



**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**

---

**Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias**

**Biogeografía de *Lycianthes* (Capsiceae,  
Solanaceae) en México**

**Tesis**

**que para obtener el grado de**

**Maestro en Ciencias en Biosistemática y  
Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas**

**Presenta**

**Marco Antonio Anguiano Constante**

**Zapopan, Jalisco**

**Noviembre de 2019**



**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**

---

**Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias**

**Biogeografía de *Lycianthes* (Capsiceae,  
Solanaceae) en México**

**Tesis**

**que para obtener el grado de**

**Maestro en Ciencias en Biosistemática y  
Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas**

**Presenta**

**Marco Antonio Anguiano Constante**

**Directora**

**Guadalupe Munguía Lino**

**Asesores**

**María del Pilar Zamora Tavares**

**Aarón Rodríguez Contreras**

**Eduardo Ruiz Sánchez**

**Zapopan, Jalisco**

**Noviembre de 2019**



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias


Biogeografía de *Lycianthes* (Capsiceae, Solanaceae) en México

Por


**Marco Antonio Anguiano Constante**

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos  
Naturales y Agrícolas

Aprobado por:

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Guadalupe Munguía Lino  
Director de Tesis e integrante del jurado

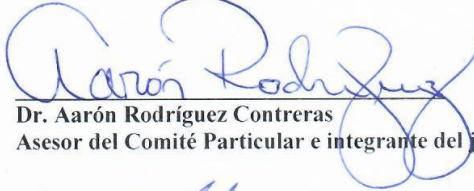
18/oct/2019  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Dra. María del Pilar Zamora Tavares  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado


18/oct/2019  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Eduardo Ruíz Sánchez  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

18/oct/2019  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Aarón Rodríguez Contreras  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

Oct. 18, 2019  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Jessica Pérez Alquicira  
Sinodal e integrante del jurado

18/oct/2019  
Fecha

*In memoriam*

*Miriam Anguiano Constante †*

## **Agradecimientos**

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de manutención número 855486/631102 y la beca de movilidad número 291250. A la Universidad de Guadalajara por permitirme realizar mis estudios de posgrado. A Guadalupe Munguía Lino por aceptar dirigir este trabajo y ser parte primordial durante mi carrera académica. A Aarón Rodríguez por guiarme durante mis estudios. La pasión que demuestras día a día en el herbario inspira. A mi comité conformado por Aarón Rodríguez, Eduardo Ruiz Sánchez, Pilar Zamora Tavares y Jessica Pérez Alquicira por dedicar tiempo para llevar a buen término esta responsabilidad. A mis profesores, especialmente a Dánae Cabrera Toledo, Mollie Harker, Ofelia Vargas Ponce, Jessica Pérez Alquicira, Gina Vargas Amado, Eduardo Ruiz Sánchez, Pablo Carrillo Reyes, Daniel Sánchez Carbajal y Miguel Muñoz Castro por transmitir sus conocimientos. A Patricia Zarazúa Villaseñor por su desempeño como coordinadora y el resto del personal del programa de Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BIMARENA). A mis amigos del herbario y laboratorio, Juvenal, Oasis, Perla, Karina, Isaac, Judith, Claudia, Julián, Miguel, Juan Pablo y Carolina, faltan un montón, pero gracias a todos por hacer más agradable mi estancia y por el apoyo durante el trabajo de campo y laboratorio.

Agradezco al personal de los herbarios ANSM, ARIZ, BR, C, CAS, CFNL, CICY, CIIDIR, CIMI, DAV, DES, DUKE, F, G, GH, GOET, GUADA, HGOM, HUAA, HUAP, IBUG, IEB, INEGI, K, MEXU, MICH, MO, MPU, NY, OAX, P, SERO, SLPM, TEX, UC, UNL, US, W, WIS, XAL y ZEA por permitir la consulta de sus colecciones.

Un especial agradecimiento a mis amigos, Perla, Oasis, Juan Pablo y Karina por entregar su amistad y compartir agradables momentos durante mi travesía en la maestría. Sin ustedes, esto no hubiera sido posible. A ti Perla por el agradable tiempo que hemos compartido y mostrarme el lado artístico de la vida (Cerati es mejor que Spinetta). A Oasis por las borracheras, las discusiones de mezcales y el montón de momentos que hablamos de amores y corazones rotos. A Juan Pablo, el compadre, por las intensas pláticas de botánica, las innumerables colectas en la sierra occidental de Jalisco (ninguna fue ahí) para incrementar la colección de agaves. Descubrimos que en algunos lugares no había plantas que coleccionar, pero

sobraban las cervezas. A Karina por compartir historias, ser mi confidente y mostrarme donde estaba el trópico de cáncer, sin duda tu amistad es pura. ¡Gracias amigos!

Mi gratitud a los Doctores Eduardo Ruiz y Daniel Sánchez por compartir agradables momentos en la cancha de futbol, en el abrevadero, en el estadio y donde quiera que coincidimos. Su sabiduría y su valiosa amistad me acompañaran para siempre.

Gracias a Ellen Dean, Tom Starbuck, Allen Van Dynze, Armando García-Llanos y Teresa Hill por permitir y facilitar mi estancia en UCDavis. Especialmente quiero agradecer a Ellen por el legado que ha dejado en el estudio de *Lycianthes*. Tu conocimiento y tu amigable ser logró inspirarme para continuar con su interminable estudio ¡Gracias por su tiempo!

A la banda del CIIDIR, Arturo Castro y Jesús González, aunque ahora están alejados, siempre los he admirado por su apoyo incondicional y su valiosa amistad. Desde siempre han sido un pilar para mi carrera botánica.

A mi familia que le debo todo lo que soy. Estoy sumamente agradecido por todo el apoyo, comprensión y consejos durante mi formación como persona. A mi madre, María Teresa Constante Núñez por mostrarme el lado bueno de la vida, por su paciencia y amor tan puro que día a día nos entrega en casa. A mi padre, Marco Antonio Anguiano Lamas por demostrarme que todo es posible y que la mejor forma de vivir es amar lo que haces, por dar todo para que no falte nada en casa y siempre estar al pendiente de que nosotros disfrutemos la vida. A mis hermanos, Miriam, Daniel y Vicente por demostrarme amor y acompañarme en todo momento. A todos los integrantes de mi familia, abuelos, tíos, tías, sobrinos y primos por compartir estos lasos.

Estoy muy agradecido con mis amigos del CUCBA con los que compartí la experiencia de la biología. Gracias a ustedes Jony, Vicky, Kore, Dani y a todos los que faltan. A mis amigos externos al CUCBA, que a pesar de esto siempre han sido muy cercanos. Los de la prepa, Daniela, Ale, Payo, Iván, Oscar, Raúl, Ricardo, George, Saul, el Chino y Milton. A los del fut, por dejar todo en la cancha y compartir una misma pasión.

Agradezco a Ana Giselle Gwendolyne y a su familia por el apoyo y arropo que me han otorgado. A Giselle, por entregarme todo su amor, por los maravillosos momentos que hemos compartido durante nueve años. Tu compañía fortalece mi vida y hace crecer mi ser. Eres y

serás la inspiración y motivación que guía mi vida. ¡Gracias por tanto amor! A tu familia Giselle, por adoptarme y ser tan buenos conmigo. A todos los llevo en el corazón.

.

## Índice

<b>Resumen .....</b>	<b>v</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>vii</b>
<b>Capítulo uno.....</b>	<b>1</b>
<b>Introducción general.....</b>	<b>2</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>6</b>
<b>Capítulo dos .....</b>	<b>11</b>
<b>Diversity, spatial patterns of species richness and centers of endemism of <i>Lycianthes</i> (Capsiceae, Solanaceae) in Mexico .....</b>	<b>12</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>13</b>
<b>Materials and methods.....</b>	<b>16</b>
<b>Results .....</b>	<b>18</b>
<b>Acknowledgments.....</b>	<b>29</b>
<b>Author contributions .....</b>	<b>30</b>
<b>Literature cited .....</b>	<b>30</b>
<b>Capítulo tres.....</b>	<b>57</b>
<b>Filogeografía y diferenciación poblacional de <i>Lycianthes moziniana</i> (Capsiceae, Solanaceae): especie semidomesticada y endémica de la Zona de Transición Mexicana.....</b>	<b>58</b>
<b>Resumen .....</b>	<b>58</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>59</b>
<b>Materiales y métodos .....</b>	<b>62</b>
<b>Resultados .....</b>	<b>67</b>
<b>Discusión .....</b>	<b>69</b>
<b>Agradecimientos .....</b>	<b>74</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>75</b>



<b>Capítulo cuatro .....</b>	<b>100</b>
<b>    Conclusión general .....</b>	<b>101</b>
<b>    Literatura citada .....</b>	<b>103</b>

## Índice de tablas

### Capítulo uno

Table 1. Distribution of <i>Lycianthes</i> in Mexico.....	43
Table 2. Species found in the areas of richness.....	48
Table 3. Species found in centers of endemism. ....	50

### Capítulo dos

Tabla 1. Localidades de <i>Lycianthes moziniana</i> muestreadas e índices de diversidad.....	87
Tabla 2. Resultados de los análisis de AMOVA y SAMOVA en las poblaciones de <i>Lycianthes moziniana</i> .....	91
Tabla 3. Comparación de las $F_{ST}$ pareada entre los grupos de <i>Lycianthes moziniana</i> .....	93
Tabla 4. Estadísticos demográficos de <i>Lycianthes moziniana</i> muestreados por grupos (FVT+SMOc, SMOr y SMS) .....	94

## Índice de figuras

### Capítulo uno

Fig. 1. Diversity of <i>Lycianthes</i> . .....	52
Fig. 2. Spatial distribution of <i>Lycianthes</i> in Mexico. ....	53
Fig. 3. <i>Lycianthes</i> richness based on a 50 × 50 km grid cell. ....	55
FIG. 4. Centers of endemism of <i>Lycianthes</i> . ....	56

### Capítulo dos

Figura 1. <i>Lycianthes moziniana</i> . ....	95
Figura 2. Distribución y relaciones de los 31 haplotipos encontrados en <i>Lycianthes moziniana</i> . ....	96
Figura 3. Resultado de los modelos de nicho ecológico obtenidos en MAXENT para <i>Lycianthes moziniana</i> bajo los modelos climáticos. ....	98

## Resumen

La Zona de Transición Mexicana es una región compleja, donde hibridizan biotas Neárticas y Neotropicales. Esta región incluye a los Altos de Chiapas, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental y Sierra Madre del Sur. La extraordinaria biodiversidad de México se atribuye a la convergencia de estas dos grandes regiones y a los eventos geológicos y climáticos de los últimos 100 Ma ocurridos en la Zona de Transición Mexicana. A lo largo de la Zona de Transición Mexicana se han identificado áreas de alta riqueza de especies y centros de endemismo en plantas. La diversidad de plantas vasculares mexicanas se estima en 23,314 especies. Solanaceae es un grupo neotropical, su mayor diversidad se concentra en Sudamérica. México es un centro de diversificación y domesticación para la familia. *Lycianthes* es el tercer género más diverso de la familia y esta cercanamente emparentado a *Capsicum*. *Lycianthes* se diferencia por su cáliz 0-10 dentado y anteras con dehiscencia poricida apical. El conocimiento de las especies de *Lycianthes* que habitan en México es insipiente. Los objetivos del presente trabajo son, 1) actualizar la lista de especies que ocurren en el país y probar si las áreas de riqueza y centros de endemismo de *Lycianthes* se ubican en la Zona de Transición Mexicana y 2) analizar si existe diferencias genéticas entre las poblaciones de *L. moziniana* distribuidas en diferentes provincias biogeográficas. Para cumplir el primer objetivo, se elaboró una base de datos con registros georreferenciados provenientes de herbarios, bases de datos electrónicas, literatura especializada y colectas de campo. La distribución espacial de la riqueza de especies y endemismo fue analizada por celdas de 50 × 50 km, división política, provincias biogeográficas, tipos de vegetación y elevación. Por su parte, para conocer los patrones geográficos de la diversidad genética de *L. moziniana* se secuenciaron dos regiones de cloroplasto para 133 individuos pertenecientes a 15 poblaciones. En México crecen 41 especies de *Lycianthes* y 17 son endémicas. Oaxaca resguarda el mayor número de especies y endemismos. Sus especies se concentran en los bosques de pino-encino de la Zona de Transición Mexicana. La Faja Volcánica Transmexicana fue la provincia con el mayor número de especies y endemismos. Por su parte, *L. moziniana* mostró fuerte estructura poblacional y filogeografía en tres grupos geográficos. Los resultados sugieren que la Faja Volcánica Transmexicana funcionó como barrera geográfica para el flujo génico de sur a norte y de norte a sur. También, fue un corredor biológico para el flujo genético con las

poblaciones de la Faja Volcánica Transmexicana y las distribuidas en la Sierra Madre Occidental. Finalmente, la diversidad biológica de *Lycianthes* y la configuración genética de *L. moziniana* se debe a los eventos geológicos y climáticos ocurridos en la Zona de Transición Mexicana.

## Abstract

The Mexican Transition Zone is a complex region, where they hybridize Neartic and Neotropical biota. This region includes the Chiapas Highlands, Transmexican Volcanic Belt, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental and Sierra Madre del Sur. The extraordinary biodiversity of Mexico is attributed to the convergence of these two large regions and to the geological and climatic events of the 100 Ma in the Mexican Transition Zone. Throughout the Mexican Transition Zone, areas of high species richness and plant endemism centers have been identified. The diversity of Mexican vascular plants is estimated at 23,314 species. Solanaceae is a neotropical group, its greatest diversity is concentrated in South America. Mexico is a center of diversification and domestication for the family. *Lycianthes* is the third most diverse genus in the family and is closely related to *Capsicum*. *Lycianthes* is distinguished by its 0-10 appendages in the calyx and anthers with apical poricidal dehiscence. The knowledge of *Lycianthes* species that inhabit Mexico is insipient. The objectives of the present work are, 1) to update the list of species that occur in the country and test if the richness areas and centers of endemism of *Lycianthes* are located in the Mexican Transition Zone and 2) analyze if there are genetic differences between the *L. moziniana* population distributed in different biogeographic province. To meet the first objective, a database with georeferenced records from herbarium, electronic databases, specialized literature and field collection was developed. The spatial distribution of species richness and endemism was analyzed by 50 × 50 km cells, political division, biogeographic provinces, vegetation types and elevation. For its part, to know the geographical patterns of the genetic diversity of *L. moziniana*, two regions of chloroplast were sequenced for 133 individual belonging to 15 populations. In Mexico, 41 species of *Lycianthes* grow and 17 are endemic. Oaxaca protects the largest number of species and endemisms. Its species are concentrated in the pine-oak forests of Mexican Transition Zone. The Transmexican Volcanic Belt proved to be the province with the highest number of species and endemisms. On the other hand, *L. moziniana* showed strong population structure and phylogeography in three geographical groups. The result suggest that the Transmexican Volcanic Belt functioned as a geographical barrier for gene flow south to north and from north to south. Also, it was a biological corridor for the genetic flow with the population of the Transmexican Volcanic Belt and those distributed in the Sierra Madre Occidental. Finally, the biological diversity

of *Lycianthes* and the genetic configuration of *L. moziniana* is due to the geological and climatic events that occurred in the Mexican Transition Zone.

**Capítulo uno**  
**Introducción general**



## **Introducción general**

La biogeografía estudia la distribución de los seres vivos y sus atributos en el espacio y tiempo (Morrone 2009; Ebach 2015). También aborda las dimensiones espaciales de la evolución (Zunino y Zullini 2003). En otras palabras, los métodos biogeográficos examinan los patrones de la biodiversidad. Recientemente, la biogeografía ha sufrido una transformación y expansión en sus alcances. Esta revolución fue propiciada por la aplicación de algoritmos de modelación, sistemas de información geográfica (SIG) y técnicas moleculares.

Por su parte, la filogeografía estudia los principios y procesos que gobiernan la distribución geográfica de los linajes genealógicos (Avice et al. 1987; Avice 1998, 2009). Integra la genética de poblaciones con la filogenética o conecta la micro y la macroevolución, su objeto de estudio está entre poblaciones dentro de una especie o entre especies cercanamente emparentadas (Hickerson et al. 2010). Su campo de estudio incluye las relaciones evolutivas y el área de distribución geográfica de los linajes (Freeland 2005). Es decir, la filogeografía es un acercamiento de la biogeografía histórica a una escala ecológica de tiempo (Ronquist 1997).

Los estudios filogeográficos abordan la historia genealógica de los eventos mutacionales. Se emplea ADN heredado monoparentalmente y con altos índices de variación. En angiospermas, el ADN del cloroplasto cumple esos requisitos. Además, cada célula de un individuo posee muchos y homoplásmicos cloroplastos. Los haplotipos son variantes del ADN que puede representarse en una red superpuesta a la distribución geográfica del grupo de estudio y a partir de ella se sugiere la importancia de los procesos históricos, como por ejemplo eventos geológicos y climáticos en la distribución de los linajes genéticos.

Los procesos evolutivos que dan origen a las especies llevan lugar dentro de las poblaciones. En filogeografía, las poblaciones se definen como el grupo de individuos conoespecíficos que ocupan un área geográfica determinada y representan un componente importante en el legado evolutivo de una especie (Waples 1991). En este sentido, el concepto de especie empleado en filogeografía define a las especies como subdivisiones poblacionales identificadas de manera concordante por rasgos genéticos independientes que constituyen las unidades poblacionales como taxones (Avice y Ball 1990).

México es un país megadiverso por lo que se considera un “hotspot” (Mittermeier et al. 1997; Myers et al. 2000; Daru et al. 2019). Su diversidad vegetal se estima en 23,314 especies (Villaseñor 2016). A nivel continente, se coloca en el tercer lugar después de Brasil y Colombia (Ulloa et al. 2017). Su riqueza y endemismo de especies se atribuye a la convergencia de dos regiones biogeográficas, donde los componentes bióticos neárticos y neotropicales se superponen (Halffter y Morrone 2017). Esta área de hibridación se le denomina la Zona de Transición Mexicana (ZTM) e incluye cinco provincias: Altos de Chiapas (ACh), Faja Volcánica Transmexicana (FVT), Sierra Madre Occidental (SMOc), Sierra Madre Oriental (SMOr) y Sierra Madre de Sur (SMS). La contracción, aislamiento y expansión de las especies en la ZTM es el resultado de su compleja historia geológica y cambios paleoclimáticos.

El primer paso para conocer la historia biogeográfica de las plantas mexicanas es evaluar los patrones de distribución, riqueza y endemismo de especies (Rodríguez et al. 2018). La riqueza de especies se refiere al número de especies en un área (Kier y Barthlott 2001; Powney et al. 2015). Mientras que un centro de endemismo es donde se encuentra el mayor número de especies endémicas (Kier y Barthlott 2001; Crisp et al. 2001; Linder 2001). Estudios recientes en la ZTM han demostrado que es un área de riqueza y endemismo de especies (Sosa y De-Nova 2012; Cuéllar-Martínez y Sosa 2016; Sosa y Loera 2017; Sosa et al. 2018; Rodríguez et al. 2018), por lo que es una zona ideal para estudiar los procesos biogeográficos y evolutivos de las plantas mexicanas (Gutiérrez-Ortega et al. 2018). Los patrones biogeográficos de la flora mexicana han sido explicados por tres hipótesis: dispersión, vicarianza y refugios pleistocénicos (Luna-Vega 2008).

Solanaceae Juss. es un grupo monofilético (Olmstead 2013). La familia está ampliamente distribuida en el mundo. En ella, se agrupa 2,500 especies en 100 géneros (Wilf et al. 2017). Se estima que Solanaceae diversificó hace 50-65 Ma (Särkinen et al. 2013). Su mayor diversidad se localiza en Sudamérica. Sin embargo, México es un centro de diversidad y domesticación. En el país crecen alrededor de 400 especies, de ellas, 133 son endémicas (Villaseñor 2016; Martínez et al. 2017). Los estados con la mayor diversidad son Oaxaca, Chiapas, Jalisco y Veracruz (Martínez et al. 2017).

La tribu Capsiceae Dumort. es un grupo monofilético conformado por *Capsicum* L. y *Lycianthes* (Dunal) Hassl. Capsiceae incluye arbustos, árboles o hierbas perennes con cáliz entero, truncado, con 0-10 prolongaciones. Para la tribu se reconocen aproximadamente 235 especies distribuidas en América, Asia y Oceanía en un rango latitudinal entre los 35°S y 35°N (Olmstead 2013). *Lycianthes* es el género más diverso de Capsiceae y el tercero más diverso de Solanaceae. *Lycianthes* incluye hierbas, arbustos y lianas que poseen cáliz con 0-10 apéndices y anteras con dehiscencia por poros apicales. Es un grupo parafilético, agrupa ca. 200 especies en cuatro subgéneros, siete secciones y 15 series (Bitter 1919). Su distribución abarca América, Asia y Oceanía. Su mayor diversidad se localiza en los Andes y Mesoamérica.

*Lycianthes* tiene una larga historia nomenclatural. Las especies de *Lycianthes* fueron descritas como miembros de diferentes géneros de Solanaceae (*Bassovia* Aibl., *Capsicum*, *Cyphomandra* Mart. ex Sendtn. y *Solanum* L.). Debido a la morfología del cáliz y las semillas envueltas por esclerénquima, se elevaron a rango genérico. En 1830 Rafinesque separó a *Solanum lycioides* L. y lo agrupó en el género *Otilix* Raf. Sin embargo, Rafinesque no hizo la combinación de *O. lycioides*. Posteriormente, en 1888 Baillon propuso a *Parascopolia acapulcensis* Baill. con base en un espécimen colectado en Acapulco, México. Ninguna especie fue asignada a ese género. En 1917 Emile Hassler describió a *Lycianthes* con base en tres especies de *Solanum*, conocidas actualmente como: *L. lycioides* (L.) Hassl., *L. dombeyi* (Dunal) Hassl. y *L. candicans* (Dunal) Hassl. Finalmente, en 1972 D'Arcy propone el nombre *Lycianthes* como nomina conservada de *Otilix* y *Parascopolia*.

*Lycianthes* serie *Meizonodontae* Bitter es un grupo monofilético (Dean 2004; Särkinen et al. 2013). La integran ocho especies [*L. acapulcensis* (Baill.) D'Arcy, *L. ciliolata* (Martens & Galeotti) Bitter, *L. dejecta* (Fernald) Bitter, *L. hintonii* E. Dean, *L. moziniana* (Dunal) Bitter, *L. peduncularis* (Schltdl.) Bitter, *L. rzedowskii* E. Dean y *L. starbuckii* E. Dean]. Se distinguen por ser hierbas perennes de raíz larga y engrosada y flores solitarias. La serie tiene su centro de diversidad en México, pero su distribución va desde el noroeste de México hasta el centro de Costa Rica (Anguiano-Constante et al. 2018). Seis de sus ocho especies son endémicas a México. Los frutos de *Lycianthes acapulcensis*, *L. ciliolata*, *L. moziniana* y *L. peduncularis* son aprovechados. En Chiapas, Guerrero, Michoacán, Oaxaca,

Puebla y Tlaxcala se documentó su uso alimenticio, medicinal y ritual (William 1993; Dean 1995).

*Lycianthes moziniana* es endémica a México y es la especie de la serie con la mayor distribución geográfica y amplitud ecológica (Anguiano-Constante et al. 2018). Es una hierba perenne de raíz profunda y engrosada, flores moradas a lilas y frutos verdes. Habita en bosques de pino-encino, bosques de encino y se asocia a cultivos. Se localiza de los 1,400 a 3,000 m de elevación. Su distribución se restringe parcialmente a la ZTM en las provincias biogeográficas de la FVT, SMOc, SMOr y SMS. Sus frutos de sabor dulce son apreciados y aprovechados como alimento, medicamento y ofrenda en ceremonias religiosas (William 1993; Dean 1995).

*Lycianthes moziniana* ha sido dividida en tres variedades: *L. moziniana* var. *margaretiana* E. Dean, *L. moziniana* var. *moziniana* E. Dean y *L. moziniana* var. *oaxacana* E. Dean (Dean 2004). *Lycianthes moziniana* var. *moziniana* es diferente de las otras variedades por los apéndices del cáliz adpresos en el fruto. *Lycianthes moziniana* var. *margaretiana* es similar a *L. moziniana* var. *oaxacana*. Ambas, comparten la forma atenuada de la base de la hoja y los dientes difusos en el cáliz del fruto. *Lycianthes moziniana* var. *margaretiana* es distinto por el exocarpo y la placenta morada del fruto, el tamaño de los granos de polen, los filamentos pubescentes y los lóbulos abaxiales de la corola, éstos glabros.

*Lycianthes moziniana* var. *moziniana* se distribuye a lo largo de la FVT y SMOc. Sin embargo, algunas poblaciones alcanzan la SMOr y la SMS. Por su parte, *L. moziniana* var. *oaxacana* crece exclusivamente en el estado de Oaxaca, en la SMS. A diferencia de las últimas, *L. moziniana* var. *margaretiana* habita en los estados de Nuevo León, San Luis Potosí y Querétaro en la SMOr. Las primeras dos, coocurren en el norte de Oaxaca. Mientras que, *L. moziniana* var. *margaretiana* crece aislada de las otras.

*Lycianthes moziniana* son plantas que pierden su parte aérea durante el tiempo de estiaje, mientras que su raíz continua latente. Durante el temporal de lluvias (julio-octubre) emerge su parte vegetativa y florece. Las flores abren por la mañana, entre 6:00 am y 12:00 pm y son polinizadas por abejas de los géneros *Thygator* y *Exomalopsis* (Dean 2001). Su fructificación es en los meses de septiembre y noviembre y sus frutos son dispersados por

pequeños mamíferos. Además, se propaga asexualmente mediante la fragmentación de su raíz. Es tolerada y fomentada cerca de cultivos y asentamientos humanos. La evidencia etnobotánica sugiere que el hombre también es un dispersor (Dean 2004). Sin embargo, el incremento poblacional y el uso excesivo de herbicidas han afectado su distribución. Su número cromosómico es  $2n=24$  (William 1993; Dean 2004).

*Lycianthes* se ha abordado en estudios taxonómicos (Dean 2004), filogenéticos (Särkinen et al. 2013; Dean 1995), biogeográficos (Anguiano-Constante et al. 2018; Rodríguez et al. 2018) y etnobotánicos (William 1993; Dean 1995). Sin embargo, ningún estudio biogeográfico ha incluido a la totalidad de las especies presentes en México. Aquí hipotetizamos que México figura como un centro de alta riqueza para el género *Lycianthes* y la ZTM es el área con la mayor diversidad. Por consiguiente, el objetivo general de este trabajo es realizar un análisis biogeográfico del género *Lycianthes* en México. De esta manera, en el capítulo dos se presenta el análisis de los patrones de riqueza de *Lycianthes* en México. En busca de comprender mejor la historia biogeográfica de *Lycianthes*, seleccionamos a *L. moziniana* como modelo de estudio para realizar un análisis filogeográfico, esto se presenta en el capítulo tres. Finalmente, el capítulo cuatro corresponde a las conclusiones generales.

### **Literatura citada**

- Anguiano-Constante, M. A., G. Munguía-Lino, E. Ortiz, J. L. Villaseñor y A. Rodríguez. 2018. Riqueza, distribución geográfica y conservación de *Lycianthes* serie *Meizonodontae* (Capsiceae, Solanaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 516-529.
- Avice, J. C. 1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology* 7: 371-379.
- Avice, J. C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36: 3-15.
- Avice, J. C. y R. M. Ball, Jr. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 7: 45-67.

- Avise, J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb y N. C. Saunders. 1987. Intraespecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522.
- Baillon, H. E. 1888. *Histoire des plantes* 9: 338-339.
- Bitter, G. 1919. Die Gattung *Lycianthes*. *Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlicher. Vereine zu Bremen* 24: 292-520.
- Crisp, M. D., S. Laffan, H. P. Linder y A. Monro. 2001. Endemism in the Australian Flora. *Journal of Biogeography* 28: 183-198.
- Cuéllar-Martínez, M. y V. Sosa. 2016. Diversity patterns of monocotyledonous geophytes in Mexico. *Botanical Science* 94: 687-699.
- D'Arcy, W. G. 1972. Solanaceae studies II: typification of subdivisions of *Solanum*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 59: 262-278.
- Daru, B. H., P. C. le Roux, J. Gopalraj, D. P. Park, B. G. Holt y M. Greve. 2019. Spatial overlaps between the global protected areas network and terrestrial hotspots of evolutionary diversity. *Global Ecology and Biogeography* 28: 757-766.
- Dean, E. 1995. Systematics and ethnobotany of *Lycianthes* series *Meizonodontae*. Ph. D. thesis, University of California, Berkeley. 309 p.
- Dean E. 2001. The post-anthesis floral biology of *Lycianthes* Series *Meizonodontae* (Solanaceae): variation in filament elongation, anther dehiscence, floral movement, and corolla growth. In: van den Berg R., Barendse G., van der Weerden G., Maríani C., eds. *Solanaceae V, advances in taxonomy and utilization*. Nijmegen, Netherlands: Nijmegen University Press.
- Dean, E. 2004. A taxonomic revision of *Lycianthes* series *Meizonodontae* (Solanaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 145: 385-424.
- Ebach, M. C. 2015. *Origins of biogeography: the role of biological classification in early plant and animal geography*. New York and London: Springer.

- Freeland, J. R. 2005. Molecular ecology. Jhon Wiley & Sons Ltd, England, Chichester. 388 p.
- Gutiérrez-Ortega, J. S., M. M. Salinas-Rodríguez, J. F. Martínez, F. Molina-Freaner, M. A. Pérez-Farrera, A. P. Vovides, Y. Matsuki, Y. Suyama, T. A. Ohsawa, Y. Watano y T. Kajita. 2018. The phylogeography of the cycad genus *Dioon* (Zamiaceae) clarifies its Cenozoic expansion and diversification in the Mexican transition zone. *Annals of Botany* 121: 535-548.
- Halffer, G y J. J. Morrone. 2017. An analytical review of Halffer's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa* 4226: 1-46.
- Hassler, E. 1917. Solanaceae, Austro-Americanae. *Annuaire du conservatoire et du jardin botaniques de Genève* 20: 180.
- Hickerson, M. J. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 291-301.
- Linder, H. P. 2001. On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Systematic Biology* 50: 892-912.
- Kier, G. y W. Barthlott. 2001. Measuring and mapping endemism and species richness: a new methodological approach and its application on the flora of Africa. *Biodiversity and Conservation* 10: 1513-1529.
- Luna-Vega, I. 2008. Aplicación de la biogeografía histórica a la distribución de las plantas mexicanas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 217-241.
- Martínez, M., O. Vargas-Ponce, A. Rodríguez, F. Chiang y S. Ocegueda. 2017. Solanaceae family in Mexico. *Botanical Sciences* 95: 1-15.
- Mittermeier, R. A., P. R. Gil y C. G. Mittermeier. 1997. Megadiversity: earth's biologically wealthiest nations. CEMEX, Ciudad de México. Mexico.
- Morrone, J. J. 2009. Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies. New York: Colombia University Press.

- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-854.
- Olmstead, R. G. 2013. Phylogeny and biogeography in Solanaceae, Verbenaceae and Bignoniaceae: a comparison of continental and intercontinental diversification patterns. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 80-102.
- Powney, G. D. y N. J. B. Isaac. 2015. Beyond maps: a review of the applications of biological records. *Biological Journal of the Linnean Society* 115: 532-542.
- Rafinesque, C. S. 1830. *Medical flora* 2: 87.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195-203.
- Rodríguez, A., A. Castro-Castro, G. Vargas-Amado, O. Vargas-Ponce, P. Zamora-Tavares, J. González-Gallegos, P. Carrillo-Reyes, M. Anguiano-Constante, M. Carrasco-Ortiz, M. García-Martínez, B. Gutiérrez-Rodríguez, J. Aragón-Parada, C. Valdés-Ibarra y G. Munguía-Lino. 2018. Richness, geographic distribution patterns, and areas of endemism of selected angiosperm groups in México. *Journal of Systematics and Evolution* 56: 537-549.
- Särkinen, T., L. Bohs, R. G. Olmstead y S. Knapp. 2013. A phylogenetic framework for evolutionary study of the nightshades (Solanaceae): a dated 1000-tip tree. *BMC Evolutionary Biology* 13: 214.
- Sosa, V. y J. A. De-Nova. 2012. Endemic angiosperm lineages in Mexico: hotspots for conservation. *Acta Botánica Mexicana* 100: 293-315.
- Sosa, V. y I. Loera. 2017. Influence of current climate, historical climate stability and topography on species richness and endemism in Mesoamerican geophyte plants. *PeerJ* 5: e3932.
- Sosa, V., J. A. De-Nova y M. Vásquez-Cruz. 2018. Evolutionary history of the flora of Mexico: dry forests cradles and museums of endemism. *Journal of Systematics and Evolution* 56: 523-536.



- Ulloa, U., C., P. Acevedo-Rodríguez, S. Beck, M. J. Belgrano, R. Bernal, P. E. Berry, L. Brako, M. Celis, G. Davidse, R. C. Forzza, S. R. Gradstein, O. Hokche, B. Leon, S. Leon-Yáñez, R. E. Magill, D. A. Neill, M. Nee, P. H. Raven, H. Stimmel, M. T. Strong, J. L. Villaseñor, J. L. Zarucchi, F. O. Zuloaga y P. M. Jorgensen. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of Americas. *Science* 358: 1614-1617.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902.
- William, D. E. 1993. *Lycianthes moziniana* (Solanaceae): an underutilized Mexican food plant with “new” crop potential. *Economic Botany* 47: 387-400.
- Wilf, P., M. R. Carvalho, M. A. Gandolfo y N. R. Cúneo. 2017. Eocene lantern fruit from Gondwanan Patagonia and the early origins of Solanaceae. *Science* 355: 71-75.
- Waples, R. S. 1991. Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of ‘species’ under the Endangered Species Act. *Marine Fisheries Review* 53:11-22.
- Zunino, M. y A. Zullini. 2003. *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México. 310 pp.

## **Capítulo dos**

**Diversity, spatial patterns of species richness and centers of endemism of *Lycianthes*  
(Capsiceae, Solanaceae) in Mexico  
(para someterse a *Systematic Botany*)**

**Diversity, spatial patterns of species richness and centers of endemism of  
*Lycianthes* (Capsiceae, Solanaceae) in Mexico**

Marco Antonio Anguiano Constante<sup>1</sup>, Ellen A. Dean<sup>2</sup>, Thomas J. Starbuck<sup>2</sup>, Aarón  
Rodríguez<sup>3</sup> and Guadalupe Munguía Lino<sup>3,4,5</sup>

<sup>1</sup>Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas  
(BIMARENA), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias,  
Universidad de Guadalajara, Camino Ing. Ramón Padilla Sánchez 2100, 45200.

<sup>2</sup>Center for Plant Diversity, Department of Plant Sciences Mail Stop 7, University of  
California, Davis, One Shields Avenue, Davis, California 95616, U. S. A.

<sup>3</sup>Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal, Consejo Nacional de  
Ciencia y Tecnología (CONACyT), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y  
Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ing. Ramón Padilla Sánchez 2100,  
45200 Nextipac, Zapopan, Jalisco, México.

<sup>4</sup>Cátedras CONACYT-Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias  
Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ing. Ramón Padilla  
Sánchez 100, 45200 Nextipac Zapopan, Jalisco, México.

<sup>5</sup>Corresponding author: gmlinno@gmail.com

**Abstract**—In biogeography the spatial patterns of biodiversity matter. Identifying areas with high species richness and endemism are crucial for establishing conservation priorities and understanding the evolution of both plant diversity and community assemblages. Mexico is an important center of diversification and domestication of Solanaceae. *Lycianthes* is one of most species-rich genera in the Solanaceae with 150–200 species distributed in America, Asia, and Oceania. Our aims were to provide an updated list of the known Mexican taxa of *Lycianthes* and to analyze their spatial patterns. We used 2414 georeferenced records of Mexican *Lycianthes* obtained from specimens examined in herbaria, electronic specimen databases and specimens cited in the literature. We quantified species richness and endemism using a grid-cell of 50 × 50 km, political divisions, vegetation types and biogeographic provinces. Endemism was analyzed using two quantitative measures: weighted endemism (WE) and corrected weighted endemism (CWE). In Mexico there are 41 species of *Lycianthes*, of which 17 are endemic. The states with the greatest diversity are Oaxaca and Chiapas, with 24 and 23 species respectively. We found five areas of species richness and six centers of endemism. The highest number of species are found in the Sierra Madre del Sur (SMS), the Chiapas Highlands (CH) and the Veracruz (V) provinces. Species richness and endemic species are concentrated in the pine-oak forest of the Transmexican Volcanic Belt (TVB). The Mexican Transition Zone (MTZ) has the greater diversity of Mexican *Lycianthes*.

**Keywords**—Biodiverse, Mexican Transition Zone, Sierra Madre del Sur, Transmexican Volcanic Belt.

Mexico is home of 23314 vascular plant species, and 53% are endemic to its territory (Villaseñor 2016; Ulloa et al. 2017). Worldwide, it has the fifth highest level of plant diversity, and it ranks third in the New World (RBG Kew 2016; Ulloa et al. 2017). As a consequence, Mexico has been designated a megadiverse country (Mittermeier et al. 1997), and a biodiversity hotspot, due to its high number of endemic species (Myers et al. 2000). However, due to rapid anthropomorphic changes in Mexican habitats and the threat of global climate change, the understanding of current biogeographical patterns in Mexican plants is critical. We need greater human resources dedicated to studying Mexican biodiversity as well as new technical tools in order to achieve this goal (Villaseñor 2015).

Identifying patterns of species richness and endemism help to establish conservation priorities and facilitate understanding the evolution of both plant diversity and community assemblages (Fleishman et al. 2006; Asaad et al. 2017; Daru et al. 2019). The cell grid method, in combination with specialized software has been successful in analyzing biological data. Species richness is calculated using occurrence data from a defined geographic area (Powney and Isaac 2015). The concentration of restricted species (centers of endemism) can be quantified using weighted endemism (WE) and corrected weighted endemism (CWE) (Crisp et al. 2001). Previous studies have employed these methods to evaluate areas of endemism or species richness of selected groups, or even the entire plant diversity of a region, for example, Australia (Crisp et al. 2001; Nagalingum et al. 2015), Chile (Scherson et al. 2017), China (Yu et al. 2017), and Mexico (Villaseñor et al. 2007; Sosa and De Nova 2012; Sosa and Loera 2017; Sosa et al. 2018; Rodríguez et al. 2018).

With 381 species and 135 endemics, Mexico is an important center of diversification and domestication of Solanaceae. In this country, the family is the fourteenth most species rich angiosperm group (Villaseñor 2016; Martínez et al. 2017). The genera with the highest number of species are: *Cestrum* L., *Lycianthes* (Dunal) Hassl., *Physalis* L. and *Solanum* L. As for endemism for Megamexico 3 the genera are: *Capsicophysalis* (Bitter) Averett & M.Martínez, *Chamaesaracha* (A.Gray) Benth. & Hook.f., *Datura* L., *Nectouxia* Kunth, *Plowmania* Hunz. & Subils, *Schraderanthus* Averett, and *Tzeltalia* E.Estrada & M.Martínez (Martínez et al. 2017). The tomatillo (*Physalis philadelphica* Lam.), the chile (*Capsicum annum* L.), and the tomato (*Solanum lycopersicum* L.) were domesticated in Mexico (Pickersgill 2007; Bergougnoux 2014; Kraft et al. 2014).

*Lycianthes* and its closest relative *Capsicum* L. make up the tribe Capsiceae Dumort. (Särkinen 2013; Spalink et al. 2018). The relationship of the two genera is currently being studied (Bohs pers. com). *Lycianthes* includes herbs, shrubs, epiphytes, and vines (Fig. 1). All species develop a calyx with the sepals truncated into a sleeve below which 0–10 linear appendages may be attached. With 150–200 species distributed in America, Asia, and Oceania, *Lycianthes* is one of the three most species-rich genera in the Solanaceae (Hunziker 2001). The greatest number of species is found in South America.

Economically, *Lycianthes* is used as ornamental, a source of food and also as medicine. *Lycianthes rantonnetii* (Carrière) Bitter is a well-known ornamental in the Americas. In Mexico, the fruits of *L. acapulcensis* (Baill.) D’Arcy, *L. ciliolata* (M.Martens & Galeotti) Bitter, *L. moziniana* (Dunal) Bitter, *L. rzedowskii* E.Dean and *L. starbuckii*

E. Dean are utilized as food, medicine or as an offering in religious ceremonies (Williams 1993; Dean 1995, 2004). In Ecuador, *L. cyathocalyx* Bitter, *L. inaequilatera* Bitter, *L. leptocaulis* Rusby, *L. lycioides* Hassl., *L. medusocalyx* Bitter, *L. nitida* Bitter, *L. pauciflora* (Vahl) Bitter and *L. radiata* (Sendtn.) Bitter are listed as useful plants (de la Torre et al. 2008). Also, *L. asarifolia* (Kunth & Bouché) Bitter has an edible fruit. *Lycianthes geminiflora* (M. Martens & Galeotti) Bitter and *heteroclita* (Sendtn.) Bitter are used as an edible green (from herbarium specimen labels). Strategies for the conservation and management of useful plants can be designed.

Knowing their distribution patterns and identifying areas of richness and endemism of *Lycianthes* species will allow us to design future studies to decipher the biogeography history. At the same time, strategies for the conservation and management of useful plants can be designed. In this paper, we provided an updated list of the known Mexican taxa of *Lycianthes* (Solanaceae). Then, we analyzed the spatial patterns of their distribution in Mexico. We identified areas of species richness and endemism for the genus. For each taxon, we provided information about its distribution based on political divisions, biogeographic provinces, vegetation type, and elevation.

## MATERIALS AND METHODS

**Data and analytic methods**—We created a database with 3480 records. The information was obtained from herbarium specimens, retrieving of records from electronic databases and reviewing specimens cited in papers. The database includes specimen data from 30 herbaria (ANSM, CAS, CFNL, CICY, CIIDIR, CIMI, DAV, DUKE, F, GUADA, HGOM, HUAA, HUAP, IBUG, IEB, INEGI, MEXU, MO, NY, OAX, P, SERO, SLPM, TEX, UC, UNL, US, WIS, XAL and ZEA) (Thiers continuously updated). We reviewed and

imported electronic specimen records from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org>), the Southwest Environmental Information Network (SEINet, <http://www.swbiodiversity.org>) and the Missouri Botanical Garden (Tropicos, <http://www.tropicos.org>). Before importing electronic records into the database, we reviewed the specimen image and checked the specimen determiner to decide whether to use the data. Lastly, we revised the taxonomic works for specimens cited, these included Dean (1994, 1995, 1998, 2004, 2014), Dean et al. (2007, 2017a, 2017b, 2018a, 2018b), Dean and Reyes (2018), Nee (1986), Reyes (2015) and Sierra-Muñoz et al. (2015). Information was used to plan field work to collect little known species.

Locality records of the individual specimens were checked, and corrected, when necessary. From the 3480 specimen records in the database, 2414 records had location data exact enough to assign coordinates. Approximately 10% of the records already had coordinates included in the specimen location data. We georeferenced records lacking coordinates (the remaining 90%) using Google Earth Pro (Sullivan 2009), GeoLocate (<http://www.museum.tulane.edu/geolocate/>) and the Archivo Histórico de Localidades Geoestadísticas (INEGI, [www.geoweb2.inegi.org.mx/ahl/](http://www.geoweb2.inegi.org.mx/ahl/)). Duplicate records and records with ambiguous or dubious locations were removed from the dataset. Finally, the records were projected and geoprocessed in QGIS 2.18. Las Palmas.

***Spatial distribution of species richness and endemism***—To analyze the geographic distribution of species richness and endemism of the genus *Lycianthes* in Mexico, we used the software Biodiverse (Laffan et al. 2010). The analysis divided Mexico into 303 grid cells of 50 × 50 km. Species richness was calculated as total species per cell. We



used two measures of endemism: WE and CWE (Crisp et al. 2001; Laffan et al. 2003). WE evaluates the species by the inverse of its range of occurrence. Alternatively, CWE corrects WE for the species richness in a cell. Finally, we analyzed the richness and spatial patterns of *Lycianthes* by state, biogeographic province (Morrone et al. 2017), vegetation type (Rzedowski 1986), and elevation.

## RESULTS

***Spatial distribution of species richness and endemics***—Mexico harboured 41 species of *Lycianthes* (Table 1), distributed in 29 states. The states with the highest number of species were Oaxaca with 24 and Chiapas with 23. Other states with high diversity were Veracruz (16), Puebla (12) and Jalisco (11). In contrast, Baja California Sur and Sonora had only one species each (Fig. 2A). The most widely distributed species were: *L. moziniana* (19 states), *L. lenta* (Cav.) Bitter (16), and *L. dejecta* (Fernald) Bitter (15). Eleven species (*L. barbatula* Standl. & Steyerl., *L. ceratocalycia* (Donn.Sm.) Bitter, *L. glabripetala* E.Dean, *L. grandifolia* E.Dean, *L. hintonii* E.Dean, *L. jaliscensis* E.Dean, *L. limitanea* (Standl.) J.L.Gentry, *L. ocellata* (Donn.Sm.) C.V.Morton & Standl., *L. quichensis* (J.M.Coult. & Donn.Sm.) Bitter, *L. starbuckii*, and *L. textitlaniana* E.Dean) only grow in one state (Table 1). Seventeen species (41%) were endemic to Mexico (Table 1). The states with the highest number of endemics to Mexico were: Oaxaca with seven, followed by Veracruz, State of México and Puebla with six species each; and Jalisco, Michoacán and Querétaro with five each (Fig. 2A). *Lycianthes glabripetala*, *L. grandifolia*, *L. hintonii*, *L. jaliscensis*, *L. starbuckii*, and *L. textitlaniana* were all Mexican endemics restricted to one state (Table 1).

The grid based distribution analysis recovered 12 cells grouped into six areas of high species richness (Fig. 3, Table 2). One area was located at the eastern end of the Transmexican Volcanic Belt (TVB), two laid along the Sierra Madre del Sur (SMS) and three more appeared in the Chiapas Highlands (CH) provinces. One cell in the SMS in Oaxaca had 11 species, a remarkably high diversity. Further south in the SMS, we found one more cell with 10 especies (Fig. 3, Table 2).

In CH, we found three areas of high species richness (Fig. 3, Table 2). The richest one, with four cells, had 14 species and was located in the central part of Chiapas. In southern Chiapas (CH), the analysis revealed four cells with 13 species. Another rich cell, with 10 species, was at Lagunas de Montebello in Chiapas. Finally, two cells with 11 species were found at the eastern end of the TVB in Veracruz (Fig. 3, Table 2). The WE analysis retrieved five areas with high values of endemism (Fig. 4A, Table 3). Three cells, with six species, had the highest value, converged at the boundaries of the Sierra Madre Oriental province (SMOr), the TVB and the Veracruz (V) provinces. At the border between the Balsas Basin (BB) and TVB provinces, two cells held three endemic species. Further, two centers with three cells occurred in the SMOr. In the northern part of the state of Nuevo León, the cells contained three endemic species. Likewise, at the border of Hidalgo, San Luis Potosí and Querétaro, the cells included five species. The last, center of endemism was located at the SMS and contained three species (Fig. 4A, Table 3).

Contrary to the WE analysis, the CWE analysis indicated six centers with high values of endemism (Fig. 4, Table 3). The highest value of endemism was found in two cells with one species area at the south of the Chiapas in the CH province. The second

highest cell was at the border of SMOr and V, in San Luis Potosí. Here we found just one endemic species. One more cell with three species was in the BB province, in south of the State of México. Another cell is in Oaxaca in the SMS with one species. At the SMOr, in the Nuevo León there were three cells with three endemic species. Finally, at the east of the TVB one cell contained three endemic species (Fig. 4B, Table 3).

**Species richness and endemism per biogeographic provinces**—*Lycianthes* occurred in 12 of the 14 biogeographic provinces present in Mexico. The CH, SMS, and V provinces had the greatest diversity with 23 species each. Those that followed: TVB with 20, and Pacific Lowlands (PL) with 19 (Fig. 2B, Table 1). Of that 17 species endemic to Mexico, 13 (76%) were found in SMS (11) and TVB (10) (Fig. 3B, Table 1). The geographic range of *L. ciliolata* and *L. moziniana* encompassed eight provinces, while *L. dejecta*, *L. lenta*, and *L. sideroxyloides* (Schltdl.) Bitter were found in seven. Nine species (*L. barbatula*, *L. ceratocalycia*, *L. glabripetala*, *L. grandifolia*, *L. hintonii*, *L. ocellata*, *L. starbuckii*, and *L. textitlaniana*) were restricted to just one province (Table 1).

**Species richness and endemism per vegetation type**—*Lycianthes* appeared in nine of the 13 vegetation types present in Mexico. The pine-oak forest had the greatest number, with 31 species. The cloud forest housed 27 species, while the tropical dry forest and the evergreen tropical forest had 26 and 23 species respectively. On the contrary, the grasslands and thorn forest accounted for three and five species, respectively (Table 1). In Mexico, the pine-oak forest, the tropical dry forest and the evergreen tropical forest have discontinuous distributions. In this context, 22 (53%) grew in pine-oak forest along the TVB province. Meanwhile, the tropical dry forest on

the BB province had the highest species richness with 14 (32%). Lastly, 21 species (48%) occurred in the evergreen tropical forest of the V and the Yucatan Peninsula (YP) provinces (Fig. 2C). *Lycianthes lenta* and *L. moziniana* had the greatest ecological amplitude, found in eight and seven different vegetation types respectively. In contrast, *L. barbatula*, *L. ceratocalycia*, *L. glabripetala*, *L. gorgonea* Bitter, *L. hintonii*, *L. hypoleuca* Standl., *L. ocellata*, and *L. textitlaniana* were found in just one vegetation type (Table 1).

Fourteen Mexican endemics grew in pine-oak forest. Exclusively, the pine-oak forest of the TVB supported 12 species. The tropical dry forest growing in the BB province, also had 12 species. Eight species were known in cloud forest, mostly along the SMS (Fig. 2C). *Lycianthes hintonii* and *L. glabripetala* were restricted to xerofitic scrub, and *L. textitlaniana* was exclusive to the pine-oak forest (Table 1).

**Species richness per elevation**—The *Lycianthes* species inhabiting Mexico were distributed between 0 to 3200 masl. Most species (36) were found between 1000-2000 m in elevation. *Lycianthes acapulcensis* had the widest range (50-3000 m). In contrast, *L. armentalis* J.L.Gentry, *L. ceratocalycia*, *L. geminiflora*, *L. grandifolia*, *L. hintonii*, *L. mariovelizii* E.Dean, *L. ocellata*, *L. orogenes* (Standl & Steyerm.), *L. textitlaniana*, and *L. venturana* E.Dean were most restricted. *Lycianthes ciliolata* and *L. moziniana* reached the highest elevation (3200). Unlike these, *L. armentalis* was located exclusively between 0-500 m of elevation (Table 1).

## DISCUSSION

Worldwide, *Lycianthes* includes approximately 200 species (Hunziker 2001) while we documented 41 in Mexico. Peru along the Equator is the zone of the greatest species

richness with 46 species (Brako and Zarruchi 1993). Other countries with notable diversity are Bolivia (40 species), Guatemala (28), and Panama (33) (D'Arcy 1973; Knapp 2006; Jørgensen et al. 2014). However, it is important to point out that documentation of the genus in South America remains incomplete.

Previous studies of the flora of Mexico recognize 40 species of *Lycianthes* (Villaseñor 2016; Martínez et al. 2017). Both include names that we consider synonyms or species which do not occur in Mexico. For instance, *L. luisana* Standl. is a synonym of *L. lenta*; *L. pilosissimum* (M.Martens & Galeotti) Bitter is the same as *L. tricolor* (Dunal) Bitter; and *L. symphyandra* Bitter represents *L. heteroclita*. Meanwhile, *L. cuchumatanensis* J.L.Gentry and *L. synanthera* (Sendtn.) Bitter only grow in Central America. Neither, Villaseñor (2016) nor Martínez et al. (2017) include three recently described species: *L. glabripetala*, *L. mariovelizii*, and *L. grandifolia*. From this work, *Lycianthes* would be the third most diverse genus of the Solanaceae in Mexico, following *Solanum* and *Physalis*. However, there are still species complexes, so place a name on certain specimens is difficult. In the future, this may result in new names.

Documenting biodiversity based on political division can be used by decision makers as guidelines to establish conservation areas. In Mexico, the highest species richness was concentrated in Chiapas, Oaxaca, Veracruz, Puebla, and Jalisco (Fig. 3A). However, the greatest number of endemics was found in Oaxaca, Veracruz, Puebla, and State of México (Fig. 3B). Studies regarding diversity and endemism in Mexican Apocynaceae (Juárez-Jaimes et al. 2007), Asteraceae (Villaseñor 2018), Cucurbitaceae (Lira et al. 2002), Cyperaceae (González-Elizondo et al. 2018), Lamiaceae (Martínez-Gordillo et al. 2017), and Solanaceae (Martínez et al. 2017) show similar patterns.

Unlike previous studies, it was notable that Puebla resulted to be one of the richest states in species and endemisms. In northern Puebla, pine-oak forest dominates the TVB and SMO provinces which converge there. Along the TVB, the pine-oak forest was home to 22 species and this could be one of the reasons for this pattern. Gymnosperms and red oak species reveal a similar pattern (Contreras-Medina and Luna-Vega 2007; Torres-Miranda et al. 2011; Ramos-Dorantes et al. 2017). In addition, the Tehucan Valley in southern Puebla is recognized as a hotspot for xerophytic species diversity (Sosa and De Nova 2012). The valley keeps to *Lycianthes acapulcensis*, *L. ciliolata*, *L. dejecta*, *L. moziniana*, and *L. peduncularis* (Schltdl.) Bitter.

Using 50 × 50 km grid-cells, the analysis of the geographic distribution of species richness resulted in six areas (Fig 3). They contained 30 species or 73% of the Mexican *Lycianthes* diversity. The most diverse areas were in the CH with 21 species (51%) (Table 2). The area shared all species, except *Lycianthes grandifolia*, with Central America. Cruz-Cárdenas et al. (2013) find Chiapas to be the Mexican state with the highest known and predicted species richness. Gymnosperm diversity shows a similar pattern (Contreras-Medina and Luna-Vega 2007). The region of the highly diverse cell, located in northern Oaxaca, contained 11 species and four were endemics to Mexico [*L. anomala* Bitter, *L. geminiflora*, *L. moziniana*, and *L. pilifera* (Benth.) Bitter]. This area is a center of species richness and endemism for Asteraceae and ferns (Suárez-Mota and Villaseñor 2011; Sanginés-Franco et al. 2015). Also, the region is already considered a high priority site for the conservation of Mexican floristic richness and endemism (Suárez-Mota et al. 2018). Ten species grew on the southern side of SMS and two were

endemics (*L. mariovelizii* and *L. surotatensis* Gentry). This area has considerable diversity of Asteraceae (Suárez-Mota and Villaseñor 2011; Carrasco-Ortiz et al. 2019).

Finally, two cells at the east end of the TVB harboured 10 species each and contained five endemic species (*L. anomala*, *L. geminiflora*, *L. michaelneei* E. Dean, *L. pilifera*, and *L. venturana*). Sanginés-Franco et al. (2015) name the very same area as a zone rich in fern species. Based on our results, the six areas should be considered as a priority for conservation. The CH alone had half of the diversity of Mexican *Lycianthes*. Four Nature Preserves Areas are located in this biogeographic province (Sierra El Ocote, El Triunfo, Volcán Tacaná and Lagunas de Montebello) (CONANP 2017). Together, the SMS and TVB total 21 species and eight endemics (47%). In Veracruz, El Perote Nature Preserve partially covers both provinces (CONANP 2017).

Land use and conservation planning require an understanding of spatial distribution of species and endemism. In Mexico, 17 species (41%) of *Lycianthes* are endemic. Other genera show similar proportion of endemics such as *Cascabela* Raf. and *Cynanchum* L. (Apocynaceae), *Carex* L. (Cyperaceae), *Chamaesyce* Gray and *Phyllanthus* L. (Euphorbiaceae), *Hyptis* Jacq. (Lamiaceae), *Epidendrum* L. (Orchidaceae), *Bouteloua* Lag., and *Muhlenbergia* Schreb. (Poaceae) (Martínez-Gordillo et al. 2002; Juárez-Jaimes 2007; Espejo 2012; Dávila et al. 2018; Martínez-Gordillo et al. 2018).

There were two major trends in *Lycianthes* endemics. The first group included endemics with large distributional ranges (*L. dejecta*, *L. geminiflora*, *L. moziniana*, *L. peduncularis*, and *L. surotatensis*). In contrast, eight species had very restricted ranges and could be considered rare (*L. glabripetala*, *L. grandifolia*, *L. hintonii*, *L. jaliscensis*, *L.*

*starbuckii*, and *L. textitlaniana*). In addition, six species, although not endemics, were relatively rare in Mexico (*L. barbatula*, *L. ceratocalycia*, *L. limitanea*, *L. mariovelizii*, *L. ocellata*, and *L. orogenes*). All these species were only known from one to 20 locations in the country and therefore these species should be taken into consideration when establishing protected areas. Unfortunately, none of the rare species mentioned above have been included in the list of NOM-059-SEMARNAT nor the IUCN Red List. Each one of them needs a thorough evaluation.

WE and CWE recovered six centers of endemism (Fig. 4, Table 3). At the east end of the TVB, where cloud forest predominates, one center had six endemic species. All these species grew on cloud forest or humid pine-oak forest. *Lycianthes michaelneei* and *L. venturana* were restricted to this region. Also, this center was the eastern most distribution of *L. moziniana* in the TVB and for *L. anomala*, *L. geminiflora*, and *L. pilifera*, it was the northern limit for their distributions. This cloud forest shows an area of endemism in epiphytic bromeliads and orchids as well (Estrada-Sánchez et al. 2019).

Three species endemic to Mexico inhabited two cells between the BB and the TVB provinces (Fig. 4, Table 3). *Lycianthes pringlei* (B.L.Rob. & Greenm.) Bitter, *L. rzedowskii*, and *L. starbuckii* were rare species found in the pine-oak forest of the TVB. Furthermore, *L. starbuckii* was restricted to Sierra Nachititla in the State of México (Anguiano-Constante et al. 2018). Also, this center of endemism contains endemics in *Quercus* section *Lobatae* (Fagaceae) and tribe Tigridieae (Iridaceae) (Torres-Miranda et al. 2011; Munguía-Lino et al. 2016). Following the proposed regionalization of TVB by Suárez-Mota et al. (2013), this center coincides with the floristic unit that had the greatest diversity, endemism and vegetation types.



Two centers of endemism, with three cells each, were found along the SMOr (Fig. 4, Table 3). The first one located at Sierra Gorda in parts of Guanajuato, Querétaro and San Luis Potosí. The center is congruent with one recovered for the genus *Dahlia* (Carrasco-Ortiz et al. 2019). The Sierra Gorda is a diverse region, where 25% of cloud forest floristic richness and more than 30 endemic species are reported (Cartujano et al. 2002; Suárez-Mota et al. 2015; De-Nova et al. 2018). Unfortunately, in the last 40 years it has been seriously affected by change in land use (Peralta-Rivero et al. 2014).

Another center with three cells was in Nuevo León (Fig. 4, Table 3). *Lycianthes dejecta*, *L. hintonii*, and *L. moziniana* were endemic to Mexico. In particular, *L. hintonii* was a microendemic of Nuevo León, only known from the type locality. *Lycianthes dejecta* was common in the xerophilous vegetation, while, *L. hintonii* and *L. moziniana* preferred the pine-oak forest. The complex orography of the SMOr encouraged the mixing of plant communities in small portions of terrain. In addition, sedimentary calcareous and gypsum soils allowed speciation and with it survival of endemic species. The largest number of endemic species is documented throughout the SMOr in these same cells (Sosa and De Nova 2012; Salinas-Rodríguez et al. 2017). Also, the genus *Hedeoma* (Lamiaceae) is rich in similar cells (Vélazquez-Ríos 2018). Finally, the climatic heterogeneity coincides with the two centers of endemism located along the SMOr for *Lycianthes* (Suárez-Mota et al. 2017).

At SMS five cells contained three species endemic to Mexico (Fig. 4, Table 3). *Lycianthes textitlaniana* was recently described and is only known from the type collection. The type locality was visited in 2017 and no plant was located (Dean et al. 2018b). This center also contains endemics of Asteraceae and tribe Tigridieae (Suárez-

Mota and Villaseñor 2011; Munguía-Lino et al. 2016). Finally, two cells at CH had just one species. *Lycianthes grandifolia* is a poorly known species from El Triunfo Biosphere Reserve. There, 347 species endemic to Mexico are found and 20 are restricted for the Reserve (Martínez-Camilo et al. 2012). This region also includes several species of *Quercus* section *Lobatae* and Gymnosperms (Torres-Miranda et al. 2011; Contreras-Medina and Luna-Vega 2007).

The spatial distribution of *Lycianthes*, analyzed by biogeographic province, vegetation type and elevation, showed the ecological preferences of the genus. The diversity of the genus was concentrated in CH, SMS and V provinces (Fig. 2B). While, the endemism appeared in the SMS and TVB provinces (Fig. 2B). In all but the V province, the pine-oak forest extends across most of the remaining undisturbed areas. This was consistent with our results since 31 (75%) of the species of *Lycianthes* inhabited this type of vegetation (Table 1). Also, 36 species grew between 1000-2000 m of elevation, where tropical dry forest, cloud forest and pine-oak forest predominate (Table 1). However, the pine-oak forest in the TVB province supported the highest diversity and endemics of the genus (Figs. 2C). Likewise, the greatest diversity of the *Pinus* and *Quercus* species fall in this province (Zavala-Chávez 1998; Valencia-A. 2004; Contreras-Medina and Luna-Vega 2007). Regrettably, the TVB hosts the largest cities in Mexico. As a result, deforestation and soil erosion threaten this plant community (González-Abraham et al. 2015). Undoubtedly, the region needs special attention to control the cities growth and promote biological conservation.

Our results suggest that the Mexican Transition Zone (MTZ) had an important role in the speciation of *Lycianthes* in Mexico. The diversity of the genus was

concentrated in the CH, eastern end of TVB and the Oaxaca highlands district of the SMS. Conversely, the endemism occurred along the SMOr, the Oaxaca highlands district in SMS and in the central and eastern TVB. Centers of species richness and endemism were located in the MTZ. Identifying hotspots (species richness and endemism) is important to better understand the evolution of the communities. At the same time, it makes conservation strategies more efficient. Here, we also reported the Oaxaca highlands district as a hotspot for *Lycianthes*. Gymnosperms (Contreras-Medina et al. 2007), ferns (Sanginés-Franco et al. 2015), *Dahlia* (Carrasco-Ortiz et al. 2019), and the tribe Tigridaeae (Munguía-Lino et al. 2016) shows the same pattern.

Two other areas of Mexico could be considered as hotspots. The TVB had the highest number of endemic species of *Lycianthes*. Also, this region is a center of species richness and endemism for *Cosmos*, tribe Tigridaeae, *Solanum* section *Petota*, *Lycianthes* serie *Meizonodontae*, *Calochortus* section *Cyclobothra* (Hijmans and Spooner 2001; Vargas-Amado et al. 2013; Munguía-Lino et al. 2015, 2016; Anguiano-Constante et al. 2018; García-Martínez 2018). Additionally, the SMOr had an important number of endemic species of *Lycianthes*, as well as the greatest richness of *Dahlia* and *Physalis* (Zamora-Tavares 2016; Carrasco-Ortiz et al. 2019).

The patterns of species richness and endemism of *Lycianthes* coincide with the hotspots recognized by Sosa and De Nova (2012), Sosa and Loera (2017) and Sosa et al. (2018). The historical biogeography of Mexican plants has been explained by dispersion, vicariance and Pleistocene refugia events (Luna-Vega 2008). Specifically, the high diversity of the MTZ has been attributed to the Neartic and Neotropical

overlapping biotas (Morrone 2004, 2010) and its complex climatic and geological history (Mastretta-Yanes et al. 2015; Pinilla-Buitrago et al. 2018).

Several factors promote the diversification of *Lycianthes*. The endemism of the genus occurred in the xerophytic and temperate areas, while species richness was located exclusively in temperate areas. This suggested that topography, climate and soil were involved in its diversification. Future studies should include genetic and abiotic data as well as phylogenetic analyses to infer the factors that led to the diversification of *Lycianthes* in the MTZ. Additionally, the inclusion of new data will be essential to establish conservation areas and, where appropriate, use data from species of economic interest.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank the staff of ANSM, ARIZ, BR, C, CAS, CFNL, CICY, CIIDIR, CIMI, DAV, DES, DUKE, F, G, GH, GOET, GUADA, HGOM, HUAA, HUAP, IBUG, IEB, INEGI, K, MEXU, MICH, MO, MPU, NY, OAX, P, SERO, SLPM, TEX, UC, UNL, US, W, WIS, XAL, and ZEA for access to specimens and specimen data. José Luis Villaseñor and Enrique Ortiz hosted and mentored the first author during an internship at the UNAM Instituto de Biología. Claudia Ramírez Díaz, Miguel Ángel García Martínez, Karina Machuca Machuca, Rafael Torres Colín, Oscar Hinojosa Espinosa, and Pilar Zamora Tavares helped during field work. We also thank Daniel Sánchez-Carbajal, Eduardo Ruiz-Sánchez and Pilar Zamora-Tavares for a revision that improved a previous version of this manuscript. Mollie Harker reviewed the English version of the manuscript. This research was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) with a scholarship (855486/631102) and a mobility scholarship (291250) to the first author. This study

was also supported by the Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal (LaniVeg) and the Universidad de Guadalajara which provided economic support for visiting herbaria and carrying out field work. The second author was supported by the United States National Science Foundation with the grant number 1457351 to support fieldwork and herbarium visits in 2016 and 2017, as well as database development.

#### AUTHOR CONTRIBUTIONS

MAC conceived and designed the study. He examined herbarium specimens, developed the database, and collected specimens in the field. AR, ED and GML examined herbarium specimens and collected specimens. TS developed the database. Finally, MAC collected and analyzed all the information. All the authors contributed to the writing of the manuscript.

#### LITERATURE CITED

- Anguiano-Constante, M. A., G. Munguía-Lino, E. Ortiz, J. L. Villaseñor, and A. Rodríguez. 2018. Riqueza, distribución geográfica y conservación de *Lycianthes* serie *Meizonodontae* (Capsiceae, Solanaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 516–529.
- Asaad, I., C. J. Lundquist, M. V. Erdmann, and M. J. Costello. 2017. Ecological criterio to identify areas for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 213: 309–316.
- Bergougnoux, V. 2014. The history of tomato: from domestication to biopharming. *Biotechnology Advances* 32: 170–189.

- Brako, L. and J. L. Zarucchi. 1993. Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. *Systematic Botany Monographs* 45: 1197–1251.
- Carrasco-Ortiz, M., G. Munguía-Lino, A. Castro-Castro, G. Vargas-Amado, M. Harker, and A. Rodríguez. 2019. Riqueza, distribución geográfica y estado de conservación del género *Dahlia* (Asteraceae) en México. *Acta Botanica Mexicana* 126: e1354.
- Cartujano, S., S. Zamudio, O. Alcantara, and I. Luna. 2002. El bosque mesófilo de montaña en el municipio de Landa de Matamoros, Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 70: 13–43.
- CONANP. 2017. Áreas naturales protegidas federales de México. Edición 1. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, CDMX, México.
- Contreras-Medina, R. and I. Luna-Vega. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* 16: 1803–1821.
- Crisp, M. D., S. Laffan, H. P. Linder, and A. Monro. 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* 28: 183–198.
- Cruz-Cárdenas, G., J. L. Villaseñor, L. López-Mata, and E. Ortiz. 2013. Distribución espacial de la riqueza de plantas vasculares en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1189–1199.
- D’Arcy, W. G. 1973. Solanaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 60: 573–780.

- Daru, B. H., P. C. le Roux, J. Gopalraj, D. P. Park, B. G. Holt, and M. Greve. 2019. Spatial overlaps between the global protected areas network and terrestrial hotspots of evolutionary diversity. *Global Ecology and Biogeography* 28: 757–766.
- Dávila, P., M. T. Mejia-Saulés, A. M. Soriano-Martínez, and Y. Herrera-Arrieta. 2018. Conocimiento taxonómico de la familia Poaceae en México. *Botanical Sciences* 96: 462–514.
- de la Torre, L., H. Navarrete, P. Muriel M., M. J. Macía, and H. Balslev. 2008. *Enciclopedia de las plantas útiles del Ecuador*. Quito and Aarhus: Herbario QCA de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador and Herbario AAU del Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad de Aarhus.
- Dean, E. 1994. *Lycianthes starbuckii* and *Lycianthes rzedowskii* (Solanaceae), two new species of perennial herbs from Mexico. *Novon* 4: 324–329.
- Dean, E. 1995. Systematics and ethnobotany of *Lycianthes* series *Meizonodontae*. PhD thesis. Berkeley: University of California.
- Dean, E. 1998. *Lycianthes jaliscensis* (Solanaceae), a new species from Jalisco, Mexico. *Novon* 8: 133–136.
- Dean, E. 2004. A taxonomic revision of *Lycianthes* series *Meizonodontae* (Solanaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 145: 385–424.
- Dean, E. 2014. Two new species of *Lycianthes* series *Tricolores* from eastern Mexico. *Phytoneuron* 42: 1–6.

- Dean, E. and M. Reyes. 2018. Lectotypification of names in the genus *Lycianthes* (Solanaceae). *Phytotaxa* 349: 39–46.
- Dean, E., G. K. Walden, and S. L. Thrasher. 2007. *Lycianthes pringlei* (Solanaceae), a rarely collected shrub of Western Mexico. *Brittonia* 59: 49–53.
- Dean, E., M. A. Véliz-Pérez, and L. Velásquez. 2018a. Two new species of *Lycianthes* series *Tricolores* from southern Mexico and Guatemala. *Brittonia* 70: 478–487.
- Dean, E., M. Huerta, and D. Brandon. 2018b. *Lycianthes glabripetala* (Solanaceae) a new species of series *Strigulosae* from Queretaro, Mexico. *Phytologia* 100: 27–36.
- Dean, E., M. Reyes, R. Fauré, G. K. Walden, D. Canington, D. Brandon, and D. M. McNair. 2017a. Identification of the species of *Lycianthes* series *Tricolores* (Capsiceae, Solanaceae). *Systematic Botany* 42: 191–209.
- Dean, E., O. Hinojosa-Espinosa, D. McNair, R. Torres-Colín, and S. H. Salas-Morales. 2017b. *Lycianthes textitlaniana*, a new species from southern Mexico. *Phytologia* 99: 241–48.
- De-Nova, J. A., P. Castillo-Lara, A. K. Gudiño-Cano, and J. García-Pérez. 2018. Flora endémica del estado de San Luis Potosí y regiones adyacentes en México. *Árido-Ciencia* 3: 21–41.
- Espejo-Serna, A. 2012. El endemismo en las Liliopsida mexicanas. *Acta Botanica Mexicana* 100: 195–257.
- Estrada-Sánchez, I., J. García-Cruz, A. Espejo-Serna, and G. López-Ortega. 2019. Identification of areas of endemism in the Mexican cloud forest based on the



- distribution of endemic epiphytic bromeliads and orchids. *Phytotaxa* 397: 129–145.
- Fleishman, E., R. F. Noss, and B. R. Noon. 2006. Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning. *Ecological Indicator* 6: 543–553.
- García-Martínez, M. A. 2018. Taxonomía, riqueza y distribución geográfica de *Calochortus* sección *Cyclobothra* (Liliaceae). M.S. thesis. Guadalajara: Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.
- González-Elizondo, M. S., A. A. Reznick, and J. A. Tena-Flores. 2018. Cyperaceae in Mexico: diversity and distribution. *Botanical Science* 96: 305–331.
- Hijmans, R. J. and D. M. Spooner. 2001. Geographic distribution of wild potato species. *American Journal of Botany* 88: 2101–2112.
- Hunziker, A. 2001. *Genera Solanacearum: the genera of Solanaceae illustrated arranged according to a new system*. Córdoba: A. R. G. Gantner Verlag K. G., Ruggell.
- INEGI. 2000. Catálogo único de claves de áreas geoestadísticas estatales, municipales y localidades. <https://www.inegi.org.mx/app/ageeml/> (accessed 2 Mar 2019).
- Jørgensen, P. M., M. H. Nee, and S. G. Beck. 2014. Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia. *Monographs in Systematic Botany* 127: 1273–1379.
- Juárez-Jaimes, V., L. O. Alvarado-Cárdenas, and J. L. Villaseñor. 2007. La familia Apocynaceae *sensu lato* en México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 459–482.

- Knapp, S., M. Stafford, and M. Martínez. 2006. A checklist of the Solanaceae of Guatemala. Pp. 259–282 in *Biodiversidad de Guatemala*, vol. I, ed. E. B. Cano. Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala.
- Kraft, K. H., C. H. Brown, G. P. Nabhan, E. Luedeling, J. J. Luna Ruiz, G. C. d'Eackenbrugge, R. J. Hijmans, and P. Gets. 2014. Multiple lines of evidence for the origin of domesticated chili pepper, *Capsicum annuum*, in Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 6165–6170.
- Laffan, S. W. and M. D. Crisp. 2003. Assessing endemism at multiple spatial scales, with an example from the Australian vascular flora. *Journal of Biogeography* 30: 511–520.
- Laffan, S. W., E. Lubarsky, and D. F. Rosauer. 2010. Biodiverse, a tool for spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography* 33: 643–647.
- Lira, R., J. L. Villaseñor, and E. Ortiz. 2002. Proposal for the conservation of the family Cucurbitaceae in Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 1699–1720.
- Luna-Vega, I. 2008. Aplicaciones de la biogeografía histórica a la distrución de las plantas mexicanas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 217–241.
- Martínez, M., O. Vargas-Ponce, A. Rodríguez, F. Chiang, and S. Ocegueda. 2017. Solanaceae family in Mexico. *Botanical Sciences* 95: 1–15.
- Martínez-Camilo, R., M. A. Pérez-Farrera, and N. Martínez-Meléndez. 2012. Listado de plantas endémicas y en riesgo de la reserva de la biosfera El Triunfo, Chiapas, México. *Botanical Sciences* 90: 263–285.

- Martínez-Gordillo, M., B. Bedolla-García, G. Cornejo-Tenorio, I. Fragoso-Martínez, M. R. García-Peña, J. G. González-Gallegos, S. I. Lara-Cabrera, and S. Zamudio. 2017. Lamiaceae de México. *Botanical Sciences* 95: 780–806.
- Martínez-Gordillo, M., J. Jiménez-Ramírez, R. Cruz-Durán, E. Juárez-Arriaga, R. García, A. Cervantes, and R. Mejía-Hernández. 2002. Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* 73: 155–281.
- Mastretta-Yanes, A., A. Moreno-Letelier, D. Piñero, T. H. Jorgensen, and B. C. Emerson. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography* 42: 1586–1600.
- Mittermeier, R. A. 1997. Megadiversity: Earth's biologically wealthiest nations. CDMX: CEMEX.
- Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 149–162.
- Morrone, J. J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography* 33: 355–361.
- Morrone, J. J., T. Escalante, and G. Rodríguez-Tapia. 2017. Mexican biogeographic provinces: map and shapefiles. *Zootaxa* 4277: 277–279.

- Munguía-Lino, G., G. Vargas-Amado, L. M. Vázquez-García, and A. Rodríguez. 2015. Riqueza y distribución geográfica de la tribu Tigridieae (Iridaceae) en Norteamérica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 80–90.
- Munguía-Lino, G., T. Escalante, J. J. Morrone, and A. Rodríguez. 2016. Areas of endemism of the north American species of Tigridieae (Iridaceae). *Australian Systematic Botany* 29: 142–156.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–854.
- Nagalingum, N. S., N. Knerr, S. W. Laffan, C. E. González-Orozco, A. H. Thornhill, J. T. Miller, and B. D. Mishler. 2015. Continental scale patterns and predictors of fern richness and phylogenetic diversity. *Frontiers in Genetics* 6: 1–14.
- Nee, M. 1986. Solanaceae I. *Flora de Veracruz* 49: 1–191.
- Peralta-Rivero, C., C. Contreras-Servín, M. G. Galindo-Mendoza, M. Algara-Siller, and J. F. Mas-Causel. 2014. Deforestation rates in the Mexican Huasteca region (1976–2011). *CienciAgro* 3: 1–20.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: insights from mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100: 925–940.
- Pinilla-Buitrago, G. E., T. Escalante, A. Gutiérrez-Velázquez, P. Reyes-Castillo, and O. R. Rojas-Soto. 2018. Areas of endemism persist through time: a paleoclimatic analysis in the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* 45: 952–961.

- Powney, G. D. and N. J. B. Isaac. 2015. Beyond maps: a review of the applications of biological records. *Biological Journal of the Linnean Society* 115: 532–542.
- Ramos-Dorantes, D. B., J. L. Villaseñor, E. Ortiz, and D. S. Gernandt. 2017. Biodiversity, distribution and conservation status of Pinaceae in Puebla, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 215–223.
- RBG Kew. 2016. The state of the world's plants report–2016. Kew: Royal Botanic Gardens.
- Reyes, M. 2015. Sistemática de *Lycianthes* sección *Synantheroides* (*Solanaceae*). M.S. thesis. CDMX: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodríguez, A., A. Castro-Castro, G. Vargas-Amado, O. Vargas-Ponce, P. Zamora-Tavares, J. González-Gallegos, P. Carrillo-Reyes, M. Anguiano-Constante, M. Carrasco-Ortiz, M. García-Martínez, B. Gutiérrez-Rodríguez, J. Aragón-Parada, C. Valdes-Ibarra, and G. Munguía-Lino. 2018. Richness, geographic distribution patterns, and areas of endemism of selected angiosperm groups in Mexico. *Journal of Systematics and Evolution* 56: 537–549.
- Rzedowski, J. 1986. *Vegetación de México*. CDMX: Limusa.
- Salinas-Rodríguez, M. M., E. Estrada-Castillón, and J. A. Villareal-Quintanilla. 2017. Endemic vascular plants of the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Phytotaxa* 328: 1–52.

- Sanginés-Franco, C., I. Luna-Vega, R. Contreras-Medina, J. D. Tejero-Díez, and G. Rivas. 2015. Diversity, endemism and conservation of ferns (Polypodiales) in the Mexican mountain component. *Journal of Mountain Science* 12: 891–904.
- Särkinen, T., L. Bohs, R. G. Olmstead, and S. Knapp. 2013. A phylogenetic framework for evolutionary study of the nightshades (Solanaceae): a dated 1000-tip tree. *BMC Evolutionary Biology* 13: 214.
- Scherson, R. A., A. H. Thornhill, R. Uibina-Casanova, W. A. Freymam, P. A. Pliscoff, and B. Mishler. 2017. Spatial phylogenetics of the vascular flora of Chile. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 112: 88–95.
- Sierra-Muñoz, J. C., M. E. Siqueiros-Delgado, E. Flores-Ancira, O. Moreno-Rico, and J. L. Arredondo-Figueroa. 2015. Riqueza y distribución de la familia Solanaceae en el estado de Aguascalientes, México. *Botanical Sciences* 93: 97–117.
- Sosa, V. and I. Loera. 2017. Influence of current climate, historical climate stability and topography on species richness and endemism in Mesoamerican geophyte plants. *PeerJ* 5: e3932.
- Sosa, V. and J. A. De-Nova. 2012. Endemic angiosperm lineages in Mexico: hotspots for conservation. *Acta Botanica Mexicana* 100: 293–315.
- Sosa, V., J. A. De-Nova, and M. Vásquez-Cruz. 2018. Evolution history of the flora of Mexico: dry forests cradles and museums of endemism. *Journal of Systematics and Evolution* 56: 523–536.

- Spalink, D., K. Stoffel, G. K. Walden, A. M. Hulse-Kemp, T. A. Hill, A. Van Deyze, and L. Bohs. 2018. Comparative transcriptomics and genomic patterns of discordance in Capsiceae (Solanaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 126: 293–302.
- Suárez-Mota M. E., J. L. Villaseñor, and M. B. Ramírez-Aguirre. 2018. Sitios prioritarios para la conservación de la riqueza florística y el endemismo de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 124: 49–74.
- Suárez-Mota, M. and J. L. Villaseñor. 2011. Las compuestas endémicas de Oaxaca, México: diversidad y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 88: 55–66.
- Suárez-Mota, M. E., J. L. Villaseñor, and L. López-Mata. 2017. Dominios climáticos de la Sierra Madre Oriental y su relación con la diversidad florística. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 224–233.
- Suárez-Mota, M., J. L. Villaseñor, and L. López-Mata. 2015. La region del Bajío, México y la conservación de su diversidad florística. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 799–808.
- Suárez-Mota, M., O. Téllez-Váldes, R. Lira-Saade, and J. L. Villaseñor. 2013. Una regionalización de la Faja Volcánica Transmexicana con base en su riqueza florística. *Botanical Sciences* 91: 93–105.
- Sullivan, D. 2009. Google Earth Pro. *EContent* 32: 16–18.

- Thiers, B. 2017. *Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (last accessed December 2018).
- Torres-Miranda, A., I. Luna-Vega, and K. Oyama. 2011. Conservation biogeography of red oaks (*Quercus* section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany* 98: 290–305.
- Ulloa, C., P. Acevedo-Rodríguez, S. Beck, M. J. Belgrano, R. Bernal, P. E. Berry, L. Brako, M. Celis, G. Davidse, R. C. Forzza, S. Robbert Gradstein, O. Hokche, B. Leon, S. Leon-Yáñez, R. E. Magill, D. A. Neill, M. Nee, P. H. Raven, H. Stimmel, M. T. Strong, J. L. Villaseñor, J. L. Zarucchi, F. O. Zuloaga, and P. M. Jørgensen. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* 358: 1614–1617.
- Valencia, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 33–53.
- Vargas-Amado, G., A. Castro-Castro, M. Harker, J. L. Villaseñor, E. Ortiz, and A. Rodríguez. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreopsideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 94: 536–555.
- Velázquez-Ríos, P. 2018. Revisión taxonómica del género *Hedeoma* (Lamiaceae) en México. B.S. thesis. Guadalajara: Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.



- Villaseñor, J. L. 2015. ¿La crisis de la biodiversidad es la crisis de la taxonomía? *Botanical Sciences* 93: 3–14.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559–902.
- Villaseñor, J. L. 2018. Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences* 96: 332–358.
- Villaseñor, J. L., P. Maeda, J. A. Rosell, and E. Ortiz. 2007. Plants families as predictors of plant biodiversity in Mexico. *Diversity and Distributions* 13: 871–876.
- Williams, D. E. 1993. *Lycianthes moziniana* (Solanaceae): an underutilized Mexican food plant with new crop potential. *Economic Botany* 47: 387–400.
- Yu, F., A. K. Skidmore, T. Wang, J. Huang, K. Ma, and T. A. Groen. 2017. *Rhododendron* diversity patterns and priority conservation areas in China. *Diversity and Distributions* 23: 1143–1156.
- Zamora-Tavares, M. P. 2016. Relaciones filogenéticas de la subtribu Physalinae (Solanaceae) con énfasis en las especies americanas. PhD thesis. Guadalajara: Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.
- Zavala-Chávez, F. 1998. Observaciones sobre la distribución de encinos en México. *Polibotánica* 8: 47–64.

TABLE 1. Distribution of *Lycianthes* in Mexico. The abbreviation of the Mexican states follows INEGI (2000). BB. Balsas Basin. BC. Baja Californian. CH. Chiapas Highlands. HD. Chihuahuan Desert. PL. Pacific Lowlands. YP. Yucatan Peninsula. SMOc. Sierra Madre Occidental. SMOr. Sierra Madre Oriental. SMS. Sierra Madre del Sur. T. Tamaulipas. TVB. Transmexican Volcanic Belt. V. Veracruz. AS. Aquatic and subaquatic. CF. Cloud forest. ETF. Evergreen tropical forest. G. Grassland. POF. Pine-oak forest. TDF. Tropical dry forest. TF. Thorn forest. TSDF. Tropical subdeciduous forest. XS. Xerophytic scrub. The asterisk shows the endemic species of Mexico.

Taxa	Distribution by:			
	Political divisions	Province	Vegetation type	Elevation (masl)
<i>L. acapulcensis</i>	Col, Chis, Gro, Jal, Mex, Mich, Mor, Oax, Pue	BB, CH, PL, SMS, TVB, V	ETF, POF, TDF, TSDF, XS	50-2,600
<i>L. amatitlanensis</i>	Chis, Oax, Tab, Ver	CH, SMS, TVB, V	CF, ETF, POF, TDF	100-1,800
<i>L. anomala*</i>	Oax, Ver	BB, SMS, TVB, V	CF, ETF, POF, TDF, XS	400-1,300
<i>L. armentalis</i>	Camp, QRoo, Yuc	V, YP	AS, ETF, TSDF	0-500

<i>L. arrazolensis</i>	Chis, Gro, Jal, Mex, Mich, Mor, Oax	BB, CH, PL, SMS, TVB, V	CF, ETF, POF, TDF, TSDF	500-3,000
<i>L. barbatula</i>	Oax	SMS	CF	900-1650
<i>L. ceratocalycia</i>	Chis	CH	CF,	1,300-1,500
<i>L. chiapensis</i>	Chis, Ver	CH, PL, TVB, V	CF, ETF, POF, TDF	500-2,500
<i>L. ciliolata</i>	Chis, Hgo, Mex, Oax, Pue, SLP, Ver	BB, CH, CD, PL, SMS, SMOr, TVB, V	CF, ETF, POF, TDF, XS	1,200-3,100
<i>L. connata</i>	Chis, Oax	CH, PL, SMS	CF, POF, TDF	1,850-2,700
<i>L. dejecta*</i>	Ago, BCS, CDMX, Dgo, Gto, Hgo, Jal, Mex, Mich, NL, Pue, Qro, SLP, Tlax, Zac	BC, BB, CD, SMOc, SMOr, T, TVB	AS, G, POF, TDF, TF, XS	1,500-3,000
<i>L. geminiflora*</i>	Hgo, Oax, Pue, Ver	SMS, SMOr, TVB, V	CF, ETF, POF, TDF	800-2,100
<i>L. glabripetala*</i>	Qro	SMOr	XS	1,000-1,100
<i>L. gorgonea</i>	Chis, Oax, Tab, Ver	CH, V	ETF	100-1,000
<i>L. grandifolia*</i>	Chis	CH	CF, TDF	1,700-2,000

<i>L. heteroclita</i>	Chis, Gro, Jal, Nay, Oax, Tab, Ver	CH, PL, SMS, SMOr, TVB, V	CF, ETF, POF, TDF, TSDF	0-1,900
<i>L. hintonii</i> *	NL	CD	XS	1,450-1,550
<i>L. hypoleuca</i>	Camp, Chis, Qroo	CH, V, YP	ETF	150-1,100
<i>L. jalicensis</i> *	Jal	PL, SMS	POF, TDF, TSDF	50-1,750
<i>L. lenta</i>	Camp, Col, Chis, Gro, Jal, Mich, Nay, Oax, Pue, Qroo, SLP, Sin, Tab, Tams, Ver, Yuc	CH, PL, SMS, SMOr, TVB, V, PY	AS, CF, ETF, POF, TDF, TF, TSDF, XS	0-2,100
<i>L. limitanea</i>	Chis	CH, V	CF, ETF, POF	100-1,700
<i>L. manantlanensis</i>	Chis, Gro, Jal, Mich, Oax	CH, PL, SMS, V	CF, ETF, POF, TDF	800-2,000
<i>L. mariovelizii</i>	Chis, Oax	CH, SMS	POF, TDF	700-1,000
<i>L. michaelneei</i> *	Pue, Ver	SMS, TVB, V	ETF, POF	1,750-2,600
<i>L. moziniana</i> *	Ago, CDMX, Dgo, Gto, Hgo, Jal, Mex, Mich, Mor, Nay, NL, Oax,	BB, CD, PL, SMS, SMOc, SMOr, TVB, V	AS, CF, G, POF, TDF, TF, XS	1,400-3,200

---

	Pue, Qro, SLP, Tams, Tlax, Ver,			
	Zac			
<i>L. nitida</i>	Chis, Oax, Ver	CH, V	AS, CF, ETF, POF,	100-1,300
			TDF	
<i>L. ocellata</i>	Chis	CH	CF	1,300
<i>L. orogenes</i>	Chis, Oax	CH, PL, V	CF, ETF	2,300
<i>L. peduncularis*</i>	Gto, Hgo, Mex, Oax, Pue, Qro	BB, CD, PL, SMS, SMOr,	CF, G, POF, TDF,	800-2,500
		TVB	TF, XS	
<i>L. pilifera*</i>	Oax, Ver	SMS, TVB, V	CF, POF,	1,900-3,000
<i>L. pringlei*</i>	Gro, Jal, Mex, Mich	BB, CD, PL, SMS, SMOc,	AS, POF, TDF, TF	1,000-2,300
		TVB		
<i>L. purpusii</i>	Chis, Oax, Pue, Tab, Ver	BB, CH, PL, SMOr, V	AS, CF, ETF, POF,	100-1,500
			TDF, TSDF	
<i>L. quichensis</i>	Chis	CH, PL	CF, ETF, POF	2,000-3,000
<i>L. rzedowskii*</i>	Mex, Mich, Mor	BB, CD, TVB	AS, POF, TDF	1,500-2,800

---

<i>L. sideroxyloides</i>	Camp, Chis, Oax, Pue, Ver	CH, PL, SMS, SMOr, TVB, V, PY	CF, ETF, POF, TDF	100-1,600
<i>L. starbuckii</i> *	Mex	BB	POF, TDF	1,600-1,900
<i>L. stephanocalyx</i>	Chis, Hgo, Oax, Pue, Qro, SLP, Tab, Ver	CH, PL, SMS, SMOr, TVB, V	CF, ETF, POF, TDF, XS	100-1,600
<i>L. surotatensis</i> *	Col, Dgo, Gro, Jal, Mich, Nay, Oax, Qro, Sin, Son	PL, SMS, SMOc, SMOr, TVB	CF, POF, TDF, TSDF	250-2,200
<i>L. textitlaniana</i> *	Oax	SMS	POF	1,500
<i>L. tricolor</i>	Chis, Gro, Jal, Mich, Oax	BB, CH, PL, SMS	CF, ETF, POF, TDF, TSDF	1,700-3,000
<i>L. venturana</i> *	Pue, Ver	SMOr, TVB, V	CF, ETF, POF	1,250-1,500

TABLE 2. Species found in the areas of richness. CH. Chiapas Highlands. SMS. Sierra Madre del Sur. TVB. Transmexican Volcanic Belt.

Area	Biogeographic province	Number of cells	Species
1	SMS	1	<i>L. anomala, L. arrazolensis, L. ciliolata, L. connata, L. geminiflora, L. heteroclita, L. moziniana, L. pilifera, L. purpusii, L. sideroxyloides, L. stephanocalyx</i>
2	SMS	1	<i>L. acapulcensis, L. arrazolensis, L. barbatula, L. heteroclita, L. lenta, L. manantlanensis, L. mariovelizii, L. sideroxyloides, L. surotatensis, L. tricolor</i>
3	CH	4	<i>L. amatitlanensis, L. arrazolensis, L. chiapensis, L. ciliolata, L. connata, L. gorgonea, L. heteroclita, L. lenta, L. limitanea, L. purpusii, L. quichensis, L. sideroxyloides, L. stephanocalyx, L. tricolor</i>
4	CH	4	<i>L. acapulcensis, L. arrazolensis, L. chiapensis, L. connata, L. grandiflora, L. heteroclita, L. lenta, L. manantlanensis, L. orogenes, L. purpusii, L. quichensis, L. sideroxyloides, L. tricolor</i>

---

5	CH	1	<i>L. amatitlanensis, L. ceratocalycia, L. chiapensis, L. ciliolata, L. heteroclita, L. limitanea, L. nitida, L. ocellata, L. quichensis, L. sideroxyloiides</i>
6	TVB	2	<i>L. amatitlanensis, L. anomala, L. chiapensis, L. ciliolata, L. geminiflora, L. heteroclita, L. lenta, L. michaelneei, L. pilifera, L. sideroxyloides, L. venturana</i>

---



TABLE 3. Species found in centers of endemism. CH. Chiapas Highlands. SMOr. Sierra Madre Oriental. SMS. Sierra Madre del Sur. TVB. Transmexican Volcanic Belt.

Centers of endemism based on weighted endemism			
Area	Biogeographic province	Number of cells	Species
1	TVB	3	<i>L. anomala</i> , <i>L. geminiflora</i> , <i>L. michaelneei</i> , <i>L. moziniana</i> , <i>L. pilifera</i> , <i>L. venturana</i>
2	TVB	2	<i>L. pringlei</i> , <i>L. rzedowskii</i> , <i>L. starbuckii</i>
3	SMOr	3	<i>L. dejecta</i> , <i>L. hintonii</i> , <i>L. mozinaina</i>
4	SMOr	3	<i>L. dejecta</i> , <i>L. glabripetala</i> , <i>L. moziniana</i> , <i>L. peduncularis</i> , <i>L. surotatensis</i>
5	SMS	5	<i>L. moziniana</i> , <i>L. peduncularis</i> , <i>L. textitlaniana</i>
Centers of endemism based on corrected weighted endemism			
Area	Biogeographic province	Number of cells	Species
1	CH	2	<i>L. grandifolia</i>
2	SMOr	1	<i>L. moziniana</i>
3	TVB	1	<i>L. pringlei</i> , <i>L. rzedowskii</i> , <i>L. starbuckii</i>

---

4	SMS	4	<i>L. moziniana, L. peduncularis, L. textitlaniana</i>
5	SMOr	3	<i>L. dejecta, L. hintonii, L. moziniana</i>
6	FVT	1	<i>L. geminiflora, L. michaelneei, L. pilifera</i>

---

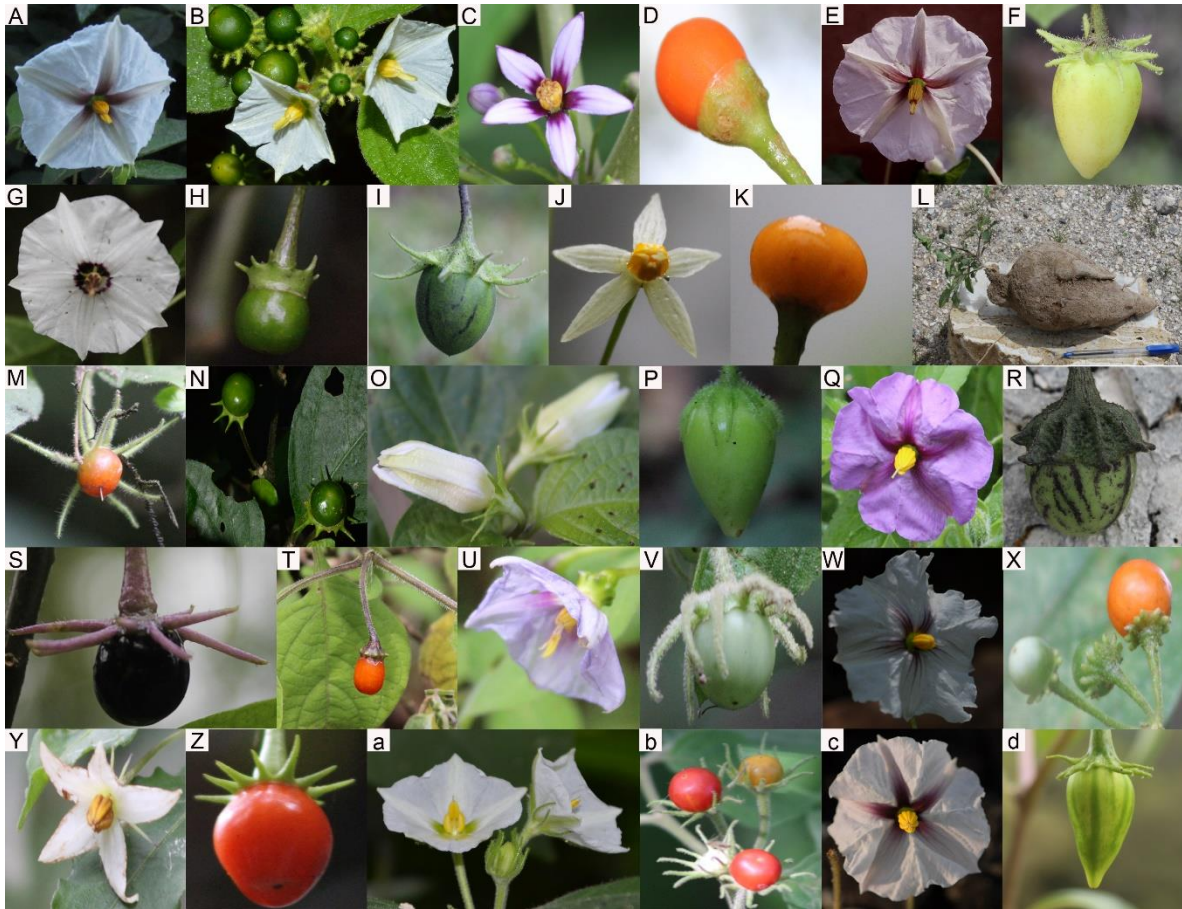


FIG. 1. Diversity of *Lycianthes*. A. *L. acapulcensis*. B. *L. arrazolensis*. C and D. *L. ceratocalyx*. E and F. *L. ciliolata*. G and H. *L. connata*. I. *L. dejecta*. J and K. *L. geminiflora*. L. root of *L. peduncularis*. M. *L. gorgonea*. N. *L. jalicensis*. P and Q. *L. moziniana*. R. *L. peduncularis*. S. *L. pilifera*. T and U. *L. pringlei*. V. *L. purpusii*. W. *L. rzedowskii*. X and Y. *L. sideroxyloides*. Z. *L. stephanocalyx*. a. *L. surotatensis*. b. *L. starbuckii*. d. *L. rzedowskii*. Photographs. A, C, D, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O, P, R, S, T, U, V, X, Y, Z, b and d. Marco Anguiano. B. Claudia Ramírez Díaz. E. Ellen Dean. C and W. Aarón Rodríguez. a. Luz María González-Villarreal.

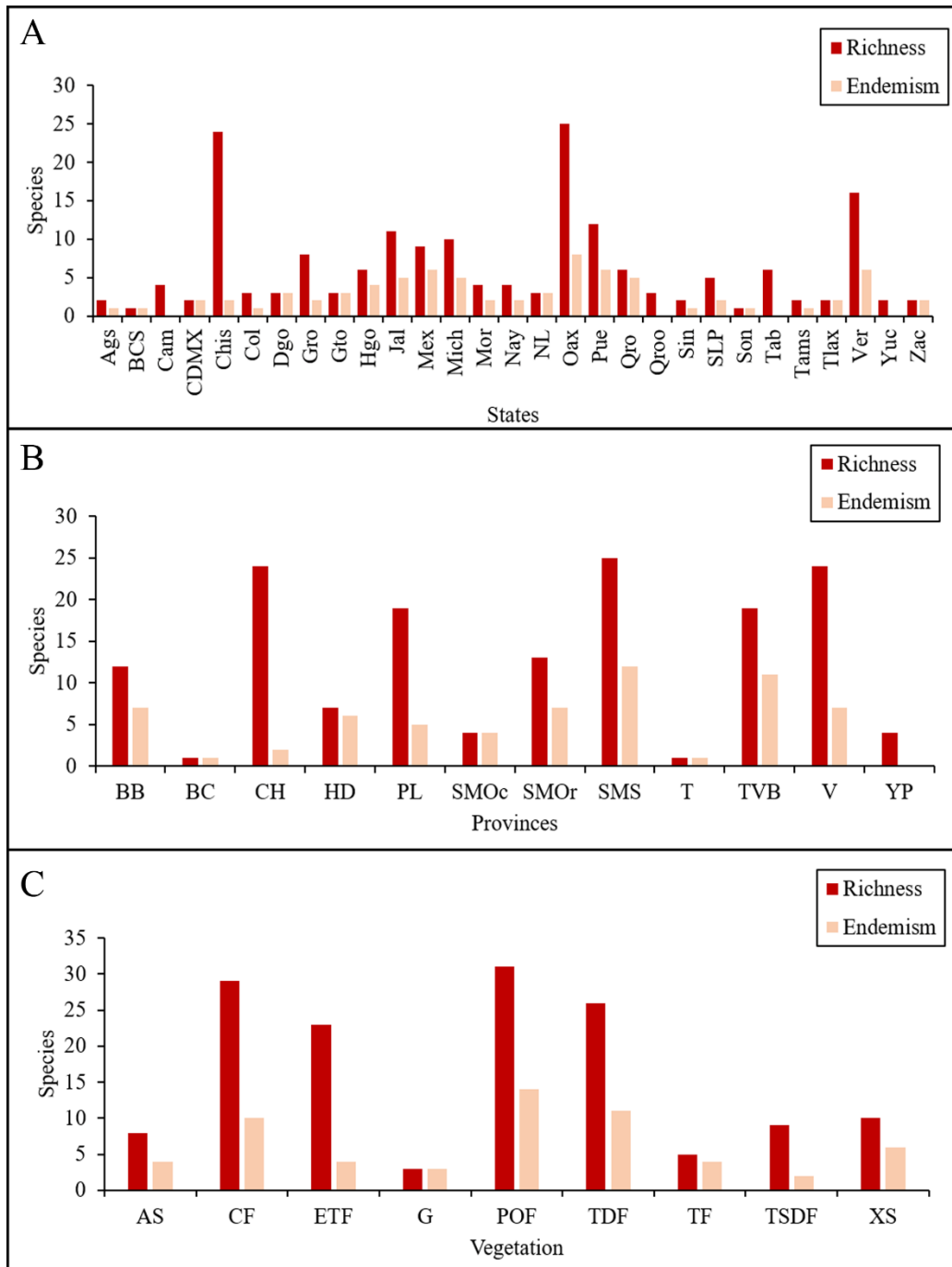


FIG. 2. Spatial distribution of *Lycianthes* in Mexico. A. Species richness and endemic species. B. Species richness and endemic species by biogeographical provinces. C. Species richness and endemic species by vegetation type. The abbreviation of the Mexican states follows INEGI (2000). BB. Balsas Basin. BC. Baja Californian. CH. Chiapas

Highlands. HD. Chihuahuan Desert. PL. Pacific Lowlands. YP. Yucatan Peninsula. SMOc. Sierra Madre Occidental. SMOr. Sierra Madre Oriental. SMS. Sierra Madre del Sur. T. Tamaulipas. TVB. Transmexican Volcanic Belt. V. Veracruz. AS. Aquatic and subaquatic. CF. Cloud forest. ETF. Evergreen tropical forest. G. Grassland. POF. Pine-oak forest. TDF. Tropical dry forest. TF. Thorn forest. TSDF. Tropical subdeciduous forest. XS. Xerophytic scrub.

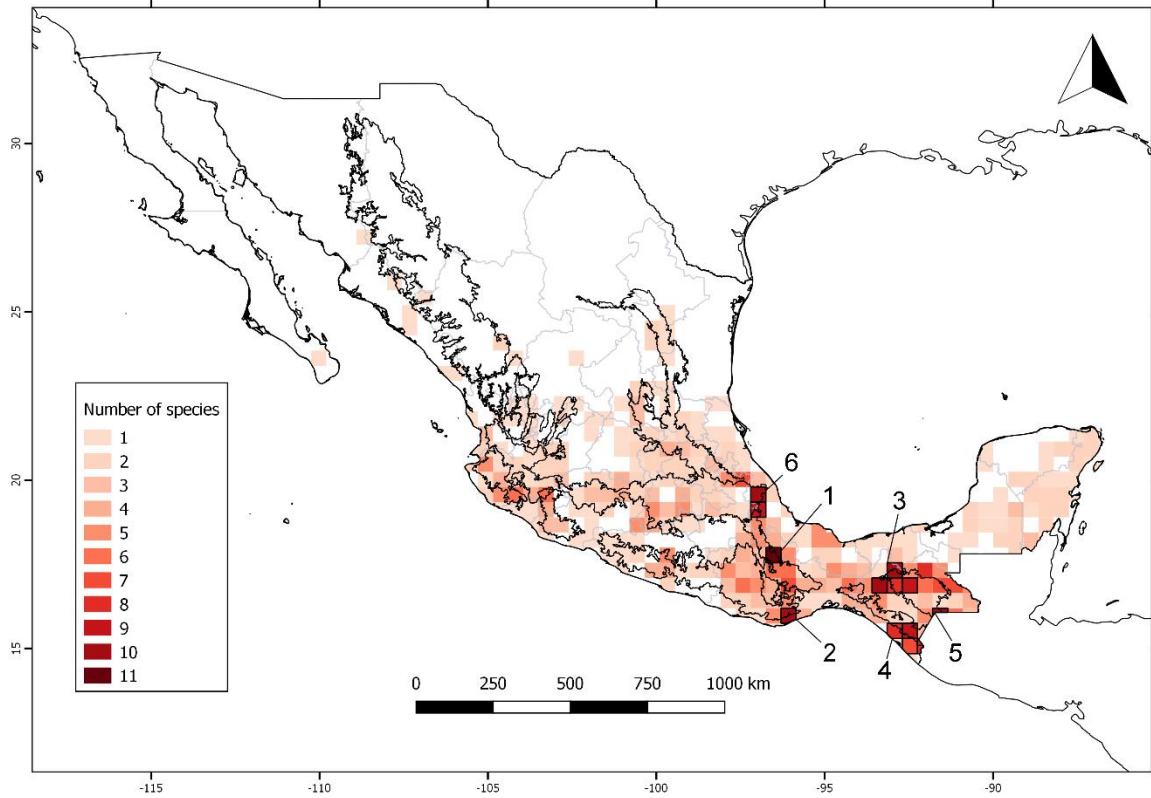


FIG. 3. *Lycianthes* richness based on a 50 × 50 km grid cell. The area number matches information presented in Table 2.

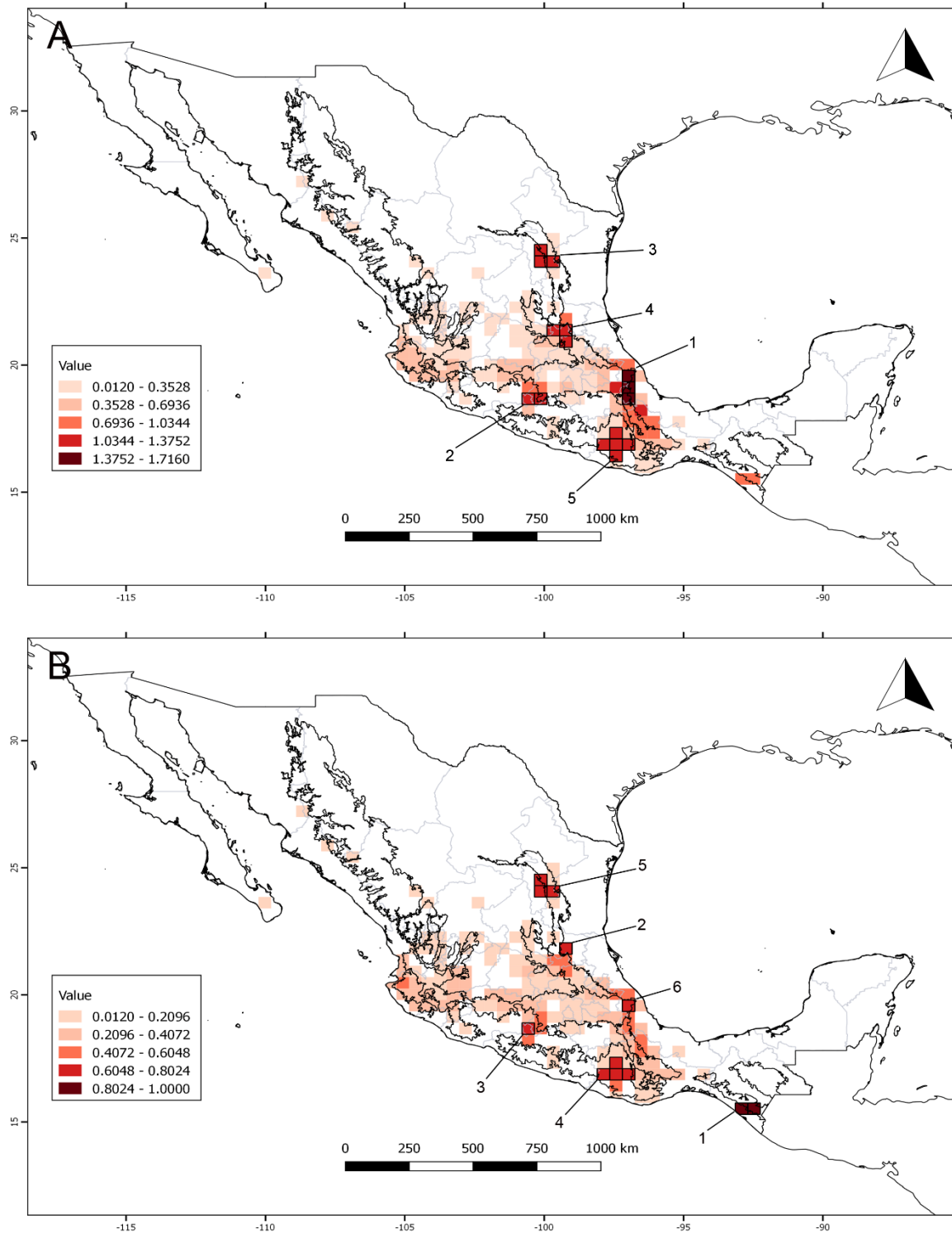


FIG. 4. Centers of endemism of *Lycianthes*. A. Weighted endemism. B. Corrected weighted endemism. The area number matches information presented in Table 3.

### **Capítulo tres**

**Filogeografía y diferenciación poblacional de *Lycianthes moziniana* (Capsiceae, Solanaceae): especie semidomesticada y endémica de la zona de transición mexicana**  
**(para someterse a *Botanical Journal of the Linnean Society*)**



**Filogeografía y diferenciación poblacional de *Lycianthes moziniana* (Capsiceae, Solanaceae): especie semidomesticada y endémica de la Zona de Transición Mexicana**

Marco Antonio Anguiano Constante<sup>1</sup>, Pilar Zamora Tavares<sup>2</sup>, Eduardo Ruiz Sánchez<sup>2</sup>, A. Rodríguez<sup>2</sup>, Guadalupe Munguía-Lino<sup>2,3,\*</sup>

<sup>1</sup>Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BIMARENA), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ramón Padilla Sánchez 2100, 45110 Nextipac, Zapopan, Jalisco, México.

<sup>2</sup>Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ramón Padilla Sánchez 2100, 45110 Nextipac, Zapopan, Jalisco, México.

<sup>3</sup>Cátedras CONACYT-Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ramón Padilla Sánchez 2100, 45110 Nextipac, Zapopan, Jalisco, México.

\*Autor para correspondencia. Dirección actual: Cátedras CONACYT-Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ramón Padilla Sánchez 2100, 45110 Nextipac, Zapopan, Jalisco, México. Correo electrónico: gmlinno@gmail.com

**Resumen**

*Lyciantes moziniana* (Capsiceae, Solanaceae) es un elemento semidomesticado y endémico de la Zona de Transición Mexicana (ZTM) que habita los campos de cultivo, orillas de camino y bosque de encino, pino-encino y pino, del cual se reconocen tres variedades.

Evaluamos las diferencias genéticas y los posibles procesos evolutivos que han llevado a su divergencia mediante aproximaciones filogeográficas. Se secuenciaron dos regiones de ADN de cloroplasto (*rpl32-trnL* y *ycf1*) para 133 individuos pertenecientes a 15 poblaciones. Analizamos las relaciones genealógicas mediante una red de haplotipos. Investigamos la diversidad, estructura genética y la historia demográfica de *L. moziniana*. Además, inferimos la paleodistribución durante el Pleistoceno de *L. moziniana* con base en modelos de nicho ecológico. Las diferencias genéticas coinciden con las tres variedades descritas. Los eventos geológicos y climáticos propiciaron la divergencia de las variedades. La Faja Volcánica Transmexicana (FVT) funcionó como barrera geográfica para las poblaciones de la Sierra Madre Oriental (SMOr) y Sierra Madre del Sur (SMS). Los resultados sugieren migración de las poblaciones de la FVT hacia la Sierra Madre Occidental (SMOc) durante el Holoceno Medio.

Palabras clave: ADNcp – diversidad genética – Faja Volcánica Transmexicana – haplotipos – México – modelos de nicho ecológico.

## **Introducción**

Los eventos geológicos y climáticos promueven la diversidad morfológica y ecológica, y los procesos evolutivos que impulsan la divergencia y especiación de las plantas (Schaal, Gaskin & Caicedo, 1998; Hewitt, 2001; Morris & Shaw, 2018). La filogeografía infiere los procesos históricos que han llevado a la distribución actual de la variación genética (Avice, 2000, 2009). Los estudios filogeográficos aplicados a plantas permiten comprender procesos de especiación para esclarecer los límites entre especies (Longo *et al.*, 2014; Cortez *et al.*, 2019). Por su parte, en plantas cultivadas permiten rastrear el proceso de domesticación (Olsen & Schaal, 1999; Scaldaferrro, Barboza & Acosta, 2018; Warschefsky & von Wettberg, 2019).

La actividad tectónica y volcánica afectó la fisiografía de México en los últimos 100 Ma, modificó las condiciones atmosféricas e incrementó el efecto invernadero (Cevallos-Ferriz, González-Torres & Calvillo-Canadell, 2012). Al final del Mioceno (12–5 Ma) el enfriamiento global dio paso a la vegetación actual (Herbert *et al.*, 2016). Durante el Pleistoceno (3 Ma) las fluctuaciones climáticas en el hemisferio norte tuvieron efecto en la distribución geográfica de los organismos y su configuración genética (Hewitt, 2000). En México durante esta época, las comunidades vegetales vivieron expansiones y contracciones en su rango geográfico (Moreno-Letelier & Piñero, 2009; Pérez-Alquicira *et al.*, 2010; Ceballos, Arroyo-Cabrales & Ponce, 2010). Los niveles altos de humedad del norte y el periodo de aridez en el centro del país de los últimos 20,000 años han moldeado la distribución de la flora mexicana y propiciado la diversificación de linajes de plantas (Metcalf *et al.*, 2000; Edwards *et al.*, 2010; Arakaki *et al.*, 2011; Folk *et al.*, 2019).

La Zona de Transición Mexicana (ZTM) es un área compleja y con una biodiversidad extraordinaria, que resulta de la intersección de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical (Myers *et al.*, 2000; Morrone, 2010; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). La ZTM incluye cinco provincias biogeográficas Altos de Chiapas (ACh), Faja Volcánica Transmexicana (FVT), Sierra Madre Occidental (SMOc), Sierra Madre Oriental (SMOr) y Sierra Madre del Sur (SMS), todas con orígenes y edades diferentes (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015; Morrone, Escalante & Rodríguez-Tapia, 2017). La SMOr es la provincia más antigua, seguida por la SMOc y la SMS. Por otro lado, las provincias más recientes son ACh y la FVT (Eguiluz de Antuñano, Aranda-García & Marrett, 2000; Ferrari, Valencia-Moreno & Bryan, 2007; Witt *et al.*, 2012; Ferrari *et al.*, 2012).

La diversidad biológica y genética tienen una distribución heterogénea en la ZTM. Su distribución es compleja y responde a diferentes procesos evolutivos. En composición de especies, las provincias más parecidas entre sí son la FVT y la SMOc; seguidas de la SMOr, todas ellas están unidas a una tricotomía entre los ACh y SMS (García-Navarrete & Morrone, 2018). Los procesos que promovieron la diversificación y diferenciación de los linajes en la ZTM son: las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (Aguirre-Planter *et al.*, 2012; Moreno-Letelier, Ortiz-Medrano & Piñero, 2013; Cavender-Bares *et al.*, 2011; Gutiérrez-Rodríguez, Ornelas & Rodríguez-Gómez, 2011) y las barreras geográficas (Bryson *et al.*, 2011). Por lo tanto, también ha funcionado como corredor biológico para flora neotropical y neártica (Gugger *et al.*, 2011; Gutiérrez-Ortega *et al.*, 2018).

La FVT se extiende de la Costa Pacífica al Golfo de México, formando una franja en el centro del país. Su formación se caracteriza por cuatro episodios de variada actividad volcánica entre 19–3 Ma. (Ferrari *et al.*, 2012). Durante el último periodo del Pleistoceno se registraron las fluctuaciones climáticas más dramáticas (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2018). El levantamiento de este macizo constituyó una barrera física, que dificultó e impidió el flujo génico y el desplazamiento de especies de norte a sur (Sosa, Ruiz-Sánchez & Rodríguez-Gómez, 2009; Ruiz-Sánchez, Rodríguez-Gómez & Sosa, 2012; Ruiz-Sánchez & Specht, 2013; Ruiz-Sánchez & Ornelas, 2014).

*Lycianthes moziniana* (Dunal) Bitter es un elemento de los bosques templados de la FVT, SMOc, SMOr y SMS (Anguiano-Constante *et al.*, 2018). Además, es una especie con importancia alimenticia y cultural (Williams, 1993; Dean, 1995, 2004). Sin embargo, la variación observada en los caracteres vegetativos de esta especie ha llevado a cambios en su

estado taxonómico (Dean, 2004). El objetivo del presente estudio fue inferir la historia evolutiva de *L. moziniana* utilizando marcadores moleculares de cloroplasto y modelos de nicho ecológico. Probamos si existen diferencias genéticas entre las poblaciones distribuidas en diferentes provincias de la ZTM. Exploramos la paleodistribución de *L. moziniana* para dilucidar cuáles fueron los eventos que promovieron la diferenciación de las poblaciones. Esta información contribuirá a la adecuada delimitación de las variedades y al establecimiento de programas de aprovechamiento y conservación de *L. moziniana*.

## **Materiales y métodos**

### *Modelo de estudio*

*Lycianthes moziniana* es una hierba perenne con raíz profunda y engrosada, presenta flores solitarias con pedicelos alargados de ca. 20 cm, corolas rotadas de color morado o lila, anteras con dehiscencia poricida y bayas verdes (Fig. 1). Es endémica de México, crece en bosques de encino, bosques de pino-encino y asociada a campos de cultivo y orillas de caminos, a lo largo de la ZTM. Su rango de elevación está entre 1400 y 3000 msnm (Dean, 2004; Anguiano-Constante *et al.*, 2018). Se reconocen tres variedades: *L. moziniana* (Dunal) Bitter var. *margaretiana* E. Dean, habita en la SMO<sub>r</sub> entre 900 y 2700 m, *L. moziniana* (Dunal) Bitter var. *moziniana* crece en la FVT y SMO<sub>c</sub> entre 1600 y 3000 m y *L. moziniana* (Dunal) Bitter var. *oaxacana* E. Dean se restringe a la SMS entre los 2100 y 2900 m (Dean, 2004). Su floración y fructificación es entre junio y noviembre y sus flores solo abren por las mañanas. Son plantas alógamas, polinizadas generalmente por abejas de los géneros *Thygater* Holmber y *Exomalopsis* Spinola (Hymenoptera, Apidae) (Dean, 2001). Sus frutos son dispersados por mamíferos, incluido el hombre. También es capaz de formar plantas clonales a partir de sus raíces.

### *Muestreo y secuenciación del ADNcp*

Se recolectaron hojas en silica gel de 133 individuos pertenecientes a 15 poblaciones, estas representan el rango de distribución de *Lycianthes moziniana* y las tres variedades propuestas por Dean (2004). Las poblaciones se ubican entre los 1630 y 2855 msnm y se distribuyen en las provincias biogeográficas, FVT, SMS, SMOc y SMOOr. A lo largo de la FVT se recolectaron poblaciones pertenecientes al oeste, centro y este de la provincia (Tabla 1; Fig. 2). Los individuos presentes en la misma localidad fueron definidos como una población. El número de individuos por población varió de uno a 20, para cada población se colectó un ejemplar depositado en los herbarios IBUG y MEXU.

El ADN de cloroplasto de los 133 individuos se extrajo siguiendo el protocolo de Doyle & Doyle (1987). Se amplificaron mediante PCR (reacción en cadena de la polimerasa) y se secuenciaron los espaciadores intergénicos *rpl32-trnL* y *ycf1* para cada uno de los individuos (Apéndice). Ambas regiones han demostrado ser variables e informativas para Solanaceae (Sarkinen & George, 2013; Morris & Shaw, 2018). Las PCR se ejecutaron en un termociclador Applied Biosystems 2720 (Applied Biosystems, Foster City, CA, EE. UU.). Los productos de PCR's amplificados fueron secuenciados en el laboratorio Genetic Core of the University of Arizona (UAGC, Tucson, Arizona, USA). Los electroferogramas de las secuencias del ADNcp fueron editadas en Sequencher 4.1.2. (Gene Codes, 2000) y alineadas en PhyDe (Müller *et al.*, 2005) con el método MUSCLE (Edgar, 2004). Los fragmentos de ADN se concatenaron. Las secuencias para cada marcador fueron depositadas en GenBank (accession nos. *rpl32-trnL*, *ycf1*).

### *Relaciones genealógicas*

Con la finalidad de inferir las relaciones genealógicas entre los haplotipos (*rpl32-trnL* y *ycf1*), se construyó una red de haplotipos con el método de parsimonia estadística (Clement, Posada & Crandall, 2000) en PopART 1.7 (Population Analysis with Reticulate Trees) (Leigh & Bryant, 2015). Las inserciones-delecciones (huecos) fueron tratadas como un único cambio evolutivo. Las relaciones ambiguas formadas en la red de haplotipos resultante se resolvieron según Pfenninger & Posada (2002).

### *Índices de diversidad genética y estructura filogeográfica*

Las medidas estándar de diversidad genética, diversidad haplotípica ( $Hd$ ), diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) y número de haplotipos, se calcularon a nivel de especie y poblaciones con DNAsp v6 (Rozas *et al.*, 2017). Los índices de diversidad poblacional para haplotipos no ordenados ( $h_s$ ,  $h_T$ ) y ordenados ( $v_s$ ,  $v_T$ ) y los parámetros de diferenciación ( $G_{ST}$ – $N_{ST}$ ) fueron estimados usando PERMUT 1.0 (Pons & Petit, 1996).  $N_{ST}$  tiene en cuenta las similitudes genéticas entre haplotipos mientras que,  $G_{ST}$  se basa en las frecuencias alélicas. El valor significativo de  $N_{ST}$  indica que los haplotipos más similares también están geográficamente más cerca. La diferencia significativa entre los parámetros  $N_{ST}$  y  $G_{ST}$  fue probada con 10,000 permutaciones.

Los índices de diversidad molecular y comparados de  $F_{ST}$  entre grupos se calculó en ARLEQUIN 3.5.2.2 (Excoffier & Lischer, 2010). Se realizó el análisis de varianza molecular con cuatro criterios de agrupación (AMOVAs; Excoffier, Smouse & Quattro, 1992) en ARLEQUIN 3.5.2.2 y a partir de las diferencias pareadas se exploró la estructura de la población a lo largo de la ZTM. Los criterios de agrupación fueron: 1) un solo grupo para determinar la cantidad de variación dividida entre y dentro de las poblaciones, 2) las provincias agrupadas en tres grupos (FVT+SMOc, SMO<sub>r</sub> y SMS), esto para determinar la

variación entre *L. moziniana* var. *margaretiana*, *L. moziniana* var. *moziniana* y *L. moziniana* var. *oaxacana*, 3) las provincias asociadas en cuatro conjuntos (FVT, SMOc, SMOOr y SMS), para determinar la variación entre las poblaciones de cada provincia, y 4) las provincias en seis arreglos (FVTtoeste, FVTcentro, FVTeste, SMOc, SMOOr y SMS), con la finalidad de probar si la estructura genética de las poblaciones agrupadas por regiones tiene un efecto en la estructura genética. Los modelos de Tamura y Nei con 10,000 permutaciones fueron utilizados para determinar la significancia de cada AMOVA. Para identificar grupos de poblaciones geográficamente homogéneas y su diferenciación genética, maximizado la proporción total de la varianza genética, es debida a las diferencias entre los grupos ( $F_{CT}$ ). El número más probable de grupos ( $K$ ) fue determinado al correr repetidamente el análisis en SAMOVA 1.0 (Dupanloup, Schneider & Excoffier, 2002) con dos a 12 grupos y se eligió la corrida con el mayor valor de  $F_{CT}$ , como lo sugiere Dupanloup *et al.* (2002). Se exploraron los valores de  $K$  con 100 simulaciones para cada corrida.

Los índices de neutralidad  $D$  de Tajima's,  $F_u$ 's  $F_S$  y el índice de irregularidad de Harpending ( $H_{ri}$ ) fueron calculados en Arlequin empleando 1000 réplicas. Valores positivos de  $D_T$  y  $F_S$  indican equilibrio mutacional, común en poblaciones estables. Valores negativos indican exceso de haplotipos raros en las poblaciones que se encuentran en reciente expansión, producto de un cuello de botella. Valores negativos y significativos revelan eventos de expansión demográfica. Por su parte, valores significativos de  $SSD$  y  $H_{ri}$  indican desviación repentina de un modelo de expansión.

#### *Datos geográficos, climáticos y paleodistribución*

Se elaboró una base de datos con 430 registros de ocurrencia de *Lycianthes moziniana*. Los registros provinieron de ejemplares de herbario depositados en 24 colecciones nacionales y



extranjerías, bases de datos y literatura especializada. Las colecciones examinadas fueron: ANSM, CAS, CIIDIR, CIMI, DAV, F, GUADA, HUAA, HUAP, IBUG, IEB, INEGI, MEXU, MO, NY, P, SERO, SLPM, TEX, UC, US, WIS, XAL y ZEA (Thiers, 2016). Las bases de datos electrónicas consultadas fueron: Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org>), Missouri Botanical Garden (Tropicos, <http://www.tropicos.org>) y Southwest Environmental Information Network (SEINet, <http://www.swbiodiversity.org>). La literatura consultada incluye Dean (2004), Nee (1986) y Sierra-Muñoz *et al.* (2015). La autocorrelación de las ocurrencias fue eliminada manualmente en QGIS Las Palmas 2.18 (Las Palmas QGIS, 2017). Al mismo tiempo, se eliminaron registros provenientes de cultivo, duplicados y localidades ambiguas.

Los datos climáticos para el presente (30 arco-segundos), Holoceno medio (HM, 30 arco-segundos) y el último máximo Glaciar (UMG, 2.5 arco-minutos) se obtuvieron de WorldClim, versión 1.4 (Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org>). Estos están fundados en los modelos globales sistema de clima comunitario (CCSM) e investigación interdisciplinaria sobre el clima (MIROC). También, se obtuvieron los datos climáticos del último Interglaciar (UIG, 30 arco-segundos) basado en el modelo CCSM (Otto-Bliesner *et al.*, 2006). Las 19 capas climáticas del UMG fueron reclasificadas en QGIS Las Palmas 2.18 (Las Palmas QGIS, 2017) para hacerlas compatibles a 30 arco-segundos. Todas las capas del pasado fueron recortadas a la extensión de México. Las variables del presente se evaluaron con un análisis de componentes principales (ACP) para eliminar la autocorrelación. Estas variables fueron recortadas al área accesible (M, Soberón & Peterson, 2005; Barve *et al.*, 2011). Para este estudio se delimitó la M a la ZTM (con excepción de la provincia Altos de

Chiapas) más un buffer de 50 km para incluir todos los puntos de colecta de *Lycianthes moziniana*.

Los modelos de nicho ecológico se ejecutaron en MAXENT 3.3.3K (Phillips *et al.*, 2006). Para ello, se emplearon 338 registros de presencia y 12 capas climáticas de BIOCLIM 1.4 (Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org>). Los modelos fueron proyectados al UIG (CCMM) (Otto-Bliesner *et al.*, 2006), UMG y HM (CCMM y MIROC-ESM) (Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org>). Para validar los modelos con las condiciones actuales se utilizaron las 15 poblaciones muestreadas durante 2017. Cada modelo fue replicado diez veces. El resto de los parámetros utilizados fueron los de la configuración básica. Por último, los modelos fueron evaluados mediante los valores de área bajo la curva (AUC).

## **Resultados**

### *Relaciones genealógicas*

La matriz con los datos concatenados de *rpl32-trnL* (632 pares de bases y siete gaps) y *ycf1* (668 pares de bases y un gap) para las 15 poblaciones (133 individuos) de *Lycianthes moziniana* incluyó un total de 1,308 pb con 24 sitios informativos. La red más parsimoniosa identificó 31 haplotipos (Tabla 1, Fig. 2). El haplotipo H9 (36 individuos) se recuperó como el más frecuente y común (29% del total de los individuos y 46% de las poblaciones). Las poblaciones aquí encontradas corresponden a las ubicadas en el este, oeste y centro de la FVT, todas de *L. moziniana* var. *moziniana*. En seguida, los haplotipos H1 (24 individuos) y H11 (14 individuos) agruparon poblaciones del centro y oeste de la FVT y de la SMOc. Se rescataron tres haplotipos (H26-H28) exclusivos a la SMOc, que corresponden a *L. moziniana* var. *margaretiana*. Este grupo se conectó al haplotipo H9 por tres pasos mutacionales. Por

último, los haplotipos H21 y H22 fueron exclusivos a la SMS y pertenecen a las poblaciones de *L. moziniana* var. *oaxacana*. Por su parte, estos haplotipos se unieron por tres pasos mutacionales al haplotipo H25 (Fig. 2).

#### *Índices de diversidad genética y estructura geográfica*

La diversidad haplotípica total fue de 0.872 (SD  $\pm$  0.018) mientras que la diversidad nucleotídica total fue de 0.003 (SD  $\pm$  0.00017). La estructura filogeográfica fue alta y significativa ( $N_{ST} = 0.702 \pm 0.0851$ ,  $G_{ST} 0.417 \pm 0.0884$ ,  $p > 0.05$ ). La diversidad genética entre todas las poblaciones ( $h_T = 0.886 \pm 0.0445$ ;  $v_T = 0.902 \pm 0.1114$ ) fue más alta que los valores dentro de las poblaciones ( $h_S = 0.517 \pm 0.0874$ ;  $v_S 0.269 \pm 0.0664$ ).

El análisis de AMOVA mostró que el 49.81% de la variación genética se encuentra entre poblaciones y el 50.19% dentro de las poblaciones cuando a todas las poblaciones se consideraron como un grupo (Tabla 2). El valor más alto de  $F_{CT}$  (0.580) se obtuvo cuando las poblaciones se agruparon en tres grupos (FVT+SMOc, SMOr, SMS). El análisis de SAMOVA rescató valores significativos entre  $K = 2$  y  $K = 10$ . El valor más alto de  $F_{CT}$  se obtuvo cuando  $K$  fue igual a 2 (Tabla 2). Se obtuvieron dos grupos de poblaciones. El primero incluyó a las de la FVT, SMOc y SMS y el segundo agrupo a las de la SMOr (Tabla 3). Todos los valores pareados de  $F_{ST}$  fueron significativos. La mayor diferenciación se localizó entre las poblaciones ubicadas en la FVTe con respecto a la SMOr y SMS (Tabla 3). Estas últimas, también mostraron valores altos de diferenciación (Tabla 3).

#### *Datos geográficos y climáticos y paleodistribución*

Los modelos que obtuvieron valores por encima de 0.9 se consideraron buenos modelos. Las proyecciones geográficas de *Lycianthes moziniana* estimadas bajo escenarios climáticos

diferentes sugieren que las condiciones ambientales han sido inestables en su rango de distribución durante los últimos 140,000 años (Fig. 3). Los cambios más importantes se observaron en las predicciones desde UIG con porciones estables en la SMS (Fig. 3B). En seguida, se observó una expansión de UIG a UMG hacia la FVT (Fig. 3D, F). Durante el HM, se registró la mayor expansión de las poblaciones en la FVT (Fig. 3C, E). Al mismo tiempo, esta expansión alcanzó la SMOc y SMOr (Fig. 3C, E). Los modelos climáticos CCSM y MIROC mostraron patrones similares. Sin embargo, la diferencia más notable fue la expansión del UIG a UMG hacia la SMOr en el modelo CCSM (Fig. 3B, D). Finalmente, las predicciones actuales revelaron una reducción en las condiciones ambientales favorables para *L. moziniana* (Fig. 3A).

## **Discusión**

Las poblaciones de *Lycianthes moziniana* presentaron alta estructura genética. La red de haplotipos mostró tres grupos. El grupo más grande se conformó por 26 haplotipos (H1-H20, H24-H25 y H29-H31) que se concentraron en las poblaciones de la FVT y SMOc. El segundo grupo incluyó (H21 y H22) en la SMS y el tercer grupo (H26-H28) se ubicó en la SMOr (Fig. 2). El patrón de la red de haplotipos es soportado por los resultados de AMOVA y SAMOVA (Fig. 2, Tabla 2). Por otro lado, los tres grupos encontrados son congruentes con los taxa infraespecíficos descritos con base en caracteres morfológicos por Dean (2004).

Las diferencias de los patrones genealógicos encontrados pueden atribuirse a los requerimientos ecológicos de cada taxón. Las tres variedades crecen en bosque de encino, pino-encino y pino. Sin embargo, *Lycianthes moziniana* var. *margaretiana* se restringe a la SMOr y habita bosques de pino-encino poco perturbados entre 900 y 2700 m de elevación. Además, las poblaciones del centro de la SMOr en Sierra de Álvarez crecen en suelos calizos.

En cambio, *L. moziniana* var. *oaxacana* solo se distribuye en la SMS. Sus poblaciones típicamente son localizadas en campos agrícolas y a orilla de caminos entre 2100 y 2900 m de elevación. Por su parte, *L. moziniana* var. *moziniana* crece a lo largo de la FVT y en la porción centro y sur de la SMOc. Su distribución está parcialmente restringida a campos agrícolas y orillas de caminos o bosques fuertemente perturbados entre 1600 y 3000 m snm. Finalmente, la variedad de la SMOr crece en clima semiárido templado (Hernández-Cerda & Carrasco-Anaya 2004) y la variedad de la SMS prospera en clima templado subhúmedo (Hernández-Cerda, Azpra-Romero & Aguilar-Zamora, 2016). Ambas variedades se comportan como grupos hermanos con base en una estimación filogenética obtenida con secuencias de la región ITS y caracteres morfológicos (Dean 2001, 2004).

La estructura poblacional y filogeográfica de *Lycianthes moziniana* muestra dos patrones en los que la FVT actúa como corredor biológico y como barrera geográfica. Las poblaciones de *L. moziniana* var. *moziniana* que se ubican en la FVT y SMOc comparten haplotipos, lo que sugiere que ha habido flujo génico. La distribución de haplotipos entre ambos grupos, los modelos de nicho ecológico y los valores moderados de  $F_{ST}$  en estas poblaciones sugieren flujo génico efectivo (Tabla 3, Fig. 3). Además, los valores de  $D_T$ ,  $F_S$  y  $H_{ri}$  apoyan una reciente expansión demográfica (Tabla 4, Fig. 3). En este caso, la FVT funciona como corredor biológico, conectando las poblaciones de la FVT con las de la SMOc. Este patrón lo presenta también *Dioon* clado Tomaselli (Zamiaceae) (Gutiérrez-Ortega *et al.*, 2018) y *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Scolytinae) (Anduncho-Reyes *et al.*, 2008). Adicionalmente se ha reportado que ambas provincias comparten elementos bióticos (García-Navarrete & Morrone, 2018).

En contraste, la FVT parece comportarse a su vez, como una barrera que dividió a las poblaciones de *Lycianthes moziniana* ubicadas en la SMO<sub>r</sub> y SMS, limitando el flujo genético entre ellas. Ambos grupos muestran estabilidad poblacional. Estas poblaciones no comparten haplotipos y muestran una fuerte diferenciación genética (Tabla 2, Fig. 2). La función de la FVT como barrera geográfica es apoyada por otros linajes de plantas mexicanas que son dispersadas por el viento (Sosa *et al.*, 2009; Ruiz-Sánchez *et al.*, 2012; Ruiz-Sánchez & Specht, 2013; Ruiz-Sánchez & Ornelas, 2014). Sin embargo, *Ephedra compacta* Rose (Ephedraceae) y *Psittacanthus calyculatus* (DC) G. Don (Loranthaceae) son especies dispersadas por aves y también presentan un patrón de aislamiento debido a la FVT (Loera, Ickert-Bond & Sosa, 2017; Pérez-Crespo *et al.*, 2017).

La polinización y los dispersores de semilla son factores relevantes en la diversificación de las plantas a partir de la diferenciación genética (Petit *et al.*, 2005; Onstein *et al.*, 2017; Ramos & Schiestl, 2019). Los polinizadores, al mover el polen juegan un papel importante para el flujo genético vía paterna. La polinización de *Lycianthes moziniana* es mediada por abejas de los géneros *Exomalopsis* y *Thygater* (Dean, 2001). Ambos, tienen su centro de diversidad en las zonas xerófilas y semiáridas del norte de México e incluyen especies con distribución restringida (Ayala, Griswold & Bullock, 1993; Vergara & Ayala, 2002). La distribución restringida de estas abejas coincide con los resultados obtenidos por Dean (2004) en la filogenia de *Lycianthes* sección *Meizonodontae*. Sin embargo, es necesario evaluar estos datos con mayor número de accesiones para cada variedad.

La dispersión de semillas de *Lycianthes moziniana* está dada por pequeños mamíferos y el hombre. Este mecanismo es responsable del flujo matrilineal de la especie. La distribución de haplotipos en las poblaciones de la FVT+SMO<sub>c</sub> podría deberse a eventos

Pleistocénicos con sus dispersores. Durante esta época mamíferos se dispersaban usando la ZTM como corredores biológicos de norte a sur, sur a norte y este a oeste (Ceballos *et al.*, 2010). En contraste, el nulo intercambio de haplotipos entre las variedades ubicadas en la SMO<sub>r</sub> y SMS se debe a un aislamiento histórico de sus dispersores. No obstante, estos mecanismos deben ser abordados en conjunto y a mayor profundidad en estudios futuros.

El comportamiento de las oscilaciones climáticas de los últimos 160,000 años ha sido relevante para comprender los modelos de colonización de la flora en ZTM de este a oeste y entre ciclos glacial e interglacial (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). Las predicciones climáticas (CCSM y MIROC) para *Lycianthes moziniana* utilizando modelos de nicho ecológico siguieron expansión de sur a norte favorecida por el enfriamiento durante el UGM (Fig. 3C-E). Seguido de una colonización de este a oeste a lo largo de la FVT y hacia la SMO<sub>c</sub> (Fig. 3C-E). Este evento es soportado por la expansión demográfica observada y la distribución de los haplotipos entre FVT y SMO<sub>c</sub> (Tabla 4, Fig. 2). Ambos patrones son congruentes con taxones asociados a climas templados favorecidos por la conectividad ambiental en la ZTM (Jaramillo-Correa *et al.*, 2006; Moreno-Letelier & Piñero, 2009; Ceballos *et al.*, 2010; Cavender-Bares *et al.*, 2011; Gugger *et al.*, 2011; Pérez-Crespo *et al.*, 2017).

En el HM se registró un aumento a la temperatura y con ello la conectividad entre las cadenas montañosas disminuyó severamente. Durante esta época se observó aislamiento de las poblaciones de la SMO<sub>r</sub> y SMS (Fig. 3C, E). Otras plantas, como las coníferas, también han mostrado aislamiento en sus poblaciones durante el HM (Gugger *et al.*, 2011; Moreno-Letelier, Mastretta-Yanes & Barraclough, 2014). En consecuencia, las oscilaciones climáticas de los periodos interglaciares propiciaron la diferenciación genética de *Lycianthes*

*moziniana* en la SMO<sub>r</sub> y SMS. Por último, las predicciones actuales para *L. moziniana* son desfavorables, pues su hábitat adecuado se ve fuertemente reducido (Fig. 3A). Estas proyecciones son congruentes con lo mostrado para *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (*Pinaceae*) (Gugger *et al.*, 2011).

En conclusión, la historia evolutiva de *Lycianthes moziniana* es compleja debido a diferentes procesos evolutivos que han moldeado su distribución y diversidad genética. Resalta que, la divergencia de sus haplogrupos coincide con las variedades descritas y distribuidas en diferentes provincias. Este patrón, sugiere la divergencia de linajes debido a la historia geológica y climática de la ZTM. Estos eventos están asociados a la formación de la FVT que funcionó como barrera geográfica para aislar a las poblaciones de la SMO<sub>r</sub> y SMS. Al mismo tiempo, las condiciones climáticas durante el UMG en la FVT propiciaron la expansión hacia la SMO<sub>c</sub> y el aislamiento de las poblaciones de la SMO<sub>r</sub> y SMS. Por otro lado, el proceso de domesticación incipiente que enfrenta *L. moziniana* var. *moziniana* podría ser un factor importante en su actual configuración genética y distribución.

*Lycianthes moziniana* es una de las especies más ampliamente distribuidas en México (Anguiano *et al.*, 2018). Al mismo tiempo, su variación morfológica es compleja. Sin embargo, *L. moziniana* var. *margaretiana* en la SMO<sub>r</sub> y *L. moziniana* var. *oaxacana* en la SMS muestran aislamiento geográfico y de hábitat con respecto a *L. moziniana* var. *moziniana*. No obstante, nuestros resultados sugieren que, a pesar del aislamiento y de las diferencias morfológicas y genéticas, las variedades conforman una especie con tres entidades taxonómicas. Estas entidades taxonómicas no están aisladas reproductivamente dado que Dean (2004) registró cruces entre *L. moziniana* var. *moziniana* y *L. moziniana* var. *oaxacana* en invernadero. Estudios posteriores de divergencia de nicho y un mayor número



de marcadores genéticos permitirán esclarecer los límites entre las variedades. En términos de conservación, por su área de distribución *L. moziniana* se catalogaría en la categoría Preocupación Menor (Anguiano *et al.*, 2018). Desafortunadamente, no está incluida en la lista roja de especies amenazadas de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, 2019) y en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Con base en nuestros resultados, las predicciones de los modelos de nicho ecológico mostraron reducción de su distribución. Además, su rango de distribución coincide con las áreas más transformadas de México (González-Abraham *et al.*, 2015). Comúnmente, *Lycianthes moziniana* crece en campos agrícolas, orillas de caminos y bosque de encino, pino-encino y pino perturbados (Dean, 2004; Anguiano *et al.*, 2018). La transformación de sitios para actividades agrícolas favorecería su crecimiento debido a la protección por el hombre. Sin embargo, el uso excesivo de herbicidas en áreas de cultivo y la urbanización acaba con sus poblaciones.

### **Agradecimientos**

Agradecemos al personal de los herbarios ANSM, CAS, CIIDIR, CIMI, DAV, F, GUADA, HUAA, HUAP, IBUG, IEB, INEGI, MEXU, MO, NY, P, SERO, SLPM, TEX, UC, US, WIS, XAL y ZEA por permitir la consulta de sus colecciones. Claudia Ramírez, Ellen Dean, Juan Ortiz, Juvenal Aragón, Karina Machuca, Miguel García, Oscar Hinojosa, Pablo Carrillo y Rafael Torres apoyaron en el trabajo de campo. Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) con las becas de maestría (855486/631102) y de movilidad (291250) y la Universidad de Guadalajara a través del programa Becas de permanencia SNI-SNCA.

## Literatura citada

- Aguirre-Planter E, Jaramillo-Correa JP, Gómez-Acevedo S, Khasa DP, Bousquet J, Eguiarte LE. 2012.** Phylogeny, diversification rates and species boundaries of Mesoamerican firs (*Abies*, Pinaceae) in genus-wide context. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **62**: 263–274.
- Anducho-Reyes MA, Cognato AI, Hayes JL, Zúñiga G. 2008.** Phylogeography of the bark beetle *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**: 930–940.
- Anguiano-Constante MA, Munguía-Lino G, Ortiz E, Villaseñor JL, Rodríguez A. 2018.** Riqueza, distribución geográfica y conservación de *Lycianthes* serie *Meizonodontae* (Capsiceae, Solanaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* **89**: 516–529.
- Arakaki M, Cristin PA, Nyffeler R, Lendel A, Eggli U, Ogburn RM, Spriggs E, Moore MJ, Edwards EJ. 2011.** Contemporaneous and recent radiation of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 8379–8384.
- Avice JC. 2000.** Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Avice JC. 2009.** Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* **36**: 3–15.
- Ayala R, Griswold TL, Bullock SH. 1993.** The native bees of Mexico. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J. eds. *Biological Diversity of Mexico: origins and distribution*. New York: Oxford University Press, 179–227.

- Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP, Peterson AT, Soberón J, Villalobos F. 2011.** The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* **222**: 1810–1819.
- Bryson Jr RW, Murphy RW, Lathrop A, Lazcano-Villareal D. 2011.** Evolutionary drivers of phylogeographical diversity in the highlands of Mexico: a case study of the *Crotalus triseriatus* species group of montane rattlesnakes. *Journal of Biogeography* **38**: 697–710.
- Caballero-Rodríguez D, Correa-Metrio A, Lozano-García S, Sosa-Nájera S, Ortega B, Sanchez-Dzib Y, Aguirre-Navarro K, Sandoval-Montaño A. 2018.** Late-Quaternary spatiotemporal dynamics of vegetation in central Mexico. *Review of Paleobotany and Palynology* **250**: 44–52.
- Cavender-Bares J, González-Rodríguez A, Pahlich A, Koehler K, Deacon N. 2011.** Phylogeography and climatic niche evolution in live oaks (*Quercus* series *Virentes*) from the tropics to the temperate zone. *Journal of Biogeography* **38**: 962–981.
- Ceballos G, Arroyo-Cabrales J, Ponce E. 2010.** Effects of pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Research* **73**: 464–473.
- Cevallos-Ferriz SR, González-Torres EA, Calvillo-Canadell L. 2012.** Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. *Acta Botanica Mexicana* **100**: 317–350.

- Clement M, Posada D, Crandall KA. 2000.** TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* **9**: 1657–1659.
- Cortez MBS, Sforça DA, Alves FM, Vidal JD, Alves-Pereira A, Mori GM, Andreotti IA, Do Nascimento JE, Bittrich V, Zucchi MI, Amaral MCE, Souza AP. 2019.** Elucidating the *Clusia criuva* species ‘complex’: cryptic taxa can exhibit great genetic and geographical variation. *Botanical Journal of the Linnean Society* **90**: 67–82.
- Dean E. 1995.** *Systematics and ethnobotany of Lycianthes series Meizonodontae*. D. Phil. Thesis, Berkeley: University of California.
- Dean E. 2001.** The post-anthesis floral biology of *Lycianthes* Series Meizonodontae (Solanaceae): variation in filament elongation, anther dehiscence, floral movement, and corolla growth. In: van den Berg R, Barendse G, van der Weerden G, Maríani C, eds. *Solanaceae V, advances in taxonomy and utilization*. Nijmegen, Netherlands: Nijmegen University Press.
- Dean E. 2004.** A taxonomic revision of *Lycianthes* series *Meizonodontae* (Solanaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **145**: 385–424.
- Doyle JJ, Doyle JL. 1987.** A rapid DNA isolation procedure from small quantities of fresh leaf tissues. *Phytochemistry Bulletin* **19**: 11–15.
- Dupanloup I, Schneider S, Excoffier L. 2002.** A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* **11**: 2571–81.
- Edgar RC. 2004.** MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* **32**: 1792–1797.

**Edwards EJ, Osborne CP, Strömberg CAE, Smith SA, C<sub>4</sub> Grasses Consortium. 2010.**

The origins of C<sub>4</sub> Grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science* **328**: 587–591.

**Eguiluz de Antuñano S, Aranda-García M, Marrett R. 2000.** Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **53**: 1–26.

**Excoffier L, Smouse P, Quattro J. 1992.** Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* **131**: 479–491.

**Excoffier L, Lischer HEL. 2010.** Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* **10**: 564–567.

**Ferrari L, Valencia-Moreno M, Bryan S. 2007.** Magmatism and tectonics of the Sierra Madre Occidental and its relation with the evolution of the western margin of North America. Geological Society of America Special Papers **422**: 1–39.

**Ferrari L, Orozco-Esquivel T, Manea V, Manea M. 2012.** The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. *Tectonophysics* **522**: 122–149.

**Folk RA, Stubbs RL, Mort ME, Cellinese N, Allen JM, Soltis PS, Soltis DE, Guralick RP. 2019.** Rates of niche and phenotype evolution lag behind diversification in a temperate radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **116**: 10874–10882

- García-Navarrete PG, Morrone JJ. 2018.** Testing the biogeographical regionalization of the Mexican Transition Zone based on the distribution of Curculionidae (Insecta: Coleoptera). *Zootaxa* **4530**: 1–99.
- Gene Codes. 2000.** Sequencher. Version 4.1.
- González-Abraham C, Ezcurra E, Garcillán PP, Ortega-Rubio A, Kolb M, Bezaury Creel JE. 2015.** The human footprint in Mexico: physical geography and historical legacies. *PLoS ONE* **10**: e0121203.
- Gugger PF, González-Rodríguez A, Rodríguez-Correa H, Sugita S, Cavender-Bares J. 2011.** Southward Pleistocene migration of douglas-fir into Mexico: phylogeography, ecological niche modeling, and conservation of ‘rear edge’ population. *New Phytologist* **189**: 1185–1199.
- Gutiérrez-Rodríguez C, Ornelas JF, Rodríguez-Gómez F. 2011.** Chloroplast DNA phylogeography of a distylous shrub (*Palicourea padifolia*, Rubiaceae) reveals past fragmentation and demographic expansion in Mexican cloud forests. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **61**: 603–615.
- Gutiérrez-Ortega JS, Salinas-Rodríguez MM, Martínez JF, Molina-Freaner F, Pérez-Farrera MA, Vovides AP, Matsuki Y, Suyama Y, Ohsawa TA, Watano Y, Kajita T. 2018.** The phylogeography of the cycad genus *Dioon* (Zamiaceae) clarifies its Cenozoic expansion and diversification in the Mexican transition zone. *Annals of Botany* **121**: 535–548.

**Herbert TD, Lawrence KT, Tzanova A, Peterson LC, Caballero-Gill R, Kelly CS. 2016.**

Late Miocene global cooling and the rise of modern ecosystems. *Nature Geoscience* **9**: 843–847.

**Hernández-Cerda M, Carrasco-Anaya G. 2004.** Climatología. In: Luna-Vega I, Morrone

J, Espinosa D, eds. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. México, DF: UNAM/CONABIO, 63–108.

**Hernández-Cerda ME, Azpra-Romero E, Aguilar-Zamora V. 2016.** Condiciones

climáticas de la Sierra Madre del Sur. In: Luna-Vega I, Espinosa D, Contreras-Medina R, eds. *Biodiversidad de la Sierra Madre del Sur: una síntesis preliminar*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, 91–118.

**Hewitt GM. 2000.** The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907–913.

**Hewitt GM. 2001.** Speciation, hybrid zones and phylogeography or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology* **10**: 537–549.

**Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005.** Very high resolution

interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.

**UICN. 2019.** Lista roja de especies amenazadas de la union internacional para la conservación de la naturaleza. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org/>.

**Jaramillo-Correa JP, Beaulieu J, Ledig FT, Bousquet J. 2006.** Decoupled mitochondrial

and chloroplast DNA population structure reveals Holocene collapse and population isolation in a threatened Mexican-endemic conifer. *Molecular Ecology* **15**: 2787–2800.

- Las Palmas, QGIS. 2017.** QGIS Desktop 2.18. 3 with GRASS 7.2. 0. 2017. SI: sn.
- Leigh JW, Bryant D. 2015.** PopART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* **6**: 1110–1116.
- Loera I, Ickert-Bond SM, Sosa V. 2017.** Pleistocene refugia in the Chihuahuan Desert: the phylogeographic and demographic history of the gymnosperm *Ephedra compacta*. *Journal of Biogeography* **44**: 2706–2716.
- Longo D, Lorenz-Lemke AP, Mader G, Bonatto SL, Freitas LB. 2014.** Phylogeography of the *Petunia integrifolia* complex in southern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* **174**: 199–213.
- Mastretta-Yanes A, Moreno-Letelier A, Piñero D, Jorgensen TH, Emerson BC. 2015.** Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography* **42**: 1586–1600.
- Metcalf SE, O’Hara SL, Caballero M, Davies SJ. 2000.** Records of late Pleistocene-holocene climatic change in Mexico a review. *Quaternary Science Reviews* **19**: 699–721.
- Moreno-Letelier A, Piñero D. 2009.** Phylogeographic structure of *Pinus strobiformis* Engelm. across the Chihuahuan desert filter-barrier. *Journal of Biogeography* **36**: 121–131.
- Moreno-Letelier A, Ortiz-Medrano A, Piñero D. 2013.** Niche divergence versus neutral processes: combined environmental and genetic analyses identify contrasting patterns of differentiation in recently diverged pine species. *PLoS ONE* **8**: e78228.



- Moreno-Letelier A, Mastretta-Yanes A, Barraclough T. 2014.** Late Miocene lineage divergence and ecological differentiation of rare endemic *Juniperus blancoi*: clues for the diversification of North American conifers. *New Phytologist* **203**: 335–347.
- Morris AB, Shaw J. 2018.** Marker in time and space: a review of the last decade of plant phylogeographic approaches. *Molecular Ecology* **27**: 2317–2333.
- Morrone JJ. 2010.** Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography* **33**: 355–361.
- Morrone JJ, Escalante T, Rodríguez-Tapia G. 2017.** Mexican biogeographic province: map and shapefiles. *Zootaxa* **4277**: 277–279.
- Müller J, Müller K, Neinhuis C, Quandt D. 2005.** PhyDE-Phylogenetic data editor. Program Distrib Authors [Httpbackslashbackslashwww.Phyde.De](http://backslashbackslashwww.Phyde.De).
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853–854.
- Nee M. 1986.** Solanaceae I. *Flora de Veracruz* **49**: 1–191.
- Olsen KM, Schaal BA. 1999.** Evidence on the origin of cassava: phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**: 5586–5591.
- Onstein RE, Baker WJ, Couvreur TLP, Faurby S, Svenning JS, Kissling D. 2017.** Frugivory-related traits promote speciation of tropical palms. *Nature Ecology & Evolution* **1**: 1903–1911.

- Otto-Bliesner BL, Marshall SJ, Overpeck JT, Miller GH, Hu A, CAPE Last Interglacial Project members. 2006.** Simulating arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science* **311**: 1751–1753.
- Pérez-Alquicira J, Molina-Freaner FE, Piñero D, Weller SG, Martínez-Meyer E, Rozas J, Domínguez CA. 2010.** The role of historical factors and natural selection in the evolution of breeding systems of *Oxalis alpina* in the Sonora desert ‘Sky Islands’. *Journal of Evolution Biology* **23**: 2163–2175.
- Pérez-Crespo MJ, Ornelas JF, González-Rodríguez A, Ruiz-Sanchez E, Vásquez-Aguilar AA, Ramírez-Barahona S. 2017.** Phylogeography and population differentiation in the *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) mistletoe: a complex scenario of climate-volcanism interaction along the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography* **44**: 2501–2514.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006.** Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecological Modelling* **190**: 231–259.
- Pfenniger M, Posada D. 2002.** Phylogeographic history of the land snail *Candidula unifasciata* (Helicellinae, Stylommatophora): fragmentation, corridor migration, and secondary contact. *Evolution* **56**: 1776–1788.
- Petit RJ, Duminil J, Finischi S, Hampe A, Salvini D, Vendramin GG. 2005.** Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant population. *Molecular Ecology* **14**: 689–701.
- Pons O, Petit RJ. 1996.** Measuring and testing genetic differentiation with ordered versus unordered alleles. *Genetics* **144**: 1237–1245.

- Ramos SE, Schiestl FP. 2019.** Rapid plant evolution driven by the interaction of pollination and herbivory. *Science* **364**: 193–196.
- Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-Del Barrio JC, Guirao-Rico S, Librado P, Ramos-Onsins SE, Sánchez-García A. 2017.** DnaSP v6: DNA sequence polymorphism analysis of large datasets. *Molecular Biology and Evolution* **34**: 3299–3302.
- Ruiz-Sánchez E, Rodríguez-Gómez F, Sosa V. 2012.** Refugia and geographic barriers of populations of the desert poppy, *Hunnemannia fumariifolia* (Papaveraceae). *Organisms Diversity & Evolution* **12**: 133–143.
- Ruiz-Sánchez E, Specht CD. 2013.** Influence of the geological history of the trans-mexican volcanic belt on the diversification of *Nolina parviflora* (Asparagaceae: Nolinoideae). *Journal of Biogeography* **40**: 1336–1347.
- Ruiz-Sánchez E, Ornelas JF. 2014.** Phylogeography of *Liquidambar styraciflua* (Altingiaceae) in Mesoamerica: survivors of a Neogene widespread temperate forest (or cloud forest) in north America? *Ecology and Evolution* **4**: 311–328.
- Scaldeferro MA, Barboza GE, Acosta MC. 2018.** Evolutionary history of the chili pepper *Capsicum baccatum* L. (Solanaceae): domestication in South America and natural diversification in the Seasonally Dry Tropical Forests. *Biological Journal of the Linnean Society* **124**: 466–478
- Schaal BA, Hayworth DA, Olsen KM, Rauscher JT, Smith WA. 1998.** Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Molecular Ecology* **7**: 465–474.
- Semarnat. 2010.** Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo

y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.

Diario oficial de la federación **110**.

**Sierra-Muñoz JC, Siqueiros-Delgado ME, Flores-Ancira E, Moreno-Rico O, Arredondo-Figueroa JL. 2015.** Riqueza y distribución de la familia Solanaceae en el estado de Aguascalientes, México. *Botanical Sciences* **93**: 97–117.

**Soberón J, Peterson AT. 2005.** Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional area. *Biodiversity Informatics* **2**: 1–10.

**Sosa V, Ruiz-Sánchez E, Rodríguez-Gómez FC. 2009.** Hidden phylogeographic complexity in the Sierra Madre Oriental: the case of the Mexican tulip poppy *Hunnemannia fumariifolia* (Papaveraceae). *Journal of Biogeography* **36**: 18–27.

**Thiers BM. 2016.** *Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>

**Vergara CH, Ayala R. 2002.** Phenology and biogeography of the bees (Hymenoptera: Apoidea) of Zapotitlán de las Salinas, Puebla, Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society* **75**: 16–30.

**Warschefsky EJ, von Wettberg EJB. 2019.** Population analysis of mango (*Mangifera indica*) suggests a complex history of domestication. *New phytologist* **222**: 2023–2037.

**Williams DE. 1993.** *Lycianthes moziniana* (Solanaceae): and underutilized mexican food plant with “new” crop potential. *Economic Botany* **47**: 387–400.

**Witt C, Rangin C, Andreani L, Olaez N, Martínez J. 2012.** The transpressive left-lateral Sierra Madre de Chiapas and its buried front in the Tabasco plain (southern Mexico). *Journal of the Geological Society* **169**: 143–155.

Tabla 1. Localidades de *Lycianthes moziniana* muestreadas e índices de diversidad. Número de individuos (n), diversidad haplotípica (Hd), diversidad nucleotídica ( $\pi$ ), haplotipos encontrados en las poblaciones (H).

Población	Localidad	Coordenadas geográficas	Colecta	n	Región	Hd	$\pi$	H
JALTap	Tapalpa, Jalisco	19°57'19" N 103°47'46" W	JOB & ARC 260, 267	11	FVTo	0.345 (SD $\pm$ 0.172	0.00084 (SD $\pm$ 0.00046)	H1, H2, H3
JALPrim	La primavera, Jalisco	20°34'45" N 103°30'31" W	MAC et al., 268, MAC & GML 279 MAC & JOB 390	7	FVTo	0.607 (SD $\pm$ 0.164)	0.00300 (SD $\pm$ 0.00017)	H1, H4, H11
JALPB	Piedras Bola, Jalisco	20°38'57.48" N 104°1'56.78"W	MAC 280	9	FVTo	0.806 (SD $\pm$ 0.120)	0.00159 (SD $\pm$ 0.00040)	H5, H6, H7, H8, H9

JALMaz	Mazamitla, Jalisco	19°54'7.21" N 103°1'23.22" W	MAC & MGM 288	3	FVT <sub>o</sub>	1 (SD ± 0.272)	0.00265 (SD ± 0.00090)	H9, H10, H11
MICHMor	Morelia, Michoacán	19°37'22.04" N 101°8'11.9" W	MAC & GML 319	7	FVT <sub>c</sub>	0.286 (SD ± 0.196)	0.00045 (SD ± 0.00031)	H1, H9
MICHChar	Charo, Michoacán	19°40'44.93" N 101°0'11.33" W	MAC & GML 325- 331	3	FVT <sub>c</sub>	--	--	H9
MEXAllen	Villa Allende, México	19°24'39.56" N 100°7'51.83" W	MAC & GML 332	14	FVT <sub>c</sub>	0.868 (SD ± 0.076)	0.00254 (SD ± 0.00040)	H1, H11, H12, H13, H14, H15, H16, H17
MEXVilla	Villa Victoria, México	19°27'9.14" N 100°2'41.17" W	MAC & GML 335, GML 407	20	FVT <sub>c</sub>	0.853 (SD ± 0.049)	0.00201 (SD ± 0.00031)	H1, H9, H11, H18, H19, H23, H24, H25
MICHZin	Zinapécuaro, Michoacán	19°51'10.37" N 100°38'58.05" W	MAC & GML 337	11	FVT <sub>c</sub>	0.473 (SD ± 0.162)	0.00041 (SD ± 0.00016)	H9, H20

TLAXEsp	Españita, Tlaxcala	19°29'38" N 98°26'18.6" W	MAC et al., 340	12	FVTe	--	--	H9
OAXSMJ	Santa María Jaltianguis, Oaxaca	17°21'38.9" N 96°31'1.2" W	MAC et al., 344	8	SMS	--	--	H21
OAXSJA	San Juan Atengo, Oaxaca	17°26'50.3" N 96°30'17.7" W	MAC et al., 345	8	SMS	0.536 (SD ± 0.123)	0.00043 (SD ± 0.00010)	H21, H22
QROPA	Pinal de Amoles, Querétaro	21°7'48.9" N 99°37'52.1" W	MAC et al., 436	7	SMOr	0.524 (SD ± 0.209)	0.00046 (SD ± 0.00021)	H26, H27, H28
NLGal	Galeana, Nuevo León	24°35'32.8" N 99°58'31.6" W	MAC et al., 456	4	SMOr	0.500 (SD ± 0.265)	0.00040 (SD ± 0.00021)	H26, H28



AGSSJG	San José de	22°10'14.8" N	MAC et	8	SMOc	0.893 (SD ±	0.00148 (SD	H1, H29, H30,
	Gracia,	102°33'19.8" W	al., 463			0.086)	± 0.00023)	H31
	Aguascalientes							
Total	15			133		0.872 (SD ±	0.00300	31
						0.018)		

Tabla 2. Resultados de los análisis de AMOVA y SAMOVA en las poblaciones de *Lycianthes moziniana*. ( $p > 0.01$ ),  $p < 0.001$ ,  $p < 0.0001$ ,  $p > 0.00001$ .

	df	Suma de cuadrados	Varianza	%	Índices de fijación
<b>1) Sin grupos definidos</b>					
Entre poblaciones	14	375.079	2.753 va	49.81	
Dentro de poblaciones	118	327.5	2.775 vb	50.19	0.498
Total	132	702.579	5.529		
<b>2) Tres grupos (FVT+SMOc, SMOr y SMS)</b>					
Entre grupos	2	248.983	5.046 va	58.09	$F_{CT}$ : 0.580
Entre poblaciones dentro de grupos	12	126.096	0.865 vb	9.96	$F_{SC}$ : 0.237
Dentro de poblaciones	118	327.500	2.775 vc	31.95	$F_{ST}$ : 0.680
Total	132	70.579	8.687		
<b>3) Cuatro grupos (FVT, SMOc, SMOr y SMS)</b>					
Entre grupos	3	273.894	4.332 va	55.39	$F_{CT}$ : 0.553

Entre poblaciones	11	101.184	0.714 vb	9.13	$F_{SC}$ : 0.204
dentro de grupos					
Dentro de poblaciones	118	327.500	2.775 vc	35.48	$F_{ST}$ : 0.645
Total	132	702.579	7.822		

#### 4) Seis grupos (FVToeste, FVTcentro, FVTeste, SMOc, SMOr y SMS)

Entre grupos	5	299.824	2.591 va	42.99	$F_{CT}$ : 0.429
Entre poblaciones	9	75.254	0.660 vb	10.96	$F_{SC}$ : 0.192
dentro de grupos					
Entre poblaciones	118	327.500	2.775 vc	46.05	$F_{ST}$ : 0.539
Total	132	702.579	6.027		

#### SAMOVA

Entre grupos	1	141.296	6.325 va	58.52	$F_{CT}$ : 0.585
Entre poblaciones	13	233.783	1.708 vb	15.80	$F_{SC}$ : 0.381
Dentro de poblaciones	118	327.500	2.775 vc	25.68	$F_{ST}$ : 0.743
Total	132	702.579	10.809		

---

Tabla 3. Comparación de las  $F_{ST}$  pareada entre los grupos de *Lycianthes moziniana*.  $p < 0.05$ .

Grupo	FVTo	FVTc	FVTe	SMOc	SMOr	SMS
FVTo	--					
FVTc	0.063	--				
FVTe	0.228	0.072	--			
SMOc	0.307	0.212	0.499	--		
SMOr	0.822	0.620	0.984	0.792	--	
SMS	0.731	0.460	0.977	0.746	0.961	--

Tabla 4. Estadísticos demográficos de *Lycianthes moziniana* muestreados por grupos (FVT+SMOc, SMOr y SMS).  $N$ , individuos muestreados;  $N_h$ , número de haplotipos;  $h$ , diversidad genética;  $\pi$ , diversidad nucleotídica,  $D_T$ ,  $D$  de Tajima's;  $F_S = F_u$ 's  $F_s$   $p > 0.3$ ;  $SSD$ , diferencia de la suma de cuadrados  $p > 0.5$ ;  $Hri$ , índice de irregularidad de Harpending  $p > 0.5$ .

Parámetros	FVT+SMOc	SMOr	SMS
$N$	106	16	11
$N_h$	26	2	3
$D_T$	-1.242	-0.155	-0.778
$F_S$	-1.253	0.551	-0.658
$SSD$	0.038	0.002	0.014
$Hri$	0.120	0.228	0.169

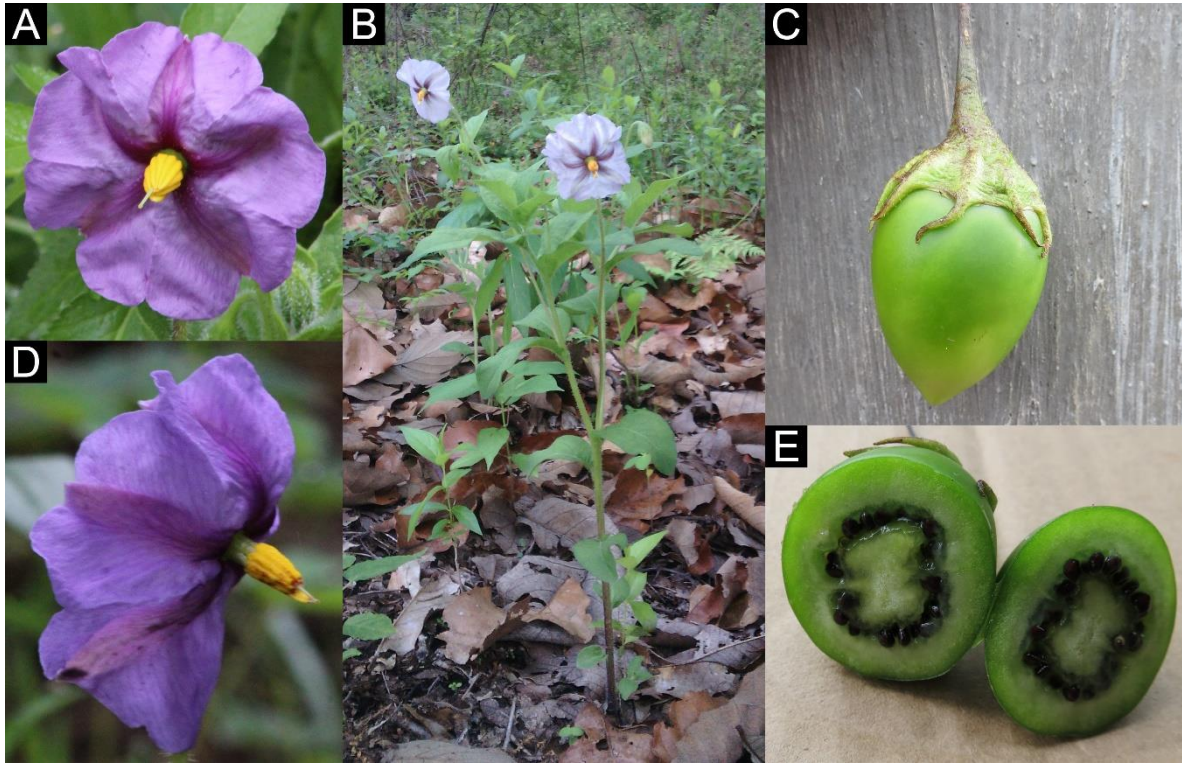


Figura 1. *Lycianthes moziniana*. A, flor; B, habito herbáceo; C, fruto maduro; D, vista lateral de la flor; E, semillas.

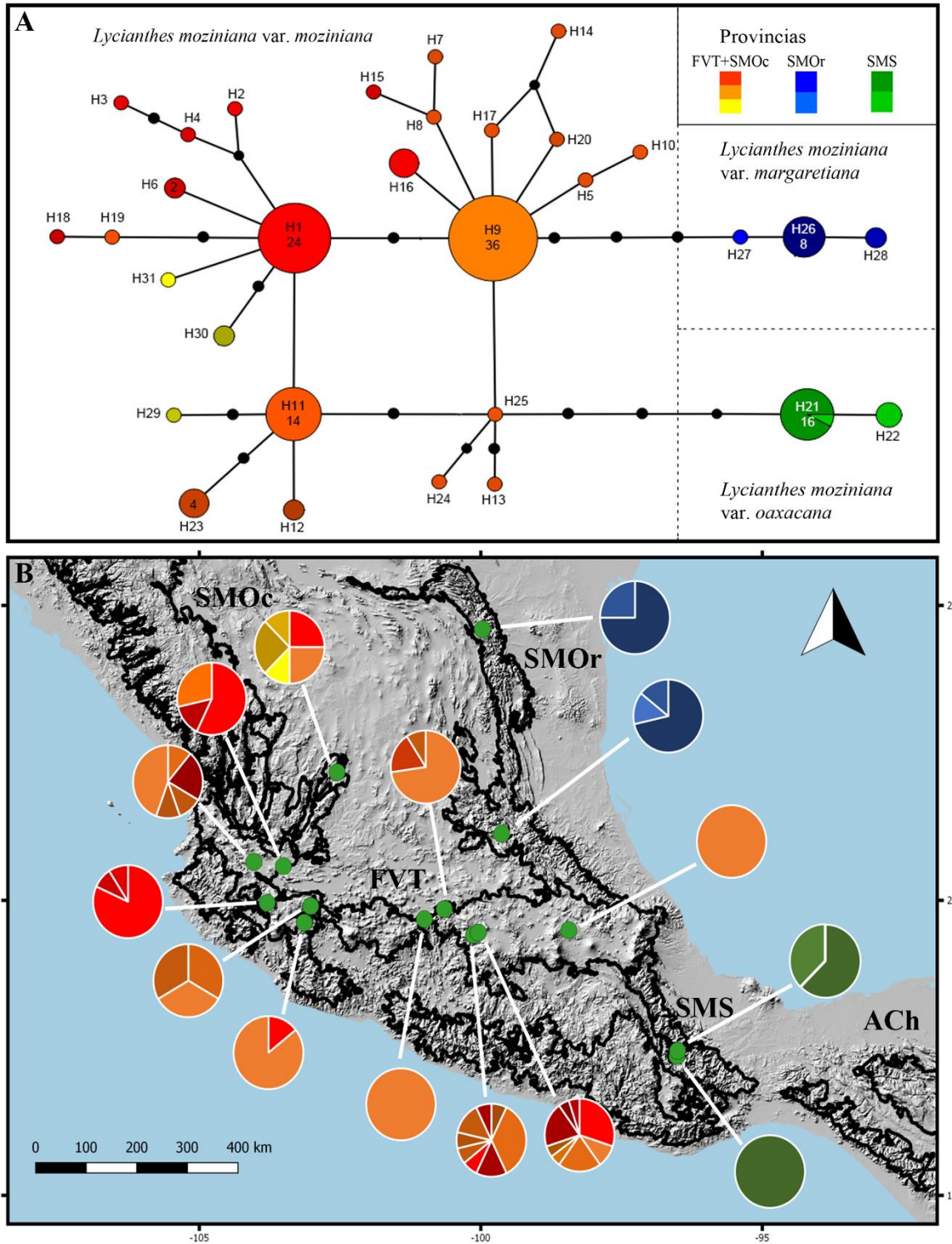


Figura 2. Distribución y relaciones de los 31 haplotipos encontrados en *Lycianthes moziniana*. A, Red de haplotipos construida con Popart (Leigh & Bryant, 2015). Los puntos

negros representan los haplotipos no muestreados. La frecuencia de cada haplotipo se representa con el tamaño de los círculos. Las líneas punteadas delimitan las variedades de *L. moziniana*. B, Mapa de distribución de los haplotipos. Los puntos verdes representan las poblaciones muestreadas. Las líneas negras delimitan las provincias biogeográficas de la ZTM; ACh, Altos de Chiapas, FVT, Faja Volcánica Transmexicana, SMOc, Sierra Madre Occidental, SMOOr, Sierra Madre Oriental y SMS, Sierra Madre del Sur. Individuos muestreados y haplotipos por población se muestran en la Tabla 1.



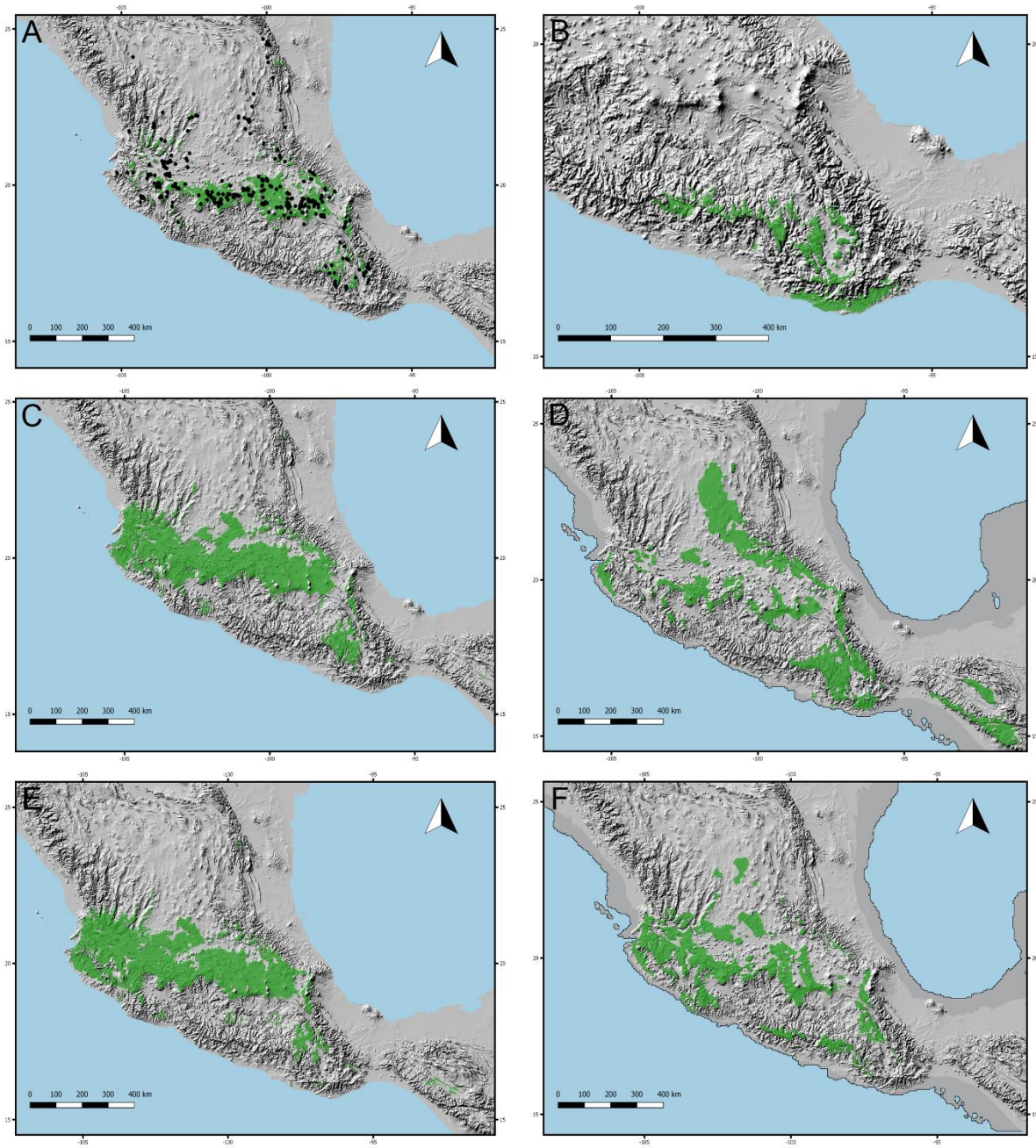


Figura 3. Resultado de los modelos de nicho ecológico obtenidos en MAXENT para *Lycianthes moziniana* bajo los modelos climáticos. A, distribución actual, los puntos negros muestran la distribución puntual y el área verde muestra la distribución potencial; B, distribución en el último interglaciario (CCSM, 140,000-120,000 ap); C, distribución en el holoceno medio (CCSM, 6,000 ap); D, distribución en el último máximo glaciario (CCSM,

21,000 ap); E, distribución en el holoceno medio (MIROC, 6,000 ap); F, distribución en el último máximo glacial (MIROC, 21,000 ap).

## **Capítulo cuatro**

### **Conclusión general**

## Conclusión general

La biogeografía es una rama interdisciplinaria encargada del estudio de la distribución de los seres vivos en el espacio y tiempo (Morrone 2009; Ebach 2015). Tradicionalmente, la biogeografía se ha dividido en, ecológica e histórica. La primera se encarga de analizar los patrones de la diversidad y el concepto de biodiversidad. Mientras, que la biogeografía histórica emplea datos moleculares para abordar conceptos evolutivos (Ladle et al. 2015). Aquí se presentó la biogeografía de *Lycianthes* en México que incorpora herramientas de ambos enfoques. Por un lado, se analizan los patrones de la diversidad de *Lycianthes* y se exploran los procesos evolutivos de *L. moziniana*.

Las nuevas tendencias en biogeografía se han visto beneficiadas por fuerzas sociales y el avance en tecnologías de comunicación, la disposición y calidad de datos y los avances en la biología molecular y el modelado ecológico (Ladle et al. 2015; Morueta-Holme y Svennig 2019). En este sentido, los análisis que incorporan la mayor cantidad de información permiten reconocer los procesos que han originado la distribución de los taxa y describir su distribución actual. En el presente trabajo los recursos empleados (puntos de ocurrencia, SIG, datos moleculares y modelos de nicho ecológico) fueron útiles para analizar los patrones de la diversidad de *Lycianthes* en México y los procesos que configuraron la genética de *L. moziniana*.

En México crecen 41 especies de *Lycianthes*. Los estados con el mayor número de especies son Oaxaca y Chiapas con 24 y 23, respectivamente. La distribución de la riqueza de especies por provincias biogeográficas mostró que la Sierra Madre del Sur (SMS), los Altos de Chiapas (ACh) y Veracruz (V) son las provincias con más especies. El mayor número de especies crece en los bosques de pino-encino de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) y en los bosques mesófilos de montaña de V. Finalmente, la riqueza de especies analizada por cuadrículas de 50 × 50 km rescató seis áreas de alta riqueza. Todos ubicados en la Zona de Transición Mexicana (ZTM). Las tres áreas en los ACh resguardan el mayor número de especies. Seguido por la SMS y la FVT.

Diecisiete especies de *Lycianthes* son endémicas a México. Oaxaca es el estado con el mayor número de especies endémicas. La FVT y la SMS son hogar de 11 y 10 especies, respectivamente. En los bosques de pino-encino de la FVT crece la mayoría de las especies.

Finalmente, los análisis por cuadrículas de  $50 \times 50$  km rescataron cinco centros de endemismo para endemismo ponderado (WE) y seis centros para el endemismo ponderado corregido (CWE). Ambos análisis coinciden parcialmente entre ellos y con las áreas de riqueza. Todos los centros se localizan en la ZTM. El mayor número de especies se localiza en los centros ubicados en la FVT. A continuación, se encuentran los centros rescatados en la Sierra Madre Oriental (SMOr). Finalmente, un centro se encontró en la SMS y uno más en los ACh.

*Lycianthes moziniana* es un elemento endémico y asociado a los bosques templados de la ZTM (Anguiano-Constante et al. 2018). Se encontraron diferencias genéticas significativas entre las poblaciones distribuidas en diferentes provincias. *Lycianthes moziniana* se dividió en tres haplogrupos, mismos, que coinciden con las tres variedades descritas (Dean 2004). Las poblaciones ubicadas en la SMOr y SMS agruparon tres y dos haplotipos, respectivamente. Ninguna comparte haplotipos con las poblaciones distribuidas en la FVT y SMOc. Por su parte, estas últimas agruparon el mayor número de haplotipos 23 y tres, respectivamente. Además, se observaron haplotipos compartidos entre ellas. Estos resultados sugieren que la FVT funciona como barrera para las poblaciones localizadas en la SMOr y SMS. Por otro lado, para las poblaciones de la FVT y SMOc funcionó como corredor biológico.

Los modelos de nicho ecológico proyectados al pasado mostraron que las oscilaciones climáticas durante el último interglaciario (UIG), el último máximo glaciario (UMG) y el holoceno medio (HM) tuvieron repercusiones en la distribución y configuración genética de *Lycianthes moziniana*. La disminución de la temperatura durante el UMG propició la expansión de sur a norte de *L. moziniana*. Durante esta época el hábitat idóneo se extendía de forma ininterrumpida por la ZTM. Posteriormente, en el HM el aumento de la temperatura rompió la conexión de la FVT con la SMOr y SMS. El aislamiento propiciado por este evento es el causante de las diferencias genéticas observadas en ambas variedades. Por su parte, los valores demográficos y los modelos de nicho ecológico sugieren una reciente expansión de este a oeste en la FVT y hacia la SMOc.

La ZTM se caracteriza por la intercepción de biotas neárticas y neotropicales (Morrone 2010). La hibridación de estas biotas y los procesos geológicos y climáticos

ocurridos durante su formación son responsables de la extraordinaria diversidad florística de esta región (Luna-Vega 2008; Cevallos-Ferriz et al. 2012; Mastretta-Yanes et al. 2015). Los resultados aquí presentados sugieren que los procesos geológicos y las oscilaciones climáticas ocurridos en la ZTM promovieron la diversificación de *Lycianthes* y la diferenciación genética de las poblaciones de *Lycianthes moziniana*. Finalmente, estos resultados permitirán establecer áreas adecuadas para la conservación en la ZTM. Por consiguiente, plantas en procesos incipientes de domesticación como *L. moziniana* podrán ser mejor aprovechadas.

### **Literatura citada**

- Anguiano-Constante, M. A., G. Munguía-Lino, E. Ortiz, J. L. Villaseñor y A. Rodríguez. 2018. Riqueza, distribución geográfica y conservación de *Lycianthes* serie *Meizonodontae* (Capsiceae, Solanaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 516-529.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S., E. A. González-Torres y L. Calvillo-Canadell. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. *Acta Botanica Mexicana* 100: 317-350.
- Dean, E. 2004. A taxonomic revision of *Lycianthes* series *Meizonodontae* (Solanaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 145: 385-424.
- Ebach, M. C. 2015. *Origins of biogeography: the role of biological classification in early plant and animal geography*. New York and London: Springer.
- Ladle, R. J., A. C. M. Malhado, R. A. Correia, J. Guedes dos Santos y A. M. C. Santos. 2015. Research trends in biogeography. *Journal of Biogeography* 42: 2270-2276.
- Luna-Vega, I. 2008. Aplicaciones de la biogeografía histórica a la distribución de las plantas mexicanas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 217-241.
- Mastretta-Yanes, A., A. Moreno-Letelier, D. Piñero, T. H. Jorgensen y B. C. Emerson. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-mexican volcanic belt. *Journal of Biogeography* 42: 1586-1600.

- Morúeta-Holme, N y J. C. Svenning. 2018. Geography of plants in the new world: Humboldt's relevance in the age of big data. *Annals of Missouri Botanical Garden* 103: 315-329.
- Morrone, J. J. 2009. *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Morrone, J. J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography* 33: 355-361.