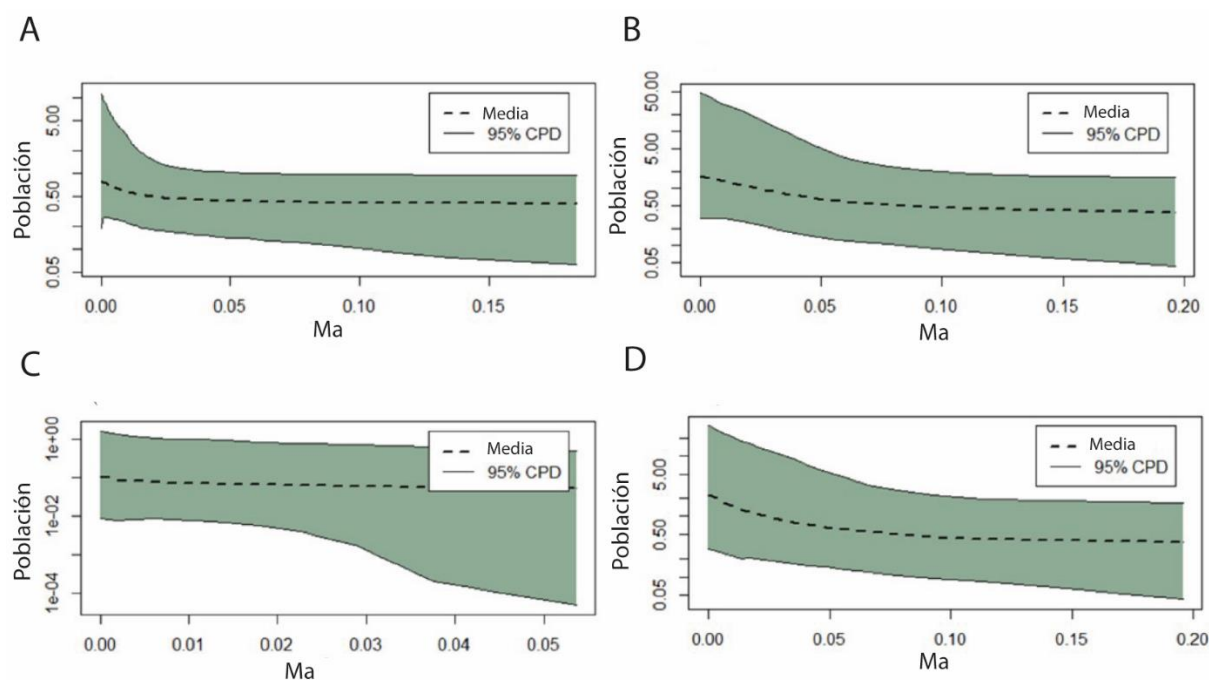


Figura 11. Gráfico de coalescencia bayesiana de Skyline en millones de años (Ma). Variación del tamaño efectivo poblacional con base a los cuatro linajes del cirio (*Fouquieria columnaris*) a lo largo del tiempo. La línea negra interrumpida representa la media del tamaño efectivo poblacional y el área verde sombreada representa los límites del intervalo 95 % CPD (intervalos de densidad central a *posteriori*). A) Baja California, B) Sierra Bacha, C) Sierra de San Francisco y D) Tres Vírgenes.

La misma señal se observó con las simulaciones por el método de simulación bayesiana de ABC. Las pruebas para simular las hipótesis de refugios climáticos respaldaron la hipótesis de HRG para los cuatro linajes con valores más próximos a uno (Tabla 1). Por lo que todos los linajes ocuparon áreas que funcionaron como refugios durante el periodo frío del Wisconsin hace 16.4–20.6 mil años y además sufrieron un evento de expansión durante el interglaciario cálido del Holoceno medio, hace entre 6.9–7.5 mil años. Los valores de error tipo I y II, fueron muy cercanas a cero, lo que implica el buen rendimiento de los modelos de simulación. Las estimaciones de la distribución posterior de los parámetros demográficos de los cuatro linajes revelados por el análisis ABC para el mejor escenario se muestran en la Anexo D.

Tabla 1. Pruebas de los escenarios hipotéticos para el cirio (*Fouquieria columnaris*) bajo el enfoque de simulación ABC. Se muestran la probabilidad a posteriori, el intervalo creíble del 95 % (intervalo de confianza del 95 %) y las tasas de error de tipo I y II.

Linajes	Hipótesis de Refugio Glaciar	Hipótesis de Refugio Interglacial	Error Tipo I	Error Tipo II
Baja California	0.9535 [0.9203, 0.9866]	0.0465 [0.0134, 0.0797]	0.005	0.000
Tres Vírgenes	0.9958 [0.9942, 0.9974]	0.0042 [0.0026, 0.0058]	0.011	0.004
Sierra Bacha	0.8466 [0.7760, 0.9173]	0.1534 [0.0827, 0.2240]	0.016	0.004
San Francisco de la Sierra	0.9917 [0.9752, 1.0000]	0.0083 [0.0000, 0.0248]	0.020	0.013

Los resultados presentados hasta aquí fueron publicados en el volumen 130 de la revista Biological Journal of the Linnean Society, bajo el título “Phylogeography and genetic structure of an iconic tree of the Sonoran Desert, the Cirio (*Fouquieria columnaris*), based on chloroplast DNA” bajo el DOI: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa065>.

7.2 Análisis genético poblacional basado en SNPs neutrales para *Fouquieria columnaris*

En la presente sección se muestran los resultados de los análisis poblacionales con base a los marcadores moleculares de los SNPs extraídos de la inspección reducida del genoma de *F. columnaris*.

7.2.1 Llamado, filtrado de polimorfismo de un solo nucleótido y de loci atípicos

La secuenciación de las librerías de 3dRADseq generó un total de 132,855,470 de lecturas emparejadas para los 64 individuos, dando un promedio de 1.02 millones de lecturas por individuo secuenciado y una profundidad promedio de 31.2X. Con base al primer filtrado de calidad se descartaron tres individuos que no cumplieron con una cobertura de secuenciación mínima de 0.1 millones de lecturas. En el ensamble *de novo* obtenido por STACKS se obtuvieron un total de 1,006,801 SNPs genotipados que después de los filtrados iniciales produjeron un conjunto de 1,405 sitios variantes para 61 individuos. Mediante el filtrado por VCFtools se detectaron 182 loci que no eran bialélicos, ya que se encontraban fuera del HWE y presentaban

desequilibrio de ligamiento, por lo que estos fueron eliminados. PCAdapt identificó 80 valores atípicos, BayeScan identificó diez y BayeScEnv identificó cuatro. Solo uno de los sitios polimórficos atípicos no fue detectado por el ACP, pero sí por la valoración bayesiana. Del conjunto completo de datos, se detectaron 82 loci putativamente bajo selección considerando los tres enfoques. El filtrado de VCFtools descartó a seis individuos adicionales que mostraban más del 30% de datos faltantes. Por lo tanto, después de todos los pasos de filtrado, los datos finales consistieron de 1,137 SNPs neutrales genotipificados en 55 individuos. Los SNPs descartados se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. SNPs retenidos por cada método de filtrado.

Filtro empleado	SNPs retenidos
Secuencia de SNPs crudas por STACKS	1,006,801
Presencia en > 70% individuos, Valor de <i>Phred</i> >30, MAF >0.05, loci vinculados físicamente	1,405
HWE ($p < 0.001$), desequilibrio de ligamiento (-- genor2, --min-r2 0.5), Solo SNPs bi-alélicos	1,218
Método de detección de loci atípicos	SNPs atípicos detectados
PCAdapt	80
Bayescan	10
BayeScEnv	4
En conjunto	82
Total de SNPs neutrales	1,137

7.2.2 Diversidad genética a partir de loci neutrales

Al menos dos de las comparaciones por localidad y por población tuvieron diferencias significativas (Anexo E y F). Los resultados de diversidad genética indicaron que Bahía de los Ángeles presentó las diferencias significativas en gran número de las comparaciones pareadas por localidad de los valores de diversidad de A_r y H_o , y para F_{IS} (Anexo G, H y I). En el caso de la A_r varió de valores mínimos para la localidad de Piedras Blancas con 1.349 (1.328 - 1.370, IC 95%) y un máximo para la población de Bahía de los Ángeles que fue de 1.380 (1.356- 1.403, IC 95%) y para Bahía de los Ángeles (Tabla 3). El H_o varió de un valor mínimo de 0.114 (0.104 - 0.123, IC 95%) para la localidad de Piedras Blancas y un máximo de 0.158 (0.145- 0.170, IC 95%) para la localidad de Bahía de los Ángeles. La significancia pareada de Gao en la comparación pareada poblacional se muestra en el Anexo J K y L para cada valor de diversidad genética descrito.

El valor de F_{IS} para Sierra Bacha como localidad, fue el más alto con un promedio de 0.116 (0.082 - 0.150, IC 95%), en cambio las localidades de Bahía de los Ángeles (promedio de -0.064) y Tres Vírgenes (promedio de -0.029) presentaron los valores más bajos, y como fueron valores negativos, esas localidades muestran un exceso de heterocigotos. Estos resultados son consistentes con los valores de consanguinidad del estadístico F , en donde Sierra Bacha mostro

el valor promedio más alto ($F = 0.320$) y Bahía de los Ángeles y Tres Vírgenes exhibieron los valores más bajos con promedios de $F=0.058$ y $F =0.110$ respectivamente (Tabla 3). Las poblaciones genéticas del Norte peninsular, Sierra Bacha y Tres Vírgenes mostraron altos valores de parentesco (Tabla 3 y Anexo M).

Tabla 3. Estadísticos de diversidad genética con base a 1,137 SNPs neutrales de 7 localidades distintas del cirio (*Fouquieria columnaris*). El intervalo de confianza se da entre paréntesis (IC 95%). Los títulos en negrita en la columna de la izquierda se refieren a poblaciones genéticas. Hay que considerar que SB y TV participan tanto como localidad y como población.

	N	Ar	H_o	F_{IS}	F	Parentesco
NP	14	1.619 (1.595 - 1.642)	0.139 (0.130 - 0.148)	0.117 (0.090 - 0.143)	0.160 (0.093 - 0.227)	0.136 (0.115 - 0.158)
NC	8	1.370 (1.348 - 1.393)	0.131 (0.120 - 0.142)	0.096 (0.057 - 0.134)	0.237 (0.165 - 0.309)	0.151 (0.125 - 0.177)
BA	6	1.380 (1.356 - 1.403)	0.158 (0.145 - 0.170)	-0.064 (-0.096 - -0.031)	0.058 (0.007 - 0.109)	0.110 (0.069 - 0.151)
SB	10	1.501 (1.473 - 1.529)	0.116 (0.107 - 0.126)	0.116 (0.082 - 0.150)	0.320 (0.252 - 0.389)	0.109 (0.088 - 0.129)
CP	21	1.602 (1.582 - 1.622)	0.122 (0.114 - 0.129)	0.168 (0.144 - 0.192)	0.261 (0.207 - 0.314)	0.053 (0.039 - 0.067)
PB	8	1.349 (1.328 - 1.370)	0.114 (0.104 - 0.123)	0.110 (0.073 - 0.147)	0.307 (0.221 - 0.392)	0.058 (0.036 - 0.080)
SSF	7	1.355 (1.334 - 1.377)	0.125 (0.114 - 0.135)	0.034 (0.000 - 0.070)	0.260 (0.147 - 0.372)	0.046 (0.019 - 0.073)
NR	6	1.361 (1.338 - 1.384)	0.132 (0.121 - 0.144)	0.003 (-0.034 - 0.041)	0.200 (0.073 - 0.327)	0.053 (0.026 - 0.081)
TV	10	1.517 (1.489 - 1.545)	0.154 (0.142 - 0.166)	-0.029 (-0.061 - 0.001)	0.110 (0.029 - 0.191)	0.161 (0.132 - 0.190)

N: Número de muestras genotipadas con éxito y que pasaron los filtros, Ar: Riqueza alélica enrarecida, Ho: Heterocigosidad observada, FIS: Coeficiente de consanguinidad, F: Estadístico F del coeficiente de consanguinidad, e índice de parentesco. NP: Población Norte Peninsular, NC: Norte de Cataviña, BA: Bahía de Los Ángeles, SB: Sierra Bacha, CP: Población Centro Peninsular, PB: Piedras Blancas, SSF: Sierra de San Francisco, NR: Norte de Rosarito y TV: Tres Vírgenes.

7.2.3 Análisis de agrupamiento

El método BIC para determinar el agrupamiento identificó un $K = 2$, como el modelo que mejor se ajustaba al número de grupos genéticos de nuestro conjunto de datos (Fig. 12). El análisis de ADCP retuvo un total de 17 componentes principales y seis funciones discriminantes (Fig. 13). Sus dos primeros ejes explicaron el 79.5% de la varianza, mientras que el primer y tercer eje

explicaron 68.3% de la variación total del conjunto de datos.

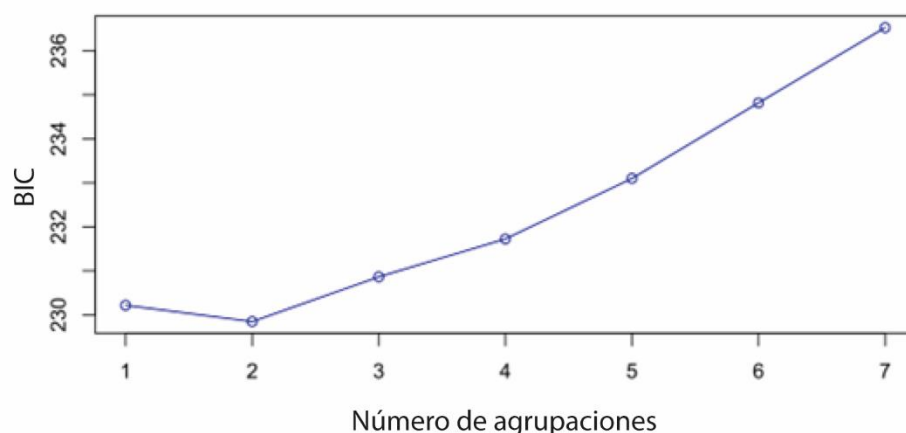


Figura 12. Gráfico de dispersión para la identificación de agrupaciones (K) propuestas por el paquete Adegenet con base al Criterio de Información Bayesiana (BIC).

La función discriminante 1 del ADCP separó dos grupos genéticos, cada uno con una subestructura distinta. La región norte se agrupó como Norte de Cataviña, Bahía de los Ángeles y Sierra Bacha, cada uno de ellos constituye un grupo separado. La región sur incluyó Piedras Blancas, Norte de Rosarito, Sierra de San Francisco y Tres Vírgenes. La función discriminante 3 permitió separar la localidad de Piedras Blancas y Norte de Rosarito de Sierra de San Francisco y Tres Vírgenes (Fig. 13). El método de Evanno encontró que el número más probable de K=2, concordante con los grupos definidos por el ADCP (Fig. 14).

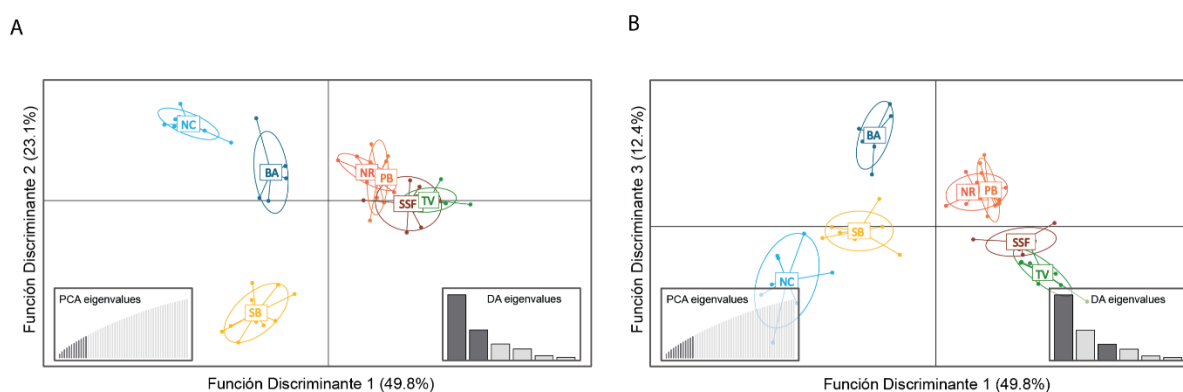


Figura 13. Estructura de la población del cirio (*Fouquieria columnaris*) con base al Análisis Discriminante de Componentes Principales de las siete localidades muestreadas. A) diagrama de dispersión que representa la primera y segunda función discriminante; B) diagrama de dispersión que representa la primera y tercera función discriminante.

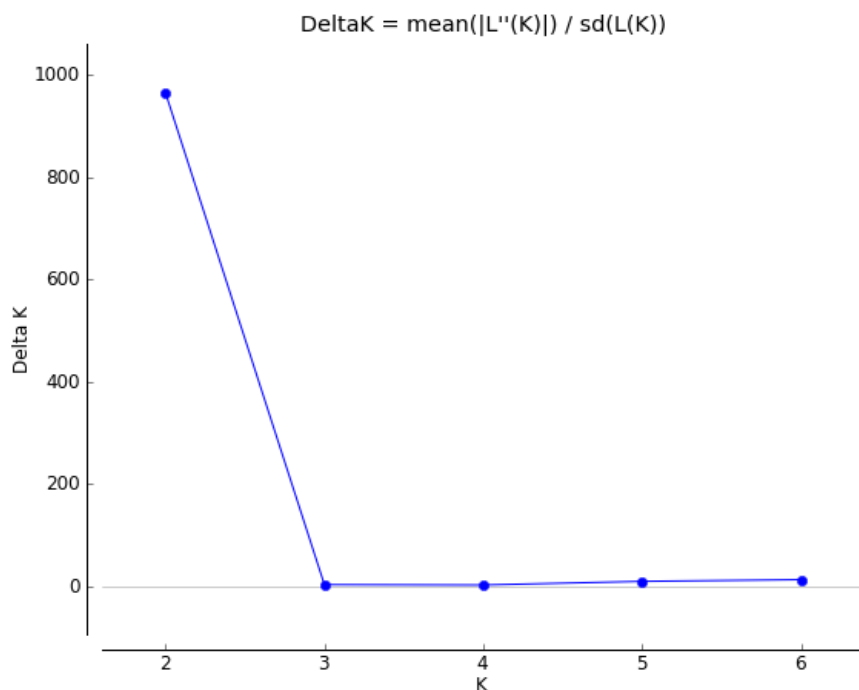


Figura 14. Número de poblaciones detectadas utilizando el método de Evanno en el análisis de STRUCTURE. El valor $K = 2$ (valor delta K más alto) representa el mejor resumen de agrupamiento de los datos genéticos.

El análisis de STRUCTURE revela una subestructura adicional con $K = 4$, mostrando niveles evidentes de mezcla genética entre localidades (Fig. 15), donde la región Norte de la distribución de la especie está conformada por dos grupos, siendo uno de ellos la localidad de Norte de Cataviña y Bahía de los Ángeles y la otra conformada únicamente por la localidad de Sierra Bacha en Sonora. Se resalta que Bahía de los Ángeles es una localidad con una composición genética tanto del Norte de Cataviña como de Sierra Bacha, pero en su mayoría más parecida a Norte de Cataviña. Respecto a las localidades del sur (Norte de Rosarito, Piedras Blancas, Sierra de San Francisco y Tres Vírgenes) también se diferenciaron en dos grupos genéticos: uno compuesto por la población central que estuvo conformada por Norte de Rosarito, Piedras Blancas y Sierra de San Francisco; y la otra conformada únicamente por la localidad de Tres Vírgenes. La población de Sierra de San Francisco mostró mayor grado de mezcla genética con la localidad de Tres Vírgenes, estos resultados son también soportados por el análisis de ADCP (Fig. 13).

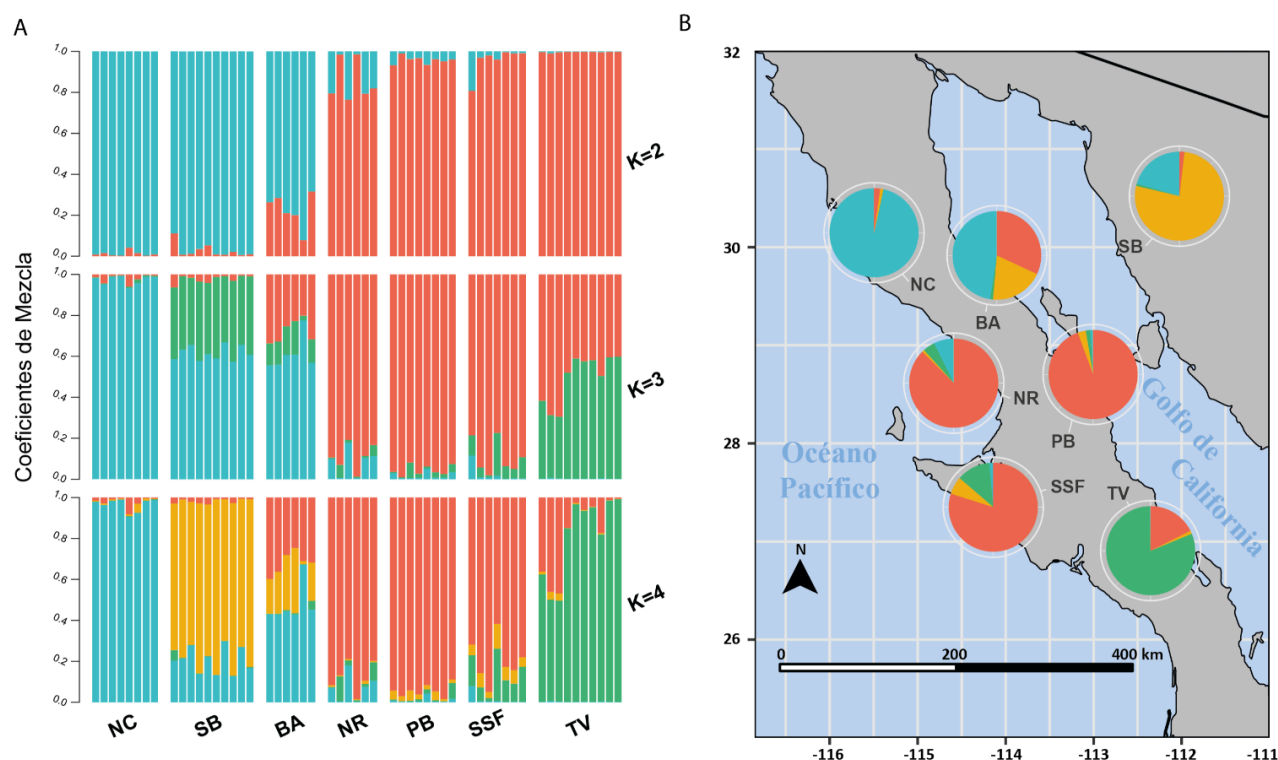


Figura 15. Estructura de la población del cirio (*Fouquieria columnaris*) con base a la aproximación bayesiana del programa STRUCTURE. A) Para K de 2 hasta 4, cada barra corresponde a un individuo de cada localidad; B) Los gráficos circulares indican los porcentajes de la ascendencia genética cuando K = 4. Sierra Bacha (SB), Norte de Cataviña (NC), Bahía de los Ángeles (BA), Norte de Rosarito (NR), Piedras Blancas (PB), Sierra de San Francisco (SSF) y Tres Vírgenes (TV).

El valor pareado de la D de Jost fue estadísticamente significativo después de la corrección FDR y las localidades que presentaron mayor diferenciación genética entre si fueron Norte de Cataviña y Tres Vírgenes con un valor $D = 0.035$, y Sierra Bacha y Tres Vírgenes, con un $D = 0.028$. Las localidades de Sierra de San Francisco, Piedras Blancas y Norte de Rosarito presentaron los valores más bajos de D de Jost, entre ellas mostraron un máximo de 0.008 y un mínimo de 0.005 (Fig. 16). El agrupamiento jerárquico confirmó lo inferido por los análisis anteriores, donde se reconocieron cuatro poblaciones diferentes: una población del Norte peninsular compuesta por los sitios de Norte de Cataviña y Bahía de los Ángeles, una población Central peninsular compuesta por las localidades de Norte de Rosarito, Piedras Blancas y Sierra de San Francisco, y las localidades de Tres Vírgenes, siendo esta la región más sureña de la Península y finalmente una cuarta población compuesta por Sierra Bacha en el Estado de Sonora (Fig. 16).

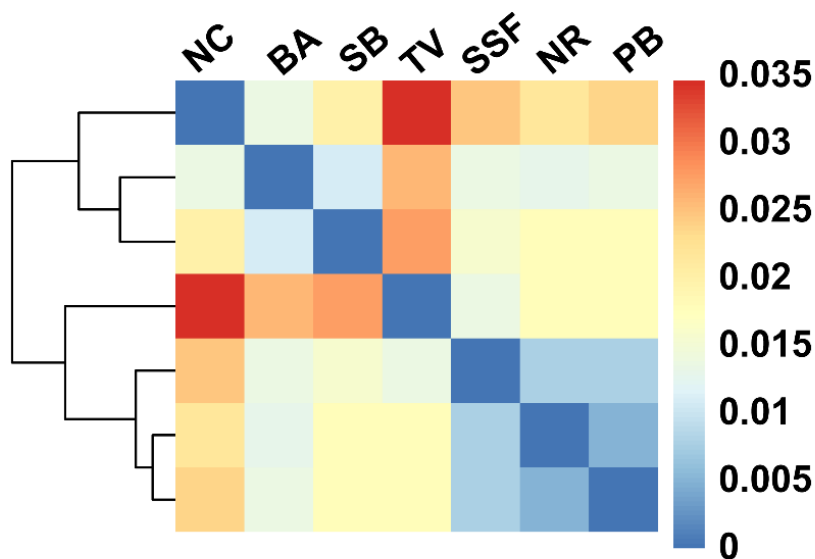


Figura 16. Mapa de calor de las distancias genéticas de D de Jost y el agrupamiento jerárquico para las 7 localidades. Todos los valores de p fueron significativos con un valor de $p < 0.05$. Los colores fríos representan una diferenciación genética baja y una diferenciación más alta está representada por los colores cálidos. El agrupamiento jerárquico se muestra del lado izquierdo al diagrama de calor. Las siete localidades están representadas por los siguientes acrónimos: Sierra Bacha (SB), Norte de Cataviña (NC), Bahía de los Ángeles (BA), Norte de Rosarito (NR), Piedras Blancas (PB), Sierra de San Francisco (SSF) y Tres Vírgenes (TV).

7.2.4 Patrones espaciales de estructura y conectividad de las poblaciones

La prueba de Mantel para evaluar el aislamiento por distancia mostró valores positivos de correlación tanto en el análisis para todas las localidades (Mantel $r = 0.650$, $p = 0.014$) como en el análisis para las localidades peninsulares (Mantel $r = 0.816$, $p = 0.003$; Fig. 17). Sin embargo, las pruebas de Mantel para el aislamiento por ambiente no mostraron significancia ni para el conjunto de datos completo ($r = -0.386$, $p = 0.935$) ni para el conjunto de datos peninsulares (Mantel $r = -0.331$, $p = 0.774$).

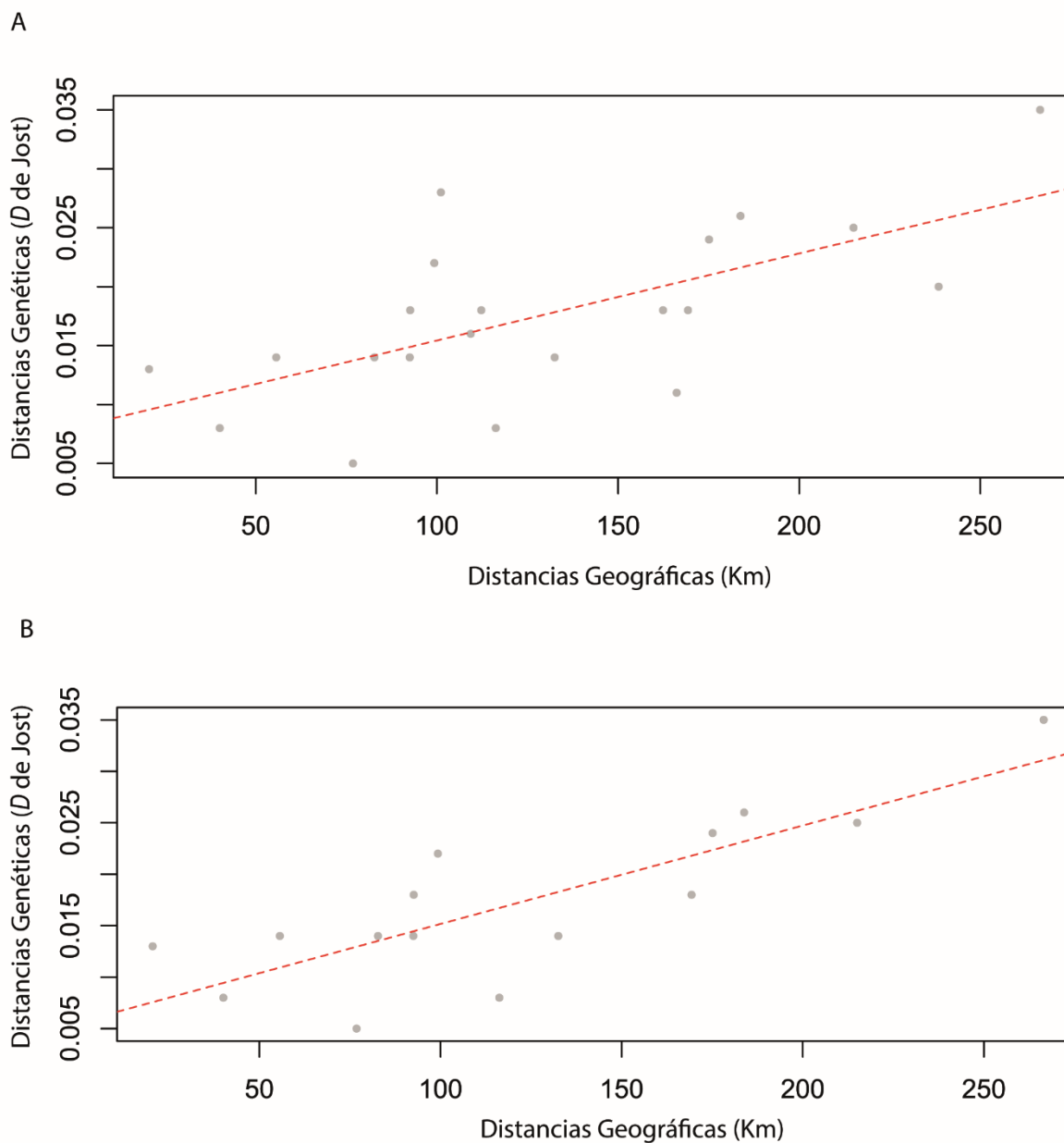


Figura 17. Gráfico de correlación de la prueba de Mantel entre la *D* de Jost y las distancias geográficas euclidianas. A) Gráfico para las 7 localidades muestreadas y B) Gráfico únicamente para las 6 localidades peninsulares. De rojo punteado se muestra la línea de regresión.

7.2.5 Clasificación jerárquica de la diversidad genética

El valor de Shapley para jerarquizar la posible contribución a la diversidad genética futura de la especie se basó en una estructura poblacional de $K = 4$ según los resultados de STRUCTURE obtenidos y el árbol NeighborNet (Anexo N). Este análisis mostró que Tres Vírgenes ($SH=0.013$) y

Sierra Bacha ($SH=0.012$) fueron los sitios con las diferencias genéticas más fuertes y pueden contribuir más ampliamente a la diversidad genética de las poblaciones de especie. Por otro lado, la población Norte peninsular (Norte de Cataviña y Bahía de Los Ángeles, $SH=0.009$) y la Población Central de la Península (Norte de Rosarito, Piedras Blancas y Sierra de San Francisco, $SH= 0.004$) son las más próximas al interior de la red y por lo tanto su contribución a la diversidad genética futura es menor (Anexo N).

7.2.6 Conectividad genética

El análisis EEMS mostró claros indicios de conectividad y migración entre la localidad de Sierra Bacha con la población del Norte de la Península. En el área peninsular detectó una barrera contra el flujo genético entre las poblaciones del Norte y la población Central. También se encontró flujo de genes entre las localidades de Sierra de San Francisco y Tres Vírgenes, lo que sugiere que Sierra de San Francisco es el sitio de contacto entre las poblaciones de Tres Vírgenes y Central (Fig. 18A). Por otro lado, el análisis de DivMigrate detectó valores altos de flujo de genes desde Sierra Bacha hacia la población Norte y Centro de la península (Fig. 18B). En la península hubo un flujo de genes bidireccional y casi simétrico entre las poblaciones Norte y Central y entre las poblaciones Central y Tres Vírgenes. Finalmente, la prueba de significación del flujo de genes asimétrico entre localidades mostró un flujo de genes estadísticamente significativo solo para Sierra Bacha hacia la población Norte de la Península (Fig. 18B y Anexo O).

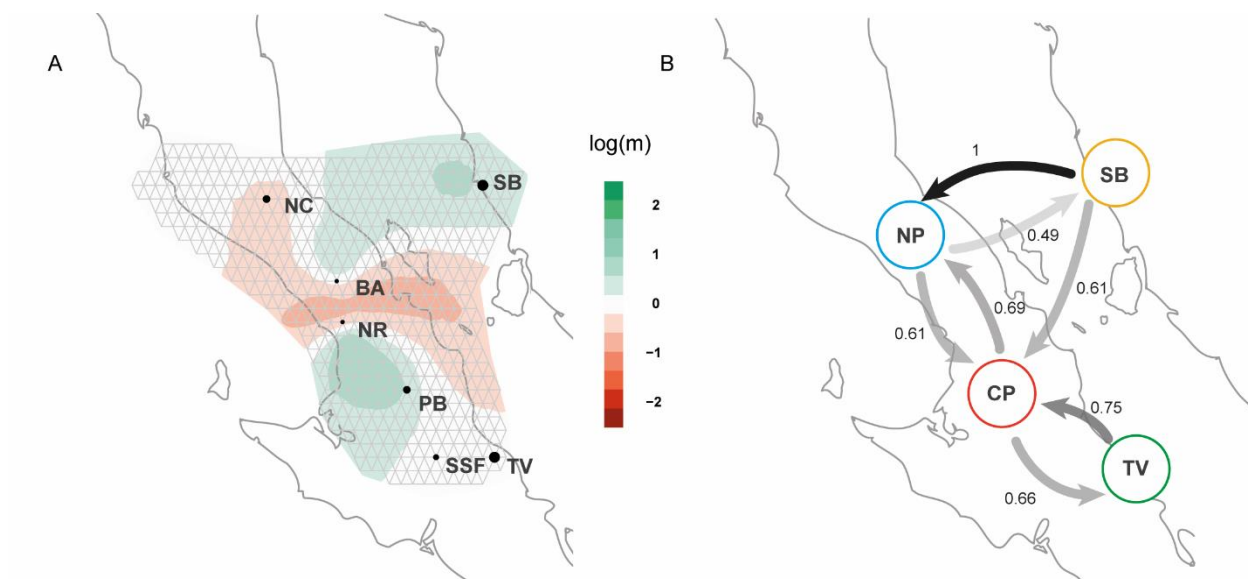


Figura 18. A) Estimación de la superficie de migración efectiva (EEMS) de *Fouquieria columnaris*. El $\log(m)$ es el valor escalado de la migración efectiva, donde cero indica la migración efectiva promedio, el área señalada en rojo indica el área de una posible barrera contra el flujo de genes. Los puntos corresponden que las localidades geográficas de muestreo son proporcionales en tamaño al número de individuos analizados. SB: Sierra Bacha, NC: Norte de Cataviña, BA: Bahía de los Ángeles, NR: Norte de Rosarito, PB: Piedras Blancas, SSF: Sierra de San Francisco y TV: Tres Vírgenes. B) Red de migración relativa estimada por divMigrate. Solo se representan tasas de migración > 0.40 entre poblaciones. NP/Azul: Norte Peninsular (compuesto por NC y BA), CP/Rojo: Centro Peninsular (compuesto por NR, PB y SSF), TV/Verde: Tres Vírgenes, y SB/Amarillo=Sierra Bacha.

7.3 Congruencia entre matrices de distancias genéticas

El valor de W de Kendall fue 0.616 entre las matrices de distancia (D de Jost, SNP_S y F_{ST} , $ADNcp$) el cual no fue significativo (probabilidad de permutación = 0.2). Se realizaron siete pruebas adicionales excluyendo en cada una de ellas una de las siete localidades muestreadas. La prueba en la que se excluyó la localidad de Norte de Cataviña fue la única que rechazó la hipótesis nula de no concordancia. Esta prueba mostró valores altos y significativos entre las matrices de distancia (estadístico W de Kendall = 0.825, probabilidad de permutación = 0.01), lo que indica que las dos matrices son muy similares (concordantes en un 80%) cuando se excluye la localidad del Norte de Cataviña.

Los resultados que se presentan en las secciones 7.2 y 7.3 fueron sometidos en la revista

“Biodiversity and Conservation”, bajo el título “Using genome-wide diversity and population structure to define management units in the cirio (*Fouquieria columnaris*), an emblematic tree of the Sonoran Desert.”, el cuál fue aceptado para su publicación el 14 de mayo de 2023.

7.4 Modelado de nicho ecológico actual y al pasado de *Fouquieria columnaris*

En la presente sección se muestran los resultados obtenidos sobre los modelos de nicho ecológico desarrollados para el cirio como especie, tanto para un periodo actual como la identificación de las áreas de refugio climático para la especie durante el UMG y el Holoceno medio.

7.4.1 Registros de presencia-ausencia

La base de datos inicial contenía 682 puntos de presencia y 1,112 puntos de ausencia. Después del proceso de filtrado la base de datos se redujo a un total de 380 puntos de presencia y un total de 694 puntos de ausencia, elementos que fueron utilizados para los modelos de nicho ecológico actual y para los modelos paleoclimáticos.

7.4.2 Variables predictivas y modelos de circulación global

Respecto a las variables bioclimáticas, estas se redujeron a seis variables informativas. Las variables retenidas fueron: BIO2: rango de temperaturas diurnas, BIO3: Isotermalidad (BIO2/BIO7) ($\times 100$), BIO8: temperatura media del trimestre más húmedo, BIO9: temperatura media del trimestre más seco, BIO14: precipitación del mes más seco y BIO19: precipitación del trimestre más frío. Las variables que más contribuyeron en todos los modelos fueron la BIO19, seguida por la BIO9, y la BIO3 con 46.5%, 22.6% y 12.5%, respectivamente.

7.4.3 Modelación de la distribución potencial actual y proyecciones al pasado

De las 10 repeticiones para cada uno de los seis algoritmos utilizados se retuvieron únicamente 20 modelos ($TSS \geq 0.65$ & $AUC \geq 0.7$) para generar el modelo ensamble. Los valores promedio de los indicadores de exactitud para estos modelos fueron una $TSS = 0.67$ y $AUC = 0.88$. Los cambios generales muestran refugios con probabilidad media de distribución al norte y sur de la PBC para

las dos proyecciones UMG y Holoceno medio por MIROC-ESM. En cambio, para la proyección al UMG por CCSM4 mostró una posible distribución de la especie al sur y en la región circundante del Golfo de California (Fig. 19).

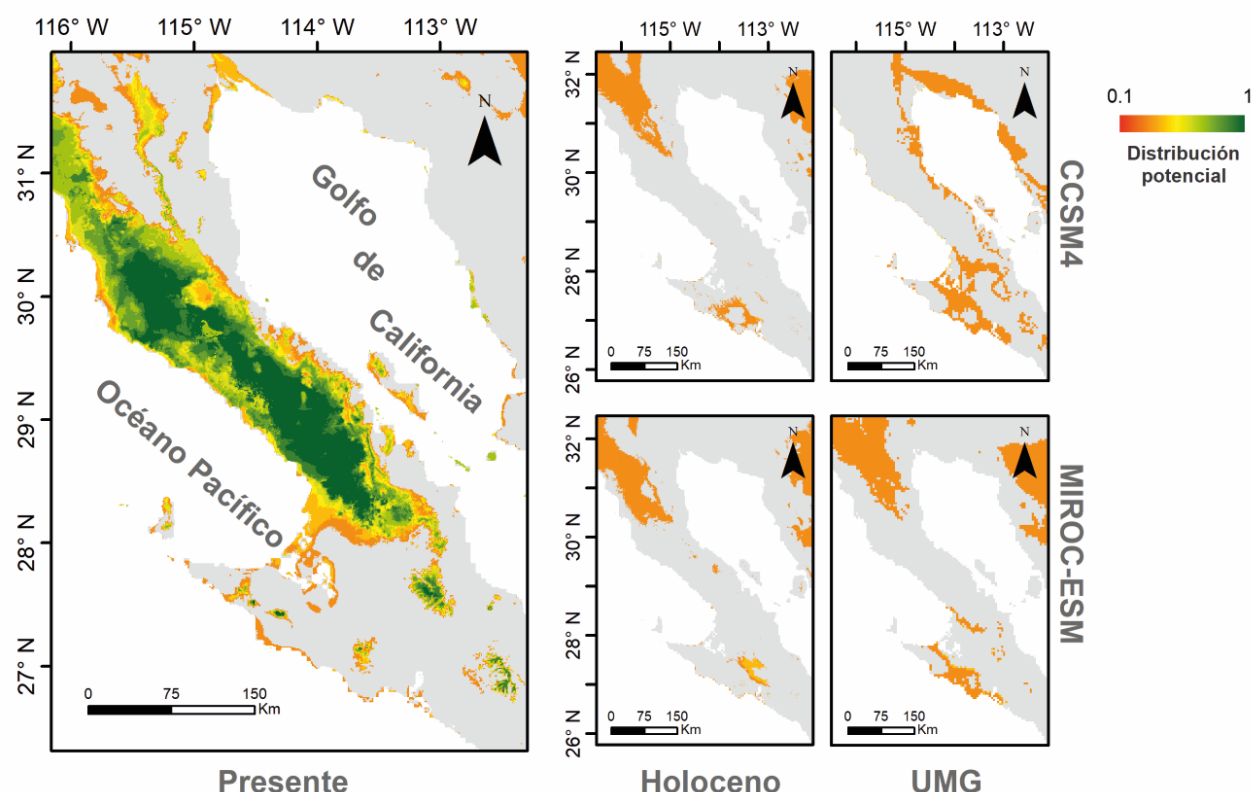


Figura 19. Probabilidad de presencia y cambios en la idoneidad del hábitat para *Fouquieria columnaris* bajo los escenarios del Último Máximo Glacial (UMG) y Holoceno medio de los modelos de circulación global CCSM4 y MIROC-ESM. Se muestra el gradiente de colores que manifiesta la probabilidad de presencia de la especie.

7.5 Modelación de la distribución potencial actual y proyecciones al futuro de las poblaciones delimitadas de *Fouquieria columnaris*

A continuación, se exponen los resultados de la modelación de nicho ecológico para las cuatro poblaciones genéticas (Norte, Central, Tres Vírgenes y Sierra Bacha) de *F. columnaris*.

7.5.1 Registro de presencia-ausencia poblacional

De la base de datos depurados de presencia y ausencia descritos en la sección 7.4.1 Registros de presencia-ausencia se agruparon de la siguiente forma: seis puntos pertenecientes a la población

de Sierra Bacha, siete puntos a la población de Tres Vírgenes, 269 a la población Norte, 98 puntos a la población Central y un total de 694 puntos de ausencia (Fig. 20).

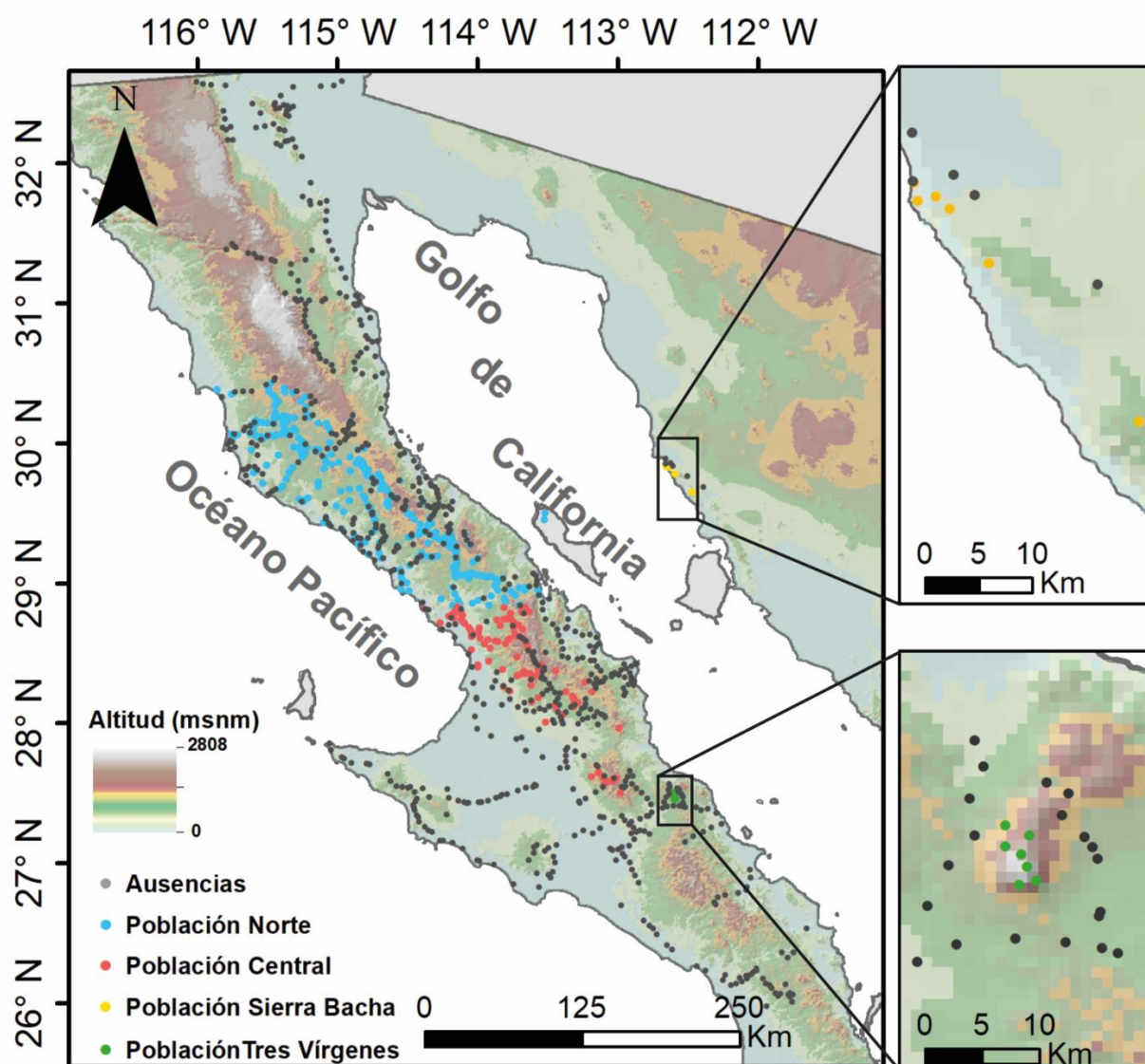


Figura 20. Sitios de presencia y ausencia del cirio (*Fouquieria columnaris*). El color permite diferenciar las cuatro poblaciones: Azul (población Norte); Rojo (población Central); Amarillos (población de Sierra Bacha); Verde (población de Tres Vírgenes); y Gris (puntos de ausencia).

7.5.2 Variables predictivas y modelos de circulación global

Las variables bioclimáticas utilizadas fueron las mismas señaladas en la sección 7.4.2 Modelación de la distribución potencial actual y proyecciones al pasado.

7.5.3 Modelos de distribución potencial actual y futuro a nivel poblacional

El número de modelos totales analizados fue de 240 y solo 198 fueron retenidos ($TSS \geq 0.65$ y $AUC \geq 0.7$); 47 pertenecieron a la población Norte, 59 de la población Central, 45 para la población de Sierra Bacha y 47 para la población de Tres Vírgenes, estos constituyeron la base del ensamble para cada población. Las puntuaciones medias del rendimiento de los seis algoritmos se describen para cada población en la Figura 21. El modelo con mejor desempeño para la población Norte y Central fue CTA, para Sierra Bacha fue el modelo GBM y para Tres Vírgenes fue el modelo GLM.

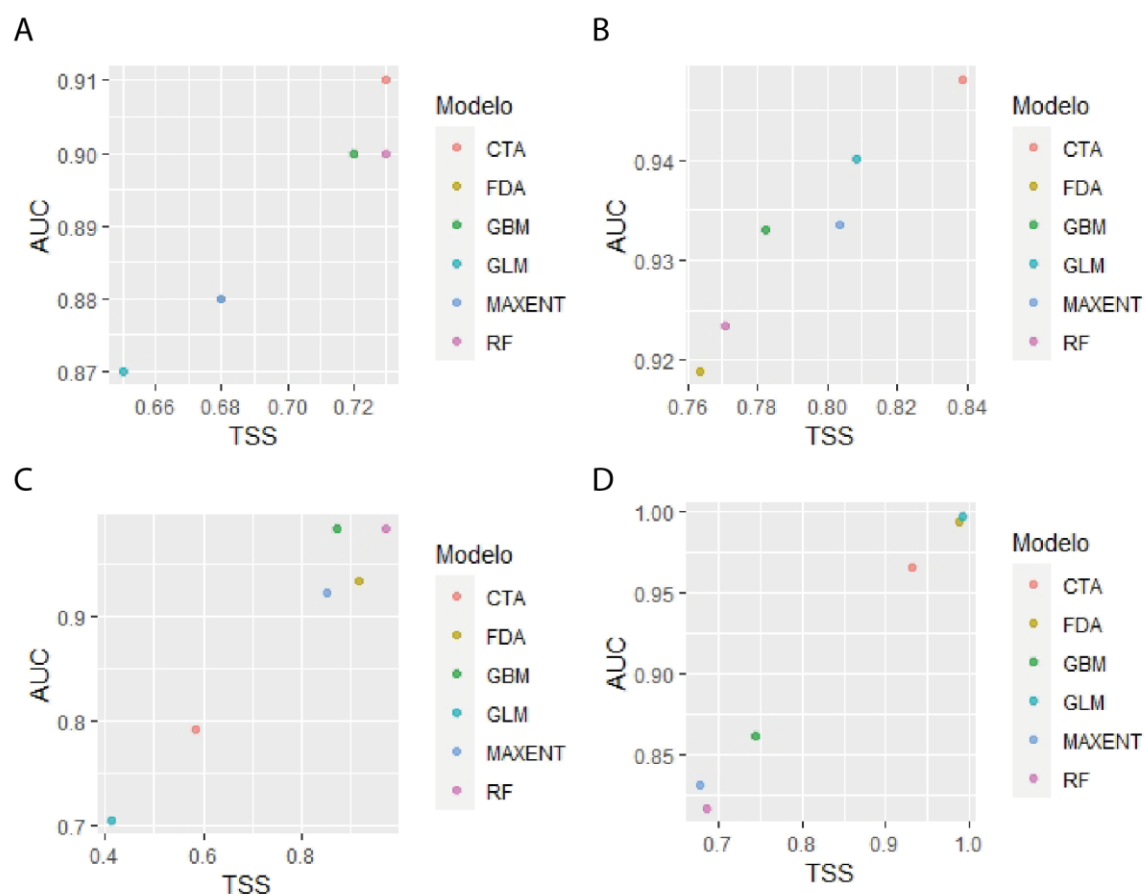


Figura 21. Comparación del rendimiento de los modelos de distribución potencial actual con base a seis algoritmos, utilizando los estadísticos de rendimiento de área bajo la curva (AUC) y los valores de True Skill Statistic (TSS). Los puntos exhiben un color indicativo del modelo que expresan el valor medio de las 10 repeticiones. A = Valores medios de los modelos realizados para la población Norte. B = Valores medios para la población Central. C = Valores medios para la población Sierra Bacha. D = Valores medios para la población Tres Vírgenes.

Para los modelos de la población Norte las variables que mostraron una mayor contribución

fueron la BIO8 y BIO19 con un 33.4% y 29.4% de contribución, respectivamente. Estas mismas variables se mostraron como las más informativas para la población de Tres Vírgenes con 35.2% y 34.3% de contribución, respectivamente. Para la población Central las dos variables más informativas fueron BIO9 y BIO19 con un 42.7% y 25.6% de contribución respectivamente. Finalmente, para la población de Sierra Bacha, la BIO3 contribuyó con un 55.7% y la BIO8 con 18.2% (Fig. 22).

Las mayores precipitaciones del trimestre más frío (BIO19) se dieron para la población de Tres Vírgenes (72.71 mm) y la población con el menor promedio de precipitaciones fue Sierra Bacha (40 mm), además de que esta población presentó las mayores temperaturas durante el trimestre más húmedo (28.02 °C; BIO8) y el trimestre más seco del año (22.08 °C; BIO9) y las menores temperaturas para estas dos variables para la población Norte (13.67 °C y 19.36 °C) y Central (15.74 °C y 18.70 °C; Anexo P).



Figura 22. Mapa de calor que muestra la contribución porcentual de las seis variables bioclimáticas no correlacionadas en las 10 repeticiones de los algoritmos de modelación empleados para las cuatro poblaciones: Norte, Central Sierra Bacha (SB), Tres Vírgenes (TV). Entre más intensa la coloración mayor es la contribución al modelo. Los acrónimos de las réplicas corresponden a Modelos Aditivos Generalizados (Generalised additive models, GAM) y Modelos potenciados generalizados (Generalised Boosted Models, GBM). Dos modelos basados en técnicas de clasificación: Análisis de árbol de clasificación (Classification Tree Analysis, CTA), Análisis discriminante flexible (Flexible Discriminant Analysis FDA); y dos modelos por algoritmos de Aprendizaje automático (Machine Learning); Bosque aleatorio (Random Forest, RF) y Máxima entropía (Maximum entropy, MAXENT).

Las combinaciones de escenarios y modelos de circulación global MIROC6 y CMCC mostraron que la población Central perderá en promedio un área de 65.8% (5,318.1 km²) en el periodo de 2041-2060 y un 97% (7,834.9 km²) en el periodo 2081-2100. La población Norte perderá el 29% (5,437.9 km²) de su superficie en el periodo de 2041-2060 y un 78.5% (14,725 km²) para el 2081-2100. Tres Vírgenes se espera que en el periodo 2041-2060 pierda un 37% (21.3 km²) y para el 2081-2100 y un 68% (39.1 km²). Finalmente, la población de Sierra Bacha se espera para el periodo 2041-2060 un promedio de pérdida del 37.9% (121 km²) y del 49% (158.4 km²) para el periodo 2081-2100 (Fig. 23).

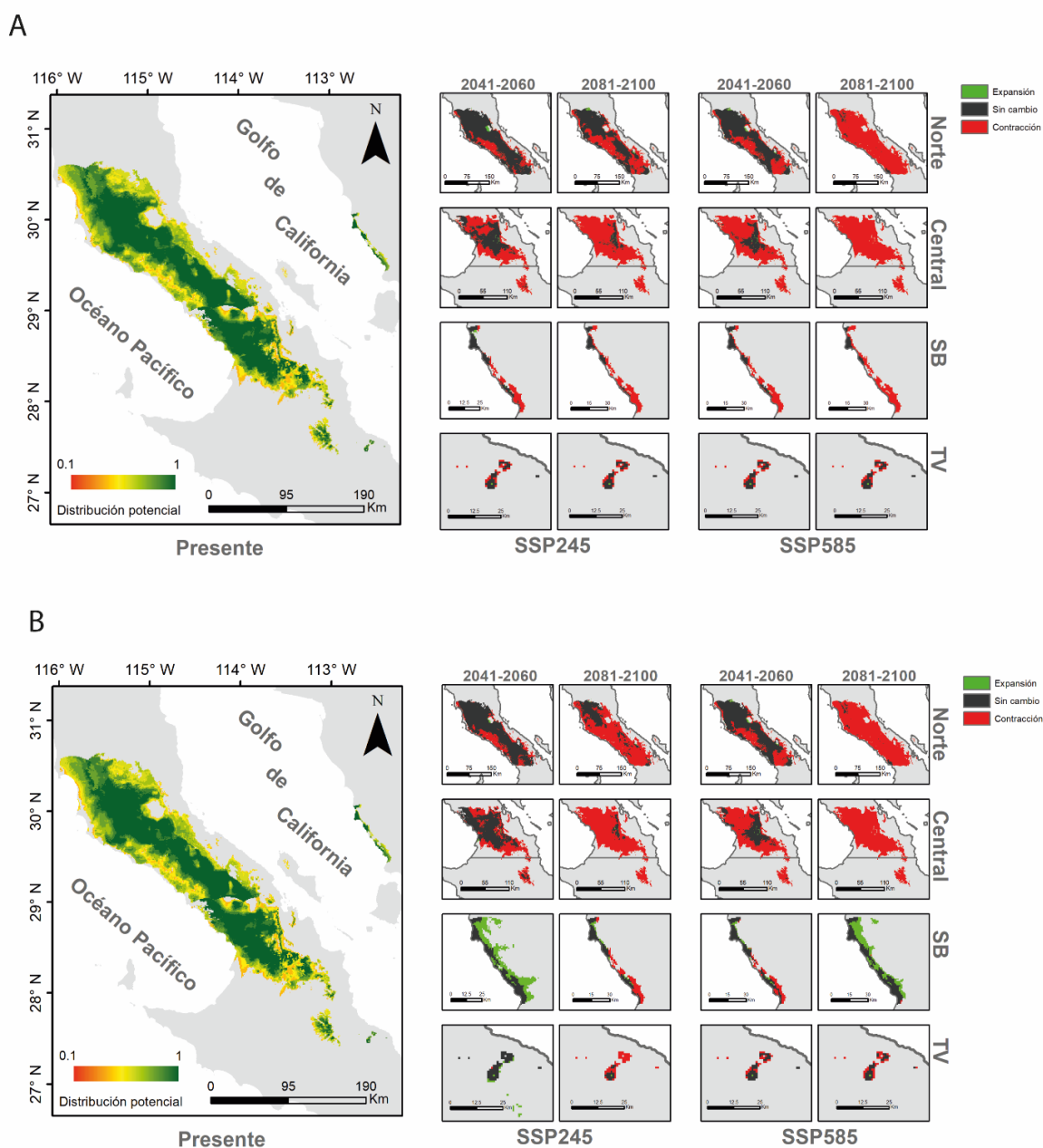


Figura 23. Cambios del hábitat climático para las cuatro poblaciones genéticas (Central, Norte y TV = población de Tres Vírgenes y SB = población de Sierra Bacha) de *Fouquieria columnaris* al presente y bajo los escenarios de cambio climático futuro para la proyección optimista MESSAGE-GLOBIOM (SSP245) y el escenario catastrófico REMIND-MAGPIE (SSP585). Distribución potencial con base en el modelo de circulación global MIROC6 (A) y CMCC-ESM2 (B). Para el modelo al presente el rango de color manifiesta la probabilidad de distribución mientras que para las proyecciones al futuro se muestran las áreas de expansión (verde), las áreas de contracción (rojo) y las áreas sin cambio (negro).

7.5.4 Amplitud y similitud de nicho

Mediante el ACP se cuantificó la amplitud y el solapamiento del nicho climático de las poblaciones del cirio, se seleccionaron los componentes 1 y 2 (CP1 y CP2) que explicaron en conjunto un 91.6% de la varianza del espacio multivariado (Fig. 24). Bajo el CP1 fue soportado principalmente por la variable bioclimática BIO19, donde la población Norte fue la que presentó mayor amplitud y la población de Sierra Bacha la que mostro una amplitud más reducida orientada a los valores positivos del eje sin solaparse con ninguna otra población. El CP2 se condujo en base a las variables relacionadas a temperaturas (BIO3 y BIO8). En este eje se mostró la población Central una mayor amplitud de nicho, esto gracias a los puntos de San Francisco de la Sierra que se solaparon climáticamente con las temperaturas del complejo volcánico de las Tres Vírgenes. La población de Sierra Bacha en este eje también mostró una ocupación de amplitud climática de nicho distinta a las demás.

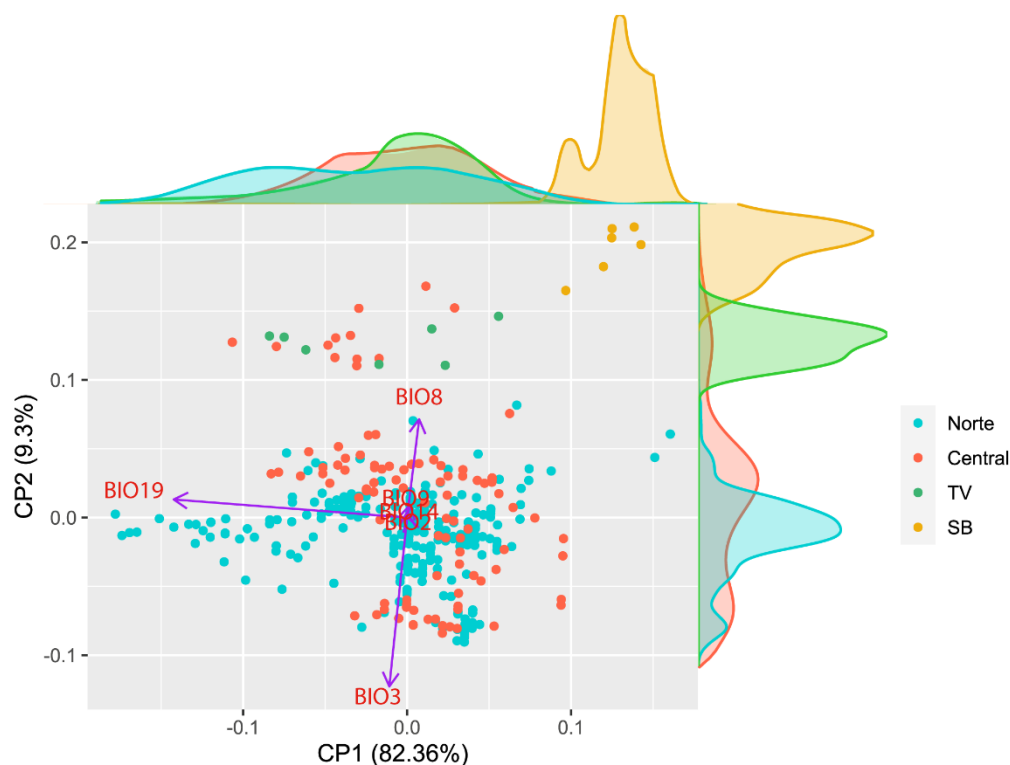


Figura 24. Amplitud de nicho climático de las cuatro poblaciones del cirio (*Fouquieria columnaris*) en un espacio climático multivariable. La varianza explicada se muestra entre paréntesis. Los gráficos de densidad del CP1 se muestra en la parte superior mientras que para el CP2 se muestra en la parte derecha. TV = población de Tres Vírgenes y SB = población de Sierra Bacha.

La similitud de nicho ecológico (D de Schoener e I de Hellinger) fue alta en las comparaciones entre las poblaciones Norte y Central con un rango de $I = 0.66$ y $D = 0.51$ (Tabla 4), lo que refleja similitudes climáticas entre el espacio de nicho ambiental de estas dos poblaciones. En el caso de la población Central también presentó un grado de similitud con Tres Vírgenes de $I = 0.31$ y $D = 0.17$, mientras que la comparación de Tres Vírgenes con la población Norte, los valores de similitud fueron nulos. Para la población de Sierra Bacha los valores de ambos índices y en todas las comparaciones pareadas fueron valores nulos, reflejando las diferencias climáticas de nicho de esta población con el resto, por lo que se rechaza la hipótesis del conservadurismo del nicho ecológico en *F. columnaris*.

Tabla 4. Valores pareados de similitud de nicho para los índices de D de Schoener (valores encima de la diagonal) y la I de Hellinger (valores debajo de la diagonal) para las cuatro poblaciones del cirio (*Fouquieria columnaris*). TV = población de Tres Vírgenes y SB = población de Sierra Bacha.

Poblaciones	Norte	Central	TV	SB
Norte		0.51	0	0
Central	0.66		0.17	0
TV	0	0.31		0
SB	0	0	0	

8. DISCUSIÓN

La necesidad de conocer y proteger la biodiversidad de una región es una importante prioridad ante eventos como el inminente cambio climático global, así como la pérdida de espacios naturales ante el avance de la civilización. El presente trabajo brinda herramientas y metodologías que permiten conocer sistemas biológicos complejos, cuya aplicación puede ayudar al manejo y monitoreo de una especie, en este caso particular, icónica del desierto Sonorense, misma que hoy día se distribuye en áreas naturales relevantes para la conservación. El cirio en el noroeste de México muestra un patrón filogeográfico compuesto por cuatro linajes cloroplásticos (Baja California, Sierra de San Francisco, Tres Vírgenes y Sierra Bacha). Este patrón fue presuntamente causado por la aparición histórica de barreras geográficas, tales como la apertura del Golfo de California, el desarrollo de un supuesto canal medio transpeninsular, y por primera vez se considera el vulcanismo del complejo volcánico Tres Vírgenes como una posible causa de aislamiento. En la actualidad, el cirio tiene una estructura poblacional compuesta por cuatro poblaciones (Norte, Central, Tres Vírgenes y Sierra Bacha), las cuales fueron reveladas a través del genoma nuclear y son parcialmente congruentes con los linajes cloroplásticos antes señalados. Se definió el nicho ecológico delimitando la distribución potencial de la especie, y con esta base se proyectaron escenarios al pasado donde la especie ocupó refugios climáticos durante el UMG. Además, se prevé una dramática reducción del área de distribución de la especie ante escenarios climáticos futuros. Sin embargo, las regiones donde habitan las poblaciones de Tres Vírgenes y Sierra Bacha se mantendrán estables. A continuación, se discutirán estos resultados.

8.1 Filogeografía de *Fouquieria columnaris*

La filogeografía del desierto Sonorense ha sido de gran interés y de relevancia para el estudio de modelos de especiación vicariante en especies de vida silvestre sobre todo para aquellos que se distribuyen en la región que comprende la PBC. Sin embargo, los trabajos han sido orientados en su mayoría a vertebrados, siendo la vegetación regional uno de los grupos con mayor rezago respecto en los estudios filogeográficos (Munguía-Vega, 2011). Además los trabajos en plantas han sido orientados en su mayoría a especies suculentas (Dolby *et al.*, 2015).

Los fragmentos concatenados de ADNcp de *F. columnaris* generados por Martínez Noguez (2017) permitieron descubrir 28 haplotipos distintos, los cuales no estuvieron distribuidos de forma uniforme en el área geográfica que ocupa la especie, lo que hizo suponer la existencia de barreras vicariantes para la especie (Fig. 6). Es de relevancia mencionar que este es el primer trabajo de plantas donde se estima tiempos de divergencia para los eventos vicariantes del canal medio transpeninsular, Golfo de California y el vulcanismo del complejo volcánico de Tres Vírgenes. La diferenciación genética asociada con la filogeografía para el cirio fue concordante con las rupturas filogeográficas observadas para otros taxones que incluyen plantas y animales en la PBC (Dolby *et al.*, 2015).

La barrera más sólida encontrada mediante el cloroplasto fue la región del Golfo de California (Fig. 8). El análisis de tiempos de divergencia para el cirio mostró una divergencia que data de hace 5.92 Ma (95% HPD, 4.41-7.36 Ma, Fig. 9) para la división de los linajes de la PBC y el macizo continental de Sonora, fecha que ajusta a los tiempos de finales del Mioceno. Existe un antecedente en el colibrí *Basilinna xantusii*, donde la estimación de tiempos de divergencia demuestra la apertura del Golfo de California como promotor para la diferenciación de la especie de su clado hermano *Basilinna leucotis* hace 3.6 Ma (González-Rubio *et al.*, 2016). Los resultados derivados de este estudio indican estimaciones equivalentes (Fig. 9). Los haplotipos de los cirios de la región de la PBC no son compartidos con los encontrados en Sonora, lo que supone un aislamiento total causado por esta barrera marina. Sin embargo, los resultados genómicos muestran un aislamiento parcial, como se discutirá más adelante.

Aunque sin estimaciones de tiempos de divergencia, el efecto vicariante de la formación del Golfo de California también ha dejado señales en otras especies de plantas tales como: *L. schotii*, *S. gummosus*, *P. californicum* y las palmeras *Washingtonia* y *Brahea* (Nason *et al.*, 2002; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003; Lira-Noriega *et al.*, 2015; Klimova *et al.*, 2017). Esta evidencia deja claro que la barrera que representó la formación del Golfo fue difícil de superar, tanto para los dispersores de semillas como para los polinizadores de muchas plantas, ya que, entre otras razones, seguramente requiere de un costo energético importante y condiciones climáticas favorables que faciliten el tránsito.

En este estudio no se tuvo la oportunidad de recolectar cirios de la localidad de la isla Ángel de la Guarda, los individuos de esta localidad ciertamente podrían precisar la datación en los tiempos de divergencia, esto debido a que el origen de la isla se estima ocurrió alrededor de 3.3-2 Ma (Aragón-Arreola y Martín-Barajas, 2007). Pero también, esos individuos, podrían brindar una visión amplia de los mecanismos de dispersión a través de los puentes insulares y aportar información para hipótesis de dispersión y conectividad como para el origen de la disyunción como se analizó en *S. gummosus* (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003).

Otros eventos vicariantes más recientes y regionalmente locales se han propuesto para explicar quiebres filogeográficos en la PBC, uno de ellos es el canal medio transpeninsular (Upton y Murphy, 1997; Riddle *et al.*, 2000). Este canal pudo constar de una transgresión marina, cuyo resultado fue la división de la península, que favoreció la fragmentación poblacional en diversas especies y pudo haber favorecido el endemismo a nivel local, este evento se ha datado hace 1-3 Ma (Fig. 3). En este estudio se pudo detectar que el cirio muestra una divergencia relativamente reciente entre los linajes Sierra San Francisco y Tres Vírgenes (1.73 Ma, 95% HPD, 1.56-1.90 Ma, Fig. 9), la cual es congruente con ese supuesto canal medio transpeninsular (Upton y Murphy, 1997; Riddle *et al.*, 2000). En el caso de Sierra San Francisco se aprecia que ningún haplotipo es exclusivo de la localidad (Fig. 6) ya que la mayoría son compartidos por los linajes del Norte de Baja California y el linaje de Tres Vírgenes, lo que sugiere que Sierra San Francisco funciona como un área de contacto entre ambos linajes, resultado también advertido con marcadores SNPs.

Un evento vicariante adicional propuesto en este trabajo es el impacto del vulcanismo en el complejo Tres Vírgenes, este evento nunca se ha hipotetizado como un factor de vicarianza. En este estudio se valoró por primera vez el impacto del vulcanismo en esta región como posible modelador de la diversidad genética regional. El complejo volcánico Tres Vírgenes es un área en la que ha presentado actividad volcánica histórica, que ha sido moderada pero continua (Schmitt *et al.*, 2010). La actividad volcánica en esta área puede considerarse un evento vicariante conectado posiblemente con el presunto canal medio transpeninsular. La clara evidencia de este vulcanismo, hace pensar que este evento vicariante puede ser una explicación alternativa o

paralela para las discontinuidades filogeográficas observadas en otras especies tales como *L. schotii*, *E. lomelii* y *P. californicum* (Nason *et al.*, 2002; Garrick *et al.*, 2009; Lira-Noriega *et al.*, 2015). Los linajes de Baja California y Tres Vírgenes no comparten haplotipos, lo que sugiere un efectivo aislamiento y ausencia de flujo genético entre ellos (Fig. 6). Por lo tanto, las dos barreras propuestas para esta región central (el canal medio transpeninsular y el complejo volcánico) pudieron haber producido un aislamiento parcial en el linaje de las Tres Vírgenes, sobre todo porque los visitantes florales y los posibles polinizadores del cirio pueden haber sido afectados por los derramamientos de cenizas de las explosiones volcánicas. Si bien los efectos de las perturbaciones volcánicas pueden ser variables, se sabe que cualquier acontecimiento de este origen llega a tener afectaciones en la distribución y presencia de comunidades de artrópodos y aves en las localidades afectadas por estos eventos (Dalsgaard *et al.*, 2007; Chaneton *et al.*, 2014; Crisafulli *et al.*, 2015).

Por otra parte, es importante señalar que existen especies en las que las barreras filogeográficas propuestas no han influido o generado patrones de diversidad, como el caso de *E. lomelii* frente al evento vicariante del Golfo de California (Garrick *et al.*, 2009), o el cactus columnar *Stenocereus thurberi* (Arenas *et al.*, 2023). Para el caso del canal medio transpeninsular, especies como *P. pringlei*, *Washingtonia* y *Brahea* parecen no haber sido afectadas por este suceso (Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016; Klimova *et al.*, 2017). Estas especies tienen diferentes mecanismos de dispersión que son distintos al cirio, por ejemplo, *P. pringlei* depende de mamíferos y aves (Cornett, 1989; Garrick *et al.*, 2009; Wehncke *et al.*, 2010; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016) y otras se dispersan por hidrocorea como *Brahea* y *E. lomelii* (Garrick *et al.*, 2009; Wehncke *et al.*, 2009). Estos mecanismos de dispersión y polinizadores específicos podrían explicar por qué la actividad volcánica, el canal medio transpeninsular y el Golfo de California no representan barreras infranqueables para el flujo genético en estas especies.

8.2 Genética poblacional de *Fouquieria columnaris* en base a loci neutrales

Hasta donde sabemos, no existe precedente sobre los niveles de diversidad genética obtenidos a partir de SNPs con una inspección reducida del genoma en el cirio o especies filogenéticamente

cercanas. Por lo que este es el primer trabajo bajo en su tipo para la familia Fouquieriaceae y los valores aquí reportados serán de utilidad para estudios similares en el futuro. Se describe la especie dentro de un rango de heterozigocidad observada de $H_o = 0.116-0.154$, si bien desconocemos los rangos de diversidad habituales para el grupo, es importante señalar que estos valores se encuentran en el rango de especies de plantas con diferentes hábitos y ciclos de vida que han sido valoradas por SNPs ($H_o = 0.055-0.269$) y considerados como especies que han pasado por eventos de cuellos de botella históricos, endogamia y fragmentación del hábitat (Borrell *et al.*, 2018; Blyth *et al.*, 2020; Jia *et al.*, 2020; Stojanova *et al.*, 2020; Brito *et al.*, 2021). Los sistemas de apareamiento son un fuerte determinante de la diversidad y la estructura genética de las plantas, ya que los polinizadores y los métodos de dispersión de la semilla son los que determinan el flujo de genes en especies arbóreas (Petit y Hampe, 2006). En el caso del cirio hay una producción de flores de olor dulce con néctar alrededor de la base del ovario (Henrickson, 1972), lo que atrae a un gran número de abejas nativas por ejemplo *Diadasia*, *Lithurgopsis*, *Megachile* y colibríes, muchos de estos son polinizadores generalistas (Nabhan *et al.*, 2000). Las abejas nativas tienen rituales de forrajeo limitados, los que podrían generar patrones de apareamiento entre flores de la misma planta y plantas vecinas (Wessinger, 2021). Considerando que la dispersión del cirio es limitada (Humphrey, 1974), las plantas en floración cercanas entre sí podrían estar emparentadas. Además, la reproducción de individuos estrechamente emparentados de la misma población y la autofecundación puede desempeñar un papel de relevancia en los niveles de diversidad genética en plantas (Abu Awad y Billiard, 2017). En el caso del cirio se detectaron valores del coeficiente de consanguinidad positivos (estadísticas F_{IS} y F , Tabla 3), lo que sugiere que las poblaciones han estado bajo procesos consanguinidad históricos. Los valores de parentesco promedios poblacionales muestran que los individuos recolectados tienen una relación menor a la de medios hermanos (<0.5 , Anexo L).

A pesar de que el cirio en condiciones de cultivo es autocompatible, se cree que en condiciones naturales puede optar por la fecundación cruzada, ya que posee estructuras florales que no facilitan la autofecundación. El cirio tiene el pistilo (estilo y estigmas) incluidos en el tubo de la corola, y los estambres exertos (Henrickson, 1972). Sin embargo, los polinizadores pueden visitar las flores de la misma panícula, e incluso facilitar la transferencia del polen a su mismo pistilo, lo

que generara la autopolinización asistida, y por lo tanto explicaría la señal de altos valores de consanguinidad que se detectaron en este estudio. La población de Sierra Bacha exhibió los valores de consanguinidad más altos, posiblemente debido a su aislamiento parcial en el continente. Este resultado es consistente con los altos niveles de homogeneidad genética que se observó en estudios anteriores en tres localidades diferentes del cirio en Sierra Bacha con base en un análisis AFLPs, donde los autores consideraron que se debió al aislamiento de un número muy bajo de individuos provenientes de la población continental (Gutiérrez-Ruacho *et al.*, 2018).

La población Tres Vírgenes exhibió los valores más bajos de F_{IS} y F , en comparación con el resto de las poblaciones, pero presentó índices de parentesco positivos (Tabla 3, Anexo L), lo cual puede interpretarse a que sea una población emparentada con bajos niveles de endogamia. Los sistemas de apareamiento por mestizaje entre poblaciones distintas, aunque puedan ser fortuitos, puede lograr un efecto en el aumento de la diversidad genética en las especies arbóreas y disminuir la señal de consanguinidad en una sola generación (Blyth *et al.*, 2020). La población de Tres Vírgenes intercambia información genética con la población Central, lo cual puede ser posible gracias a la localidad de Sierra de San Francisco que es la más cercana. Estos hechos podrían explicar los valores de consanguinidad encontrados y el aumento de los valores de H_o para esta población (Tabla 3). Este mismo patrón se detectó con los resultados de las secuencias de ADNcp, donde Sierra de San Francisco parece funcionar como un área de contacto entre las localidades del Norte peninsular y Tres Vírgenes, donde el haplotipo más abundante de Sierra de San Francisco también estuvo presente en Tres Vírgenes (Martínez-Noguez, 2017).

En este estudio se detectó que el aislamiento genético provocado por el evento vicariante de la formación del Golfo de California es parcial y no total como se pensó a partir del análisis filogeográfico. De acuerdo con los resultados observados, existe una clara conectividad (flujo genético) entre Sierra Bacha y la región Norte peninsular, probablemente debido a factores climáticos y biológicos (Fig. 18), proporcionando una estructura muy parecida a la encontrada en *P. pringlei* (Cactaceae) en esta región del Norte peninsular y las costas de Sonora (Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016). Los patrones de flujo de genes en estas regiones podrían estar mediados por polinizadores que viajan desde el continente a la región peninsular, como se ha visto en especies

como el cactus columnar *Stenocereus thurberi* que parece tener flujo genético mediado por polinizadores tipo murciélagos entre las costas peninsulares y las costas del Estado de Sonora (Arenas *et al.*, 2023). Se tiene bien documentado que las aves también pueden llegar a transportar polen a largas distancias, especialmente especies como los colibríes que pueden esparcir los gametos masculinos más lejos que las abejas (Wessinger, 2021). Se ha encontrado que polinizadores ligados a los ocotillos (*Fouquieria macdougalii* y *Fouquieria splendens*), como lo es el colibrí *Selasphorus rufus*, logran viajar desde Sonora hasta Baja California entre los 29° y 30° N como ruta migratoria. Diversos avistamientos han constatado que este colibrí utiliza las islas del Golfo de California, específicamente en islas como Tiburón, San Esteban, San Lorenzo Sur y Ángel de la Guarda como sitios de descanso en su viaje entre ambas costas (Cody, 1983). Sin embargo, el uso de esta ruta no es un evento anual y depende de las lluvias de la temporada anterior y la abundancia floral estacional (Van Devender *et al.*, 2004). Además la bien definida temporada de floración estival del cirio en Sierra Bacha de junio-agosto (Humphrey, 1974; Nabhan *et al.*, 2000) no parece coincidir con la migración primaveral (febrero-abril) del colibrí. Otras especies de colibríes, como *Calypte costae* que es una especie residente de las costas peninsulares y del Estado de Sonora (Grant y Grant, 1967), ha sido reconocida como abundante visitante durante la temporada de floración del cirio (Nabhan *et al.*, 2000) y, por lo tanto, podría participar en el transporte de polen de cirio de una costa a otra a través del Golfo de California como lo hace el colibrí de *S. rufus*. En resumen, bajo estos argumentos, los colibríes podrían estar promoviendo la polinización y el flujo de genes desde el continente hacia el área peninsular. Sin duda, la dinámica climática anual y la fenología de la vegetación son otros factores que regulan la abundancia y tipo de polinizadores. Estos factores podrían afectar las rutas y la direccionalidad de los polinizadores de cirio de un año a otro.

A una escala más regional, los artrópodos pueden desempeñar un papel mayor en la reproducción local y esto ayudaría a explicar el aislamiento por distancias detectado en la región peninsular (Mantel $r = 0.816$, $p = 0.003$). Una interesante línea de investigación se abre al considerar los potenciales polinizadores del cirio, y su papel en el flujo genético para corroborar la información proporcionada por los datos genéticos aquí obtenidos.

Aunque no se encontró un aislamiento por ambiente, no se descarta de que el cirio pueda mostrar adaptaciones locales. Es conocido de que esta especie se distribuye a través de un gradiente latitudinal con ciertas condiciones micro-climáticas. Además es una de las pocas especies de la familia Fouquieriaceae que se asocia a una gran variedad de tipos de suelos (Humphrey, 1974). Los futuros enfoques orientados a la genómica del paisaje podrán descubrir procesos sutiles de adaptación local (Sork *et al.*, 2013). Estos estudios permitirían delinear Unidades Adaptativas en la especie, lo que brindará información complementarias a las UM, ayudando a entender las capacidades de la especie para hacer frente a las condiciones climáticas futuras (Hohenlohe *et al.*, 2021).

La dispersión de semillas mediado por los fuertes vientos en temporada de huracanes, representa una explicación alternativa sobre el flujo genético entre las poblaciones peninsulares y continentales (Humphrey, 1974). Sin embargo, esto parece improbable, ya que las plantas de la familia Fouquieriaceae se dispersan a través de la anemocoria, un atributo biológico en el que las semillas conspicuas tienen un ala membranosa que permite que el viento las disperse cierta distancia (Henrickson, 1972). La altura del cirio participa de forma relevante en la dispersión de la semilla, ya que a mayor altura aumenta el vuelo de la semilla y con ello la distancia entre la planta madre e hija (Nabhan *et al.*, 2000). Aunque el ala de la semilla tiende a ser pequeña, lo que impide que se aleje grandes distancias de la planta madre (Humphrey, 1974). Los resultados de STRUCTURE muestran que el coeficiente de ancestría indica que los individuos de la península de Baja y los de la población Sierra Bacha son organismos mezclados (Fig. 15), por lo que parece que el flujo de genes está ocurriendo como resultado del entrecruzamiento del polen, más que por eventos de dispersión de semillas.

Otra hipótesis adicional es que la especie podría haberse dispersado por efecto antropogénico en la región, un fenómeno que ha sido poco considerado y muy poco estudiado, por ejemplo, (Moran, 1985) describe que el cardón (*P. pringlei*) y la pitahaya agria (*S. gummosus*) son cactus que fueron traslocados en las islas del Golfo de California por grupos indígenas de la nación Seri (Case *et al.*, 2002). Por lo que la probabilidad de dispersión intencional y accidental antropogénica no debe descartarse. La presencia del cirio de la isla Ángel de la Guarda podría también explicarse

por la dispersión cultural. Interesante, dentro de la cosmovisión de los Seri, el cirio es considerado como un tipo de ser (al igual que las chollas y las tortugas laúd) a la que le atribuyen poderes sobrenaturales que se relacionan con sus orígenes, por lo que un manejo y translocación de plantas de un lugar a otro podría haber ocurrido en el pasado como producto de un fenómeno cultural (Case *et al.*, 2002).

8.3 Análisis de congruencia entre matrices

La discordancia entre las matrices de datos nucleares y cloroplásticos observada con los datos de este estudio podría explicarse por las características propias de los genomas. Mientras que el genoma cloroplástico presenta bajas tasas de mutación y es un genoma que no recombina, esto ocasiona que se detecten divergencias a diferentes escalas temporales entre ambos tipos de genomas (Drouin *et al.*, 2008; Greiner *et al.*, 2014). Además, el genoma nuclear se hereda biparentalmente mientras que el ADNcp se hereda en su mayoría por la vía matrilineal (Xu *et al.*, 2021). Otro mecanismo relevante que podría explicar la discordancia citonuclear es la tasa de dispersión diferencial de las semillas y polen y su sesgo ligado al sexo (Glémin *et al.*, 2006; Xu *et al.*, 2021).

Sin embargo, al retirar de las matrices la localidad de Norte de Cataviña se encontró congruencia entre ellas. Esto puede deberse a que los mecanismos que diferenciaron a esta localidad ocurrieron recientemente, debido a un aislamiento por distancias y/o por efectos del cambio climático históricos que, según los datos del presente estudio, pudo consistir en varios sitios aislados (Fig. 19). Al ser procesos relativamente recientes, para una especie tan longeva como el cirio, estos procesos pueden no haber logrado fijarse en el ADNcp, y así las localidades del Norte se muestran similares. Sin embargo, los eventos vicariantes que han implicado aislamientos profundos en la especie logran detectar la concordancia entre los distintos marcadores, como las localidades Tres Vírgenes y Sierra Bacha (Ver sección 7.3 Congruencia entre matrices de distancias genéticas).

El estudio realizado en esta tesis es pionero en una especie no modelo y en una familia botánica

poco estudiada a nivel molecular. La falta de un genoma de referencia de especies estrechamente relacionadas aumenta la incertidumbre sobre la llamada de los SNPs. Los estudios futuros deberían tener como objetivo proporcionar información sobre los genomas completos del cirio y/o especies estrechamente relacionadas. Este esfuerzo proporcionando una mayor certeza en el genotipado y, por lo tanto, en las estimaciones de la diversidad genética tanto neutral como adaptativa, especialmente en especies de plantas donde el intercambio genético entre los genomas citoplasmático y nuclear es común (Yoshida *et al.*, 2014; Cui *et al.*, 2021).

8.4 Modelación de nicho y cambio climático

El cirio ha sido descrito como una especie dependiente de condiciones climáticas asociadas a la estacionalidad de las precipitaciones invernales (Warren, 1979), lo que parece ser confirmado por nuestros datos donde encontramos que la isothermalidad (BIO3), las temperaturas del trimestre más húmedo (BIO8) y las precipitaciones del trimestre más frío (BIO19) son las principales variables informativas que definen el nicho ecológico de la especie (Fig. 22). Sin embargo, aunque las precipitaciones y la temperatura durante los periodos más fríos del año son las variables de mayor relevancia para el establecimiento de la especie, estas pueden fluctuar de una estación de un año a otro (Noce *et al.*, 2020).

Los requerimientos fisiológicos estrictos asociados a la humedad y climas frescos hacen que el cirio crezca en áreas con fuerte influencia marítima del Océano Pacífico, principalmente en laderas y cadenas montañosas donde está sujeto a la influencia de la niebla y la humedad ambiental (Webb *et al.*, 2014; Webb y Turner, 2020). Incluso en la región de El Vizcaíno, la precipitación en forma de neblina del Océano Pacífico brinda un aporte adicional de agua y nubosidad que reduce la evaporación, a pesar de ser una de las regiones más secas del Desierto de Sonora (Peinado *et al.*, 2005). Lo mismo ocurre en Sierra Bacha, si bien nuestros resultados muestran que es el área con menor precipitación en el periodo de frío (Anexo P), la influencia de la humedad del Golfo de California puede participar en su establecimiento restringiéndola a las laderas de las montañas que van en dirección hacia el Norte y proyectadas hacia el mar (Humphrey, 1974). La influencia de la humedad marina es importante para otros grupos de

plantas del desierto peninsular, como es el caso del género *Cochemiea/Mammillaria* (Breslin et al., 2022) con la que cohabita el cirio en gran parte de su distribución.

Bajo expectativas asociadas al incremento de las temperaturas y la disminución de las precipitaciones, diversos estudios de modelación de nicho ecológico predicen la pérdida de gran número de especies que viven en la Península (>30%, Peterson *et al.*, 2002). Por lo que el cambio climático contemporáneo podría ser el factor más importante al que se enfrenta la especie, especialmente porque parece ser sensible a requisitos climáticos específicos (Humphrey, 1974; datos de este estudio). Los censos demográficos entre las latitudes 30° y 28° (poblaciones del Norte y parte del Centro peninsular) han mostrado que la mortalidad supera al reclutamiento (Bullock *et al.*, 2005). Estos registros sugieren una disminución de la población que anteriormente exhibía una distribución abundante y geográficamente extensa. Además, es interesante mencionar que el isotipo del cirio que se encuentra en el Herbario de la Universidad de Harvard (Asa Gray Herbarium, código de barra del herbario: 00075341), fue recolectado en la Isla Cedros a orillas de la Bahía Sebastián Vizcaíno, los resultados de modelación actual confirman la posible presencia de la especie en esta zona (Fig. 19); un área que actualmente no tiene registros de presencia de cirios. A menos de que la etiqueta haya referido un error del sitio de colecta, este dato podría describir una extinción local en un período de tiempo relativamente corto, tentativamente causado por eventos de cambios climáticos recientes.

A nivel poblacional encontramos que las poblaciones del Norte y Centro muestran un amplio rango de hábitats adecuados principalmente dirigidos por la isothermalidad, temperatura media del trimestre más húmedo y las precipitaciones del trimestre más frío; hábitats que se reducirán más del 70% de su rango de distribución actual ante eventos de cambio climático. Por otro lado, las poblaciones de Sierra Bacha y Tres Vírgenes presentan requerimientos de hábitats climáticos muy particulares y distintos a las otras dos poblaciones según el análisis de similitud de nicho y amplitud (Fig. 24, Tabla 4). Aunque se estima que los sitios de idoneidad climática para estas dos poblaciones también se reduzcan, es interesante mencionar que las proyecciones a futuro indican que el área donde se distribuye en la actualidad (registros de presencia) se conservarán prácticamente en su totalidad. Lo que resalta que estos sitios son verdaderos santuarios y

refugios para la especie, tanto en el pasado como lo proyectado para el futuro. Los resultados generados en este estudio, por lo tanto, apuntan a que el calentamiento global conducirá a una fuerte reducción en la distribución, y se dirigirá hacia áreas que presentarán una mayor humedad y temperaturas frescas en el futuro.

En secciones pasadas se ha discutido la participación de barreras vicariantes como las causantes de la diversidad genética para el cirio. Sin embargo, la distribución y la arquitectura genética de muchas plantas del noroeste mexicano han sido influenciadas por el cambio climático histórico y no solo por eventos geológicos. Estudios basados en la datación de madrigueras de roedores del género *Neotoma*, polen, diatomeas, geoquímica e isotopos han sido una valiosa fuente de información para describir los efectos del clima sobre la diversidad vegetal regional (Metcalf *et al.*, 2000). Escenarios biogeográficos que han sido bien descritos para el área de distribución del cirio, tanto para la PBC como para la serranía costera de Sierra Bacha (Van Devender *et al.*, 1994; Peñalba y Van Devender, 1998; Wells, 2000; Sankey *et al.*, 2001).

En la región peninsular se estima que durante gran parte del Pleistoceno dominó la vegetación del tipo arbórea y eventualmente cambió a las especies xerófitas que dominan el paisaje hoy en día (Van Devender, 1997). Estos cambios ocurrieron durante el UMG denominado como Wisconsin, que se mantendría impactando la región hasta mediados del periodo interglaciario del Holoceno (Peñalba y Van Devender, 1998; Sankey *et al.*, 2001; Holmgren *et al.*, 2011). De forma parecida, la vegetación del desierto de Sonora con sus matorrales y cactáceas, parece haberse establecido alrededor del Holoceno medio (Metcalf, 2006).

Según Bullock *et al.* (2005) y Humphrey (1974), el cirio es muy sensible a la variación climática, pero se desconoce cómo la historia climática regional pudo afectarla. La variación haplotípica del ADNcp proporcionó información sobre los cambios demográficos en la historia reciente. En particular, el análisis de coalescencia bayesiana “Skyline plot” mostró una reducción de la población entre los ~100-15 mil años y un aumento demográfico desde ~15 mil años hasta hoy en día, además los resultados del análisis de simulación bayesiana ABC mostraron una contracción poblacional alrededor de los 20.6 mil años para todos los linajes y un aumento demográfico

poblacional desde ~15 mil años y una expansión promedio en los últimos 6.9 mil años a la fecha. Todos estos resultados son congruentes temporalmente con los cambios de clima en el Holoceno medio (Fig. 10-11).

El análisis de modelación de nicho ecológico vuelve a confirmar esta congruencia temporal al sugerir que la región Norte y Sur peninsular fueron ocupados como sitios de refugio para la especie durante periodos del UMG y Holoceno temprano, con algunas diferencias según la proyección los modelos de circulación global empleado (Fig. 23). Al funcionar como refugios climáticos para cada región, los eventos climáticos pudieron participar también diferenciando genéticamente la región Norte de la Sur. Estos refugios pudieron ser la región del Vizcaíno en la zona aledaña a la Sierra de Santa Clara, Punta Abrejos hasta Bahía Asunción y la Bahía de Sebastián Vizcaíno, ambos en la zona costera del Pacífico. Estas mismas áreas han sido propuestas como refugios para un gran número de especies; *P. pringlei*, *Stenocereus gummosus*, *Phoradendron californicum*, y las palmeras *Washingtonia* y *Brahea* (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003; Lira-Noriega *et al.*, 2015; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016; Klimova *et al.*, 2017). Además, para los refugios en el Norte peninsular, los modelos de CCSM4 (Rosenbloom *et al.*, 2013) y MIROC-ESM (Sueyoshi *et al.*, 2013) del Holoceno medio mostraron que los hábitats adecuados ocurrieron en la región desde Sierra de San Pedro Mártir, Sierra Juárez hasta California, parecido a lo encontrado para las palmeras del género *Brahea* (Klimova *et al.*, 2017). Sin embargo, la proyección CCSM4 para el UMG, revelan una distribución circundante al Golfo de California por todo Baja California y Sonora, parecido a lo reportado recientemente para *P. pringlei* en este mismo periodo (Márquez, 2022), especie que se co-distribuye gran parte del rango actual del cirio. Todos estos estudios muestran que las especies xerófilas estuvieron principalmente restringidas a refugios desérticos en áreas con condiciones relativamente templadas a lo largo de llanuras costeras tanto en Sonora como Baja California en la región del desierto El Vizcaíno y las áreas bajas adyacentes al norte del Golfo de California durante el UMG. De estas zonas migrarían hacia áreas más altas a medida que las condiciones del Holoceno se transformaron en temperaturas más cálidas (Wells, 2000; Holmgren *et al.*, 2011). Los cirios no son la excepción, formaron refugios a mediados del Pleistoceno, y más tarde los linajes se expandieron a medida que las temperaturas se calentaron durante el Holoceno, esto es visible en el Holoceno medio

proyectado por MIROC-ESM (Sueyoshi *et al.*, 2013) que muestra el comienzo de sitios más afines al cirio. Este tipo de eventos se han descrito como una expansión general de las plantas de la región entre los 4-8.9 mil años (Van Devender *et al.*, 1994). Una distribución parecida a la actual ha sido descrita en la serranía costera de Sierra Bacha para el cirio desde principios del Holoceno (Van Devender *et al.*, 1994; Anderson y Van Devender, 1995) pero los resultados de modelación obtenidos aquí, no lo confirman (Fig. 3). Posiblemente porque el nivel de resolución del Modelo de Circulación Global no evidencia los cañones que se forman en la Sierra Bacha, los cuales presuntamente han protegido la vegetación de matorral desértico desde hace 8-11 mil años al pasado (Van Devender *et al.*, 1994).

8.5 Implicaciones para el manejo

Según los resultados con la métrica de Shapley (SH), encontramos que la población de Tres Vírgenes y Sierra Bacha podrían contribuir en mayor medida a la diversidad futura de la especie y permitiría definir las como UM. Esto se vuelve relevante para la gestión de planes de manejo, de programas para la reforestación y/o la mejora de la diversidad genética asistida. Sobre todo, por la conectividad que se detectó en este estudio, debido principalmente al flujo genético neutral proveniente de Sierra Bacha hacia el Norte peninsular (Fig. 18). Si bien Tres Vírgenes se encuentra en un área bajo programas nacionales de conservación, la población de Sierra Bacha no lo está, por lo que proponemos la designación de esta región para la conservación de una parte clave de la biodiversidad de cirio, debido principalmente a su pool genético. Esta localidad ha sido previamente propuesta para conservación (área de conservación “Sierra Seri”) debido a que posee un cierto número de endemismos y alta concentración de especies en riesgo, y un alto nivel de relictualismo (Arriaga *et al.*, 2000), lo que supone una región de gran valor para la conservación de la biodiversidad, ya que otras especies que tengan una distribución parecida al cirio, podrían contener un acervo genético que permita la resiliencia de comunidades de especies para las condiciones climáticas futuras.

Además, los resultados aquí presentados prevén ante eventos de cambio climático futuro la pérdida de gran parte de las áreas con idoneidad climática para el cirio, lo que invita replantear y

valorar estrategias para la conservación de estos ecosistemas donde se distribuye. Se vuelve relevante considerar que otros eventos pueden estar participando en la mortalidad del cirio, ya que los datos la describen como una especie vulnerable para los escenarios futuros.

Otra amenaza, aunque menor, es el impacto de origen antropogénico causado por la urbanización. El cirio ha sido objeto de extracción no documentada para su uso como combustible, en la construcción, decoración rústica para uso local o exportación, todos estos usos antropogénicos deben evaluarse para dimensionar el problema y en su caso limitar su extracción (Bullock *et al.*, 2005). Un tema adicional que necesita ser evaluado son las carreras todo terreno conocidas como Baja1000, que se han llevado a cabo en la PBC desde la década de 1960 (Fiolka, 2005). Este tipo de competencias fueron prohibidas en EE. UU. por su grave impacto ambiental. Sin embargo, en la Península de Baja California siguen siendo una práctica recurrente, incluso dentro de las áreas naturales protegidas del Valle de los Cirios y la Reserva Vizcaíno, con repercusiones en los ecosistemas desérticos regionales (Vidarte, 2012).

Se espera que este trabajo contribuya a la protección del cirio y los ecosistemas donde se encuentra y pueda ser utilizado por las dependencias federales encargadas de los programas de la toma de decisiones y conservación. Además, ambas poblaciones de Sierra Bacha y Tres Vírgenes se encuentran en áreas naturales que han funcionado como refugios históricos contra el cambio climático, y que podrían seguir funcionando de esta forma como sugieren los resultados encontrados (Fig. 23).

9. CONCLUSIONES

Los resultados de la variación haplotípica de ADNcp indican que la especie está constituida de cuatro linajes filogeográficos, uno perteneciente al macizo continental y tres dentro de la PBC. La formación del Golfo de California y el canal medio peninsular fueron los mecanismos que permitieron la divergencia entre estos linajes filogeográficos. Este estudio reporta, por primera vez, que el vulcanismo en el campo volcánico Tres Vírgenes pudo haber representado una barrera geográfica por si sola o en combinación con el canal medio peninsular que permitió el aislamiento de los linajes Norte y Sur en la región Central de la península, ya que los tiempos de divergencia son consistentes con dicho evento. Estos linajes pueden ser usados como unidades evolutivas distintas (UES) ya que representan linajes con un aislamiento filogeográfico profundo, que probablemente ha llevado a presentar componentes regionales distintos. El cirio, como especie, sufrió una reducción poblacional durante el Último Máximo Glacial, con refugios principalmente en el área Norte peninsular y en la región donde hoy es el Desierto del Vizcaíno, y una expansión poblacional a mediados del Holoceno para ocupar las áreas en las que hoy en día se distribuye. Por su parte la información genómica del ADN nuclear obtenida mediante SNPs indica que la especie está conformada actualmente de cuatro grupos genéticos. Se detectó un flujo genético asimétrico en dirección de Sonora al Norte Peninsular que no fue posible observar con el marcador cloroplástico. También se observó un patrón consistente con el aislamiento por distancia en el área peninsular. Se confirmó que *F. columnaris* es una especie climáticamente sensible, que responde a la estacionalidad de las precipitaciones invernales y a las temperaturas máximas anuales. Por esta razón, se pronostica una pérdida del área de distribución idónea para el futuro, resaltando la localidad de Sierra Bacha y Tres Vírgenes como sitios donde la reducción poblacional será menos severa. Para fines de manejo, los datos genómicos indican que la especie puede gestionarse como Unidades de Manejo (UM), la cual debería brindar información relevante para la reforestación o la mejora de la diversidad genética asistida.

10. LITERATURA CITADA

- Abu-Awad, D. y Billiard, S. (2017). The double edged sword: The demographic consequences of the evolution of self-fertilization. *Evolution*, 71(5): 1178-1190. doi: 10.1111/evo.13222
- Aguirre-Liguori, J.A., Scheinvar, E. y Eguiarte, L.E. (2014). Gypsum soil restriction drives genetic differentiation in *Fouquieria shrevei* (Fouquieriaceae). *American Journal of Botany*, 101(4): 730-736. doi: 10.3732/ajb.1400031
- Allouche, O., Tsoar, A. y Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43(6): 1223-1232. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- Anderson, S.R. y Van Devender, T.R. (1995). Vegetation history and paleoclimates of the coastal lowlands of Sonora, Mexico - pollen records from packrat middens. *Journal of Arid Environments*, 30(3): 295-306. doi: 10.1016/S0140-1963(05)80004-7
- Aragón-Arreola, M. y Martín-Barajas, A. (2007). Westward migration of extension in the northern Gulf of California, Mexico. *Geology*, 35(6): 571-574. doi: 10.1130/G23360A.1
- Archer, F.I., Adams, P.E. y Schneiders, B.B. (2017). STRATAG: An R package for manipulating, summarizing and analysing population genetic data. *Molecular Ecology Resources*, 17(1): 5-11. doi: 10.1111/1755-0998.12559
- Archibald, J.M. (2015). Endosymbiosis and eukaryotic cell evolution. *Current Biology*, 25(19): R911-R921. doi: 10.1016/j.cub.2015.07.055
- Arenas, S., Búrquez, A., Bustamante, E., Scheinvar, E. y Eguiarte, L.E. (2023). Are 150 km of open sea enough? Gene flow and population differentiation in a bat-pollinated columnar cactus. *BioRxiv*, doi: <https://doi.org/10.1101/2023.02.28.530409>
- Arriaga, C.L., Espinoza-Rodriguez, J.M., Aguilar-Zúñiga, C., Martínez-Romero, E., Gómez-Mendoza, L. y Loa, L.E. (2000). Regiones Terrestres Prioritarias de México. 1ª. ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. ISBN: 970-9000-16-0
- Avise, J.C. (2009). Phylogeography: Retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36(1): 3-15. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x
- Avise, J.C. (2000). Phylogeography: The history and formation of species. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, ISBN 0-674-66638-0
- Baird, N.A., Etter, P.D., Atwood, T.S., Currey, M.C., Shiver, A.L., Lewis, Z.A., Selker, E.U., Cresko, W.A. y Johnson, E.A. (2008). Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS ONE*, 3(10): 1-7. doi: 10.1371/journal.pone.0003376
- Barbosa, S., Mestre, F., White, T.A., Paupério, J., Alves, P.C. y Searle, J.B. (2018). Integrative approaches to guide conservation decisions: Using genomics to define conservation units and functional corridors. *Molecular Ecology*, 27(17): 3452-3465. doi: 10.1111/mec.14806
- Bayona-Vásquez, N.J., Glenn, T.C., Kieran, T.J., Pierson, T.W., Hoffberg, S.L., Scott, P.A., Bentley,

- K.E., Finger, J.W., Louha, S., Troendle, N., Diaz-Jaimes, P., Mauricio, R. y Faircloth, B.C. (2019). Adapterama III: Quadruple-indexed, double/triple-enzyme RADseq libraries (2RAD/3RAD). *PeerJ*, 2019(10): 1-25. doi: 10.7717/peerj.7724
- Benestan, L.M., Ferchaud, A.L., Hohenlohe, P.A., Garner, B.A., Naylor, G.J.P., Baums, I.B., Schwartz, M.K., Kelley, J.L. y Luikart, G. (2016). Conservation genomics of natural and managed populations: Building a conceptual and practical framework. *Molecular Ecology*, 25(13): 2967-2977. doi: 10.1111/mec.13647
- Benjamini, Y. y Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 57(1): 289-300
- Benjamini, Y. y Yekutieli, D. (2001). The control of the False Discovery Rate in multiple testing under dependency. *Annals of Statistics*, 29(4): 1165-1188
- Bernardo, P.H., Sánchez-Ramírez, S., Sánchez-Pacheco, S.J., Álvarez-Castañeda, S.T., Aguilera-Miller, E.F., Mendez-de la Cruz, F.R. y Murphy, R.W. (2019). Extreme mito-nuclear discordance in a peninsular lizard: the role of drift, selection, and climate. *Heredity*, 123(3): 359-370. doi: 10.1038/s41437-019-0204-4
- Blyth, C., Christmas, M.J., Bickerton, D.C., Faast, R., Packer, J.G., Lowe, A.J. y Breed, M.F. (2020). Increased genetic diversity via gene flow provides hope for *Acacia whibleyana*, an endangered wattle facing extinction. *Diversity*, 12(8). doi: 10.3390/D12080299
- Borrell, J.S., Wang, N., Nichols, R.A. y Buggs, R.J.A. (2018). Genetic diversity maintained among fragmented populations of a tree undergoing range contraction. *Heredity*, 121(4): 304-318. doi: 10.1038/s41437-018-0132-8
- Borsch, T., Hilu, K.W., Quandt, D., Wilde, V., Neinhuis, C. y Barthlott, W. (2003). Noncoding plastid trnT-trnF sequences reveal a well resolved phylogeny of basal angiosperms. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(4): 558-576. doi: 10.1046/j.1420-9101.2003.00577.x
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.H., Xie, D., Suchard, M.A., Rambaut, A. y Drummond, A.J. (2014). BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology*, 10(4): 1-6. doi: 10.1371/journal.pcbi.1003537
- Brito, F. de A., Zucchi, M.I., Pinheiro, J.B., Arrigoni-Blank, M. de F., Dequigiovanni, G., Grando, C., Batista, C.E., Alves-Pereira, A. y Blank, A.F. (2021). Low diversity in the native populations of *Croton tetradenius* Baill. when using SNP markers: a future crop with an insecticidal activity. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 68(8): 3145-3159. doi: 10.1007/s10722-021-01176-7
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman, P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M.J., Randin, C., Zimmermann, N.E., Graham, C.H. y Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4): 481-497. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x
- Bullock, S.H., Martijena, N.E., Webb, R.H. y Turner, R.M. (2005). Twentieth century demographic changes in cirio and cardón in Baja California, México. *Journal of Biogeography*, 32(1): 127-143. doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01152.x
- Campbell, V., Legendre, P. y Lapointe, F.J. (2011). The performance of the Congruence among

- Distance Matrices (CADM) test in phylogenetic analysis. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1): 64. doi: 10.1186/1471-2148-11-64
- Case, T.J., Cody, M.L. y Ezcurra, E. (2002). A new island biogeography of the sea of Cortés. 2nd ed. Oxford University Press. EE.UU. ISBN: 0195133463
- Catchen, J., Hohenlohe, P.A., Bassham, S., Amores, A. y Cresko, W.A. (2013). Stacks: An analysis tool set for population genomics. *Molecular Ecology*, 22(11): 3124-3140. doi: 10.1111/mec.12354
- Cavender-Bares, J., González-Rodríguez, A., Eaton, D.A.R., Hipp, A.A.L., Beulke, A. y Manos, P.S. (2015). Phylogeny and biogeography of the american live oaks (*Quercus* subsection *Virentes*): A genomic and population genetics approach. *Molecular Ecology*, 24(14): 3668-3687. doi: 10.1111/mec.13269
- Chaneton, E.J., Mazía, N., Garibaldi, L.A., Chaij, J. y Kitzberger, T. (2014). Impact of volcanic ash deposition on foliar productivity and insect herbivory in northern Patagonia deciduous forests. *Ecología Austral*, 24(1): 051-063. doi: 10.25260/ea.15.24.1.0.37
- Chang, C.C., Chow, C.C., Tellier, L.C.A.M., Vattikuti, S., Purcell, S.M. y Lee, J.J. (2015). Second-generation PLINK: Rising to the challenge of larger and richer datasets. *GigaScience*, 4(1): 1-16. doi: 10.1186/s13742-015-0047-8
- Chhatre, V.E. y Emerson, K.J. (2017). StrAuto: Automation and parallelization of STRUCTURE analysis. *BMC Bioinformatics*, 18(1): 1-5. doi: 10.1186/s12859-017-1593-0
- Clark-Tapia, R. y Molina-Freaner, F. (2003). The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity*, 90(6): 443-450. doi: 10.1038/sj.hdy.6800252
- Cody, M.L. (1983). The land birds. En: *Island biogeography in the sea of Cortez*. University of California, Berkeley, pp 210-264
- Cornejo-Romero, A., Vargas-Mendoza, C.F., Aguilar-Martínez, G.F., Medina-Sánchez, J., Rendón-Aguilar, B., Valverde, P.L., Zavala-Hurtado, J.A., Serrato, A., Rivas-Arancibia, S., Pérez-Hernández, M.A., López-Ortega, G. y Jiménez-Sierra, C. (2017). Alternative glacial-interglacial refugia demographic hypotheses tested on *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae) in the intertropical Mexican drylands. *PLoS ONE*, 12(4): 1-17. doi: 10.1371/journal.pone.0175905
- Cornett, J.W. (1989). Desert palm oasis. 1st ed. Palm Spring Desert Museum, California, ISBN: 0-944197-10-8
- Cornuet, J.M., Ravigné, V. y Estoup, A. (2010). Inference on population history and model checking using DNA sequence and microsatellite data with the software DIYABC (v1.0). *BMC Bioinformatics*, 11:401
- Cornuet, J.M., Santos, F., Beaumont, M.A., Robert, C.P., Marin, J.M., Balding, D.J., Guillemaud, T. y Estoup, A. (2008). Inferring population history with DIY ABC: A user-friendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatics*, 24(23): 2713-2719. doi: 10.1093/bioinformatics/btn514

- Crisafulli, C.M., Swanson, F.J. y Clarkson, B.D. (2015). Volcano ecology: Disturbance characteristics and assembly of biological communities. En: *The Encyclopedia of volcanoes*, Elsevier, London, pp 1265-1284, ISBN:9780123859389
- Cui, H., Ding, Z., Zhu, Q., Wu, Y., Qiu, B. y Gao, P. (2021). Comparative analysis of nuclear, chloroplast, and mitochondrial genomes of watermelon and melon provides evidence of gene transfer. *Scientific Reports*, 11(1): 1-9. doi: 10.1038/s41598-020-80149-9
- Dalsgaard, B., Hilton, G.M., Gray, G.A.L., Aymer, L., Boatswain, J., Daley, J., Fenton, C., Martin, J., Martin, L., Murrain, P., Arendt, W.J., Gibbons, D.W. y Olesen, J.M. (2007). Impacts of a volcanic eruption on the forest bird community of Montserrat, Lesser Antilles. *Ibis*, 149: 298-312
- Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, C.A., Banks, E., DePristo, M.A., Handsaker, R.E., Lunter, G., Marth, G.T., Sherry, S.T., McVean, G. y Durbin, R. (2011). The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27(15): 2156-2158. doi: 10.1093/bioinformatics/btr330
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. y Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8): 772-772. doi: 10.1038/nmeth.2109
- Davey, J.L. y Blaxter, M.W. (2010). RADseq: Next-generation population genetics. *Briefings in Functional Genomics*, 9(5-6): 416-423. doi: 10.1093/bfpg/eq031
- De-Nova, J.A., Sánchez-Reyes, L.L., Eguiarte, L.E. y Magallón, S. (2018). Recent radiation and dispersal of an ancient lineage: The case of Fouquieria (Fouquieriaceae, Ericales) in North American deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 126: 92-104. doi: 10.1016/j.ympev.2018.03.026
- de Villemereuil, P. y Gaggiotti, O.E. (2015). A new FST-based method to uncover local adaptation using environmental variables. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11): 1248-1258. doi: 10.1111/2041-210X.12418
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. y Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47(1): 15-25. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x
- Di Cola, V., Broennimann, O., Petitpierre, B., Breiner, F.T., D'Amen, M., Randin, C., Engler, R., Pottier, J., Pio, D., Dubuis, A., Pellissier, L., Mateo, R.G., Hordijk, W., Salamin, N. y Guisan, A. (2016). ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, 40: 774-787
- Dolby, G.A., Bennett, S.E.K., Lira-Noriega, A., Wilder, B.T. y Munguía-Vega, A. (2015). Assessing the geological and climatic forcing of biodiversity and evolution surrounding the Gulf of California. *Journal of the Southwest*, 57(2-3): 391-455. doi: 10.1353/jsw.2015.0005
- Doyle, J.J. y Doyle, J.L. (1990). Isolation of Plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 12: 13-15. doi: 10.3923/rjmp.2012.65.73
- Drouin, G., Daoud, H. y Xia, J. (2008). Relative rates of synonymous substitutions in the mitochondrial, chloroplast and nuclear genomes of seed plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(3): 827-831. doi: 10.1016/j.ympev.2008.09.009

- Drummond, A.J., Rambaut, A. y Bouckaert, R.R. (2013). Divergence dating tutorial with BEAST 2.0. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jand.2012.02.007>
- Duminil, J., Fineschi, S., Hampe, A., Jordano, P., Salvini, D., Vendramin, G.G. y Petit, R.J. (2007). Can population genetic structure be predicted from life-history traits? *The American Naturalist*, 169(5): 662-672
- Earl, D.A. y vonHoldt, B.M. (2012). STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2): 359-361. doi: 10.1007/s12686-011-9548-7
- Ellegren, H. y Galtier, N. (2016). Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics*, 17(7): 422-433. doi: 10.1038/nrg.2016.58
- Elshire, R.J., Glaubitz, J.C., Sun, Q., Poland, J.A., Kawamoto, K., Buckler, E.S. y Mitchell, S.E. (2011). A robust, simple Genotyping-By-Sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS ONE*, 6(5): 1-10. doi: 10.1371/journal.pone.0019379
- Erst, P.J. (2015). Geographic Distance Matrix Generator (version 1.2.3). Disponible en: https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/gdmg/ [consulta: 03 mayo 2023]
- Eskildsen, A., le Roux, P.C., Heikkinen, R.K., Høye, T.T., Kissling, W.D., Pöyry, J., Wisz, M.S. y Luoto, M. (2013). Testing species distribution models across space and time: High latitude butterflies and recent warming. *Global Ecology and Biogeography*, 22(12): 1293-1303. doi: 10.1111/geb.12078
- Evanno, G., Regnaut, S. y Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8): 2611-2620. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- Fehlberg, S.D. y Ranker, T.A. (2009). Evolutionary history and phylogeography of *Encelia farinosa* (Asteraceae) from the Sonoran, Mojave, and Peninsular Deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50: 326-335. doi: 10.1016/j.ympev.2008.11.011
- Fehlberg, S.D., Ranker, T.A., Fehlberg, D. y Ranker, T.A. (2007). Phylogeny and biogeography of *Encelia* (Asteraceae) in the Sonoran and Peninsular Deserts based on multiple DNA Sequences. *Systematic Botany*, 32(3): 692-699
- Ferrari, L., Valencia-Moreno, M. y Bryan, S. (2005). Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 3: 343-378
- Fick, S.E. y Hijmans, R.J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12): 4302-4315. doi: 10.1002/joc.5086
- Fiolka, M. (2005). 1000 Miles to glory: The history of the baja 1000. , 3rd ed. David Bull Publishing, Hong Kong. ISBN: 10: 1893618366
- Foll, M. y Gaggiotti, O. (2008). A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: A Bayesian perspective. *Genetics*, 180(2): 977-993.

doi: 10.1534/genetics.108.092221

- Fricko, O., Havlik, P., Rogelj, J., Klimont, Z., Gusti, M., Johnson, N., Kolp, P., Strubegger, M., Valin, H., Amann, M., Ermolieva, T., Forsell, N., Herrero, M., Heyes, C., Kindermann, G., Krey, V., McCollum, D.L., Obersteiner, M., Pachauri, S., Rao, S., Schmid, E., Schoepp, W. y Riahi, K. (2017). The marker quantification of the Shared Socioeconomic Pathway 2: A middle-of-the-road scenario for the 21st century. *Global Environmental Change*, 42: 251-267. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2016.06.004
- Funk, W.C., McKay, J.K., Hohenlohe, P.A. y Allendorf, F.W. (2012). Harnessing genomics for delineating conservation units. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(9): 489-496. doi: 10.1016/j.tree.2012.05.012
- Gándara, E. y Sosa, V. (2014). Spatio-temporal evolution of *Leucophyllum pringlei* and allies (Scrophulariaceae): A group endemic to North American xeric regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 76(1): 93-101. doi: 10.1016/j.ympev.2014.02.027
- Garrick, R.C., Nason, J.D., Meadows, C.A. y Dyer, R.J. (2009). Not just vicariance: Phylogeography of a Sonoran Desert euphorb indicates a major role of range expansion along the Baja peninsula. *Molecular Ecology*, 18(9): 1916-1931. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04148.x
- Gaston, K.J. (2003). The structure and dynamics of geographic ranges. , 1st ed. Oxford University, New York, ISBN: 0-19-852641-5
- Glémin, S., Bazin, E. y Charlesworth, D. (2006). Impact of mating systems on patterns of sequence polymorphism in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1604): 3011-3019. doi: 10.1098/rspb.2006.3657
- González-Rubio, C., García-De León, F.J. y Rodríguez-Estrella, R. (2016). Phylogeography of endemic Xantus' hummingbird (*Hylocharis xantusii*) shows a different history of vicariance in the Baja California Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 102: 265-277. doi: 10.1016/j.ympev.2016.05.039
- Grant, K.A. y Grant, V. (1967). Effects of Hummingbird migration on plant speciation in the California flora. *Evolution*, 21(3): 457. doi: 10.2307/2406607
- Greiner, S., Rauwolf, U., Meurer, J. y Herrmann, R.G. (2011). The role of plastids in plant speciation. *Molecular Ecology*, 20(4): 671-691. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04984.x
- Greiner, S., Sobanski, J. y Bock, R. (2014). Why are most organelle genomes transmitted maternally?. *Bioessays*, 37: 80-94. doi: 10.1002/bies.201400110
- Guevara, L., León-Paniagua, L., Rios, J. y Anderson, R.P. (2018). Variation among Global Circulation Models for reconstructions of geographic distributions at the Last Glacial Maximum: Relevance for phylogeography. *Ecosistemas*, 27(1): 62-76. doi: 10.7818/ECOS.1407
- Guisan, A. y Zimmermann, N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3): 147-186. doi: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Guo, W., Ng, W.L., Wu, H., Li, W., Zhang, L., Qiao, S., Yang, X., Shi, X. y Huang, Y. (2018). Chloroplast phylogeography of a widely distributed mangrove species, *Excoecaria agallocha*, in the Indo-

- West Pacific region. *Hydrobiologia*, 807(1): 333-347. doi: 10.1007/s10750-017-3409-7
- Gutiérrez-Flores, C., García-De León, F.J., León-de la luz, J.L. y Cota-Sánchez, J.H. (2016). Microsatellite genetic diversity and mating systems in the columnar cactus *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 22: 1-10. doi: 10.1016/j.ppees.2016.06.003
- Gutiérrez-Ruacho, O., Coronado, M.L., Sánchez-Teyer, F., Sánchez, A., Gutiérrez, A. y Esqueda, M. (2018). Abundance of rhizospheric bacteria and fungi associated with *Fouquieria columnaris* at Punta Cirio, Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(2): 541-552. doi: 10.22201/ib.20078706e.2018.2.1620
- Haake, C.J., Kashiwada, A. y Su, F.E. (2008). The Shapley value of phylogenetic trees. *Journal of Mathematical Biology*, 56(4): 479-497. doi: 10.1007/s00285-007-0126-2
- Hall, R.L. (1973). A physiological genetic study of the populations of *Idria columnaris* (Kellogg) of Baja California and Sonora, Mexico. *Tesis Doctoral*. The University of Arizona, Arizona
- Hamid, M., Khuroo, A.A., Charles, B., Ahmad, R., Singh, C.P. y Aravind, N.A. (2019). Impact of climate change on the distribution range and niche dynamics of Himalayan birch, a typical treeline species in Himalayas. *Biodiversity and Conservation*, 28(8-9): 2345-2370. doi: 10.1007/s10531-018-1641-8
- Hanley, J.A. y McNeil, B.J. (1982). The meaning and use of the area under a Receiver Operating Characteristic (ROC) curve. *Radiology*, 143(1): 29-36. doi: 10.1148/radiology.143.1.7063747
- Hedrick, P.W. (2011). Genetics of populations. 4th ed. Jones and Barlett Publishers, Massachusetts, ISBN: 0763757373
- Helenes, J. y Carreño, A.L. (1999). Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics. *Journal of South American Earth Sciences*, 12(6): 589-605. doi: 10.1016/S0895-9811(99)00042-5
- Helyar, S.J., Hemmer-Hansen, J., Bekkevold, D., Taylor, M.I., Ogden, R., Limborg, M.T., Cariani, A., Maes, G.E., Diopere, E., Carvalho, G.R. y Nielsen, E.E. (2011). Application of SNPs for population genetics of nonmodel organisms: New opportunities and challenges. *Molecular Ecology Resources*, 11: 123-136. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02943.x
- Henrickson, J. (1972). A taxonomic revision of the Fouquieriaceae. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*, 7(4): 439-537. doi: 10.5642/aliso.19720704.08
- Hernández-Guzmán, R., Escalera-Vázquez, L.H. y Suazo-Ortuño, I. (2019). Predicting *Ambystoma ordinarius* distribution under different climate scenarios in central Mexico. *Herpetological Journal*, 29(2): 71-81. doi: 10.33256/hj29.2.7181
- Hernández, D., Espinosa, J., Peñaloza, M., Rodríguez, J., Chacón, J., Toloza, C., Arenas, M., Carrillo, S. y Bermúdez, V. (2018). Sobre el uso adecuado del coeficiente de correlación de Pearson: definición, propiedades y suposiciones. *Archivos venezolanos de Farmacología y Terapéutica*, 37(5): 587-595
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y Jarvis, A. (2005). Very high resolution

- interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15): 1965-1978. doi: 10.1002/joc.1276
- Hijmans, R.J., van Etten, J., Mattiuzzi, M., Sumner, M., Greenberg, J.A., Lamigueiro, O.P., Bevan, A., Racine, E.B. y Shortridge, A. (2023). raster: Geographic data analysis and modeling. version 3.6-20 Disponible en: <https://cran.r-project.org/web/packages/raster/raster.pdf> [consulta: 03 mayo 2023]
- Hohenlohe, P.A., Funk, W.C. y Rajora, O.P. (2021). Population genomics for wildlife conservation and management. *Molecular Ecology*. doi: 10.1111/mec.15720
- Holmgren, C.A., Betancourt, J.L. y Rylander, K.A. (2011). Vegetation history along the eastern, desert escarpment of the Sierra San Pedro, Baja California, Mexico. *Quaternary Research*, 75(3): 647-657. doi: 10.1016/j.yqres.2011.01.008
- Hu, X.S. (2011). Mating system and the critical migration rate for swamping selection. *Genetics Research*, 93(3): 233-254. doi: 10.1017/S0016672311000127
- Huang, S.F., Hwang, S.Y., Wang, J.C. y Lin, T.P. (2004). Phylogeography of *Trochodendron aralioides* (Trochodendraceae) in Taiwan and its adjacent areas. *Journal of Biogeography*, 31(8): 1251-1259. doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01082.x
- Humphrey, R.R. (1981). A climatological summary for Punta, Cirio, Sonora, Mexico. *Desert Plants* 3:92-97
- Humphrey, R.R. (1974). The Boojum and Its home. University of Arizona Press. Tucson, ISBN: 0816504369.
- Humphrey, R.R. y Marx, D.B. (1980). Distribution of the boojum tree (*Idria columnaris*) on the coast of Sonora, Mexico as influenced by climate. *Desert Plants*, 2: 183-187
- Humphrey, R.R. y Werner, G.F. (1964). Some records of bee visitations to the flowers of *Idria columnaris*. *Journal of the Arizona Academy of Science*, 5(1): 243-244
- Huson, D.H. y Bryant, D. (2006). Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Molecular Biology and Evolution*, 23(2): 254-267. doi: 10.1093/molbev/msj030
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0): 415-427. doi: 10.1101/sqb.1957.022.01.039
- Jakobsson, M. y Rosenberg, N.A. (2007). CLUMPP: A cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23(14): 1801-1806. doi: 10.1093/bioinformatics/btm233
- Jáuregui Ostos, E. y Cruz Navarro, F. (1980). Algunos aspectos del clima en Sonora y Baja California. Equipatas y sugerencias de humedad. *Investigaciones Geográficas*, 1(10). doi: 10.14350/rig.58927
- Jia, K.H., Zhao, W., Maier, P.A., Hu, X.G., Jin, Y., Zhou, S.S., Jiao, S.Q., El-Kassaby, Y.A., Wang, T., Wang, X.R. y Mao, J.F. (2020). Landscape genomics predicts climate change-related genetic offset for the widespread *Platycladus orientalis* (Cupressaceae). *Evolutionary Applications*, 13(4): 665-676. doi: 10.1111/eva.12891

- Jombart, T. y Ahmed, I. (2011). adegenet 1.3-1: New tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*, 27(21): 3070-3071. doi: 10.1093/bioinformatics/btr521
- Jost, L., Archer, F., Flanagan, S., Gaggiotti, O., Hoban, S. y Latch, E. (2018). Differentiation measures for conservation genetics. *Evolutionary Applications*, 11(7): 1139-1148. doi: 10.1111/eva.12590
- Keenan, K., McGinnity, P., Cross, T.F., Crozier, W.W. y Prodöhl, P.A. (2013). DiveRsity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(8): 782-788. doi: 10.1111/2041-210X.12067
- Kendall, M. y Babington, B.S. (1939). The problem of m rankings. *The Annals of Math Staisticst*, 10: 275-287
- Klimova, A., Hoffman, J.I., Gutierrez-Rivera, J.N., Leon De La Luz, J.L. y Ortega-Rubio, A. (2017). Molecular genetic analysis of two native desert palm genera , *Washingtonia* and *Brahea* , from the Baja California Peninsula and Guadalupe Island. *Ecology and Evolution*, 7: 4919-4935. doi: 10.1002/ece3.3036
- Klimova, A., Ortega-Rubio, A., Gutiérrez-Rivera, N. y Garcillán, P.P. (2021). Genomic insights into the historical population dynamics and spatial differentiation of an endangered Island endemic palm, *Brahea Edulis*. *International Journal of Plant Sciences*, 182(8): 695-711. doi: 10.1086/715637
- Klimova, A., Ortega-Rubio, A., Vendrami, D.L.J. y Hoffman, J.I. (2018). Genotyping by sequencing reveals contrasting patterns of population structure, ecologically mediated divergence, and long-distance dispersal in North American palms. *Ecology and Evolution*, 8(11): 5873-5890. doi: 10.1002/ece3.4125
- Konietschke, F., Placzek, M., Schaarschmidt, F. y Hothorn, L.A. (2015). nparcomp: An R software package for nonparametric multiple comparisons and simultaneous confidence intervals. *Journal of Statistical Software*, 64(9): 1-17. doi: 10.18637/jss.v064.i09
- Kriegler, E., Bauer, N., Popp, A., Humpenöder, F., Leimbach, M., Strefler, J., Baumstark, L., Bodirsky, B.L., Hilaire, J., Klein, D., Mouratiadou, I., Weindl, I., Bertram, C., Dietrich, J.P., Luderer, G., Pehl, M., Pietzcker, R., Piontek, F., Lotze-Campen, H., Biewald, A., Bonsch, M., Giannousakis, A., Kreidenweis, U., Müller, C., Rolinski, S., Schultes, A., Schwanitz, J., Stevanovic, M., Calvin, K., Emmerling, J., Fujimori, S. y Edenhofer, O. (2017). Fossil-fueled development (SSP5): An energy and resource intensive scenario for the 21st century. *Global Environmental Change*, 42: 297-315. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2016.05.015
- Lambeck, K. y Chappell, J. (2001). Sea level change through the Last Glacial Cycle. *Science*, 292(5517): 679-686. doi: 10.1126/science.1059549
- Landis, J.R. y Koch, G.G. (1977). The measurement of observer agreement of categorical data. *Biometrics*, 33(1): 159-174
- Lindell, J., Ngo, A. y Murphy, R.W. (2006). Deep genealogies and the mid-peninsular seaway of Baja California. *Journal of Biogeography*, 33(8): 1327-1331. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01532.x

- Lira-Noriega, A., Toro-Núñez, O., Oaks, J.R., Mort, M.E., Toro-Núñez, O., Oaks, J.R., Mort, M.E., Toro-Núñez, O., Oaks, J.R., Mort, M.E., Toro-Núñez, O., Oaks, J.R. y Mort, M.E. (2015). The roles of history and ecology in chloroplast phylogeographic patterns of the bird-dispersed plant parasite *Phoradendron californicum* (viscaceae) in the sonoran desert. *American Journal of Botany*, 102(1): 149-164. doi: 10.3732/ajb.1400277
- Lischer, H.E.L. y Excoffier, L. (2012). PGDSpider: An automated data conversion tool for connecting population genetics and genomics programs. *Bioinformatics*, 28(2): 298-299. doi: 10.1093/bioinformatics/btr642
- Liu, C., Wolter, C., Xian, W. y Jeschke, J.M. (2020). Species distribution models have limited spatial transferability for invasive species. *Ecology Letters*, 23(11): 1682-1692. doi: 10.1111/ele.13577
- López de Heredia, U. (2016). Las técnicas de secuenciación masiva en el estudio de la diversidad biológica. *Munibe Ciencias Naturales*, 64. doi: 10.21630/mcn.2016.64.07
- Lovato, T., Peano, D., Butenschön, M., Materia, S., Iovino, D., Scoccimarro, E., Fogli, P.G., Cherchi, A., Bellucci, A., Gualdi, S., Masina, S. y Navarra, A. (2022). CMIP6 Simulations With the CMCC Earth System Model (CMCC-ESM2). *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 14(3). doi: 10.1029/2021MS002814
- Luu, K., Bazin, E. y Blum, M.G.B. (2017). pcadapt: an R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. *Molecular Ecology Resources*, 17(1): 67-77. doi: 10.1111/1755-0998.12592
- Manni, F., Guerard, E. y Heyer, E. (2004). Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: How barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology*, 76(2): 173-190. doi: 10.1353/hub.2004.0034
- Márquez, A.M. (2022). Congruencias filogeográficas en un grupo selecto de flora y fauna de la península de Baja California. *Tesis Maestría*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz
- Martínez-Noguez, J.J. (2017). Filogeografía y variación genética del cirio (*Fouquieria columnaris* (Kellogg) Kellogg ex curran). *Tesis Maestría*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz
- Mastretta-Yanes, A., Arrigo, N., Alvarez, N., Jorgensen, T.H., Piñero, D. y Emerson, B.C. (2015). Restriction site-associated DNA sequencing, genotyping error estimation and de novo assembly optimization for population genetic inference. *Molecular Ecology Resources*, 15(1): 28-41. doi: 10.1111/1755-0998.12291
- McCarthy, D.M. y Mason-Gamer, R.J. (2016). Chloroplast DNA-Based Phylogeography of *Tilia americana* (Malvaceae). *Systematic Botany*, 41(4): 865-880. doi: 10.1600/036364416X693964
- Medina, J.B.N. (2005). Análisis filogenético de la familia Fouquieriaceae. *Tesis Maestría*. Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Ciudad de México
- Metcalf, S.E. (2006). Late Quaternary environments of the northern deserts and central

- transvolcanic belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93(2): 258-273
- Metcalfe, S.E., O'Hara, S.L., Caballero, M. y Davies, S.J. (2000). Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico - A review. *Quaternary Science Reviews*, 19(7): 699-721. doi: 10.1016/S0277-3791(99)00022-0
- Miranda, M.A.Y. (2019). Edad de los depósitos marinos asociados a la evolución temprana del Golfo de California. *Tesis Doctoral*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México
- Moore, M.J. y Jansen, R.K. (2006). Molecular evidence for the age, origin, and evolutionary history of the American desert plant genus *Tiquilia* (Boraginaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(3): 668-687. doi: 10.1016/j.ympev.2006.01.020
- Moran, R. (1985). *Vascular plants of the Gulf islands*. En: Island biogeography in the sea of Cortez. University of California, Berkeley, pp 348-381
- Moritz, C. (1994). Defining ESU's for conservation. *Tree*, 9(10): 373-375
- Munguía-Vega, A. (2011). Habitat fragmentation in small vertebrates from the Sonoran desert in Baja California. *Tesis Doctoral*. The University of Arizona, Tucson
- Nabhan, G.P., Donovan, J., Buchmann, S. y Búrquez, A. (2000). Riqueza y estabilidad de los polinizadores de los cirios (*Fouquieria columnaris*) del desierto sonorense: Un análisis comparativo. *Botanical Sciences*, 50(65): 39. doi: 10.17129/botsci.1593
- Nagy, E.A. y Stock, J.M. (2000). Structural controls on the continent-ocean transition in the northern Gulf of California. *Journal of Geophysical Research-Solid Earth*, 105(B7): 16251-16269. doi: 10.1029/1999JB900402
- Naimi, B. (2022). Uncertainty analysis for species distribution models. Disponible en: <https://cran.r-project.org/web/packages/usdm/index> [consulta: 03 mayo 2023]
- Nason, J.D., Hamrick, J.L. y Fleming, T.H. (2002). Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, A Sonoran Desert Columnar Cactus. *Evolution*, 56(11): 2214-2226. doi: 10.1554/0014-3820(2002)056[2214:hvapce]2.0.co;2
- Nazareno, A.G., Dick, C.W. y Lohmann, L.G. (2019). Tangled banks: A landscape genomic evaluation of Wallace's Riverine barrier hypothesis for three Amazon plant species. *Molecular Ecology*, 28(5): 980-997. doi: 10.1111/mec.14948
- Noce, S., Caporaso, L. y Santini, M. (2020). A new global dataset of bioclimatic indicators. *Scientific Data*, 7(1): 1-12. doi: 10.1038/s41597-020-00726-5
- Ortlieb, L. (1978). Reconocimiento de las terrazas marinas cuaternarias en la parte central de Baja California. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 2:200-211
- Oskin, M. y Stock, J. (2003). Marine incursion synchronous with plate-boundary localization in the Gulf of California. *Geology*, 31(1): 23. doi: 10.1130/0091-7613(2003)031<0023:MISWPB>2.0.CO;2

- Paradis, E., Claude, J. y Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2): 289-290. doi: 10.1093/bioinformatics/btg412
- Paris, J.R., Stevens, J.R. y Catchen, J.M. (2017). Lost in parameter space: a road map for stacks. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(10): 1360-1373. doi: 10.1111/2041-210X.12775
- Pavlova, A., Amos, J.N., Joseph, L., Loynes, K., Austin, J.J., Keogh, J.S., Stone, G.N., Nicholls, J.A. y Sunnucks, P. (2013). Perched at the mito-nuclear crossroads: Divergent mitochondrial lineages correlate with environment in the face of ongoing nuclear gene flow in an australian bird. *Evolution*, 67(12): 3412-3428. doi: 10.1111/evo.12107
- Pearson, R.G. y Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5): 361-371. doi: 10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x
- Peinado, M. Delgadillo, J., Aguirre, J.L. (2005). Plant associations of El Vizcaíno Biosphere Reserve, Baja California Sur, México. *The Southwestern Naturalist* 50(2):129-149. doi: [https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2005\)050\[0129:PAOEVB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2005)050[0129:PAOEVB]2.0.CO;2)
- Peñalba, M.C. y Van Devender, T.R. (1998). Cambios de vegetación y clima en Baja California, México, durante los últimos 20 000 años. *Geología del Noroeste*, 2: 21-23
- Peterson, A.T., Ortega-huerta, M.A., Bartley, J., Sa, V. y Stockwell, D.R.B. (2002). Future projections for mexican faunas under global climate change scenarios. *Letters to nature*, 416: 164-166
- Peterson, A.T. y Soberón, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the concepts right. *Natureza a Conservacao*, 10(2): 102-107. doi: 10.4322/natcon.2012.019
- Peterson, B.K., Weber, J.N., Kay, E.H., Fisher, H.S. y Hoekstra, H.E. (2012). Double digest RADseq: An inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS ONE*, 7(5). doi: 10.1371/journal.pone.0037135
- Petit, R.J. y Hampe, A. (2006). Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 187-214. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110215
- Petkova, D., Novembre, J. y Stephens, M. (2016). Visualizing spatial population structure with estimated effective migration surfaces. *Nature Genetics*, 48(1): 94-100. doi: 10.1038/ng.3464
- Poland, J.A. y Rife, T.W. (2012). Genotyping-By-Sequencing for plant breeding and genetics. *The Plant Genome*, 5(3). doi: 10.3835/plantgenome2012.05.0005
- Pritchard, J.K., Stephens, M. y Peter, D. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945-959. doi: 10.1007/s10681-008-9788-0
- Redfern, J.L. (2008). Phylogeny and phylogeography of Fouquieriaceae: Evolutionary history of a North America warm desert plant family. *Tesis Doctoral*. University of California, San Diego
- Renoult, J.P., Kjellberg, F., Grout, C., Santoni, S. y Khadari, B. (2009). Cyto-nuclear discordance in

- the phylogeny of *Ficus* section *Galaglychia* and host shifts in plant-pollinator associations. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1): 1-18. doi: 10.1186/1471-2148-9-248
- Riahi, K., van Vuuren, D.P., Kriegler, E., Edmonds, J., O'Neill, B.C., Fujimori, S., Bauer, N., Calvin, K., Dellink, R., Fricko, O., Lutz, W., Popp, A., Cuaresma, J.C., Samir, K.C, Leimbach, M., Jiang, L., Kram, T., Rao, S., Emmerling, J., Ebi, K., Hasegawa, T., Havlik, P., Humpenöder, F., Da Silva, L.A., Smith, S., Stehfest, E., Bosetti, V., Eom, J., Gernaat, D., Masui, T., Rogelj, J., Strefler, J., Drouet, L., Krey, V., Luderer, G., Harmsen, M., Takahashi, K., Baumstark, L., Doelman, J.C., Kainuma, M., Klimont, Z., Marangoni, G., Lotze-Campen, H., Obersteiner, M., Tabeau, A. y Tavoni, M. (2017). The Shared Socioeconomic Pathways and their energy, land use, and greenhouse gas emissions implications: An overview. *Global Environmental Change*, 42: 153-168. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2016.05.009
- Riddle, B.R. y Hafner, D.J. (2006). Biogeografía histórica de los desiertos cálidos de Norteamérica. *Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, (32): 57-65
- Riddle, B.R., Hafner, D.J., Alexander, L.F. y Jaeger, J.R. (2000). Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(26): 14438-14443. doi: 10.1073/pnas.250413397
- Rosenbloom, N.A., Otto-Bliesner, B.L., Brady, E.C. y Lawrence, P.J. (2013). Simulating the mid-Pliocene Warm Period with the CCSM4 model. *Geoscientific Model Development*, 6(2): 549-561. doi: 10.5194/gmd-6-549-2013
- Sankey, J.T., Van Devender, T.R. y Clark, W.H. (2001). Late Holocene plants, Cataviña, Baja California. *The Southwestern Naturalist*, 46: 1-7
- Schaal, B.A., Hayworth, D.A., Olsen, K.M., Rauscher, J.T. y Smith, W.A. (1998). Phylogeographic studies in plants: Problems and prospects. *Molecular Ecology*, 7: 465-474
- Scheinvar, E., Gámez, N., Castellanos-Morales, G., Aguirre-Planter, E. y Eguiarte, L.E. (2017). Neogene and Pleistocene history of agave lechuguilla in the Chihuahuan Desert. *Journal of Biogeography*, 44(2): 322-334. doi: 10.1111/jbi.12851
- Schmitt, A.K., Stockli, D.F. y Hausback, B.P. (2006). Eruption and magma crystallization ages of Las Tres Vírgenes (Baja California) constrained by combined $^{230}\text{Th}/^{238}\text{U}$ and (U-Th)/He dating of zircon. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 158(3-4): 281-295. doi: 10.1016/j.jvolgeores.2006.07.005
- Schmitt, A.K., Stockli, D.F., Niedermann, S., Lovera, O.M. y Hausback, B.P. (2010). Eruption ages of Las Tres Vírgenes volcano (Baja California): A tale of two helium isotopes. *Quaternary Geochronology*, 5: 503-511. doi: 10.1016/j.quageo.2010.02.004
- Schultheis, L.M. y Baldwin, B.G. (1999). Molecular phylogenetics of Fouquieriaceae: Evidence from nuclear rDNA ITS studies. *American Journal of Botany*, 86(4): 578-589. doi: 10.2307/2656819
- Scoccimarro, E., Gualdi, S., Bellucci, A., Sanna, A., Fogli, P.G., Manzini, E., Vichi, M., Oddo, P. y Navarra, A. (2011). Effects of tropical cyclones on ocean heat transport in a high-resolution

- coupled general circulation model. *Journal of Climate*, 24(16): 4368-4384. doi: 10.1175/2011JCLI4104.1
- Sekiguchi, M. y Nakajima, T. (2008). A k-distribution-based radiation code and its computational optimization for an atmospheric general circulation model. *Journal of Quantitative Spectroscopy and Radiative Transfer*, 109(17-18): 2779-2793. doi: 10.1016/j.jqsrt.2008.07.013
- Shaw, J., Shafer, H.L., Rayne Leonard, O., Kovach, M.J., Schorr, M. y Morris, A.B. (2014). Chloroplast DNA sequence utility for the lowest phylogenetic and phylogeographic inferences in angiosperms: The tortoise and the hare IV. *American Journal of Botany*, 101(11): 1987-2004. doi: 10.3732/ajb.1400398
- Shreve, F. y Wiggins, I.R. (1964). Vegetation and flora of the Sonoran Desert, Vols. I & II. Stanford University, Stanford, CA.
- Sloan, D.B., Havird, J.C. y Sharbrough, J. (2017). The on-again, off-again relationship between mitochondrial genomes and species boundaries. *Molecular Ecology*, 26(8): 2212-2236. doi: 10.1111/mec.13959
- Sork, V.L., Aitken, S.N., Dyer, R.J., Eckert, A.J., Legendre, P., Neale, D.B. (2013). Putting the landscape into the genomics of trees: approaches for understanding local adaptation and population responses to changing climate. *Tree Genetics and Genomes*, 9(4): 901-911. doi: 10.1007/s11295-013-0596-x
- Stojanova, B., Šurinová, M., Zeisek, V., Münzbergová, Z. y Pánková, H. (2020). Low genetic differentiation despite high fragmentation in the endemic serpentinophyte *Minuartia smejkalii* (*M. verna* agg., Caryophyllaceae) revealed by RADSeq SNP markers. *Conservation Genetics*, doi: 10.1007/s10592-019-01239-4
- Su, Z., Zhang, M. y Sanderson, S.C. (2011). Chloroplast phylogeography of *Helianthemum songaricum* (Cistaceae) from northwestern China: Implications for preservation of genetic diversity. *Conservation Genetics*, 12(6): 1525-1537. doi: 10.1007/s10592-011-0250-9
- Sueyoshi, T., Ohgaito, R., Yamamoto, A., Chikamoto, M.O., Hajima, T., Okajima, H., Yoshimori, M., Abe, M., O'ishi, R., Saito, F., Watanabe, S., Kawamiya, M. y Abe-Ouchi, A. (2013). Set-up of the PMIP3 paleoclimate experiments conducted using an earth system model, MIROC-ESM. *Geoscientific Model Development*, 6(3): 819-836. doi: 10.5194/gmd-6-819-2013
- Sundqvist, L., Keenan, K., Zackrisson, M., Prodöhl, P. y Kleinhans, D. (2016). Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and Evolution*, 6(11): 3461-3475. doi: 10.1002/ece3.2096
- Swets, J.A. (1988). Measuring the accuracy of diagnostic information. *Science*, 240: 1285-1293. doi: 10.1002/9781118341544.ch5
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. y Kumar, S. (2013). MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30(12): 2725-2729. doi: 10.1093/molbev/mst197
- Tatebe, H., Ogura, T., Nitta, T., Komuro, Y., Ogochi, K., Takemura, T., Sudo, K., Sekiguchi, M., Abe,

- M., Saito, F., Chikira, M., Watanabe, S., Mori, M., Hirota, N., Kawatani, Y., Mochizuki, T., Yoshimura, K., Takata, K., O'Ishi, R., Yamazaki, D., Suzuki, T., Kurogi, M., Kataoka, T., Watanabe, M. y Kimoto, M. (2019). Description and basic evaluation of simulated mean state, internal variability, and climate sensitivity in MIROC6. *Geoscientific Model Development*, 12(7): 2727-2765. doi: 10.5194/gmd-12-2727-2019
- Theodoridis, S., Patsiou, T.S., Randin, C. y Conti, E. (2018). Forecasting range shifts of a cold-adapted species under climate change: are genomic and ecological diversity within species crucial for future resilience?. *Ecography*, 41(8): 1357-1369. doi: 10.1111/ecog.03346
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R. y Araújo, M.B. (2009). BIOMOD - A platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32(3): 369-373. doi: 10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x
- Upton, D.E. y Murphy, R.W. (1997). Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) Based on mtDNA sequences: support for a midpeninsular seaway in Baja California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8(1): 104-113. doi: 10.1006/mpev.1996.0392
- Van Devender, T.R. (1987). Holocene vegetation and climate in the Puerto Blanco Mountains, southwestern Arizona. *Quaternary Research*, 27(1): 51-72. doi: 10.1016/0033-5894(87)90049-4
- Van Devender, T.R. (1977). Holocene woodlands in the southwestern deserts. *Science*, 198(4313): 189-192. doi: 10.1126/science.198.4313.189
- Van Devender, T.R. (1997). 21,000 years of vegetation change in the northern Vizcaino Norte, Baja California. En: Botanical Symposium Abstracts, San Diego Natural History Museum, San Diego.
- Van Devender, T.R., Burgess, T.L., Piper, J.C. y Turner, R.M. (1994). Paleoclimatic implications of Holocene plant remains from the Sierra Bacha, Sonora, Mexico. *Quaternary Research*. 41:99-108
- Van Devender, T.R., Calder, W.A., Krebs, K., Reina, A.L.G., Stephen, R.M. y Russell, R.O. (2004). *Hummingbird plants and potential nectar corridors of the rufous hummingbird in Sonora, Mexico*. En: Conserving migratory pollinators and nectar corridors in Western North America. The University of Arizona, Tucson, pp 96-107
- Van Devender, T.R. y Spaulding, W.G. (1979). Development of vegetation and climate in the Southwestern United States. *Science*, 204(4394): 701-710. doi: 10.1126/science.204.4394.701
- Vidarte, A.R. (2012). Implicaciones sociales y ambientales de las carreras fuera de carretera en la Península de Baja California. *Tesis Maestría*. El Colegio de la Frontera Norte, Tijuana
- Volkman, L., Martyn, I., Moulton, V., Spillner, A. y Mooers, A.O. (2014). Prioritizing populations for conservation using phylogenetic networks. *PLoS ONE*, 9(2). doi: 10.1371/journal.pone.0088945
- Wang, J. (2017). The computer program STRUCTURE for assigning individuals to populations: easy to use but easier to misuse. *Molecular Ecology Resources*, 17(5): 981-990. doi: 10.1111/1755-

0998.12650

- Warren, D.K. (1979) Precipitation and temperature as climatic determinants of the distribution of *Fouquieria columnaris*. *Tesis Doctoral*. Walden University, Massachusetts
- Warren, D.L., Glor, R.E. y Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11): 2868-2883. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x
- Webb, R.H., Turner, R.M. (2020) Biodiversity of perennial vegetation in the desert regions of Baja California and Baja California Sur, México. *Encyclopedia of the World's Biomes*, Volume 2. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11997-9>
- Webb, R.H., Salazar-Ceseña, M. y M. Turner, R. (2014). The distribution of cirio (*Fouquieria columnaris*) in Baja California, Mexico. *Haseltonia*, 19: 26-37. doi: 10.2985/026.019.0105
- Wehncke, E.V., López-Medellín, X. y Ezcurra, E. (2010). Blue fan palm distribution and seed removal patterns in three desert oases of northern Baja California, Mexico. *Plant Ecology*, 208(1): 1-20. doi: 10.1007/s11258-009-9682-4
- Wehncke, E.V., Medellín, X.L. y Ezcurra, E. (2009). Patterns of frugivory, seed dispersal and predation of blue fan palms (*Brahea armata*) in oases of northern Baja California. *Journal of Arid Environments*, 73(9): 773-783. doi: 10.1016/j.jaridenv.2009.03.007
- Wei, T. (2021). Visualization of a correlation matrix. Disponible en: <https://cran.r-project.org/web/packages/corrplot/corrplot.pdf> [consulta: 03 mayo 2023]
- Wells, P.V. (2000). Pleistocene macrofossil records of four-needled pinyon or juniper encinal in the Northern Vizcaino Desert, Baja California del Norte. *Madroño*, 47: 189–194
- Wessinger, C.A. (2021). From pollen dispersal to plant diversification: genetic consequences of pollination mode. *New Phytologist*, 229(6): 3125-3132. doi: 10.1111/NPH.17073
- Wolfe, K.H., Li, W.H. y Sharp, P.M. (1987). Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 84: 9054-9058
- Xu, L.L., Yu, R.M., Lin, X.R., Zhang, B.W., Li, N., Lin, K., Zhang, D.Y. y Bai, W.N. (2021). Different rates of pollen and seed gene flow cause branch-length and geographic cytonuclear discordance within Asian butternuts. *New Phytologist*, 232(1): 388-403. doi: 10.1111/nph.17564
- Yang, J., Benyamin, B., McEvoy, B.P., Gordon, S., Henders, A.K., Nyholt, D.R., Madden, P.A., Heath, A.C., Martin, N.G., Montgomery, G.W., Goddard, M.E. y Visscher, P.M. (2010). Common SNPs explain a large proportion of the heritability for human height. *Nature Genetics*, 42(7): 565-569. doi: 10.1038/ng.608
- Yoshida, T., Furihata, H.Y. y Kawabe, A. (2014). Patterns of genomic integration of nuclear chloroplast DNA fragments in plant species. *DNA Research*, 21(2): 127-140. doi: 10.1093/dnares/dst045

11. ANEXOS

Anexo A. Coordenadas de los sitios de colecta utilizados.

Localidad	Coordenadas	
	Latitud	Longitud
Norte de Cataviña	29.771	-114.786
Bahía de los Ángeles	29.057	-114.104
Norte de Rosarito	28.648	-114.024
Piedras Blancas	28.064	-113.375
San Francisco de la Sierra	27.566	-113.073
Tres Vírgenes	27.484	-112.574
Sierra Bacha	29.840	-112.647

Anexo B. Distribuciones previas de parámetros demográficos históricos, y los parámetros empleados para la simulación demográfica por ABC para probar las hipótesis de refugios glaciales e interglaciales en *Fouquieria columnaris*.

Parámetros	Mínimo	Máximo
PA	32,000	320,000
Pe	64,000	640,000
Pr	1,600	16,000
Pa	1,600	640,000
T1	1,333	6,666
H	53	146
UMG	147	293

PA: población actual, Pe: población en expansión, Pr: población en reducción, Pa: población ancestral, T1: tiempo ancestral, H: Holoceno; UMG: Último Máximo Glacial. Los conceptos se dan en generaciones, cada una de ellas implica 75 años, considerando la primera floración en la especie.

Anexo C. Optimización de ensamblaje *de novo* en STACKS. Combinaciones de los parámetros principales usando la función *denovo_map.pl* en STACKS. Profundidad mínima para formar una pila (-m), número máximo de desajustes de nucleótidos entre pilas (-M) y número máximo de desajustes entre loci de muestra (-n). El número de SNPs, el número de individuos > 30 % de datos faltantes y las diferencias minimizadas inferidas de la ordenación en PCA fueron los criterios para elegir el mejor conjunto de datos. Se resalta con una doble línea en la tabla el set de datos empleado.

Parámetros probados					
-m	-M	-n	Sitios polimórficos	N >30% datos faltantes	% varianza explicada con los dos primeros componentes principales
3	1	1	1238	12	75.6
3	2	1	1099	12	75.4
3	3	1	997	12	75.2
3	1	2	1438	10	75.2
3	2	2	1222	9	75.3
3	3	2	1102	12	75.5
3	1	3	1447	10	75.5
3	2	3	1252	11	76
3	3	3	1134	12	75.6
3	1	4	1405	9	76.3
3	2	4	1228	11	76.2
3	3	4	1135	12	75.6
4	1	1	978	14	75
4	2	1	857	14	74.6
4	3	1	777	12	74.2
4	1	2	1136	13	76
4	2	2	956	13	75.7
4	3	2	885	13	74.9
4	1	3	1141	14	75.6
4	2	3	973	12	75.2
4	3	3	898	12	75.3
4	1	4	1114	13	76.4
4	2	4	962	12	75.9
4	3	4	909	13	75.6
5	1	1	748	15	74.8
5	2	1	660	15	73.8
5	3	1	629	15	74
5	1	2	946	15	74.3
5	2	2	775	14	73.6

5	3	2	713	12	73.5
5	1	3	944	14	74.9
5	2	3	782	14	74.6
5	3	3	713	14	73.3
5	1	4	935	14	75
5	2	4	763	14	74.8
5	3	4	714	14	73.3

Anexo D. Estimaciones de la distribución *a posteriori* de los modelos demográficos históricos revelado por el análisis ABC para el escenario de Hipótesis del Refugio Glacial para los cuatro linajes de *Fouquieria columnaris*. El tiempo está dado en generaciones, cada una de ellas implica 75 años, considerando la primera floración en la especie.

Linaje	Parámetro	Media	Mediana	Moda	5% y 95% cuantiles
Sierra de San Francisco	H	94.1	92.5	70.5	57.73, 137.33
	UMG	221.3	221.3	229.3	152, 284
Baja California	H	100.4	100	91.2	56.26, 141.33
	UMG	224	225.3	244	153.33, 285.33
Las Tres Vírgenes	H	93.3	93.3	71.9	59.13, 14
	UMG	274.7	274.7	280	152, 284
Sierra Bacha	H	94.4	91.6	81.7	55.6, 138.66
	UMG	218.7	217.3	192	150.66, 281.33

UMG: Último Máximo Glacial, H: Holoceno.

Anexo E. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para tres estadísticos resumen entre localidades.

	Kruskal-Wallis chi-cuadrada	Grados de libertad	Valor de p
<i>Ar</i>	41.89	6	1.93E-07
<i>F_{IS}</i>	204.12	6	2.20E-16
<i>H_o</i>	32.94	6	1.07E-05

Anexo F. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para tres estadísticos resumen entre cuatro poblaciones genéticas.

	Kruskal-Wallis chi-cuadrada	Grados de libertad	Valor de p
<i>Ar</i>	15.35	3	1.54E-03
<i>F_{IS}</i>	204.75	3	2.20E-16
<i>H_o</i>	46.15	3	5.25E-10

Anexo G. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para la riqueza alélica enrarecida por pares (*Ar*) utilizando 1,137 SNPs neutrales en siete localidades de *Fouquieria columnaris*.

Localidades comparadas	Efecto estimado	Prueba estadística	Grados de libertad	Valor de p de Holm	Nivel de significancia alfa
BA-SB	0.0650	7.9072	2140.4000	0.0000	0.0500
NR-SB	0.0314	3.8149	2188.1960	0.0869	0.0500
BA-PB	0.0572	6.9202	2186.7120	0.0000	0.0500
NC-SB	0.0201	2.5164	2250.9120	1.0000	0.0360
NR-PB	0.0235	2.8353	2225.6250	0.6282	0.0360
BA-TV	0.0519	6.4431	2157.7840	0.0003	0.0360
SSF-SB	0.0185	2.2859	2249.0290	1.0000	0.0289
NC-PB	0.0113	1.3938	2267.8610	1.0000	0.0289
NR-TV	0.0177	2.1807	2206.6750	1.0000	0.0289
BA-SSF	0.0467	5.7804	2220.6490	0.0020	0.0289
TV-SB	0.0163	2.0418	2269.2980	1.0000	0.0217
SSF-PB	0.0098	1.2019	2266.6710	1.0000	0.0217
NC-TV	0.0048	0.6065	2262.2170	1.0000	0.0217
NR-SSF	0.0137	1.6843	2250.7050	1.0000	0.0217
BA-NC	0.0468	5.9572	2207.7300	0.0024	0.0217
PB-SB	0.0089	1.1041	2265.7360	1.0000	0.0145
TV-PB	0.0069	0.8544	2271.0830	1.0000	0.0145
SSF-TV	0.0032	0.4022	2260.6650	1.0000	0.0145
NC-SSF	0.0010	0.1307	2271.8640	1.0000	0.0145
NR-NC	0.0134	1.6874	2244.5820	1.0000	0.0145
BA-NR	0.0313	3.9831	2265.0970	0.1236	0.0145

BA= Bahía de los Ángeles, NC= Norte de Cataviña, SB=Sierra Bacha, NR=Norte de Rosarito, PB=Piedras Blancas, SSF=Sierra de San Francisco y TV= Tres Vírgenes.

Anexo H. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para el coeficiente de consanguinidad (F_{IS}) por pares utilizando 1,137 SNPs neutrales en siete localidades de *Fouquieria columnaris*.

Localidades comparadas	Efecto estimado	Prueba estadística	Grados de libertad	Valor de p de Holm	Nivel de significancia alfa
SB-BA	0.2066	18.6254	1172.1660	0.0000	0.0500
PB-BA	0.1649	14.5098	1153.7870	0.0000	0.0500
SB-NR	0.1584	13.6154	1109.0810	0.0000	0.0500
NC-BA	0.1412	11.9115	1142.2880	0.0000	0.0360
PB-NR	0.1146	9.6759	1107.0490	0.0000	0.0360
SB-TV	0.1139	9.9798	1213.2200	0.0000	0.0360
SSF-BA	0.1059	9.1862	1144.9470	0.0000	0.0289
NC-NR	0.0926	7.5597	1112.7100	0.0000	0.0289
PB-TV	0.0653	5.5859	1193.7290	0.0003	0.0289
SB-SSF	0.1149	10.0964	1169.5710	0.0000	0.0289
TV-BA	0.0880	7.4938	1185.8700	0.0000	0.0217
SSF-NR	0.0523	4.3863	1097.2820	0.0244	0.0217
NC-TV	0.0482	3.9947	1182.2890	0.0244	0.0217
PB-SSF	0.0671	5.7868	1152.9010	0.0011	0.0217
SB-NC	0.0626	5.2743	1157.9700	0.0011	0.0217
NR-BA	0.0540	4.4417	1098.7770	0.0207	0.0145
TV-NR	0.0385	3.2075	1137.3910	0.0420	0.0145
SSF-TV	0.0012	0.1046	1184.9650	0.7136	0.0145
NC-SSF	0.0460	3.8443	1142.8810	0.0420	0.0145
PB-NC	0.0164	1.3734	1153.9420	0.4840	0.0145
SB-PB	0.0520	4.4041	1176.0820	0.0273	0.0145

BA= Bahía de los Ángeles, NC= Norte de Cataviña, SB=Sierra Bacha, NR=Norte de Rosarito, PB=Piedras Blancas, SSF=Sierra de San Francisco y TV= Tres Vírgenes.

Anexo I. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para la heterocigosidad observada por pares (H_o) usando 1,137 SNPs neutrales en siete localidades de *Fouquieria columnaris*.

Localidades comparadas	Efecto estimado	Prueba estadística	Grados de libertad	Valor de p de Holm	Nivel de significancia alfa
BA-PB	0.0483	6.1158	2239.6620	0.0003	0.0500
TV-PB	0.0434	5.5677	2260.8600	0.0011	0.0500
BA-SB	0.0398	5.1107	2228.3080	0.0051	0.0500
NR-PB	0.0156	1.9938	2257.9270	1.0000	0.0360
TV-SB	0.0360	4.6818	2252.5830	0.0148	0.0360
BA-SSF	0.0348	4.4483	2252.7330	0.0456	0.0360
NC-PB	0.0135	1.7114	2265.8310	1.0000	0.0289
NR-SB	0.0073	0.9495	2249.9110	1.0000	0.0289
TV-SSF	0.0299	3.8628	2267.6590	0.1000	0.0289
BA-NC	0.0328	4.1698	2263.0860	0.0481	0.0289
SSF-PB	0.0154	1.9471	2269.4040	1.0000	0.0217
NC-SB	0.0068	0.8726	2258.8750	1.0000	0.0217
NR-SSF	0.0023	0.3034	2266.6410	1.0000	0.0217
TV-NC	0.0297	3.8169	2271.2300	0.1024	0.0217
BA-NR	0.0327	4.1448	2267.1550	0.0668	0.0217
SB-PB	0.0056	0.7152	2270.2780	1.0000	0.0145
SSF-SB	0.0082	1.0450	2264.8120	1.0000	0.0145
NC-SSF	0.0011	0.1462	2270.8900	1.0000	0.0145
NR-NC	0.0013	0.1669	2270.9610	1.0000	0.0145
TV-NR	0.0304	3.8773	2271.9950	0.1352	0.0145
BA-TV	0.0021	0.2657	2268.5170	1.0000	0.0145

BA= Bahía de los Ángeles, NC= Norte de Cataviña, SB=Sierra Bacha, NR=Norte de Rosarito, PB=Piedras Blancas, SSF=Sierra de San Francisco y TV= Tres Vírgenes.

Anexo J. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para la riqueza alélica enrarecida por pares (A_r) utilizando 1,137 SNPs neutrales en cuatro poblaciones de *Fouquieria columnaris*.

Localidades comparadas	Efecto estimado	Prueba estadística	Grados de libertad	Valor de p de Holm	Nivel de significancia alfa
TV-CP	0.0427	5.3177	1757.152	0.0009	0.05
NP-CP	0.0432	6.0439	2132.226	3.00E-04	0.05
TV-SB	0.0163	1.8188	2270.847	0.667	0.05
SB-CP	0.0148	1.7653	1838.243	0.0874	0.0253
NP-SB	0.0027	0.3201	2086.189	0.7349	0.0253
TV-NP	0.0171	2.0695	2055.115	0.7349	0.0253

NP: Población Norte Peninsular, CP: Centro Peninsular, SB: Sierra Bacha, y TV: Población Tres Vírgenes.

Anexo K. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para el coeficiente de consanguinidad (F_{IS}) por pares utilizando 1,137 SNPs neutrales en cuatro poblaciones de *Fouquieria columnaris*.

Localidades comparadas	Efecto estimado	Prueba estadística	Grados de libertad	Valor de p de Holm	Nivel de significancia alfa
CP-TV	0.2128	20.8766	1199.996	0	0.05
NP-TV	0.1479	13.9622	1274.683	0	0.05
CP-SB	0.0999	9.2741	1164.607	0	0.05
SB-TV	0.1144	9.9805	1214.885	0	0.0253
NP-SB	0.0333	3.032	1258.48	0.0977	0.0253
CP-NP	0.0825	8.5648	1724.012	0	0.0253

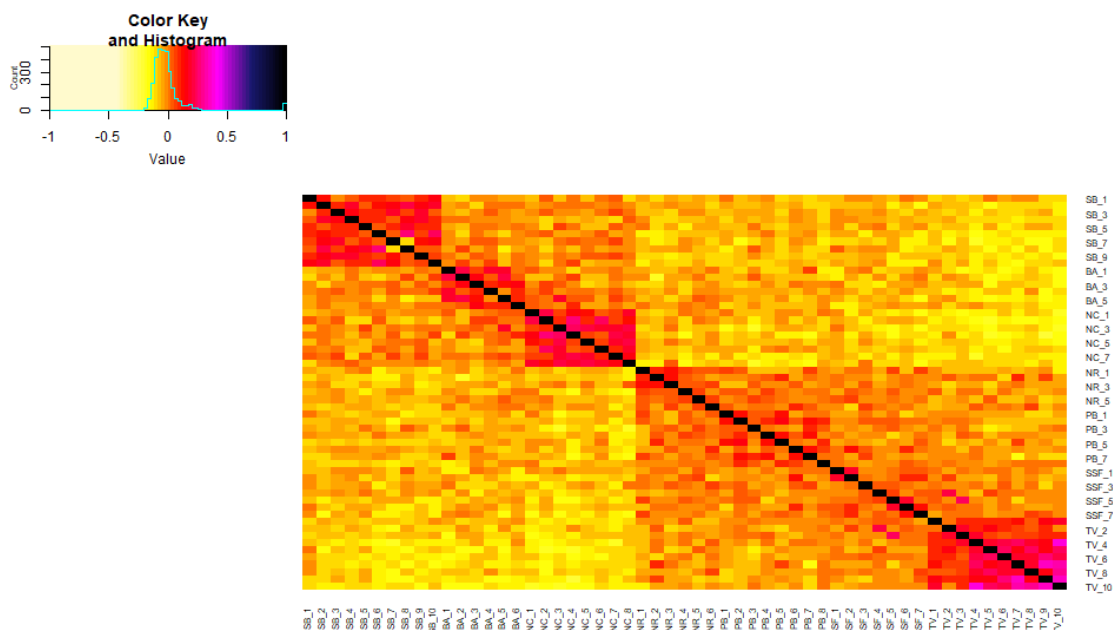
NP: Población Norte Peninsular, CP: Centro Peninsular, SB: Sierra Bacha, y TV: Población Tres Vírgenes.

Anexo L. Comparaciones múltiples no paramétricas por pares de Gao para la heterocigosidad observada por pares (H_o) usando 1,137 SNPs neutrales en cuatro poblaciones del cirio (*Fouquieria columnaris*).

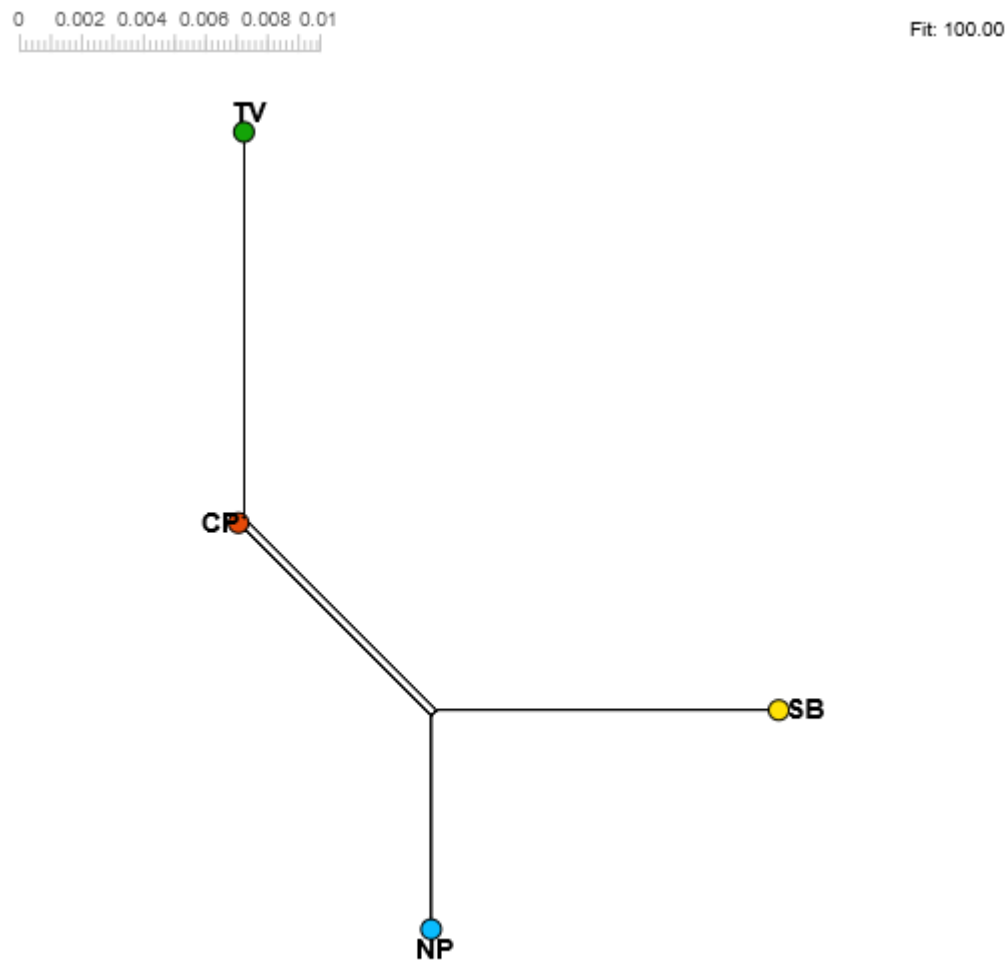
Localidades comparadas	Efecto estimado	Prueba estadística	Grados de libertad	Valor de p de Holm	Nivel de significancia alfa
NP-SB	0.0722	8.7158	2260.655	0	0.05
CP-SB	0.0707	9.2151	2173.193	0	0.05
NP-TV	0.0341	3.8373	2221.915	0.0203	0.05
TV-SB	0.036	4.5305	2255.131	0.0082	0.0253
CP-TV	0.0301	3.6112	2105.088	0.0593	0.0253
NP-CP	0.0216	2.5496	2243.562	0.4523	0.0253

NP: Población Norte Peninsular, CP: Centro Peninsular, SB: Sierra Bacha, y TV: Población Tres Vírgenes.

Anexo M. Análisis de parentesco para los 55 individuos del cirio (*Fouquieria columnaris*), visualizados a través de un mapa de calor basado en 1,137 SNPs neutrales. El gradiente de color muestra la disimilitud entre los genotipos. La clave de color y el histograma del lado superior izquierdo muestran el valor de relación de la comparación. Las iniciales de cada individuo en la leyenda corresponden a las siguientes localidades: Sierra Bacha (SB), Norte de Cataviña (NC), Bahía de los Ángeles (BA), Norte de Rosarito (NR), Piedras Blancas (PB), Sierra de San Francisco (SSF), y Tres Vírgenes (TV).



Anexo N. Red de NeighborNet de las cuatro poblaciones identificadas por los análisis de conglomerados. Las leyendas corresponden a las siguientes poblaciones: Norte Peninsular (NP), Centro Peninsular (CP), Sierra Bacha (SB) y Tres Vírgenes (TV).



Anexo O. Comparaciones pareadas de la migración relativa poblacional estimada por divMigrate. Aquellos valores asimétricos que fueron significativos se muestran en negrita ($p < \text{valor alfa}$). Las iniciales de la leyenda en la tabla corresponden a las siguientes poblaciones: Norte Peninsular (NP), Centro Peninsular (CP), Sierra Bacha (SB) y Tres Vírgenes (TV).

	NP	CP	SB	TV
NP	*	0.61	0.49	0.34
CP	0.69	*	0.44	0.66
SB	1	0.61	*	0.37
TV	0.39	0.75	0.27	*

Anexo P. Valor promedio de las seis variables bioclimáticas empleadas para la modelación de nicho ecológico de las cuatro poblaciones de *Fouquieria columnaris*, el intervalo de confianza se muestra en el paréntesis. La unidad en la que se muestran los valores de las variables bioclimáticas se muestra en el título de cada columna entre paréntesis. BIO2 rango de temperaturas diurnas (°C), BIO3 Isotermalidad (%) (BIO2/BIO7) (×100), BIO8 temperatura media del trimestre más húmedo(°C), BIO9 temperatura media del trimestre más seco (°C), BIO14 precipitación del mes más seco (mm) y BIO19 precipitación del trimestre más frío (mm). El intervalo de confianza se da entre paréntesis (IC 95%).

Población	BIO2 (°C)	BIO3 (%)	BIO8 (°C)	BIO9 (°C)	BIO14 (mm)	BIO19 (mm)
Norte	16.25 (16.09-16.40)	58.67 (58.29-59.06)	13.67 (13.52-13.82)	19.36 (19.22-19.49)	0.01 (0-0.02)	67.11 (65.74-68.49)
Central	15.23 (15.05-15.42)	57.53 (56.77-58.30)	15.74 (14.93-16.54)	18.70 (18.52-18.87)	0.20 (0.12-0.28)	65.44 (63.54-67.34)
TV	17.09 (16.32-17.85)	55.39 (54.24-56.54)	24.63 (20.32-28.93)	19.86 (19.07-20.65)	0.42 (0-0.92)	72.71 (62.70-82.72)
SB	13.23 (11.95-14.50)	46.24 (43.67-48.80)	28.02 (26.73-29.31)	22.08 (21.75-22.40)	0.5 (0-1)	40 (36.30-43.69)