

FILOGEOGRAFÍA DE *TIGRIDIA DURANGENSIS* (TIGRIDIEAE: IRIDACEAE),
UNA ESPECIE ENDÉMICA DE LA ZONA DE TRANSICIÓN MEXICANA
PHYLOGEOGRAPHY OF *TIGRIDIA DURANGENSIS* (TIGRIDIEAE: IRIDACEAE),
AN ENDEMIC SPECIES OF THE MEXICAN TRANSITION ZONE

JORGE DAVID LÓPEZ-PÉREZ¹, AARÓN RODRÍGUEZ^{2,3}, EDUARDO RUIZ-SANCHEZ^{2,3},
 PILAR ZAMORA-TAVARES^{2,3}, GUADALUPE MUNGUÍA-LINO^{2,3,4,*}

¹ Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México.

² Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México.

³ Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal (LaniVeg), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México.

⁴ Cátedras Conacyt-Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México.

*Autor para correspondencia: gmlinno@gmail.com

Resumen

Antecedentes: La diversidad topográfica y climática de la Zona de Transición Mexicana (ZTM) favorecieron la riqueza de especies, la disyunción y el endemismo. *Tigridia durangensis* es una geófita endémica con distribución disyunta en la ZTM.

Preguntas y/o Hipótesis: ¿Cuál es la diversidad genética de *Tigridia durangensis*? ¿Tiene estructura genética y filogeográfica? ¿Hubo cambios en su historia demográfica? ¿Las oscilaciones climáticas del Cuaternario afectaron su área de distribución?

Métodos: En el ADNcp, las regiones *ndhF-rpL32*, *rpL32-trnL* y *3'trnV-ndhC* en 55 individuos de 10 poblaciones fueron secuenciadas. La diversidad y estructura genética fueron calculadas con H_d , π y F_{ST} . Los parámetros G_{ST} y N_{ST} estimaron la estructura filogeográfica. Las relaciones genealógicas fueron estimadas con una red de haplotipos. Hipótesis filogenéticas fueron inferidas con Inferencia bayesiana y Máxima verosimilitud. La demografía histórica fue determinada con pruebas de neutralidad, análisis de distribución de diferencias pareadas (ADDP) y de graficas de líneas de cielo bayesianas. La paleodistribución fue estimada con modelos de nicho ecológico (MNE).

Resultados: *Tigridia durangensis* mostró estructura genética y filogeográfica. Nueve haplotipos fueron identificados, H1 y H2-H9 formaron dos linajes intraespecíficos. Las pruebas de neutralidad no fueron significativas. El gráfico ADDP fue congruente con la red de haplotipos. *Tigridia durangensis* experimentó un cuello de botella durante el pasado reciente. Los MNE estimaron una distribución disyunta en todos los escenarios.

Conclusiones: Un cuello de botella y la interrupción del flujo genético entre los haplogrupos de *Tigridia durangensis* parecen estar asociados a procesos orogénicos y al volcanismo de la Faja Volcánica Transmexicana.

Palabras clave: Endémico, estructura genética, estructura filogeográfica, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre Occidental.

Abstract

Background: The topographic and climatic diversity of the Mexican Transition Zone (MTZ) has favored species richness, disjunctions and endemism. *Tigridia durangensis* is an endemic geophyte with disjunct distribution in the MTZ.

Questions and/or Hypotheses: What is the genetic diversity of *Tigridia durangensis*? Does it have genetic and phylogeographic structure? Were there any changes in its demographic history? Did the Quaternary climatic oscillations affect its area of distribution?

Methods: The cpDNA regions *ndhF-rpL32*, *rpL32-trnL*, and *3'trnV-ndhC* of 55 individuals from 10 populations were sequenced. The genetic diversity and the genetic structure were estimated with H_d , π and F_{ST} . The parameters G_{ST} and N_{ST} determined the phylogeographic structure. The genealogical relationships were inferred with a haplotype net. Phylogenetic hypotheses were generated with Bayesian inference and Maximum likelihood. The demographic history was determined by means of neutrality tests, analyses of mismatch distribution (AMD) and Bayesian skyline plot. The paleodistribution was estimated with ecological niche models (ENMs).

Results: *Tigridia durangensis* showed genetic and phylogeographic structure. Nine haplotypes were identified; H1 and H2-H9 formed two intraspecific lineages. The neutrality tests were not significant. The AMD plot was congruent with the haplotype net. *Tigridia durangensis* experienced a bottleneck in the recent past and the ENMs displayed a disjunct distribution in all scenarios.

Conclusions: In *Tigridia durangensis*, the bottleneck and the interruption of the gene flow between the haplogroups might have been associated with orogenic processes and volcanism of the Transmexican Volcanic Belt.

Keywords: Endemic, genetic structure, phylogeographic structure, Sierra Madre Occidental, Transmexican Volcanic Belt.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



La filogeografía estudia los principios y procesos que gobiernan la distribución geográfica de los linajes, dentro y entre especies cercanamente relacionadas (Avice 2000). Infiere diferenciación entre poblaciones de la misma especie y divergencia entre especies. Asume que los rasgos genéticos y morfológicos muestran patrones de variación geográfica, los cuales dependen de la interacción con procesos geológicos, climáticos y demográficos (Schaal *et al.* 1998, Domínguez-Domínguez & Vázquez-Domínguez 2009). La estructura genética es la distribución no aleatoria de los alelos o genotipos en el espacio y el tiempo (Loveless & Hamrick 1984). En contraste, la estructura filogeográfica muestra las frecuencias y las similitudes haplotípicas entre poblaciones (Pons & Petit 1996). Ambas medidas de diferenciación estiman la diversidad biológica.

México posee una de las floras más diversas. En él hay 22,969 especies de plantas vasculares, de las cuales 12,069 son endémicas (Ulloa *et al.* 2017). Las angiospermas suman 22,126 especies (Villaseñor 2016). Esta riqueza ha sido ocasionada por la estructura geológica compleja, la topografía accidentada y la diversidad de climas (Mastretta-Yanes *et al.* 2015). El país se localiza entre los límites de las regiones Neártica y Neotropical (Hermogenes De Mendonça & Ebach 2020). Su combinación a lo largo de las principales cadenas montañosas del país forma la Zona de Transición Mexicana (ZTM, Halffter 1987, Halffter & Morrone 2017, Hermogenes De Mendonça & Ebach 2020). La ZTM es un conjunto de provincias morfotectónicas y fisiográficas con edades y orígenes distintos (Ferrusquía-Villafranca 1993, Mastretta-Yanes *et al.* 2015). De acuerdo con Morrone (2019), la ZTM incluye cinco provincias biogeográficas: Faja Volcánica Transmexicana (FVT), Sierra Madre Occidental (SMOc), Sierra Madre Oriental (SMOr), Sierra Madre del Sur (SMS) y Tierras Altas de Chiapas (TACH). La FVT presenta los procesos orogénicos más recientes. Es un arco volcánico de 1,000 km de longitud y 80-230 km de ancho, localizado entre los 17° 30' y 20° 25' N, y 96° 20' y 105° 20' W (Gómez-Tuena *et al.* 2005, Ferrari *et al.* 2012). Su formación está dividida en cuatro episodios: 1) la instauración de un arco de composición intermedia durante el Mioceno temprano y tardío (~ 20-10 Ma), 2) un episodio máfico en el Mioceno tardío (~ 11-7 Ma), 3) un episodio silíceo y bimodal entre el Mioceno tardío y el Plioceno temprano (7.5-3 Ma) y 4) la reinstauración de un arco desde el Plioceno tardío al Holoceno (2.5 Ma-presente Gómez-Tuena *et al.* 2005, Ferrari *et al.* 2012). Los cambios topográficos del último periodo de formación de la FVT coinciden en tiempo con las fluctuaciones climáticas del Cuaternario (Mastretta-Yanes *et al.* 2015). Así, la distribución de las plantas fue causada por los procesos orográficos y los cambios climáticos. Por último, durante el Pleistoceno los taxones afines a climas templados expandieron su rango de distribución a elevaciones más bajas durante los máximos glaciales y lo contrajeron a elevaciones más altas durante los máximos interglaciales (Hewitt 2000).

Tigridieae (Iridaceae) incluye geófitas bulbosas. Es una tribu monofilética y agrupa 203 especies. Dentro de Tigridieae, la variabilidad morfológica de las flores contrasta con la uniformidad de las hojas y bulbos (Rodríguez & Sytsma 2006, Munguía-Lino *et al.* 2017). Las plantas del género *Tigridia* Juss. desarrollan tépalos con colores uniformes, variegados, maculados o estriados. Los tépalos internos presentan nectarios, los filamentos son connados y las ramas del estilo son bifidas y opuestas a los estambres (Espejo-Serna & López-Ferrari 1996, Espejo-Serna *et al.* 2010, Munguía-Lino 2016). La circunscripción de *Tigridia* está sujeta a debate (Rodríguez & Sytsma 2006, Goldblatt *et al.* 2008, Chauveau *et al.* 2012). En Norteamérica, el grupo alberga ca. 41 especies y 11 subespecies en el sentido de Molseed (1970). En contraste, Ravenna (1977), Goldblatt & Manning (2008) y Goldblatt (2015) incluyeron en *Tigridia* a los géneros *Ainea* Ravenna, *Cardiostigma* Baker, *Colima* (Ravenna) Rodríguez & Ortiz-Catedral, *Fosteria* Molseed, *Rigidella* Lindl. y *Sessilanthera* Molseed & Cruden para sumar 51 especies y 11 subespecies. *Tigridia* es el grupo más diverso de Tigridieae en cualquiera de los casos.

Tigridieae es un grupo endémico de América. Su distribución geográfica se extiende desde Missouri en los Estados Unidos de América hasta la provincia Pampeña en América del Sur. Sin embargo, tiene dos centros de diversificación, uno localizado en la ZTM y el otro ubicado en la subregión Chaqueña (Munguía-Lino 2016). Tigridieae tiene un origen sudamericano con una edad estimada en 35 Ma durante el Oligoceno Temprano (Goldblatt *et al.* 2008). Su dispersión a América Central y México se estima en 23 Ma al inicio del Mioceno. *Tigridia* es el género más diverso dentro de Tigridieae y la mayor riqueza ocurre en México y Guatemala (Munguía-Lino *et al.* 2015). Goldblatt *et al.* (2008) estimaron la diversificación de *Tigridia* durante el Mioceno, hace 15 Ma. La diversificación de *Tigridia* coin-

cide con la formación de la FVT, su levantamiento favoreció la diversificación, persistencia, migración y aislamiento del género (Munguía-Lino *et al.* 2015).

Tigridia ha sido objeto de estudios taxonómicos, florísticos, filogenéticos y biogeográficos (Molseed 1970, Espejo-Serna & López-Ferrari 1996, 1998, Rodríguez 1999, Rodríguez & Sytsma 2006, Espejo-Serna *et al.* 2010, Munguía-Lino 2016, Munguía-Lino *et al.* 2015, 2017). Los niveles bajos de variación nucleotídica en las tigrídias mexicanas y guatemaltecas sugieren una radiación adaptativa reciente, provocada por la diversidad topográfica y climática, y su interacción con los polinizadores (Rodríguez 1999).

La ZTM constituye el centro de riqueza de especies de *Tigridia*, alberga 36 especies y 18 endemismos (Munguía-Lino 2016). *Tigridia durangensis* Molseed ex Cruden es endémica de la ZTM y tiene distribución disyunta (Cruden 1968, Munguía-Lino *et al.* 2015). Constituye un modelo ideal para evaluar los procesos biogeográficos que causaron la disyunción. Las plantas de *T. durangensis* desarrollan inflorescencias de 3-15 cm de largo durante la antesis y carecen de hojas caulinares. La inflorescencia tiene tres brácteas y en ocasiones la externa está plegada en el ápice. Los tépalos externos son oblongos a obovado-oblongos y los internos son hastados y plegados abruptamente hacia los nectarios (Figura 1). Molseed (1970) distinguió dos tipos de tigrídias. Las especies que desarrollan las hojas durante el inicio del periodo de lluvias y florecen hacia el final del mismo integran el primero. El segundo grupo, al que pertenece *T. durangensis*, desarrolla primero la inflorescencia y después las hojas.

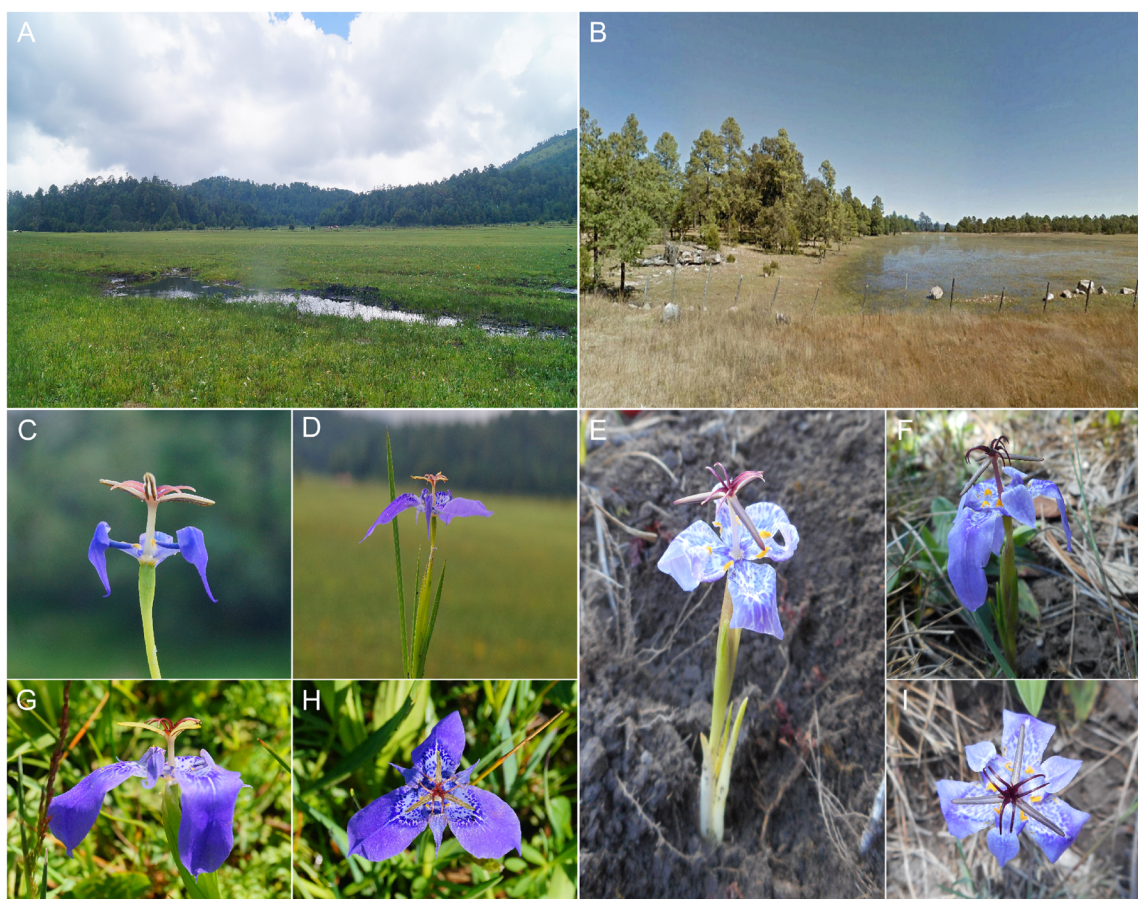


Figura 1. Hábitat y morfología de *Tigridia durangensis*. A) Hábitat de las poblaciones en la Faja Volcánica Transmexicana; B) hábitat de las poblaciones en la Sierra Madre Occidental; C, D, G, H) individuos de la Faja Volcánica Transmexicana; E, F, I) individuos de la Sierra Madre Occidental. Fotografías de J. López (A, B, C, D, G, H) y J. González-Gallegos (E, F, I).

Las plantas de *Tigridia durangensis* crecen en Durango y Michoacán, México dentro del bosque de coníferas, en llanos inundables durante el periodo de lluvias. Florecen entre junio-julio y fructifican entre agosto-septiembre. Habitan en suelos arenosos y someros en Durango, pero arcillosos y profundos en Michoacán. La antesis ocurre en la mañana y abejas (*Exomalopsis* Spinola), avispa pequeñas (*Polybia* Lepeletier) y abejorros (*Bombus* Latreille) visitan las flores. La información sobre la polinización es escasa. Los frutos tiran las semillas a través de tres aberturas apicales, entre septiembre y octubre, las corrientes de agua dispersan las semillas.

Los procesos orográficos, el cambio climático y el aislamiento en las cadenas montañosas tropicales favorecen la diferenciación, la extinción, la dispersión y permanencia de linajes (Jetz *et al.* 2004, Rahbek *et al.* 2019). En la ZTM, estudios filogeográficos previos demuestran que el aislamiento por distancia influye en la divergencia genética de *Hunnemannia fumariifolia* Sweet (Sosa *et al.* 2009). De igual manera, la divergencia de las poblaciones de *Nolina parviflora* Hemsl. está correlacionada con los episodios de formación de la FVT (Ruiz-Sanchez & Specht 2013). Además, las montañas de la ZTM poseen diferentes condiciones climáticas y ecológicas que han favorecido la especiación en el género *Dioon* Lindl. (Gutiérrez-Ortega *et al.* 2018). También, en *Lycianthes moziniana* (Dunal) Bitter, la FVT aisló las poblaciones de la SMO_r y la SMS, y permitió su migración hacia la SMO_c durante el Holoceno Medio (Anguiano-Constante *et al.* 2021). Recientemente, un análisis filogeográfico del género *Bakerantha* L.B. Sm. sugiere que su especiación ocurrió en el Plioceno Tardío y estuvo asociada a la formación de la FVT, la cual actuó como una barrera que separó las especies del norte de las del sur (Romero-Soler *et al.* 2021). Por lo anterior, predecimos que la orogénesis y las fluctuaciones climáticas en la ZTM fueron los eventos históricos que definieron la distribución actual de los linajes de *Tigridia durangensis*. Para probar esto, los objetivos planteados fueron: (1) cuantificar la diversidad genética de *T. durangensis* y determinar su estructura genética y filogeográfica, (2) inferir su demografía histórica y (3) determinar las consecuencias de las oscilaciones climáticas del Cuaternario en su distribución potencial.

Materiales y métodos

Área de estudio, poblaciones y muestreo. Los ejemplares depositados en los herbarios IBUG, IEB, MEXU, ZEA (Thiers 2019) y bases de datos digitales (GBIF; www.gbif.org, IBdata; www.ibdata.ib.unam.mx) fueron revisados para conocer la distribución de *Tigridia durangensis*. Los ejemplares sin coordenadas fueron georreferenciados siguiendo el flujo de trabajo propuesto por Jin & Yang (2020). Tres poblaciones en la FVT (Michoacán) y siete en la SMO_c (Durango; [Tabla 1](#)) fueron muestreadas. Cada población incluyó a 10 individuos. La regionalización utilizada fue la de Morrone *et al.* (2017). Elaboramos ejemplares de herbario y preservamos hojas en sílica gel para su desecación y posterior extracción de ADN (Funk *et al.* 2017).

Extracción, amplificación y secuenciación de ADN. La extracción, amplificación y secuenciación de ADN fueron llevadas a cabo en el Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal (LaniVeg) de la Universidad de Guadalajara. La extracción de ADN fue realizada con el protocolo de Doyle & Doyle (1987). Los espaciadores intergénicos *ndhF-rpL32*, *rpL32-trnL* y *3'trnV-ndhC* de ADN de cloroplasto (Shaw *et al.* 2007, 2014) fueron amplificados mediante reacción en cadena de la polimerasa (PCR). [La Tabla S1](#) muestra la secuencia de los cebadores para cada región. Los componentes para una reacción de 25 µL fueron: 1 µL de ADN (~100 ng/ µL), 2.5 µL Buffer 10x, 0.5 µL dNTP [10 mM], 0.5 µL BSA [2 %], 0.25 µL de cada cebador [10 mM], 1.5 µL de MgCl₂ [10 mM], 0.25 µL Invitrogen *Taq* DNA polimerasa recombinante [5 U/µL] y 18.25 µL de agua libre de nucleasas.

Los parámetros de amplificación para el espaciador *rpL32-trnL* y *3'trnV-ndhC* fueron: 1) 80 °C por 5:00 min para una desnaturalización inicial, 2) 30 ciclos de desnaturalización a 95 °C por 1 min, primer alineamiento a 50 °C, seguida de una rampa de 0.3 °C hasta 65 °C por 1 min y la extensión a 65 °C por 4 min, 3) una extensión final a 65 °C por 5 min. Las condiciones de los ciclos de PCR para el espaciador *ndhF-rpL32* fueron: 1) 80 °C por 5 min para una desnaturalización inicial, 2) 30 ciclos de desnaturalización a 95 °C por 1 min, un alineamiento a 45 °C por 1 min, una extensión de 65 °C por 4 min, 3) una extensión final a 65 °C por 5 min. Los productos PCR fueron verificados en

geles de agarosa al 1 % antes de purificarse. Los volúmenes utilizados para la purificación de las muestras fueron: 5 µL producto de PCR y 1 µL ExoSAP-IT™ (PCR Product Clean-up Reagent). Un ciclo de purificación fue ejecutado con las siguientes condiciones en el termociclador: 37 °C por 15 min y 80 °C por 15 min. Los productos purificados fueron preservados a 4 °C. El volumen final para la reacción de secuenciación fue de 4.5 µL. La mezcla contuvo 0.5 µL BigDye™ Terminator v. 3.1 (Ready Reaction Mix), 1 µL BigDye Terminator v. 1.1 5x Sequencing Buffer, 1 µL de cebador (F/R) [10 mM], 1 µL de producto PCR purificado, 1 µL de agua libre de nucleasas. Por último, los productos de la reacción de secuenciación fueron purificados con Illustra MicroSpin G-50 Columns.

Tabla 1. Localidades, poblaciones muestreadas e índices de diversidad genética de *Tigridia durangensis*. PB) Provincia biogeográfica; FVT) Faja Volcánica Transmexicana; SMOc) Sierra Madre Occidental; N) número de muestras; S) número de sitios polimórficos; h) número de haplotipos por población; Hd) diversidad haplotípica; π) diversidad nucleotídica; H) haplotipos totales y su frecuencia.

Población		Localidad	Latitud	Longitud	PB	N	S	h	Hd	π	H
Michoacán											
1	M235	Los Azufres	19.8085	-100.668	FVT	8	0	1	0	0	H1(8)
2	M304	Los Azufres	19.7951	-100.638	FVT	4	0	1	0	0	H1(4)
3	M308	Los Azufres	19.7865	-100.680	FVT	4	0	1	0	0	H1(4)
						16	0	1	0	0	H1(16)
Durango											
4	D617	Cruz de Piedra	23.8474	-105.289	SMOc	4	0	1	0	0	H2(4)
5	D620	Pueblo Nuevo	23.8124	-105.336	SMOc	5	0	1	0	0	H3(5)
6	D622	Hacienda Coyotes	23.6820	-105.431	SMOc	5	1	2	0.6	0.00028	H3(3), H4(2)
7	D623	El Mirador	23.6693	-105.463	SMOc	5	0	1	0	0	H3(5)
8	D624	El Salto	23.7261	-105.406	SMOc	8	2	3	0.67	0.00051	H3(1), H5(3), H6(4)
9	D626	Puerto de Buenos Aires	23.7072	-105.724	SMOc	6	2	2	0.33	0.00031	H5(5), H7(1)
10	D628	La Ciudad	23.7204	-105.676	SMOc	6	2	2	0.6	0.00056	H8(3), H9(3) H2(4), H3(14), H4(2), H5(8), H6(4), H7(1), H8(3), H9(3)
						39	6	8	0.81	0.00063	
Total						55	32	9	0.82	0.00554	H1-H9

Diversidad genética, estructura genética y estructura filogeográfica. La herramienta BLAST (Boratyn *et al.* 2013) del NCBI (blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi) corroboró la identidad de las secuencias. La edición y el ensamble fueron realizados con el programa Sequencher v. 4.8 (www.genecodes.com). El algoritmo MUSCLE (Edgar 2004), implementado en el programa PHYDE (Müller *et al.* 2020), realizó un alineamiento automático inicial, seguido de un alineamiento manual. Los *indels* contiguos (*ndhF*: 277-285, 323-328; *rpL32-trnL*: 836-840) y las reversiones (*rpL32-trnL*: 288-290, 351-360) fueron consideradas como cinco mutaciones. La matriz concatenada incluyó las secuencias *ndhF-rpL32* + *rpL32-trnL* + 3 *trnV-ndhC*. El fragmento *rpL32* de la región *ndhF-rpL32* fue excluido, debido a que la mayoría de las secuencias no tuvieron buena calidad.

El número de sitios polimórficos (S), el número de haplotipos totales (H), el número de haplotipos por población (h), la diversidad haplotípica (H_d) y la diversidad nucleotídica (π) fueron estimados con el programa de cómputo DnaSP v. 6 (Rozas *et al.* 2017). La diferenciación genética dentro y entre poblaciones, así como entre provincias biogeográficas fue estimada con un análisis de varianza molecular (AMOVA) en Arlequin v. 3.5 (Excoffier & Lischer 2010). Las diferencias genéticas entre poblaciones fueron evaluadas con dos criterios: 1) las poblaciones fueron consideradas un solo grupo (AMOVA no jerárquico) y 2) las poblaciones fueron separadas en FVT y SMOc (AMOVA jerárquico). Las distancias entre los haplotipos fueron estimadas con el criterio de diferencia de pares de base y 10,000 permutaciones. El programa SAMOVA (Dunpaloup *et al.* 2002) identificó grupos geográficamente homogéneos. El número más probable de grupos (K) fue estimado con las 10 poblaciones y la diferencia de pares de bases fue utilizada como distancia molecular. Permut CpSRR v. 2.0 (Pons & Petit 1996) calculó con 10,000 permutaciones el valor para los haplotipos no ordenados (h_s, h_T), los haplotipos ordenados (v_s, v_T) y los parámetros de diferenciación (G_{ST}, N_{ST}).

Relaciones genealógicas e hipótesis filogenéticas. POPART (Leigh & Bryant 2015) infirió las relaciones genealógicas de *Tigridia durangensis* con el método de parsimonia estadística. Las relaciones de parentesco de los haplotipos fueron inferidas con la matriz concatenada. *Tigridia estelae* López-Ferr. & Espejo, *T. flammea* (Lindl.) Ravenna y *Cobana guatemalensis* (Standl.) Ravenna fueron el grupo externo (Munguía-Lino 2016). jModelTest v. 2.1.10 estimó los modelos de evolución molecular. Los resultados del AICc (Akaike Information Criterion; Posada 2008) fueron utilizados para elegir el modelo evolutivo. Las hipótesis filogenéticas fueron evaluadas con Inferencia bayesiana (IB) y Máxima verosimilitud (MV). La herramienta MrBayes v. 3.2 (Ronquist *et al.* 2012) implementada en el portal CIPRES Science Gateway v. 3 (www.phylo.org) realizó los análisis de IB. La corrida fue configurada con 10×10^6 generaciones, cuatro cadenas de Markov y un muestreo cada 1,000 generaciones. El 25 % de los primeros árboles fue descartado. Los nodos con probabilidades posteriores (PP) ≥ 0.95 fueron considerados bien soportados. GARLI v. 0.96 (Zwickl 2006) realizó el análisis de MV con 10 búsquedas y 500 réplicas bootstrap. El soporte para los clados fue determinado con la regla de consenso de mayoría. El 50 % de los árboles fueron retenidos después del quemado. Los nodos con un porcentaje de bootstrap (PB) ≥ 85 % fueron considerados con buen soporte.

Demografía histórica. La demografía histórica fue evaluada con tres estrategias. Primero, los índices D (Tajima 1989) y F_s (Fu 1997) fueron estimados para identificar desviaciones en un tamaño de población constante bajo el modelo de mutación neutral. Arlequin v. 3.5 (Excoffier & Lischer 2010) estimó los índices con 10,000 permutaciones. Segundo, DnaSP v. 6 (Rozas *et al.* 2017) realizó un análisis de distribución de diferencias pareadas (ADDP) con un modelo de población en expansión. El ajuste de las distribuciones esperadas y observadas fue evaluado con la suma de distancias cuadradas (SSD) y el índice de irregularidad de Harpending (r ; Harpending 1994). Arlequin v. 3.5 (Excoffier & Lischer 2010) estimó los parámetros de expansión demográfica con 10,000 réplicas bootstrap. Tercero, BEAST v. 1.10.4 (Suchard *et al.* 2018) ejecutó el análisis de graficas de líneas de cielo bayesianas, para inferir cambios en el tamaño efectivo de la población (N_e) a través del tiempo. El análisis fue realizado con modelos de sustitución independientes para cada región, un reloj molecular relajado no correlacionado y un modelo coalescente.

No existe una tasa de sustitución de nucleótidos de cloroplasto para *Tigridia*. Sin embargo, Wolfe *et al.* (1987) estimaron estos valores en maíz y trigo (1.1×10^{-9} y 1.6×10^{-9} sustituciones/nucleótido/año), mismos que fueron empleados para estimar el N_e . Los análisis fueron configurados con 30×10^6 y 20×10^6 generaciones, respectivamente para cada tasa de sustitución y un muestreo cada 1,000 generaciones. TRACER v. 1.5 corroboró el tamaño efectivo de la muestra ($ESS > 200$) y reconstruyó el gráfico de líneas de cielo bayesianas. Todas las pruebas fueron realizadas a nivel de especie y grupos de poblaciones (FVT y SMOc).

Paleodistribución. Modelos de nicho ecológico (MNE) fueron construidos para estimar el efecto de las oscilaciones climáticas del Cuaternario sobre el área de distribución de *Tigridia durangensis*. Los MNE fueron construidos con las coordenadas geográficas de 52 registros (Tabla S2). Las 19 variables bioclimáticas de WorldClim-Global

Climate Data (Fick & Hijmans 2017) fueron obtenidas a una resolución de 2.5 arco-minutos. El análisis de componentes principales (ACP) identificó las variables correlacionadas (Cruz-Cárdenas *et al.* 2014, Flores-Tolentino *et al.* 2019). Después y para reducir el sesgo por colinearidad, las dos variables con el valor de contribución más alto para cada componente fueron elegidas (Cruz-Cárdenas *et al.* 2014, Flores-Tolentino *et al.* 2019). Seis variables fueron seleccionadas para construir los modelos (Tabla S3). MaxEnt v. 3.2 (Phillips *et al.* 2006) construyó los MNE de *T. durangensis* con 10 réplicas y un modelo de validación cruzada. El área bajo la curva (AUC) > 0.9 fue utilizada para evaluar los modelos. El modelo con el AUC más alto fue elegido. ArcMap v. 10.0 (Esri 2010) reclasificó los valores de idoneidad del modelo con base en el parámetro *Maximum training sensitivity plus specificity*.

El MNE fue proyectado a tres escenarios climáticos pasados, para identificar cambios en su distribución histórica. Estos fueron, Holoceno Medio (HM ~ 6 Ka), Último Máximo Glacial (UMG ~ 22 Ka) y Último Interglacial (UI ~ 120-140 Ka). Los modelos de circulación global empleados fueron HadCM3, MIROC-ESM y CCSM4 para el HM y el UMG. Mientras que, para el UI se utilizó MIROC-ESM (www.worldclim.com/paleo-climate1, www.paleoclim.org). La resolución de cada modelo fue 2.5 arco-minutos. Todas las variables fueron cortadas con el polígono de México en ArcMap v. 10.0 (Esri 2010). Por último, calculamos, en km², el área de distribución estimada para la SMOc, la FVT y la suma de ambas en cada escenario y para cada modelo.

Resultados

Diversidad genética, estructura genética y estructura filogeográfica. El muestreo genético final incluyó secuencias de 55 individuos agrupados en 10 poblaciones. La matriz concatenada de *ndhF* + *rpL32-trnL* + 3 *trnV-ndhC* tuvo una longitud de 2,155 pb (Tabla S1). Los sitios polimórficos (S) y haplotipos totales (H) identificados fueron 32 y nueve, respectivamente. La *Hd* de *Tigridia durangensis* fue 0.82, mientras que la π fue 0.00554 (Tabla 1). En las poblaciones de la SMOc, *Hd* = 0.81 y π = 0.00063. En contraste, las tres poblaciones de la FVT tuvieron un haplotipo (H1) y *Hd* y π fueron igual a cero. Las poblaciones de la SMOc tuvieron ocho haplotipos (H2-H9). H1 tuvo la frecuencia más alta (16 individuos, 29.1 % del total), seguido de los haplotipos H3 (14 individuos, 25.5 % del total) y H5 (8 individuos, 14.5 % del total). H2 y H6 fueron observados en cuatro individuos, que representaron el 7.3 % del total. A su vez, H8-H9 estuvieron presentes en tres individuos o 5.5 % del total. Por último, un individuo tuvo el haplotipo H7 (1.7 %).

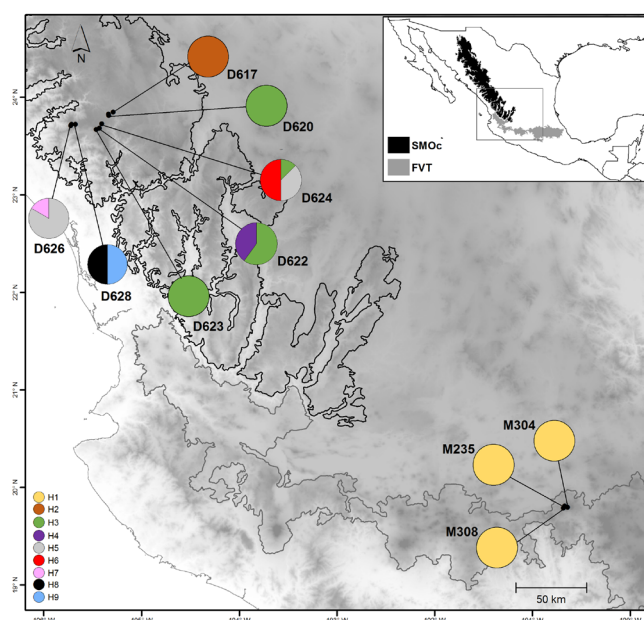
El AMOVA no jerárquico mostró valores significativos de estructura poblacional en *Tigridia durangensis* (Tabla 2). Las diferencias entre las poblaciones explicaron el 96.69 % de la variación genética. El 3.31 % de la variación fue explicada por las diferencias dentro de las poblaciones. Por su parte, el AMOVA jerárquico demostró que las diferencias entre los grupos fueron la principal fuente de variación ($F_{CT} = 0.959$, $p < 0.01$). La diferencia entre poblaciones dentro de los grupos ($F_{SC} = 0.602$, $p < 0.01$) explicó el 2.43 % de la variación. Los resultados de SAMOVA evidenciaron estructura genética y geográfica significativa para dos grupos de poblaciones ($K = 2$), con un valor $F_{CT} = 0.959$ ($p < 0.05$; Tabla 2).

El G_{ST} (0.746, se = 0.0986) señaló que *Tigridia durangensis* está subdividida y F_{ST} (0.966, $p < 0.01$) corroboró la estructura poblacional. La diversidad genética total ($h_T = 0.870$, se = 0.0639; $v_T = 0.889$, se = 0.2035) fue más alta que la diversidad promedio dentro de las poblaciones ($h_S = 0.221$, se = 0.0944; $v_S = 0.024$, se = 0.0106). Al final, los resultados de la prueba de permutación mostraron evidencia significativa de estructura filogeográfica en las poblaciones ($N_{ST} = 0.973$, se = 0.0162 > $G_{ST} = 0.746$, se = 0.0986, $p < 0.05$).

Relaciones genealógicas e hipótesis filogenéticas. La red de haplotipos mostró una relación entre nueve haplotipos distribuidos en la SMOc y la FVT (Figuras 2, 3A). H3 fue el más frecuente y estuvo relacionado con H2, H4-H9 por una mutación. Por el contrario, H1 tuvo una diferencia de 26 pasos mutacionales con H3. La topología generada por IB fue más robusta y se muestra en la figura 3B. Los haplotipos de *Tigridia durangensis* fueron agrupados en dos ramas (PP = 0.96, PB = 50; Figura 3B). En otras palabras, hubo una divergencia entre el haplotipo H1 y el clado formado por los haplotipos H2-H9.

Tabla 2. Resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA) y del análisis espacial de varianza molecular (SAMOVA). A) Resultados de las pruebas de AMOVA; B) resultados de las pruebas de SAMOVA, $K = 2$ grupos; df) grados de libertad.

Fuente de variación	df	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación	Índice de fijación
A) AMOVA					
1. Sin grupos definidos					
Entre poblaciones	9	312.440	6.32015 Va	96.69	$F_{ST} = 0.966^{**}$
Dentro de las poblaciones	45	9.742	0.21648 Vb	3.31	
Total	54	322.182	6.53663		
2. Dos grupos (FVT y SMOc)					
Entre grupos	1	296.541	12.97316 Va	95.97	$F_{CT} = 0.959^{**}$
Entre poblaciones dentro de los grupos	8	15.899	0.32811 Vb	2.43	$F_{SC} = 0.602^{**}$
Dentro de las poblaciones	45	9.742	0.21648 Vc	1.60	$F_{ST} = 0.983^{**}$
Total	54	322.182	13.51775		
B) SAMOVA $K = 2$					
Entre grupos	1	296.541	12.97316 Va	95.97	$F_{CT} = 0.959^{*}$
Entre poblaciones dentro de los grupos	8	15.899	0.32811 Vb	2.43	$F_{SC} = 0.602^{**}$
Dentro de las poblaciones	45	9.742	0.21648 Vc	1.60	$F_{ST} = 0.983^{**}$
Total	54	322.182	13.51775		

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.**Figura 2.** Distribución geográfica de las poblaciones y de los haplotipos de *Tigridia durangensis*. SMOc) Sierra Madre Occidental; FVT) Faja Volcánica Transmexicana. El número junto al gráfico circular corresponde a la población señalada en la [tabla 1](#).

Demografía histórica. A nivel de especie, los índices D y F_s mostraron valores positivos, pero no significativos (Tabla 3). En contraste, D y F_s fueron negativos y no significativos para las poblaciones de la SMOc. Mientras que los valores D y F_s fueron nulos en la FVT (Tabla 3). Para *Tigridia durangensis*, el ADDP mostró una distribución observada bimodal (Figura 4A) y unimodal para las poblaciones de la SMOc (Figura 4B). A nivel de especie, el valor de SSD fue significativo, pero r no fue significativo (Tabla 3). Por otro lado, a nivel de grupos de poblaciones, estos fueron significativos para la SMOc (Tabla 3). Los gráficos de líneas de cielo bayesianas de *T. durangensis* con tasas de sustitución 1.1×10^{-9} y 1.6×10^{-9} sustituciones/nucleótido/año tuvieron tendencias similares y mostraron un periodo de estabilidad ~ 2.5 - 0.5 Ma, seguido de un cuello de botella ~ 0.1 Ma (Figura 5A, B). A nivel de grupos de poblaciones, el N_e en la SMOc fue estable en ~ 0.08 Ma (Figura 5C, D). Por el contrario, el ADDP y el N_e en la FVT mostraron valores nulos.

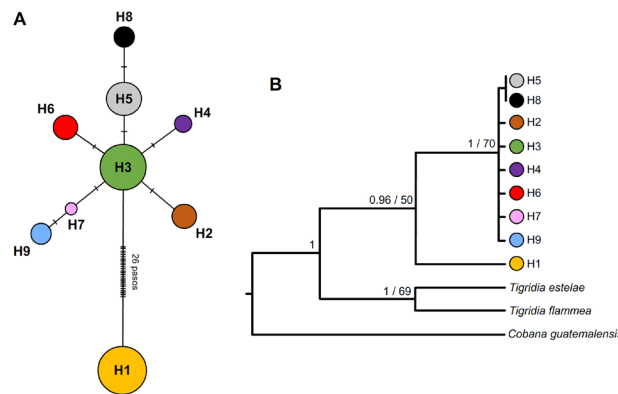


Figura 3. Red y cladograma de haplotipos de *Tigridia durangensis* con base en las regiones *ndhF* + *rpL32-trnL* + 3'*trnV-ndhC* de ADN de cloroplasto. A) Red de haplotipos, el tamaño de los círculos representa la frecuencia, las líneas entre los haplotipos señalan el número de mutaciones; B) cladograma basado en Inferencia bayesiana, los números sobre los nodos representan las probabilidades posteriores y los porcentajes de bootstrap, respectivamente. H1-H9) haplotipos.

Tabla 3. Resumen estadístico del análisis demográfico de *Tigridia durangensis*. FVT) Faja Volcánica Transmexicana; SMOc) Sierra Madre Occidental; N) número de individuos; S) número de sitios polimórficos; H) número de haplotipos; H_d) diversidad haplotípica; π) diversidad nucleotídica; D) D de Tajima; F_s) F_s de Fu; SSD) suma de distancias cuadradas; r) índice de irregularidad de Harpending.

Índice	FVT	SMOc	Especie
N	16	39	55
S	0	6	32
H	1	8	9
H_d	0	0.81	0.82
π	0	0.00063	0.00554
D	-	-0.13164 $p = 0.4875$	2.33106 $p = 0.9494$
F_s	-	-2.22895 $p = 0.1067$	10.88315 $p = 1$
SSD	-	0.00761 *** $p = 0.0000$	0.09075 * $p = 0.0194$
r	-	0.10015 *** $p = 0.0000$	0.06405 $p = 0.2448$

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Paleodistribución. El MNE fue estimado con 52 registros (Tabla S2). Con base en el ACP, los primeros tres componentes explicaron el 95 % de la variación. Las variables bioclimáticas BIO05, BIO06, BIO09, BIO11, BIO12 y BIO18 fueron utilizadas para construir el MNE (Tabla S3). El MNE mostró cambios en el área de distribución de *Tigridia durangensis*. Contracciones y expansiones del área predicha fueron observadas en los diferentes escenarios

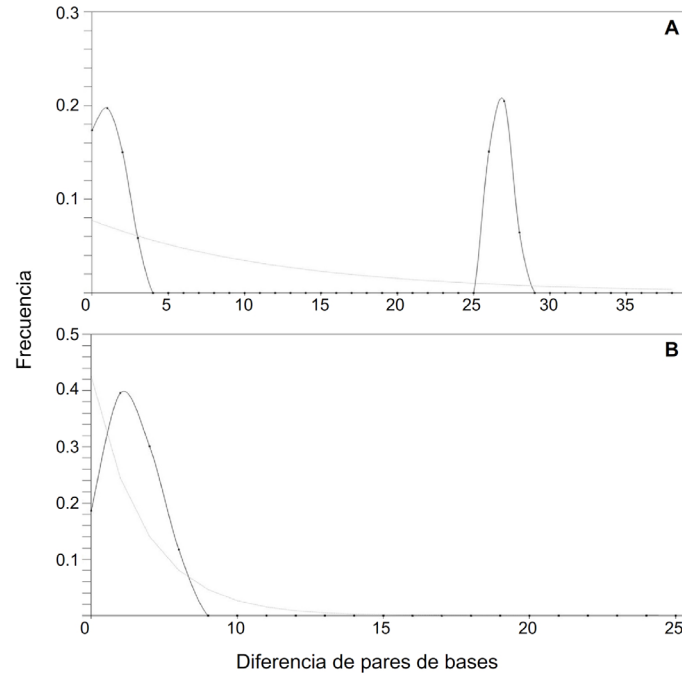


Figura 4. Gráfico de distribución de diferencias pareadas de *Tigridia durangensis*. A) Todas las poblaciones; B) poblaciones de la Sierra Madre Occidental. La línea gris representa el crecimiento poblacional esperado, la línea negra representa el crecimiento poblacional observado.

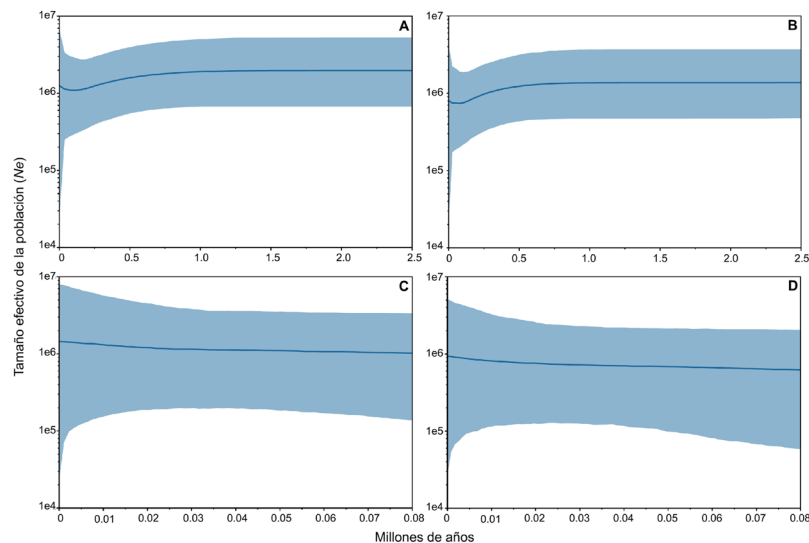


Figura 5. Gráficos de líneas de cielo bayesianas de *Tigridia durangensis*. A) Todas las poblaciones con tasa de sustitución 1.1×10^{-9} sustituciones/nucleótido/año; B) todas las poblaciones con tasa de sustitución 1.6×10^{-9} sustituciones/nucleótido/año; C) poblaciones de la Sierra Madre Occidental con tasa de sustitución 1.1×10^{-9} sustituciones/nucleótido/año; D) poblaciones de la Sierra Madre Occidental con tasa de sustitución 1.6×10^{-9} sustituciones/nucleótido/año. La línea azul en el centro representa el valor medio del tamaño efectivo de la población a través del tiempo, las áreas sombreadas representan el intervalo de confianza del 95 %.

climáticos (Figuras 6, 7; Tabla 4). El área de distribución estimada en el UI fue mayor que en los otros periodos (Figura 7B). Durante el UMG hubo una disminución del área estimada con respecto al UI (Figura 7B; Tabla 4). Mientras que, durante el HM ocurrió un incremento en el área estimada a lo largo de la FVT, así como en la parte sur de la SMOc (Figura 7B; Tabla 4). En el Presente, el área de distribución estimada fue menor que en cualquier otro escenario (Figura 7B; Tabla 4).

Tabla 4. Superficie estimada de *Tigridia durangensis* en los diferentes escenarios climáticos. FVT) Faja Volcánica Transmexicana; SMOc) Sierra Madre Occidental.

Escenario	FVT (km ²)	SMOc (km ²)	Suma (km ²)
Presente	8,184	23,569	31,753
Holoceno Medio	15,692	33,436	49,128
CCSM	22,970	37,260	60,230
HadCM3	19,130	54,421	73,550
MIROC-ESM	30,618	53,188	83,805
Último Máximo Glacial	8,527	23,816	32,343
CCSM4	19,026	35,025	54,051
HadCM3	18,568	31,814	50,382
MIROC-ESM	21,663	64,222	85,885
Último Interglacial	26,438	55,640	82,078

Discusión

En *Tigridia durangensis* el valor de π (0.00554) fue bajo. Las hipótesis filogenéticas generadas por Goldblatt *et al.* (2008) sugieren una radiación adaptativa del grupo hace 15 Ma. En otras palabras, el grupo experimentó una especiación rápida. La irregularidad topográfica y la variación climática en la ZTM facilitaron el proceso. En contraste, el valor de H_d (0.826) fue alto y puede explicarse por el aislamiento y ausencia de flujo génico entre las poblaciones de la SMOc y la FVT. En *T. durangensis*, los valores de π y H_d son comparables con los observados en *Iris dichotoma* Pall e *I. loczyi* Kanitz (Zhang *et al.* 2020, 2021). En general, la diversidad genética en *T. durangensis* fue baja.

Por otro lado, los resultados del AMOVA, bajo un modelo jerárquico y no jerárquico, evidenciaron diferenciación genética significativa entre las poblaciones de la FVT y SMOc (Tabla 2). Los resultados del AMOVA y del SAMOVA fueron congruentes e indicaron la presencia de dos grupos (Tabla 2). El AMOVA reflejó la correlación de la diversidad haplotípica a diferentes niveles de subdivisión jerárquica (Excoffier *et al.* 1992). Cuando una especie muestra estructura, la diversidad haplotípica y el número de sitios segregantes aumentará dentro de las poblaciones muestreadas (Slatkin 1987). La evidencia sugirió que las poblaciones de la FVT y SMOc son grupos genéticos distintos. Más aún, el valor de F_{ST} (0.966) mostró ausencia de flujo de genes entre ambas (Tabla 2). En *Tigridia durangensis*, las corrientes de agua dispersan las semillas. Considerando que la herencia del plastoma es maternal y *Tigridia* es alogama, se puede interpretar que no existe flujo de semillas entre las poblaciones de la FVT y la SMOc.

Los valores de G_{ST} (0.746) y F_{ST} (0.966) en *Tigridia durangensis* indicaron estructura poblacional (Tabla 2). Así mismo, la prueba de permutación [N_{ST} (0.973) > G_{ST} (0.746)] fue estadísticamente significativa. De acuerdo con Pons & Petit (1996), cuando $N_{ST} > G_{ST}$ existe estructura filogeográfica. Los resultados apoyan la hipótesis que la complejidad topográfica de la ZTM ha influido en la estructura genética y filogeográfica de las poblaciones de *T. durangensis*. En Iridaceae, Zhang *et al.* (2020) encontraron estructura poblacional y filogeográfica en *Iris dichotoma*. Los autores proponen que su diversidad y estructura genética fueron ocasionadas por la orogenia de las zonas de contacto entre

montañas. Un patrón similar, donde la formación de montañas ocasionó estructura genética entre poblaciones se presenta en *Pinus strobiformis* Engelm. (Moreno-Letelier & Piñero 2009), *Hunnemannia fumariifolia* (Sosa *et al.* 2009), *Nolina parviflora* (Ruiz-Sanchez & Specht 2013) y *Lycianthes moziniana* (Anguiano-Constante *et al.* 2021).

Los haplotipos en la red de *Tigridia durangensis* y el cladograma formaron dos grupos (Figura 3). El primero, distribuido en la SMOc incluyó a H2-H9 (Figuras 2, 3). H3 fue el más frecuente y por lo tanto el ancestral, y fue relacionado con el resto por una mutación. El segundo grupo incluyó a H1, localizado en la FVT (Figura 2). H1 conectó a H3 por 26 pasos mutacionales (Figura 3A). Esto es apoyado por el valor de F_{ST} (0.966), el cual refleja la ausencia de haplotipos compartidos entre los grupos. Asimismo, los múltiples pasos que separaron al haplotipo de la FVT de los de la SMOc sugieren que estas poblaciones fueron aisladas por un evento de separación histórico (Avice 2000). Al respecto, Ruiz-Sanchez & Specht (2013) mencionan que el surgimiento de la FVT separó a los linajes de *Nolina parviflora*.

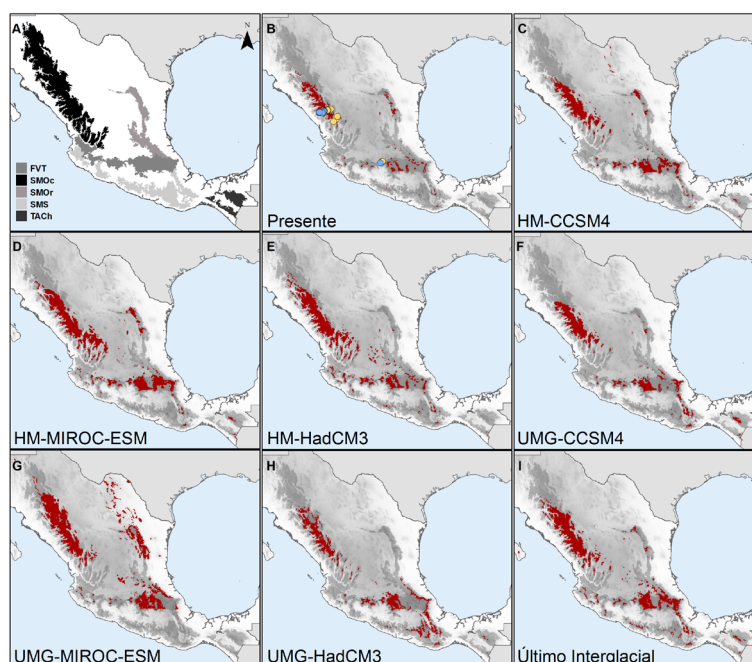


Figura 6. Modelos de nicho ecológico de *Tigridia durangensis*. A) Provincias biogeográficas de la Zona de Transición Mexicana, FVT-Faja Volcánica Transmexicana, SMOc-Sierra Madre Occidental, SMO-Sierra Madre Oriental, SMS-Sierra Madre del Sur, TACH-Tierras altas de Chiapas; B) área estimada para el presente; C-E) Holoceno Medio (~ 6 Ka); F-H) Último Máximo Glacial (~ 21 Ka); I) Último Interglacial (~ 120-140 Ka). Los puntos amarillos representan los sitios de registro, los puntos azules representan los sitios de colecta.

Los resultados de las pruebas de neutralidad en *Tigridia durangensis* fueron contrastantes a nivel de especie y sus poblaciones en la SMOc. A nivel de especie, los valores de D y F_s fueron positivos y sugieren un cuello de botella. Sin embargo, no fueron estadísticamente significativos y se infiere un N_e constante. Por otro lado, los mismos índices para las poblaciones de la SMOc tuvieron valores negativos, pero no significativos. Esto sugiere estabilidad del tamaño poblacional (Tabla 3). De forma similar, el índice SSD fue estadísticamente significativo en *T. durangensis* y SMOc. En consecuencia, no hubo crecimiento. Caso contrario, en la SMOc, el valor de r fue significativo y se puede interpretar como un crecimiento poblacional reciente. Por último, a nivel de especie los valores positivos y no significativos para r sugieren una estabilidad poblacional.

El ADDP generó un gráfico bimodal en *Tigridia durangensis* (Figura 4A). Esto refleja la estructura de la red de haplotipos. La primera curva indica dos diferencias pareadas entre los haplotipos del haplogrupo en la SMOc. En contraste, la segunda curva representa 26 diferencias entre los haplotipos de la SMOc y el haplotipo de la FVT. De

acuerdo con Avise (2000), el ADDP bimodal sugiere que las poblaciones de la SMOc y de la FVT fueron separadas por un evento histórico. Los resultados son similares a los observados por Hoffmann *et al.* (2003), Miller *et al.* (2006) y Horne *et al.* (2008), quienes sugieren que la separación de las poblaciones ocasionada por barreras geográficas conduce a la formación de linajes independientes. Por el contrario, el ADDP de las poblaciones de la SMOc generó una distribución unimodal a la izquierda, lo que indica expansión poblacional reciente (Figura 4B). En conclusión, los índices D , F_s y SSD sugieren equilibrio poblacional en *T. durangensis*.

Los gráficos de líneas de cielo bayesianas mostraron que el N_e de *Tigridia durangensis* fue estable durante la mayor parte del Pleistoceno y experimentó un cuello de botella en el pasado reciente (Figura 5A-B). En contraste, el N_e de las poblaciones de la SMOc fue estable (Figura 5C-D). Los resultados fueron congruentes con las pruebas de neutralidad a nivel de especie y con las poblaciones de la SMOc. Esto indica equilibrio poblacional.

En los MNE se encontró que dos variables están relacionadas con precipitación (BIO12 y BIO18), dos con temperaturas cálidas (BIO5 y BIO9) y dos con temperaturas frías (BIO6, BIO11). *Tigridia durangensis* es una geófito y se ha documentado que las plantas con este hábito tienen rangos térmicos amplios y son resistentes a precipitaciones bajas (Sosa & Loera 2017, Howard *et al.* 2020). *Tigridia durangensis* crece en sitios con temperaturas templadas y semifrías y precipitaciones que oscilan entre 600-1,200 mm. El periodo de lluvias favorece su crecimiento vegetativo, pero está adaptada a condiciones de sequía a lo largo del año ya que tiene bulbos que le permiten tolerar la época de estiaje.

El MNE mostró que *Tigridia durangensis* tiene una distribución disyunta en la ZTM (Figura 6B). Los resultados sugieren que la distribución disyunta de *T. durangensis* resultó de la formación de la FVT. La SMOc concentró la mayor diversidad genética, lo que representa un área de estabilidad medioambiental en los distintos escenarios climáticos (Figura 7). Las áreas geográficas con diversidad genética alta forman refugios y son caracterizados por la presencia de condiciones ecológicas estables durante las fluctuaciones climáticas (Gong *et al.* 2008).

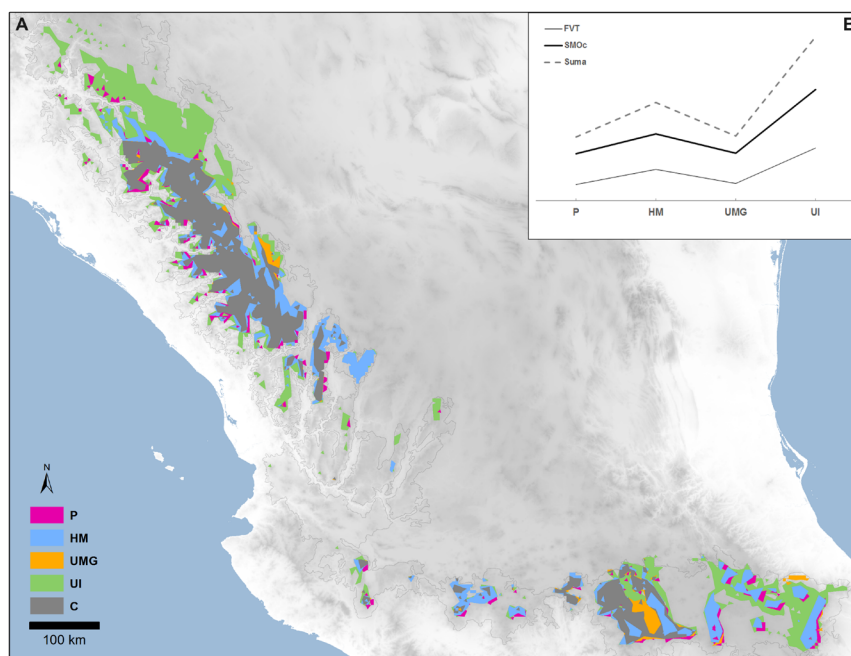


Figura 7. Área de distribución estimada de *Tigridia durangensis* en los diferentes escenarios climáticos. A) Área de congruencia entre modelos. B) Tendencias del área en los diferentes escenarios. P) Presente, HM) Holoceno Medio (~ 6 Ka), UMG) Último Máximo Glacial (~ 21 Ka), UI) Último Interglacial (~ 120-140 Ka), C) Área de congruencia en los cuatro escenarios.

Los distintos escenarios climáticos mostraron expansiones y contracciones (Figura 6, Tabla 4). *Tigridia durangensis* crece en llanos estacionalmente inundables dentro del bosque de coníferas. Este tipo de vegetación es favorecido por suelos ácidos de origen volcánico, está ampliamente distribuido en climas secos a subhúmedos con temperaturas

anuales que varían entre 6-28 °C (Lozano-García *et al.* 2019). En el centro de México, las variaciones de humedad y temperatura previas al UMG provocaron fluctuaciones en los bosques de *Pinus* L. De acuerdo con el registro palinológico, estos aumentaron su cobertura cuando las condiciones fueron frías y secas, la disminuyeron cuando fueron más húmedas (~ 21 Ka) y la aumentaron cuando el clima fue templado y seco (~ 19 Ka; Metcalfe *et al.* 2000). En el UMG las condiciones húmedas y frías provocaron fluctuaciones del área de distribución de *Alnus* Mill., *Quercus* L. y *Pinus* (Metcalfe *et al.* 2000). Durante el Holoceno, la temperatura aumentó y el Holoceno Temprano fue húmedo (Lozano-García *et al.* 2019). En contraste, el HM tuvo periodos de sequía que favorecieron el incremento del bosque de *Quercus*. Finalmente, los intervalos de sequía y la actividad humana y agrícola en el Holoceno Tardío (~ 3 Ka) han reducido el bosque de *Pinus*. Por otra parte, el norte de México tuvo condiciones frías y húmedas en el Pleistoceno Tardío y el Holoceno Temprano. Mientras que, el HM fue cálido y húmedo (Metcalfe *et al.* 2000). Las poblaciones de *T. durangensis* de la FVT crecen en la Cuenca del Lago de Cuitzeo. De acuerdo con Caballero *et al.* (2010), en esta zona hubo descenso de temperatura y condiciones de sequía durante el UMG, lo que provocó la disminución del área de distribución de *T. durangensis*.

Tigridia durangensis tiene una distribución disyunta en la ZTM, la cual fue constante en los escenarios climáticos pasados. El AMOVA, SAMOVA, la red de haplotipos, el cladograma y el ADDP indicaron que las poblaciones de la FVT y la SMOc son linajes distintos. Por lo anterior, se sugiere que los procesos orogénicos y el volcanismo de la FVT causaron el cuello botella y la interrupción del flujo genético entre los haplogrupos.

Material suplementario

El material suplementario de este artículo se puede consultar aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.3003>

Agradecimientos

El primer autor (CVU 1002142) agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada (747897). Arturo Castro-Castro, Marco Anguiano-Constante, Heriberto Ávila-González y Virginia Ramírez-Cruz ayudaron en el trabajo de campo. Jesús González-Gallegos contribuyó con fotografías de *Tigridia durangensis*. Agradecemos a Mollie Harker y Juan José Morrone Lupi por los comentarios para mejorar el manuscrito. Gracias a los curadores y personal de los herbarios consultados.

Literatura citada

- Anguiano-Constante MA, Zamora-Tavares P, Ruiz-Sanchez E, Dean E, Rodríguez A, Munguía-Lino G. 2021. Population differentiation and phylogeography in *Lycianthes moziniana* (Solanaceae: Capsiceae), a perennial herb endemic to the Mexican Transition Zone. *Biological Journal of the Linnean Society* **132**: 359-373. DOI: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa198>
- Avice JC. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Inglaterra, Londres: President and Fellows of Harvard College. ISBN: 0-674-66638-0
- Boratyn GM, Camacho C, Cooper PS, Coulouris G, Fong A, Ma N, Madden TL, Matten WT, McGinnis SD, Mrezhuk Y, Raytselis Y, Sayers EW, Tao T, Ye J, Zaretskaya I. 2013. BLAST: a more efficient report with usability improvements. *Nucleic Acids Research* **41**: W29-W33. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkt282>
- Caballero M, Lozano-García S, Vázquez-Selem L, Ortega B. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **62**: 359-377.
- Chauveau O, Eggers L, Souza-Chies TT, Nadot S. 2012. Oil-producing flowers within the Iridoideae (Iridaceae): evolutionary trends in the flowers of the New World genera. *Annals of Botany* **110**: 713-729. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcs134>
- Cruden RW. 1968. Three new species of *Tigridia* (Iridaceae) from Mexico. *Brittonia* **20**: 314-320. DOI: <https://doi.org/10.2307/2805688>

- Cruz-Cárdenas G, López-Mata L, Villaseñor JL, Ortiz E. 2014. Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 189-199. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.36723>
- Domínguez-Domínguez O, Vázquez-Domínguez E. 2009. Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. *Animal Biodiversity and Conservation* **32**: 59-70.
- Doyle JJ, Doyle JL. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* **19**: 11-15.
- Dunpaloup I, Schneider S, Excoffier L. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of population. *Molecular Ecology* **11**: 2571-2581. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01650.x>
- Edgar RC. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* **32**: 1792-1797. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Espejo-Serna A, López-Ferrari AR. 1996. Comentarios florístico-ecológicos sobre las iridáceas mexicanas. *Acta Botanica Mexicana* **34**: 25-47. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm34.1996.948>
- Espejo-Serna A, López-Ferrari AR. 1998. Iridaceae. *Flora de Veracruz* **105**: 1-58.
- Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Ceja J. 2010. Iridaceae. *Flora del bajo y de regiones adyacentes* **166**: 1-81.
- Esri [Environmental Systems Research Institute]. 2010. ArcGIS 10.0. Redlands, California.
- 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**: 5645-567. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* **131**: 479-491. DOI: <https://doi.org/10.1093/genetics/131.2.479>
- 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* **522-523**: 122-149. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2011.09.018>
- Ferrusquía-Villafranca I. 1993. Geología de México: una sinopsis. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa M, eds. *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. DF: Instituto de Biología, pp. 3-107. ISBN: 968-36-6588-8
- Fick SE, Hijmans RJ. 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **37**: 4302-4315. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Flores-Tolentino M, Ortiz E, Villaseñor JL. 2019. Ecological niche models as a tool for estimating the distribution of plant communities. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **90**: e902829. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2829>
- Fu XY. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* **147**: 915-925.
- Funk VA, Gostel M, Devine A, Kelloff CL, Wurdack K, Tuccinardi C, Radosavljevic A, Peters M, Coddington J. 2017. Guidelines for collection vouchers and tissues intended for genomic work (Smithsonian Institution): Botany Best Practices. *Biodiversity Data Journal* **5**: e11625. DOI: <https://doi.org/10.3897/BDJ.5.e11625>
- Goldblatt P. 2015. New and Validated Combinations in *Tigridia* (Iridaceae: Tigridieae). *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature* **24**: 14-15. DOI: <https://doi.org/10.3417/2014016>
- Goldblatt P, Manning JC. 2008. *The Iris Family: Natural History and Classification*. Oregon: Timber Press. ISBN: 978-088-1928-97-6
- Goldblatt P, Rodríguez A, Powell MP, Davies TJ, Manning JC, Van der Bank M, Savolainen V. 2008. Iridaceae 'out of Australasia'? Phylogeny, biogeography, and divergence time based on plastid DNA sequences. *Systematic Botany* **33**: 495-508. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364408785679806>
- Gómez-Tuena A, Orozco-Esquivel MT, Ferrari L. 2005. Petrogénesis ígnea de la Faja Volcánica Transmexicana. *Boletín de La Sociedad Geológica Mexicana* **57**: 227-283. DOI: <https://doi.org/10.18268/bsgm2005v57n3a2>
- Gong W, Chen C, Dobeš C, Fu C-X, Koch MA. 2008. Phylogeography of a living fossil: Pleistocene glaciations

- forced *Ginkgo biloba* L. (Ginkgoaceae) into two refuge areas in China with limited subsequent postglacial expansion. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **48**: 1094-1105. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.05.003>
- 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. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcx165>
- Halffter G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* **32**: 95-114. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.en.32.010187.000523>
- Halffter G, Morrone JJ. 2017. An analytical review of Halffter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa* **4226**: 1-46. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4226.1.1>
- Harpending HC. 1994. Signature of ancient populations growth in a low-resolutions mitochondrial DNA mismatch distribution. *Human Biology* **66**: 591-600.
- Hermogenes De Mendonça L, Ebach MC. 2020. A review of transition zones in biogeographical classification. *Biological Journal of the Linnean Society* **131**: 717-736. DOI: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa120>
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907-913. DOI: <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hoffmann FG, Owen JG, Baker RJ. 2003. mtDNA perspective of chromosomal diversification and hybridization in Peters' tent-making bat (*Uroderma bilobatum*: Phyllostomidae). *Molecular Ecology* **12**: 2981-2993. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2003.01959.x>
- Horne JB, van Herwerden L, Choat JH, Robertson DR. 2008. High population connectivity across the Indo-Pacific: Congruent lack of phylogeographic structure in three reef fish congeners. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**: 629-638. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.08.023>
- Howard CC, Landis JB, Beaulieu JM, Cellinese N. 2020. Geophytism in monocots leads to higher rates of diversification. *New Phytologist* **225**: 1023-1032. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16155>
- Jetz W, Rahbek C, Colwell RK. 2004. The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters* **7**: 1180-1191. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00678.x>
- Jin J, Yang J. 2020. BDeleaner: a workflow for cleaning taxonomic and geographic errors in occurrence data archived in biodiversity databases. *Global Ecology and Conservation* **21**: e00852. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00852>
- Leigh JW, Bryant D. 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* **6**: 1110-1116. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Loveless MD, Hamrick JL. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 65-95. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.000433>
- Lozano-García S, Caballero M, Ortega-Guerrero B, Sosa-Nájera S. 2019. Insights into the Holocene Environmental History of the Highlands of Central Mexico. In: Torrescano-Valle N, Islebe G, Roy P, eds. *The Holocene and Anthropocene Environmental History of Mexico, A Paleocological approach on Mesoamerica*. Switzerland: Springer Nature, pp. 97-114. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-31719-5_6
- 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 Belt. *Journal of Biogeography* **42**: 1586-1600. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12546>
- Metcalfe 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.
- Miller MP, Bellinger MR, Forsman ED, Haig SM. 2006. Effects of historical climate change, habitat connectivity, and vicariance on genetic structure and diversity across the range of the red tree vole (*Phenacomys longicaudus*) in the Pacific Northwestern United States. *Molecular Ecology* **15**: 145-159. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2005.02765.x>

- Molseed E. 1970. *The genus of Tigridia (Iridaceae) of Mexico and Central America*. Publications in botany 54. USA: University of California Publications in Botany.
- Moreno-Letelier A, Piñero D. 2009. Phylogeographic structure of *Pinus strobiformis* Engelm. across the Chihuahuan Desert filter-barrier. *Journal of Biogeography* **36**: 121-131. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02001.x>
- Morrone JJ. 2019. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **90**: e902980. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>
- Morrone JJ, Escalante T, Rodríguez-Tapia G. 2017. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa* **4277**: 277-279. DOI: <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8>
- Müller J, Müller K, Neinhuis C, Quandt D. 2020. PhyDE®-Phylogenetic Data Editor. <http://www.phyde.de/index.html> (accessed July 28, 2019).
- Munguía-Lino G. 2016. *Biogeografía cladística de la tribu Tigridieae (Iridaceae) en Norteamérica*. PhD Thesis. Universidad de Guadalajara.
- Munguía-Lino G, Vargas-Amado G, Vázquez-García LM, Rodríguez A. 2015. Riqueza y distribución geográfica de la tribu Tigridieae (Iridaceae) en Norteamérica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **86**: 80-98. DOI: <http://dx.doi.org/10.7550/rmb.44083>
- Munguía-Lino G, Vargas-Ponce O, Rodríguez A. 2017. Tigridieae (Iridaceae) in North America: floral diversity, flower preservation methods and keys for the identification of genera and species. *Botanical Sciences* **95**: 473-502. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.727>
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecological Modelling* **190**: 231-259. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pons P, Petit RJ. 1996. Measuring and testing genetic differentiation with ordered *versus* unordered alleles. *Genetics* **144**: 1237-1245. DOI: <https://doi.org/10.1093/genetics/144.3.1237>
- Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* **25**: 1253-1256. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msn083>
- Rahbek C, Borregaard MK, Colwell RK, Dalgaard B, Holt BG, Morueta-Holme N, Nogues-Bravo D, Whittaker RJ, Fjeldså J. 2019. Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* **365**: 1108-1113. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>
- Ravenna PF. 1977. Neotropical species threatened and endangered by human activity in the Iridaceae, Amaryllidaceae and allied bulbous families. In: Prance GT, Elias TS, eds. *Extinction is Forever*. New York: New York Botanical Garden, pp. 257-266.
- Rodríguez A. 1999. *Molecular and morphological systematics of the "Tiger-flower" group (tribe Tigridieae: Iridaceae), biogeography and evidence for the adaptive radiation of the subtribe Tigridiinae*. PhD Thesis. University of Wisconsin.
- Rodríguez A, Sytsma KJ. 2006. Phylogenetics of the "Tiger-flower" group (Tigridieae: Iridaceae): molecular and morphological evidence. *Aliso* **22**: 412-424. DOI: <https://doi.org/10.5642/aliso.20062201.33>
- Romero-Soler KJ, Ramírez-Morillo IM, Ruiz-Sanchez E, Hornung-Leoni CT, Carnevali G. 2021. Historical biogeography and comparative phylogeography of the Mexican genus *Bakerantha* (Bromeliaceae): insights into evolution and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society* boab084. DOI: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab084>
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Systematic Biology* **61**: 539-542. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio JC, Guirao-Rico S, Librado P, Ramos-Onsins SE, Sánchez-Gracia A. 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution* **34**: 3299-3302. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Ruiz-Sanchez 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. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12073>
- Schaal BA, Hayworth DA, Olsen KM, Rauscher JT, Smith WA. 1998. Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Molecular Ecology* **7**: 465-474. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00318.x>
- Shaw J, Lickey EB, Schilling EE, Small RL. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* **94**: 275-288. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.275>
- Shaw J, Shafer HL, Leonard OR, Kovach MJ, Schorr M, Morris AB. 2014. Chloroplast DNA sequence utility for the lowest phylogenetic and phylogeographic inferences in angiosperm: the tortoise and the hare IV. *American Journal of Botany* **101**: 1987-2004. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400398>
- Slatkin M. 1987. The average number of sites separating DNA sequences drawn from a subdivided population. *Theoretical Population Biology* **32**: 42-49. DOI: [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(87\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0040-5809(87)90038-4)
- Sosa V, Loera I. 2017. Influence of current climate, historical climate stability and topography on species richness and endemism in Mesoamerican geophyte plants. *Peer J* **5**: e3932. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.3932>
- Sosa V, Ruiz-Sanchez E, Rodriguez-Gomez 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. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01957.x>
- Suchard MA, Lemey P, Baele G, Ayres DL, Drummond AJ, Rambaut A. 2018. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution* **4**: vey016. DOI: <https://doi.org/10.1093/ve/vey016>
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* **123**: 585-595. DOI: <https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.585>
- Thiers B. 2019. Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed July 28, 2019).
- Ulloa C, Acevedo-Rodríguez P, Beck S, Belgrano MJ, Bernal R, Berry PE, Brako L, Celis M, Davidse G, Forzza RC, Gradstein SR, Hokche O, León B, León-Yáñez S, Magill RE, Neill DA, Nee M, Raven PH, Stimmel H, Strong MT, Villaseñor JL, Zarucchi JL, Zuloaga FO, Jørgensen PM. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* **358**: 1614-1617. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aao0398>
- Villaseñor JL. 2016. Check list of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **87**: 559-902. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Wolfe KH, Li WH, Sharp PM. 1987. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **84**: 9054-9058. DOI: <https://dx.doi.org/10.1073/pnas.84.24.9054>
- Zhang G, Wang Z, Wu H, Sun M. 2020. Chloroplast phylogeography of *Iris dichotoma* (Iridaceae), a widespread herbaceous species in East Asia. *Nordic Journal of Botany* **38**: e02888. DOI: <https://doi.org/10.1111/njb.02888>
- Zhang G, Han Y, Wang H, Wang Z, Xiao H, Sun M. 2021. Phylogeography of *Iris loczyi* (Iridaceae) in Qinghai-Tibet Plateau revealed by chloroplast DNA and microsatellite markers. *AoB PLANTS*. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab070>
- Zwickl DJ. 2006. *Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion*. PhD Thesis. University of Texas.

Editor de sección: Martha Martínez Gordillo

Contribución de los autores: JDLP realizó trabajo de campo, de laboratorio y escribió el manuscrito. AR realizó trabajo de campo, escribió y revisó el manuscrito. ERS asesoró en el análisis de datos y revisó el manuscrito. PZT apoyó en el trabajo de laboratorio y revisó el manuscrito. GML diseñó la investigación, realizó trabajo de campo, examinó ejemplares de herbario, escribió y revisó el manuscrito.