

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias de la Vida
con orientación en Biología Ambiental**

**Diversidad genética de *Yucca capensis* (Asparagaceae), planta
endémica de la Sierra de la Laguna**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestra en Ciencias

Presenta:

Patricia Astrid Luna Ortiz

Ensenada, Baja California, México
2018

Tesis defendida por

Patricia Astrid Luna Ortiz

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. María Clara Arteaga Uribe
Co-Directora de tesis

Dr. Rafael Bello Bedoy
Co-Director de tesis

Dr. Stephen Holmes Bullock Runquist

Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz

Dr. Jaime Gasca Pineda



Dra. Clara Elizabeth Galindo Sánchez
Coordinadora del Posgrado en Ciencias de la Vida

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Patricia Astrid Luna Ortiz © 2018

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis

Resumen de la tesis que presenta **Patricia Astrid Luna Ortiz** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental.

Diversidad genética de *Yucca capensis* (Asparagaceae), planta endémica de la Sierra de la Laguna

Resumen aprobado por:

Dra. María Clara Arteaga Uribe
Co-Directora de tesis

Dr. Rafael Bello Bedoy
Co-Director de tesis

Yucca capensis L. W. Lenz es una especie endémica del sur de la península de Baja California, restringida a la zona del cabo, donde se distribuye de manera discreta con pocos individuos en cada localidad. Esta especie presenta un mutualismo obligado con la polilla *Tegeticula baja* (Pellmyr y Balcázar-Lara, 2008), que proporciona la polinización y oviposita en los frutos, posteriormente las larvas emergen y consumen algunas de las semillas del fruto en desarrollo. Este trabajo tuvo por objetivo estimar la distribución de la diversidad genética de *Y. capensis*, y evaluó el efecto de factores ambientales y geográficos sobre el nivel de estructuración. Para esto, se amplificaron seis microsatélites nucleares en 224 individuos de 17 localidades a lo largo y ancho de la distribución de la especie. Se obtuvo una alta diversidad genética ($H_o=0.7355$) y un coeficiente significativo de endogamia positiva ($F_{is}=0.1153$). Se registró una desviación del Equilibrio de Hardy-Weinberg por déficit de heterocigotos. Con relación a la estructura, se estimó una baja diferenciación genética, la cual no fue significativa ($F_{st}=0.0219$), y no se encontró un efecto de la distancia geográfica ni ambiental sobre ésta. Los resultados de este estudio sugieren que la especie funciona como una población panmíctica con alta tasa de flujo génico. No obstante, *Y. capensis* se distribuye en una zona de crecimiento urbano acelerado que, aunado a otras alteraciones de su entorno, podría aumentar su vulnerabilidad.

Palabras clave: *Yucca capensis*, Asparagaceae, diversidad genética, estructura genética, Sierra de la Laguna.

Summary of the thesis presented by **Patricia Astrid Luna Ortiz** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Master in Life Sciences with orientation in Environmental Biology.

Genetic diversity of *Yucca capensis* (Asparagaceae), endemic plant of the Sierra de la Laguna

Summary approved by:

Dra. María Clara Arteaga Uribe
Co-Director

Dr. Rafael Bello Bedoy
Co-Director

Yucca capensis L. W. Lenz is an endemic species from the southern end of the peninsula of Baja California, restricted to the area of the cape region, where it is distributed discreetly in discrete localities with few individuals in each. This species has an obligate mutualism with the moth *Tegeticula baja* (Pellmyr and Balcázar-Lara, 2008). The moth pollinates the flowers and oviposits in the ovaries; the larvae consume some of the developing seeds. The objective of this research was to estimate the distribution of the genetic diversity of *Y. capensis*, and to evaluate the effect of environmental and geographic factors on the level of structuring. For this, six nuclear microsatellites were amplified in 224 individuals from 17 locations throughout the distribution of the species. A high genetic quality was obtained ($H_o=0.7355$) and a significant coefficient of positive inbreeding ($F_{is}=0.1153$). A deviation from Hardy-Weinberg equilibrium was observed due to a deficit of heterozygous. Regarding the structure, genetic differentiation throughout the species range was estimated to be low and not significant ($F_{st} = 0.0219$), and there is no effect of geographical or environmental distance on structure. The results suggest that the species functions as a panmictic population with a high rate of gene flow. However, *Y. capensis* is distributed in an area of accelerated urban growth that, together with other alterations in its environment, could increase its vulnerability.

Key words: *Yucca capensis*, Asparagaceae, genetic diversity, genetic structure, Sierra de la Laguna.

Dedicatoria

A mi familia por siempre impulsarme a caminar a pasos firmes y constantes.

A mi padre por ser siempre barco y ancla en todos mis viajes.

A mi madre por ser mi faro, guía y aliento.

A Karla por ser mi eje y primer compañía.

A Lolbe por ser mi mejor regalo y motivo.

A Mamá Trini por ser nuestro angel de la guarda.

A Adrian Luna, abuelito a ti porque sin querer dibujaste el destino de esta familia.
Serás siempre parte de cada uno de nuestros pasos.

"Cuando el misterio es demasiado impresionante, es imposible desobedecer."
Antoine Saint Exupery

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico a través de la beca con número de registro 613443 que me permitió realizar mis estudios de maestría dentro del programa de posgrado.

Al Centro de Investigación Científica y de Estudios Superiores de Ensenada (CICESE) y al posgrado en Ciencias de la Vida por el apoyo económico proporcionado para mi asistencia al VI Congreso Mexicano de Ecología de la Sociedad Científica Mexicana de Ecología (SCME), así como la beca que se me facilitó para finalizar este escrito.

Al Departamento de Biología de la Conservación. Gracias a los doctores de la institución que formaron parte de mi formación académica y a aquellos que conocí fuera de las aulas. Ha sido una experiencia enriquecedora poder compartir este tiempo con personas tan brillantes. Al personal administrativo, principalmente a la Secretaria del Departamento, Doña Evita muchas gracias por su calidez, por su apoyo en los trámites y por siempre recibir a todos con una sonrisa y una actitud inigualable, gracias por siempre estar pendiente de todos.

Al Dr. Rafael Bello por su apoyo y calidez, gracias por las facilidades y la confianza, por su orientación y el tiempo dedicado para desarrollar esta tesis.

A la Dra. María Clara Arteaga, definitivamente todas las palabras de agradecimiento y aprecio no caben en un párrafo. Conocerla ha sido uno de los factores decisivos en mi formación personal y académica. Agradezco inmensamente todo el apoyo y la confianza que en mi ha depositado, haberme recibido en su equipo de investigación conociéndome sólo a la distancia y una vez aquí, por su tiempo, enseñanza y paciencia, porque el laboratorio puede ser impredecible a veces pero siempre confió en mi trabajo. Por enseñarme a hacer ciencia con exigencia y pasión. Gracias también por permitirme ejercer por primera vez en un proyecto científico como técnico de laboratorio, esa experiencia ha sido sumamente importante para mí y fue posible por usted. Pero más allá de la ciencia, agradezco todas las enseñanzas de vida que me ha transmitido, gracias por la motivación, la inspiración y el entusiasmo aún cuando para mí las noticias eran color gris. Fui muy afortunada de conocerla, gracias por siempre estar atenta de mí e incluso por estar siempre dispuesta a apoyarme en situaciones personales y familiares. Con todo el cariño que siempre le he expresado, me permito tomar este espacio para expresarle mi profundo respeto y admiración. Espero que en el futuro la colaboración pero más importante aún, nuestra amistad trascienda. Gracias a ambos por abrirme las puertas en este proyecto, de su casa y de su familia.

A mis sinodales por sus valiosos comentarios y discusión durante este proceso. Al Dr. Stephen Bullock y la Dra. Fabiola Lafarga por su asesoría en la elaboración de este documento. Al Dr. Jaime Gasca Pineda por tu tiempo, tu paciencia y sobretodo por tu invaluable enseñanza. Gracias por tener siempre la puerta abierta para resolver incluso la más pequeña de mis dudas, esta tesis tiene mucho de ti.

A la Dra. Paola Batta por las mañanas de café y pláticas interminables, por tu amistad y cariño. Al Dr. Naholi Alejandri por las largas caminatas, los conciertos y los atardeceres pero también por llevar esta amistad al ámbito académico, gracias por tu tiempo y orientación, por ser tan estricto en la revisión de este documento.

Al M. en C. Rodrigo Arce, amigo a ti por esas pláticas de discusión de nuestras tesis, de genética y de *“for dummies topics”*. Sé que seremos colaboradores algún día.

A Marco por esas largas noches de café y trabajo, por mostrarme Júpiter y enseñarme del multiverso, por Sam y Eriberto. Pero sobretodo, gracias por haber traído grandiosos colores a mi vida.

A mis amigas, Yoyi por las tardes de pizza y café, Conchis por las noches de vino y manguito, Roci por salvar mi vida en campo, por esa actitud siempre positiva y estar conmigo hombro a hombro en el lab y Ana por enseñarme a reír hasta las lágrimas.

A Nayeli Escudero que me lanzó al ruedo con mi primer electroforesis en pozos minúsculos, por tu amistad y cariño en la lejanía. A Leo de la Rosa por tu amistad y compañía en este proceso, por siempre resolver mis preguntas técnicas o intrascendentes. A Lita Castañeda por las pláticas, las risas y la compañía en las jornadas de trabajo.

En general, a mis compañeros en Biología Ambiental, a todos aquí por siempre tener una sonrisa y una actitud increíble, gracias por las pláticas en el pasillo y las reuniones de cumpleaños.

A mi familia por apoyarme siempre en cada decisión. Cada paso y cada meta alcanzada es tan mía como suya. Agradezco a la vida y al destino el hogar tan maravilloso que tenemos. Estamos aquí y vamos por más. Mamá y papá, gracias por las alas.

A Adrián Luna porque las acciones en nuestra vida tienen eco y mucho de este logro es consecuencia de lo usted influyó en nosotros.

A mis padrinos Noé y Miriam por ser siempre compañía y soporte, por ser mis segundos padres.

A mis padres ensenadenses Don Abel y Doña Angélica por abrirme las puertas de su corazón y de su casa.

A la serie de acontecimientos que me trajeron hasta aquí, no imagino otro presente.

Al Sol, la Luna, las estrellas, el mar, los atardeceres, los libros, la música, el café y el chocolate por iluminar mis horas.

Por último, a mi yo del pasado por creer en mí. Estamos aquí, esto es por ti y habrá más.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	iii
Resumen en inglés.....	iv
Dedicatoria.....	v
Agradecimientos.....	vi
Lista de figuras.....	x
Lista de tablas.....	xi
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Marco Teórico.....	1
1.1.1 Diversidad genética.....	1
1.1.2 Medidas de variación genética.....	2
1.1.3 Estructura y distancias genéticas.....	3
1.1.4 Genética de la Conservación.....	4
1.1.5 El género <i>Yucca</i>	5
1.1.6 La especie <i>Yucca capensis</i>	6
1.1.7 La Península de Baja California.....	7
1.2 Justificación.....	9
1.3 Antecedentes	9
1.3.1 Diversidad genética de Agavoidae.....	9
1.3.2 Ecología del polinizador.....	10
1.4 Hipótesis.....	11
1.5 Objetivos.....	12
1.4.1 Objetivo general	12
1.4.2 Objetivos específico.....	12
Capítulo 2. Metodología.....	13
2.1 Área de estudio y muestreo.....	13
2.2 Extracción de ADN genómico.....	14
2.3 Amplificación de marcadores moleculares.....	15
2.4 Análisis de diversidad genética.....	16
2.5 Análisis de estructura genética.....	16
Capítulo 3. Resultados.....	19
3.1 Análisis de diversidad genética.....	19
3.2 Análisis de estructura genética.....	20

Capítulo 4. Discusión.....	24
Capítulo 5. Conclusiones.....	28
5.1 Perspectivas.....	28
Literatura citada.....	30
Apéndice.....	36
A. Estimados de diversidad genética para la subfamilia Agavoide.....	36
B. Variables ambientales.....	37
C. Microsatélites.....	39

Lista de figuras

Figura		Página
1	Planta de <i>Yucca capensis</i> ubicada junto a un camino de terracería.....	7
2	Mapa de la región sur de la península de Baja California. Cada punto indica la ubicación de cada una de las 17 localidades de muestreo de <i>Y. capensis</i> a lo largo del rango geográfico de distribución. En verde oscuro, se observa la Sierra de la Laguna.....	13
3	División de las localidades en función de las vertientes de la Sierra de la Laguna.....	17
4	Posición de las localidades en las ecorregiones presentes en la zona de distribución de <i>Y. Capensis</i>	18
5	A) Gráfico de los primeros dos ejes de PCA de la varianza total. Cada localidad está indicada en diferentes colores. B) PCA de los primeros dos ejes de la varianza excluyendo los valores atípicos.....	21
6	Dendograma de las distancias genéticas de Nei estimadas entre las localidades de <i>Y. capensis</i>	21
7	Estructura genética inferida del STRUCTURE, considerando los 224 individuos. K=1, muestra la menor desviación estándar entre las 15 iteraciones.....	22
8	A) Relación entre las diferencias genéticas de las localidades y su distancia geográfica. B) Relación entre las diferencias genéticas de las localidades y las distancias ambientales de temperatura y precipitación.....	23

Lista de tablas

Tabla	Página
1 Ecorregión, coordenadas, elevación y tamaño de muestra para las 17 localidades de <i>Yucca capensis</i>	14
2 Microsatélites nucleares utilizados en <i>Yucca capensis</i>	15
3 Valores de diversidad genética estimados para los microsatélites utilizados. Na=Número de alelos por locus; Ho=Heterocigosis observada; He=Heterocigosis esperada; Ht=Heterocigosis esperada en la población total; Fis=Coeficiente de endogamia.....	19
4 Valores de diversidad genética estimados para las 17 localidades de <i>Y. capensis</i> a los largo de su distribución. Loc=Localidad; N=Número de individuos; Na=Número de alelos; Ar=Riqueza alélica; He=Heterocigosis esperada; Ho=Heterocigosis observada; Fis=Coeficiente de endogamia; HW=Valores de p con desviaciones en Hardy-Weinberg (*) según la corrección de Bonferroni ($p < 0.0083$).....	20
5 AMOVA entre localidades de las vertientes oriental y occidental que descarta que la Sierra de la Laguna es una barrera al flujo génico para <i>Y. capensis</i>	22
6 AMOVA entre ecorregiones (matorral costero y bosque de la Sierra de la Laguna) que descarta que los tipos de vegetación determinan la estructura genética en <i>Y. capensis</i>	23
7 Estimados de diversidad genética para la subfamilia Agavoide.....	36
8 Variables ambientales.....	37
9 Microsatélites.....	39

Capítulo 1. Introducción

Gran parte de la amplia diversidad biológica de México está constituida por especies que sólo habitan un área restringida, conocidas como especies endémicas (Rzedowski, 1993; García-Mendoza, 1995; Frankham et al., 2002). En el territorio mexicano, la península de Baja California ha sido particularmente reconocida como un *hotspot* de diversidad dada su amplia riqueza de especies y su número de endemismos, donde de sus más de 6 mil especies el 30% son endémicas (Rieman y Ezcurra, 2005; Rebman y Roberts, 2012). Esta diversidad se atribuye tanto a la heterogeneidad del paisaje como la historia geológica que ha influido en la especiación de los organismos (Kier et al., 2009; Dolby et al., 2015).

Un componente importante en los ecosistemas de esta península son las especies perennes de vida larga que, debido a sus tasas de crecimiento lento y relativamente bajas tasas de reproducción, se encuentran susceptibles a las alteraciones del hábitat (Bye, 1993). Por ejemplo, *Yucca capensis* es una especie de vida larga endémica de la región del cabo descrita recientemente (Lenz, 1998). Conocer la diversidad y estructura genética de esta especie es fundamental para predecir su susceptibilidad ante los cambios ambientales (cambios en el rango de temperatura, precipitación, alteración por eventos naturales) o a los impactos causados por la actividad humana (Segura-Trujillo et al., 2012).

1.1 Marco Teórico

1.1.1 Diversidad genética

La diversidad genética es la variedad de alelos y genotipos presentes en una especie. Se mide en las diferencias que existen en las secuencias de nucleótidos (segmento particular de una molécula de ADN) y a su vez pueden resultar en diferencias en el fenotipo. Dicha diversidad se moldea por las fuerzas evolutivas que aportan (mutación, flujo génico) o restan (selección natural, endogamia) variabilidad (Frankham et al., 2002).

En una población, las fuerzas evolutivas actúan sobre la variación genética y tienen un efecto en su distribución, estas son: la mutación, que se refiere al cambio en la secuencia de un nucleótido o en la organización del ADN (genotipo). La selección natural consecuencia de la reproducción diferencial de algunos fenotipos/genotipos sobre otros bajo condiciones ambientales diferentes que prevalecen en un

momento determinado (Futuyma, 1986; Li, 1997). La endogamia que ocasiona que dos alelos homólogos heredados a la progenie sean idénticos entre sí por descendencia de un alelo ancestral en común y puede suceder entre parientes (endogamia biparental) o de un organismo consigo mismo (endogamia uniparental) (Waser, 1993). Por último, la deriva génica que explica la pérdida de alelos de una generación a otra como consecuencia del azar (Futuyma, 1986). Como resultado del efecto de las distintas fuerzas evolutivas, los grupos de individuos pueden estar diferenciados unos de otros debido a distintas frecuencias alélicas y presencia de distintos haplotipos, lo que eventualmente puede ocasionar la estructuración genética (presencia de subpoblaciones) (Hedrick, 2011).

Un factor importante a considerar en cómo afectan las fuerzas evolutivas a una especie, es el tamaño efectivo poblacional, que se define como el número de individuos que contribuyen a la generación siguiente en términos demográficos y genéticos (Wright, 1969; Hedrick, 2011). En una población ideal, el tamaño efectivo es igual al tamaño censal. Dado esto, se espera que poblaciones grandes de especies exogámicas (con un sistema de reproducción entre individuos no emparentados genéticamente) tengan una gran diversidad genética. Mientras en poblaciones pequeñas, hay mayor probabilidad de endogamia y los alelos idénticos por descendencia tienen mayor probabilidad de combinarse, disminuyendo la variabilidad genética y probablemente la adecuación (McNeely et al., 1990; Frankham et al., 2002).

La diversidad genética es importante ya que refleja el potencial evolutivo de las especies, es decir, especies que con una alta diversidad genética tienen mayor probabilidad de adaptarse a los cambios ambientales en el hábitat donde se distribuyen, y de esta manera disminuyen su riesgo de extinción. Describir su diversidad puede ayudar, eventualmente a desarrollar estrategias que preserven las especies como entidades dinámicas capaces de desenvolverse en dicho ambiente (Moritz, 1994; Frankham et al., 2002; Piñero et al., 2008; Aguirre-Limón, 2014).

1.1.2 Medidas de variación genética

La diversidad genética se mide mediante el uso de marcadores moleculares (secuencias identificables de ADN) enfocados a distintos caracteres del genoma, incluyendo ADN nuclear, así como ADN mitocondrial y ADN de cloroplasto. Estas dos últimas permiten hacer diversas aproximaciones a la historia evolutiva de una especie de eventos ocurridos hace millones de años, debido a su herencia uniparental, en la que el genotipo es heredado de un solo progenitor a la siguiente generación, mientras que marcadores nucleares

como los microsatélites son ideales para conocer procesos que ocurrieron en los últimos cientos de años (Simpson, 1997; Frankham, 2010).

La composición genética se describe típicamente por medio de la heterocigosidades, frecuencias alélicas y número de alelos. La heterocigosis es la proporción de individuos que poseen diferentes alelos en un mismo locus. Esta medida considera el número de alelos y es calculada por población y para cada locus evaluado. La heterocigosis observada (H_o), es el número de heterocigotos de un locus dividido entre el total del número de individuos muestreados (Frankham et al., 2002; Hedrick, 2011), mientras que la heterocigosis esperada (H_e), indica la proporción teórica de individuos heterocigotos, suponiendo que la población no está siendo afectada por las fuerzas evolutivas. Las frecuencias alélicas se calculan contando el número de un alelo particular y se divide entre el número total de alelos para un locus particular (Frankham et al., 2002; Hedrick, 2011).

Por otro lado, el principio de Equilibrio de Hardy-Weinberg afirma que las frecuencias genotípicas después de una generación de apareamiento aleatorio pueden representarse mediante una función binomial de las frecuencias alélicas. Este principio establece que la composición genética de una población permanece en equilibrio mientras no actúe la selección natural ni ningún otro factor y no se produzca ninguna mutación, es decir, la herencia mendeliana por sí misma no conlleva un cambio evolutivo; una desviación del equilibrio significa que alguna fuerza evolutiva está actuando sobre la población (Frankham et al., 2002; Hedrick, 2011). Por último, la diversidad alélica es el número de alelos promedio en todos los loci evaluados en una población. Las estimaciones de diversidad alélica son altamente sensibles al tamaño de la muestra y solo deben compararse entre las muestras cuando los tamaños son similares o cuando se ajustan al mismo tamaño de muestra mediante repetidos muestreos o rarefacción (Leberg, 2002).

1.1.3 Estructura y distancias genéticas

La estructuración genética es la distribución de la variación genética dentro y entre poblaciones. Se mide por la diferenciación entre las poblaciones y es el resultado de la interacción entre el flujo génico (migración), tamaño efectivo (deriva génica) y selección natural (Cobián, 2007). Una especie se encuentra genéticamente estructurada cuando está constituida por poblaciones que presentan un flujo génico reducido o ausente. El grado de esta estructuración puede determinarse a través de diferentes métodos, tales como F_{st} , que es la medida de diferenciación genética que se estima a través de la correlación entre

los genes de una subpoblación respecto al total de la población (Wright, 1969). El análisis de varianza molecular, que tiene su fundamento en la prueba estadística de ANOVA, busca la similitud en las relaciones moleculares a través de análisis de distintos supuestos de ordenamiento de las frecuencias alélicas (Excoffier et al., 1992). Así como, el análisis de componentes principales, que explica la mayor fracción de la varianza a través de la reducción de las relaciones estadísticas de un conjunto de datos (Reich y Patterson, 2008) .

El análisis de distancia genética es uno de los métodos más utilizado para evaluar la divergencia genética entre poblaciones, permitiendo así interpretar la relación entre los grupos de individuos. Las medidas de distancia son generalmente análogas a la distancia geométrica, es decir, la distancia cero es equivalente a ninguna diferencia entre los grupos, haciendo relativamente sencilla su interpretación en términos matemáticos y gráficos (Hedrick, 2011). La medida de distancia genética más utilizada es la distancia genética estándar de Nei (1972). Esta medida considera los cambios en las frecuencias alélicas derivados de mutaciones como de efectos de deriva genética, así como la probabilidad de heterocigosis en función de la homocigosis y busca estimar el número de mutaciones que se han acumulado en secuencias de dos linajes a partir del tiempo que ha transcurrido desde la divergencia original (Piñero et al. 2008). Este método ha sido formulado a partir de los siguientes supuestos: tasa de mutación es constante e igual para todos los loci y, las poblaciones tienen tamaños efectivos iguales y constantes a través de las generaciones. Con este método es posible obtener una medida directa de la relación genética entre dos poblaciones y a dicha medida se le considera como distancia genética (Nei, 1972; Hedrick, 2011).

1.1.4 Genética de la Conservación

La genética de la conservación es la integración de la información recopilada a través de dos grandes disciplinas. La primera es la biología de la conservación, que se encarga del estudio de las causas que ocasionan la pérdida de la biodiversidad y de la búsqueda de estrategias para mitigar esta pérdida (Frankham et al., 2002). La segunda es la genética de poblaciones que busca cuantificar la variación neutral en el ADN, tanto dentro como entre especies, así como las diferencias adaptativas mediante el análisis de un gen o genes en una población o poblaciones (Hedrick, 2011). La genética de la conservación implementa el conocimiento biológico y genético enfocado a los esfuerzos en la conservación de las especies amenazadas y/o en peligro de extinción (Frankham et al., 2002).

1.1.5 El género *Yucca*

La familia Asparagaceae se distribuye en casi todo el mundo e incluye 120 géneros y 3101 especies de hierbas, arbustos y plantas arborescentes con inflorescencias desde solitarias a espigadas (WCSP, 2017). Está conformada por siete subfamilias: Aphyllanthoideae, Asparagoideae, Brodiaeoideae, Lomandroideae, Nolinoideae, Scilloideae y Agavoideae (APG, 2009; García-Mendoza, 2013; Gordillo, 2014).

Dentro de la subfamilia Agavoide se encuentra el género *Yucca*, que es un grupo de angiospermas que comprende alrededor de 50 especies de plantas suculentas (The Plant List, 2018; WCSP, 2017), distribuidas desde Centroamérica hasta el sur de Canadá (Singh, 2016). De este total de especies, 33 se encuentran distribuidas en México y 18 de ellas son endémicas (Villaseñor, 2016).

La yuca, como se conoce comúnmente a las plantas del género *Yucca*, presenta follaje suculento o no suculento, una roseta de hojas largas y rígidas en forma de espada y racimos terminales de flores cerosas blancas. Sus flores son grandes, carnosas y acampanadas, y la mayoría de las especies son policárpicas. Los hábitats donde se desarrollan las yucas van desde ambientes semiáridos hasta los trópicos secos (Phillips et al., 2015). Este género tiene una relación de mutualismo con polillas de los géneros *Parategeticula* y *Tegeticula* (Lepidoptera: Prodoxidae) que polinizan sus flores, con excepción de *Y. aloifolia* del sureste de EE. UU. que es polinizada por abejas (Pellmyr et al., 2008). El surgimiento de polillas adultas debe coincidir con la floración de la yuca para cumplir el rol en la reproducción mutua de ambas especies. Sin embargo, la sincronización de la emergencia de la polilla con la floración es con frecuencia deficiente y la producción de semilla y polilla en esos años es baja (Phillips et al., 2015).

Para realizar la polinización, la polilla colecta polen de una o varias plantas y se transporta a otra planta donde oviposita en un lóculo del ovario de la flor. Después, se mueve hacia el estilo y deposita una cantidad de polen en la superficie del estigma. La larva resultante de la oviposición, consume una fracción de las semillas dentro del fruto en desarrollo dejando varias semillas intactas, y posteriormente deja el lóculo emergiendo del fruto para pupar en la tierra, donde esperan hasta el siguiente periodo reproductivo de la yuca (Pellmyr, 2003). Esta interacción obligada es de importancia ya que tiene efectos en distintos rasgos tales como la estructura genética, el flujo de genes y la tasa de exogamia de las yucas.

1.1.6 La especie *Yucca capensis*

En la península de Baja California se distribuyen tres especies de yuca, *Yucca schidigera* y dos especies con una estrecha relación filogenética que son endémicas de esta región, *Yucca valida* y *Yucca capensis*, las dos últimas polinizadas por la misma especie de polilla, *Tegeticula baja* (Pellmyr et al., 2007). *Y. capensis* se distribuye en la zona correspondiente al cabo de la península de Baja California, en las laderas y valles en torno de la Sierra de la Laguna (León de la Luz et al., 2012). Esta especie perenne y policárpica, presenta un follaje succulento con una roseta de hojas largas y rígidas en forma de espada, con flores cerosas blancas, grandes y carnosas, de tallos leñosos, largos y delgados, solitarios que se vuelven coloniales con tallos no ramificados o ramificados de la base (Lenz, 1998).

Se desarrolla en el bosque tropical caducifolio, en elevaciones menores a 350 metros sobre el nivel del mar (msnm) y también se encuentra en el matorral espinoso y en el bosque de roble, a una elevación superior a los 1000 msnm (Lenz, 1998). Los individuos de esta planta miden hasta 2.5 m de altura y la longitud de las hojas pueden medir en promedio 50 cm, sin embargo está reportado que las hojas pueden a medir hasta 1 m de largo y 5 cm de ancho (Arteaga et al., 2015; Lenz, 1998).

Las poblaciones de *Y. capensis* fueron consideradas como agregaciones aisladas de *Yucca valida* Brandege, especie nativa de la región centro-sur de Baja California, con distribución irregular en la vertiente occidental de la península (Turner et al., 2005; Lenz, 1998). *Y. capensis* se encuentra distribuida de manera discreta, con menos de 15 integrantes por parche (Arteaga et al., 2015), aparentemente separadas entre sí por varios kilómetros. La región donde esta especie se distribuye está sujeta al cambio de la vegetación original por cualquier tipo de agricultura y por los asentamientos humanos (Vergés et al., 2009). No se tiene evidencia cuantitativa del impacto que tiene la expansión de la mancha urbana en la especie; sin embargo, se cuenta con registros visuales y evidencia fotográfica, tanto del daño ocasionado por tránsito de vehículos motorizados como del generado por actividades ganaderas (Segura-Trujillo et al., 2012) (Figura 1).



Figura 1. Planta de *Yucca capensis* ubicada junto a un camino de terracería.

1.1.7 La Península de Baja California

La península de Baja California se encuentra ubicada en el noreste de la República Mexicana y su territorio ocupa desde el paralelo 32º hasta el paralelo 23º y por debajo de la línea del Trópico de Cáncer (23°30'N) (León de la Luz et al., 2006). Su origen hace aproximadamente 5 millones de años, se atribuye a un evento tectónico que hasta este momento genera un eje de emersión que recorre en forma longitudinal el fondo del Golfo de California. Al ir emergiendo, las placas se deslizan en sentidos contrarios, lo que amplía el ancho del Golfo de California y separa la península del continente (Atwater, 1970; Gastil et al., 1983). Aunado a esto, evidencia biogeográfica obtenida de estudios genéticos apoya la hipótesis de que existió un canal marítimo durante el Mioceno (periodo que inició hace 25 Ma y finalizó hace 5 Ma aproximadamente) que separó a los Cabos del resto de la península. Estos eventos geológicos pudieron generar un aislamiento demográfico que promovió la especiación para un amplio grupo de organismos, así como el alto número de endemismos que en ella se observan hoy en día (Kier et al., 2009; Dolby et al., 2105).

La región del cabo alberga diferentes comunidades florísticas como la selva baja caducifolia, de los 240 hasta los 600 msnm; el bosque de transición entre los 800 y 1300 msnm; y el bosque de pino-encino a

partir de los 1300 msnm (García-Mendoza, 1995; González-Abraham, 2010), lo que permite que una gran diversidad de especies se distribuya en esta zona. El punto de mayor altitud se encuentra ubicado en la Sierra de la Laguna, una cadena montañosa con una altura máxima de 2090 msnm, situada entre los 23°28' de latitud Norte y los 109°53' de longitud Oeste (Ortega, 1998).

La región de la península de Baja California ha sido ampliamente estudiada con el objetivo de describir sus ecosistemas (Shreve, 1951; Miranda y Hernández, 1963; Wiggins, 1980; Garcillán et al., 2010). Uno de estos trabajos es el realizado por González-Abraham et al. (2010), que redefine las regionalizaciones biológicas como “ecorregiones”. En este trabajo los autores identifican zonas de transición entre un tipo de vegetación y otra. Describen cinco ecorregiones en la región del cabo: planicies de Magdalena, costa central del Golfo, matorral tropical, selvas bajas del Cabo y Sierra de la Laguna. La principal diferencia entre estas vegetaciones es la precipitación: mientras en las planicies de Magdalena las lluvias ocurren ocasionalmente en invierno, en la costa central del Golfo son virtualmente nulas en todo el año, en el matorral tropical la precipitación es menor a 200 mm y en la selva baja del Cabo va de 200 a 400 mm, y por último en la ecorregión de la Sierra de la Laguna, la precipitación promedio por año es de 700 mm (González-Abraham et al., 2010). Esto hace que entre ecorregiones se tengan diferentes características tanto de precipitación como de humedad del suelo y temperatura, que pueden representar ambientes potencialmente diferentes para las especies.

La actividad humana en esta zona está ocasionando cambios en los patrones de vegetación principalmente debido a la transformación del matorral xerófilo a vegetación para uso agropecuario, a otros tipos de vegetación y a áreas sin vegetación aparente, la expansión de la mancha urbana y la recuperación de la vegetación en zonas agrícolas y de pastizales abandonados a matorral xerófilo (Rosete, 2008). Aunado a esto, la actividad productiva más generalizada es la ganadería extensiva de ganado vacuno (Laguna-Vázquez, 2013). Los procesos de cambio de la vegetación y aumento de la ganadería conllevan impactos negativos en el ambiente, principalmente en lo referente al mantenimiento de bienes y servicios ambientales, y propicia que la integridad y continuidad de la vegetación natural sea impactada.

1.2 Justificación

Se requiere cuantificar el nivel y la distribución de la variación genética, así como el número de poblaciones que integran la especie *Y. capensis*, con el fin de conocer su diversidad genética. Se considera que la diversidad genética representa el potencial evolutivo para adaptarse a cambios ambientales y de paisaje que ocurren en la región donde esta especie se distribuye. De manera puntual, es importante identificar el papel que juega la Sierra de la Laguna y la variabilidad ambiental como barreras al flujo génico.

Es necesario conocer la distribución de la variación genética para evaluar la vulnerabilidad de esta especie, dada la presión antropogénica ejercida en la región del cabo donde está distribuida. Desde la descripción de *Y. capensis* como nueva especie, solo se ha realizado un estudio que describió la variabilidad del fenotipo vegetativo y de la floración de la especie (Arteaga et al., 2015). El presente estudio es el primero que aborda la genética de poblaciones en *Y. capensis*, y se espera que sea tomado en cuenta para crear propuestas de conservación y, en caso de ser necesario facilite definir un plan de manejo para mantener a la especie en el ecosistema.

1.3 Antecedentes

Los trabajos previos con las especies del género *Yucca* principalmente dirigen sus esfuerzos a la relación que tienen con su especie polinizadora, ya que se considera un modelo clásico de mutualismo obligado (Riley, 1880, 1881; Trelease, 1902; Baker, 1986, Keeley, 1984; Powell, 1992; Dodd, 1994; Marr, 2000; Pellmyr, 2003; Hembry et al., 2014; Hembry y Althoff, 2016). Aunque el comportamiento de la polilla afecta la composición genética de la especie a través del movimiento de polen, el enfoque ha sido en la polinización en sí y en el costo a la yuca de funcionar como hospedero en las primeras fases de desarrollo de la polilla (Pellmyr, 2003; 2008).

1.3.1 Diversidad genética de Agavoidae

Determinar la diversidad y estructura genética de las especies polinizadas por insectos es una tarea compleja debido a que el éxito reproductivo depende una de la otra (Falk y Holsinger, 1991; Massey et

al.,1998). En lo que respecta a estudios de genética de poblaciones y hasta la fecha de elaboración de esta tesis, no se tiene registro de estudios publicados sobre yucas de distribución en el país.

Se ha investigado *Yucca filamentosa*, una especie que se distribuye en el este de Estados Unidos: utilizando marcadores dominantes y con un muestreo representativo de tejido de hoja de 8 poblaciones distribuidas de Luisiana a Virginia, llegaron a la conclusión de que la especie mantiene una alta diversidad y una baja diferenciación genética a pesar de estar sufriendo fuertes impactos por cambio de uso de suelo (Massey y Hamrick, 1998; 1999). Posteriormente, se estudió *Y. brevifolia*, especie endémica del desierto Mojave en el suroeste de los Estados Unidos. Se utilizaron marcadores codominantes diseñados para la especie y otros para *Y. filamentosa* (Sklaney et al., 2009). Encontraron una alta diversidad genética (Flatz et al., 2011), una alta estructura y una desviación del Equilibrio de Hardy-Weinberg de manera global como consecuencia de déficit de heterocigotos (Yoder, 2013). Aunado a esto, se han realizado estudios de filogenia y flujo génico del género *Yucca* utilizando marcadores como AFLP (Pellmyr et al., 2007) y en conjunto, dicho marcador junto con ADN de cloroplasto (Smith et al., 2008). Los resultados indicaron que el mutualismo entre la polilla y la yuca no aceleró la diversificación, ya que la diversificación de la planta por si misma no es significativamente mayor que la de la polilla (Tabla 7).

Se han realizado numerosos estudios en otros miembros de Agavoidae (anteriormente Agavaceae) empleando marcadores dominantes y como resultado general se observa un alto grado de diversidad genética, tales como *Agave victoriae-reginae* (Martínez-Palacios, 1999), *Agave angustifolia* (Sánchez-Teyer, 2009; Vargas-Ponce et al., 2009), el complejo *Agave deserti* (Navarro-Quezada, 2003) y *Agave cupreata* (Aguirre-Dugua y Eguiarte, 2013). Se ha documentado que estas especies mantienen altos niveles de diversidad genética en poblaciones naturales incluso al encontrarse bajo presión antrópica por extracción para aprovechamiento industrial. En contraste con cultivos clonales donde la diversidad genética se ha reducido debido a la forma de propagar el cultivo (Demey, 2004; Gil-Vega, 2006) (Tabla 7).

1.3.2. Ecología del polinizador

Entender los factores involucrados en la interacción entre la yuca y la polilla es de importancia para determinar la influencia del polinizador en la magnitud y dirección en el flujo de genes (Starr et al., 2013). Los estudios basados específicamente en *Tegeticula baja*, han sido principalmente enfocados en su descripción morfológica (Pellmyr et al., 2008). Sin embargo, por trabajos realizados en otras especies, se

conocen características de dispersión y longevidad de este género de polillas. En un estudio con *Tegeticula maculata* se observó que las polillas viven de 2 a 10 días en un rango de temperatura que va entre los 15 y 25°C (Powell, 2013). Con relación a su desplazamiento, las observaciones del comportamiento de la polilla *Tegeticula yuccasella* habían llevado a predicciones de que éste era relativamente limitado, en un rango promedio de 50 metros (Marr et al., 2000). Posteriormente, con análisis de parentesco se determinó que el flujo de genes llegó a un intervalo de 6 hasta 293 m (media = 141 m, sd = 118 m) de distancia (Massey & Hamrick, 1999). Por lo cual, debido a su participación en el transporte de polen, tanto el tiempo de vida de las diferentes especies de polinizadores como la distancia en la que se trasladan, pueden ejercer un efecto en la estructura y diferenciación genética debido a su participación en el transporte de polen.

1.4 Hipótesis

La especie *Yucca capensis* presenta una baja variabilidad genética y una alta estructura genética, debido a su distribución discreta a lo largo del paisaje y restringida a la región del cabo en la península de Baja California. Factores físicos como la cadena montañosa de la Sierra de la Laguna y variables ambientales como temperatura y precipitación funcionan como moldeadoras de la estructura ya que limitan el flujo génico entre poblaciones.

1.5 Objetivos

1.5.1 Objetivo general

Evaluar la diversidad, diferenciación y estructura genética a lo largo de la distribución de *Yucca capensis*.

1.5.2 Objetivos específicos

- Caracterizar el nivel de variación genética de *Yucca capensis* mediante el uso de microsatélites nucleares.

- Determinar la diferenciación genética a lo largo del rango geográfico de distribución de *Y. capensis*.
- Evaluar la Sierra de la Laguna como barrera física al flujo génico entre las poblaciones de esta especie.
- Identificar la diferenciación de la variabilidad genética respecto a las características ambientales en la zona de distribución.

Capítulo 2. Metodología

2. 1 Área de estudio y muestreo

En este estudio se muestrearon 17 localidades (Tabla 1) a lo largo del rango geográfico de *Y. capensis*, entre los 109° y 110° de latitud Norte y, 23° y 24° de longitud Oeste. Dichas localidades están ubicadas en la vertiente oriental y occidental de la Sierra de la Laguna (Figura 2). Un polígono de las localidades, sin incluir la Sierra, abarca aproximadamente 24025.98 km².

El tamaño de muestra localidad varió entre 8 y 16 individuos, considerando colectar al menos 15 individuos (en promedio 13.7 por localidad), para obtener un total de 234 individuos muestreados (Tabla 1). En cada individuo se cortó un fragmento de hoja de aproximadamente 10 cm de la largo por 4 cm de ancho, el cual se preservó en sílica gel.

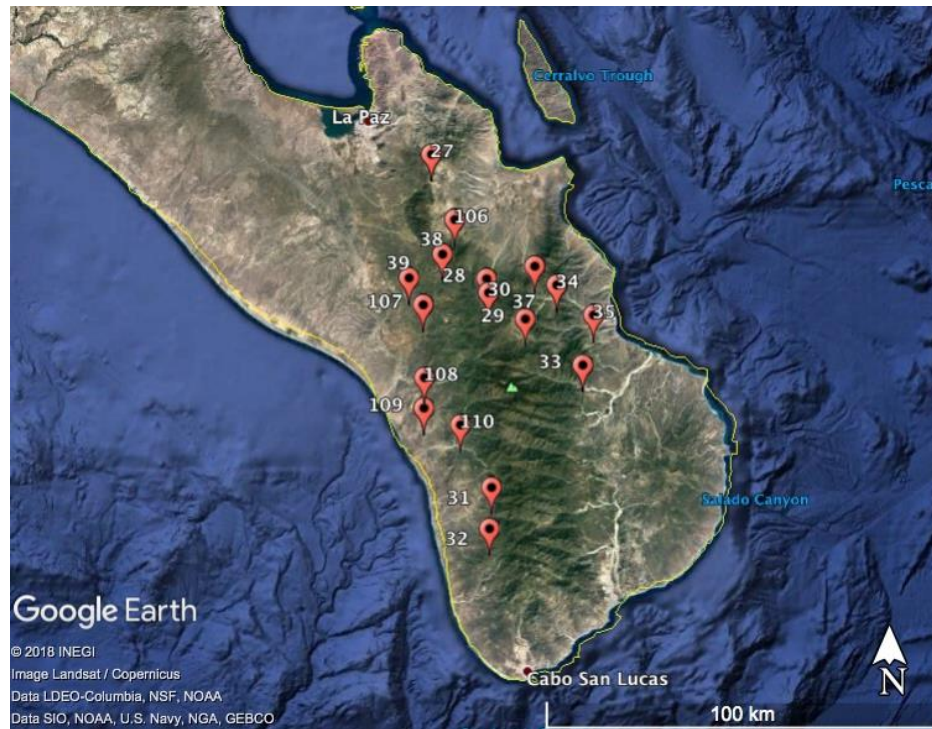


Figura 2. Mapa de la región sur de la península de Baja California. Cada punto indica la ubicación de cada una de las 17 localidades de muestreo de *Y. capensis* a lo largo del rango geográfico de distribución. En verde oscuro, se observa la Sierra de la Laguna.

Tabla 1. Ecorregión, coordenadas, elevación y tamaño de muestra para las 17 localidades de *Yucca capensis*.

Sitio	Ecorregión González-Abraham et al. (2010)	Latitud	Longitud	Elevación (msnm)	N
27	Selvas Bajas del Cabo	24.0	-110.1	577	12
28	Selvas Bajas del Cabo	23.7	-110.0	671	14
29	Bosques de la Sierra de la Laguna	23.6	-109.9	789	14
30	Selvas Bajas del Cabo	23.7	-110.0	675	10
31	Matorral tropical	23.2	-110.0	321	15
32	Selvas Bajas del Cabo	23.6	-110.0	551	15
33	Matorral tropical	23.5	-109.8	335	15
34	Selvas Bajas del Cabo	23.7	-109.8	506	15
35	Matorral tropical	23.6	-109.8	356	15
37	Selvas Bajas del Cabo	23.8	-109.9	540	10
38	Matorral tropical	23.8	-110.2	435	8
39	Planicies de Magdalena	23.7	-110.2	295	15
106	Selvas Bajas del Cabo	23.9	-110.1	557	15
107	Planicies de Magdalena	23.7	-110.2	341	15
108	Matorral tropical	23.5	-110.2	174	16
109	Matorral tropical	23.4	-110.2	140	15
110	Matorral tropical	23.4	-110.1	160	15

2.2 Extracción de ADN genómico

Se extrajo ADN de los 234 individuos colectados. Se pesó 0.1 g de tejido seco y se colocó en un tubo junto con una perla para su homogenización en el equipo FastPrep. Posteriormente, se realizó la extracción utilizando el protocolo y kit DNeasy Plant de QIAGEN (QIAGEN, 2006). La calidad de las extracciones se evaluó mediante la técnica de electroforesis en geles de agarosa al 1% teñidos con GelRed y observados con luz UV (BioRad, Mod. SF1708265).

2.3 Amplificación de marcadores moleculares

Se amplificaron siete microsatélites nucleares mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (Tabla 2). Estos marcadores fueron diseñados para otras especies del género (*Yucca brevifolia*, Flatz et al., 2011; *Yucca filamentosa*, Sklaney et al., 2009). La mezcla de reacción de PCR se realizó con un volumen total de 15 µL; contenía una concentración de 1.12 mM de MgCl₂, 0.24 mM de dNTPs, 0.6 mM de ambos primers y 0.2 U de GoTaq (PROMEGA, Mod. 9PIM300). Las condiciones de amplificación fueron 95°C durante 15 min, seguido de 30 ciclos: 94°C por 30 seg, 61°C por 90 seg, 72°C por 1 min, finalizando con 30 min de extensión final a 60°C, para los microsatélites Yucbre04, Yucbre06, Yucbre12, Yucbre22 y Msat-36. Mientras que para los marcadores Yucbre20 y Yucbre21 se utilizó el protocolo descrito por Flatz et al. (2011).

Tabla 2. Microsatélites nucleares utilizados en *Yucca capensis*.

Locus	Motivo repetitivo	Secuencia del cebador	Tamaño esperado	Temp. de ali.
Yucbre04	(CT) ₆ AT(CT) ₇ (GT) ₁₉	F: GCGCATTTTTGTTATTCTATGC R: TCAGCAGCAACCGACAATAG	130 - 181	60
Yucbre06	(AG) ₂₃	F: CCAAGGTCCTTCGCTTCTATG R: TCCATGCTCAAATCCTTCTG	204 - 260	60
Yucbre12	(TACA) ₇	F: AACTCCCGTGTTTTGGTGTG R: AACTCTACTGCCATGTATGTACGC	101 - 136	60
Yucbre20	(CT) ₁₆ ACCT(GT) ₂₂	F: AAAATCACATAAATTGCATGATGG R: TGCAAAAGTCAATCCCAAGG	189 - 261	59/53
Yucbre21	(TC) ₁₆	F: CACCCCAAGTCACTGTGC R: GGCTAATCTAGGGTTAAAAGAGG	085 - 131	59/53
Yucbre22	(TC) ₂₆	F: AGCATTTGTTGTGTGCATCC R: GAGAGTTGTTGGCTCGTTGC	121 - 217	60
Msat-36	(CT) ₉	F: TACCCGTTCTTGCGGATAGT R: GCTGAGTTCATCGTCGTCCT	149 - 181	60

Se confirmaron los productos de amplificación mediante electroforesis en geles de agarosa al 2%, corridos a 100 V durante 25 min, teñidos con GelRed. Posteriormente, los amplicones fueron enviados a secuenciar y, en seguida, la lectura de los electroferogramas se realizó con el programa PeakScanner (Biosystems,

2006). Previo a los análisis para obtener los estimados de diversidad, se utilizó el programa Micro-Checker 2.2.3 (Van Oosterhput et al., 2004) y GENEPOP v. 4. 6. (Rousset, 2008) para identificar el rango alélico de los marcadores, y corregir errores tipográficos en las lecturas de electroferogramas; en el caso particular de Micro-Checker, se usó para conocer el porcentaje de alelos no amplificados (alelos nulos).

2.4 Análisis de diversidad genética

Los valores estimados de diversidad genética se calcularon mediante el uso de distintos paquetes en el lenguaje R: ape (búsqueda de relaciones filogenéticas), adegenet (análisis de estimados de diversidad y distancia genética), pegas (análisis de Equilibrio de Hardy-Weinberg), hierfstat (análisis de los estadísticos F) y gplots (cálculo y trazo de gráficos) (R Development Core Team, 2008). Específicamente, se calcularon la heterocigosis observada, heterocigosis esperada, heterocigosis total, número de alelos, riqueza alélica, alelos privados y coeficiente de endogamia. Todo esto se hizo para toda la muestra y para cada localidad. La desviación del Equilibrio de Hardy-Weinberg fue evaluada con el software GENEPOP v. 4. 6. (Rousset, 2008), considerando la corrección secuencial de Bonferroni.

2.5 Análisis de estructura genética

Para estudiar la distribución de las frecuencias alélicas y determinar cuántas agrupaciones genéticas componen a la especie *Y. capensis*, se hicieron análisis de componentes principales considerando a todos los individuos de la muestra. Posteriormente, se calculó la distancia genética de Nei (Nei, 1987) para explorar las diferencias en las frecuencias alélicas entre localidades. Se realizó al análisis de la distancia genética de Nei, utilizando el argumento “dist.genpop” en el paquete adegenet del lenguaje de R.

La estructura genética (F_{st}) pareada y a nivel global se determinó utilizando el programa FreeNA que corrige el sesgo a causa de la presencia de alelos nulos (Chapuis y Estoup, 2006). Además, se evaluó cuantos componentes genéticos diferentes hay en esta especie a través del programa STRUCTURE v. 2. 3. 4 (Pritchard, Wen y Falush, 2009). Se llevó a cabo el análisis con K (número de clústers genéticos) comprendido entre 1 y 10, con 15 iteraciones por cada K. El análisis se realizó con un *burn-in* de 100000 iteraciones y una longitud de ejecución de 250000. Se utilizó STRUCTURE HARVESTER (Earl and VonHoldt, 2012) para evaluar el algoritmo natural (Ln) de la probabilidad a través del modelo $\ln [P(D)]$ para cada valor de K (Evanno et al., 2005) y determinar de esta manera el número de componentes genéticos basado en el que mostró mayor valor y menor desviación estándar.

La distribución de la variación genética se evaluó a través de las pruebas de análisis de varianza molecular (AMOVA) utilizando el programa Arlequin v. 3. 5. 2. 2 (Excoffier y Lischer, 2010). Para esto, se consideraron dos esquemas de agrupación:

1. La Sierra de la Laguna es una barrera física que está generando estructuración genética en esta especie. En este sentido, las localidades se agruparon dependiendo de su posición geográfica.

Se dividieron las localidades dependiendo de su posición geográfica: 1) Grupo Este, compuesto por las localidades: 27, 28, 29, 30, 33, 34, 35, 37, 38 y 106; y 2) Grupo Oeste, compuesto por las localidades: 31, 32, 39, 107, 108, 109, 110) (Figura 3).

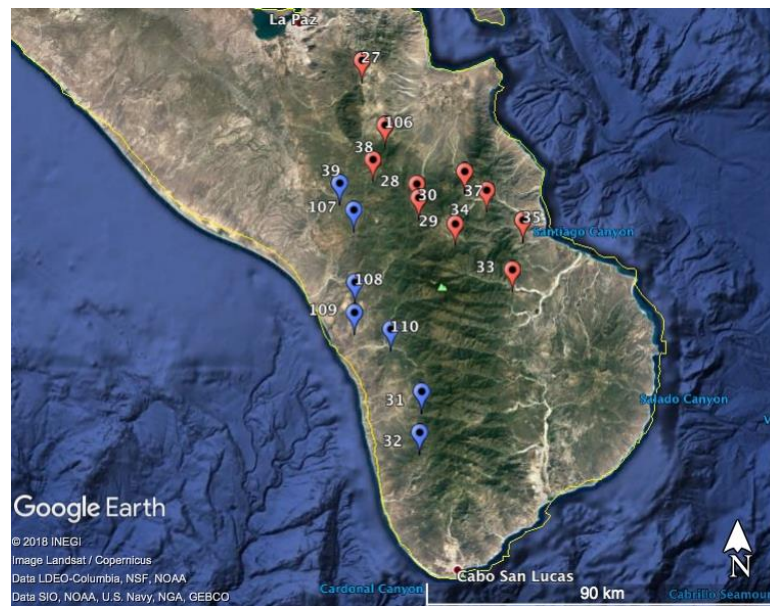


Figura 3. División de las localidades en función de las vertientes de la Sierra de la Laguna.

2. Las diferencias ambientales están generando estructuración genética. Por lo tanto, las localidades se agruparon dependiendo de su posición en las ecorregiones matorral tropical y bosques de la Sierra de la Laguna (González-Abraham, et al., 2010).

Para probar esta hipótesis se dividieron las localidades en dos grupos según la ecorregión donde se distribuyen: 1) matorral tropical, donde se ubican las localidades: 31, 33, 35, 38, 39, 107, 108, 109, 110; y 2) bosques de la Sierra de la Laguna, donde se encuentran las localidades: 27, 28, 29, 30, 32, 34, 37 y 106. Los sitios 33 y 39 se agruparon en la región de matorral tropical, mientras el sitio 29 en los bosques debido a la cercanía con dichas regiones (Figura 4).

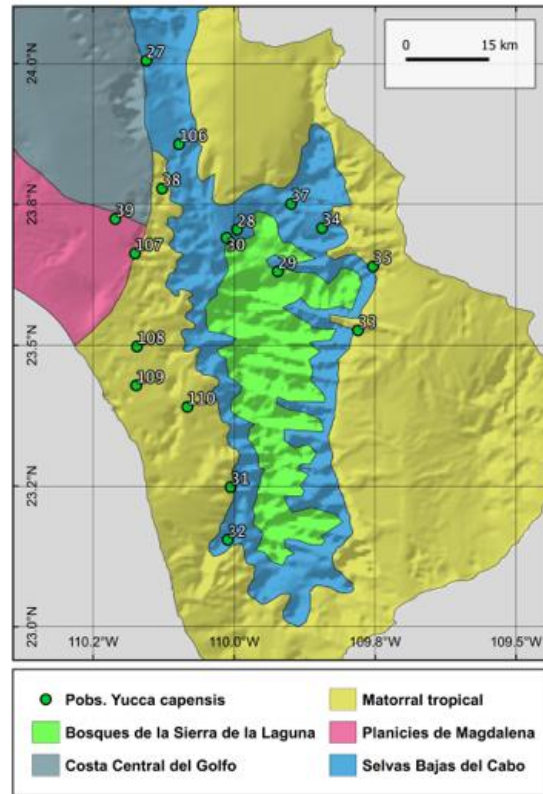


Figura 4. Posición de las localidades en las ecorregiones presentes en la zona de distribución de *Y. capensis*.

Para explorar el efecto de la geografía y la variabilidad ambiental sobre la diferenciación genética, se realizaron dos pruebas de Mantel, considerando en ambas las distancias genéticas de Nei. La primera exploró si existe una relación entre la diferenciación genética y la distancia geográfica, tomando las distancias lineares entre los puntos geográficos. Para la segunda prueba, se utilizaron las distancias genéticas y las distancias euclidianas entre 19 variables ambientales que recopilan datos de temperatura (en grados centígrados por cien) y precipitación (en milímetros por metro cuadrado) con una resolución espacial de 1km² (WorldClim, 2018) (Tabla 8).

Capítulo 3. Resultados

Se genotipificaron 234 individuos de las 17 localidades utilizando 7 microsatélites (Tabla 9). Sin embargo, se excluyó el microsatélite Yucbre20 (Tabla 2) debido a la amplificación de artefactos que no permitieron discernir entre los alelos y los picos por errores de amplificación. En general, los seis microsatélites restantes presentan una baja frecuencia de alelos nulos (0.0078 – 0.0948) y no se observa evidencia de *stuttering* (errores de tartamudeo en la amplificación).

3.1 Análisis de diversidad genética

Considerando 224 individuos, se obtuvieron 137 alelos a lo largo de la distribución de la especie, con una riqueza alélica de 16. La heterocigosis observada en toda la muestra (0.7335) fue estadísticamente diferente de la heterocigosis esperada (0.8291). La especie presentó una desviación del Equilibrio de Hardy-Weinberg por déficit de heterocigos ($p < 0.0083$). Además, se obtuvo un índice de endogamia (Fis) significativo de 0.1153 ($p < 0.05$).

De un total de 137 alelos, el microsatélite Msat-36 presentó 32 alelos (23.35%) mientras que el microsatélite Yucbre12 sólo tiene 13 alelos (9.48%). Todos los loci tuvieron una heterocigosis observada menor que la esperada, y presentaron un índice significativo de endogamia positivo (Tabla 3).

Tabla 3. Valores de diversidad genética estimados para los microsatélites utilizados. Na=Número de alelos por locus; Ho=Heterocigosis observada; He=Heterocigosis esperada; Ht=Heterocigosis esperada en la población total; Fis= Coeficiente de endogamia.

Loci	Na	Ho	He	Ht	Fis
Yucbre04	30	0.762	0.924	0.939	0.175
Yucbre06	32	0.903	0.920	0.935	0.018
Yucbre12	13	0.608	0.678	0.697	0.103
Yucbre20	26	0.752	0.847	0.872	0.112
Yucbre22	17	0.552	0.699	0.716	0.210
Msat-36	19	0.824	0.907	0.924	0.092
Promedio	22.8	0.7334	0.829	0.847	0.118
SD	6.962	0.111	0.095	0.094	0.056

Considerando a las localidades, el número de alelos varió de 34 a 77 alelos con una media de 56.3 (sd=8.26) y la riqueza alélica varió de 6.65 a 9.20 con una media de 7.56, (sd=0.70). En tanto que la heterocigosis observada estuvo en un rango de 0.643 a 0.843, la heterocigosis esperada fue de 0.884 a 0.738. Finalmente, el índice de endogamia varió de 0.010 a 0.271 (Tabla 4). Respecto al Equilibrio de Hardy-Weinberg, se observó que 11 de las 17 localidades presentan una desviación estadísticamente significativa por déficit de heterócigos.

Tabla 4. Valores de diversidad genética estimados para las 17 localidades de *Y. capensis* a los largo de su distribución. Loc=Localidad; N=Número de individuos; Na=Número de alelos; Ar=Riqueza alélica; He=Heterocigosis esperada; Ho=Heterocigosis observada; Fis=Coeficiente de endogamia; HW=Valores de p con desviaciones en Hardy – Weinberg (*) según la corrección de Bonferroni ($p < 0.0083$).

Loc	N	Na	Ar	Ho	He	Fis	HW
27	12	50	7.081	0.770	0.810	0.047	0.259*
28	12	52	7.309	0.843	0.834	0.016	0.550*
29	13	56	7.537	0.806	0.840	0.031	0.159*
30	10	57	8.488	0.650	0.884	0.271	0.004
31	15	52	6.650	0.733	0.773	0.043	0.336*
32	15	58	7.334	0.717	0.788	0.094	0.049*
33	15	62	7.793	0.752	0.855	0.119	0.612*
34	15	60	7.633	0.830	0.829	0.010	0.075*
35	15	63	7.808	0.789	0.820	0.035	0.041*
37	9	51	8.026	0.734	0.863	0.164	0.056*
38	8	34	5.667	0.708	0.738	0.027	0.799*
39	13	54	7.435	0.728	0.844	0.138	0.013*
106	14	55	7.426	0.643	0.824	0.221	0.006
107	14	60	8.082	0.690	0.861	0.208	0.002
108	15	57	7.502	0.711	0.815	0.147	0.007
109	15	77	9.204	0.687	0.879	0.223	0.001
110	14	60	7.778	0.678	0.834	0.2	0.002

3.2 Análisis de estructura genética

En el análisis de componentes principales (ACP), incluyendo a los 224 individuos, se observó un único agrupamiento. Los dos primeros ejes explican el 5.36%: 2.75 del eje 1 más 2.61 del eje 2, de la variación de las frecuencias alélicas. Posteriormente, se excluyeron los datos atípicos y el resultado fue consistente con sólo un agrupamiento (Figura 5).

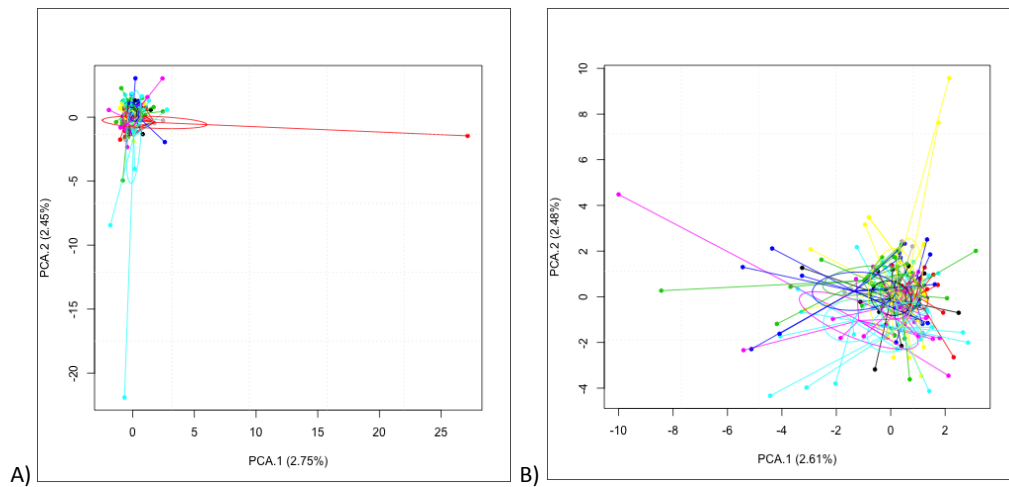


Figura 5. A) Gráfico de los primeros dos ejes de ACP de la varianza total. Cada localidad está indicada en diferentes colores. B) ACP de los primeros dos ejes de la varianza excluyendo los valores atípicos.

Las distancias genéticas de Nei promedian 0.308, siendo la mayor distancia la registrada entre la localidad 28 y la localidad 30 (distancia = 0.536), mientras la distancia menor fue entre la localidad 33 y la localidad 34 (distancia = 0.134). Se observó que no hay una concordancia entre la posición geográfica de las localidades respecto a su posición en el árbol de distancia (Figura 6).

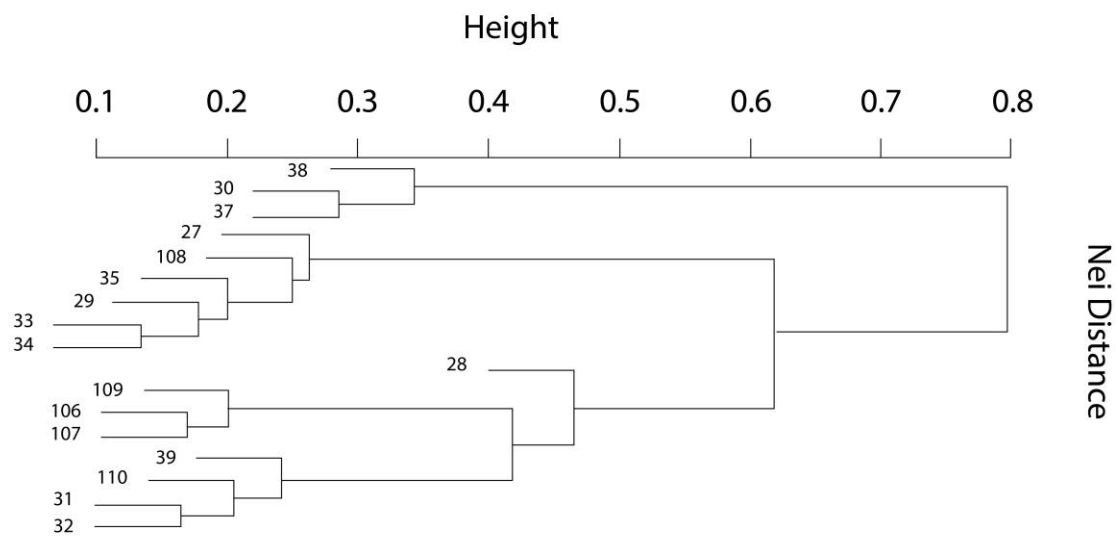


Figura 6. Dendrograma de las distancias genéticas de Nei estimadas entre las localidades de *Y. capensis*.

En el análisis de STRUCTURE se encontró un único componente genético (Figura 7). Aunado a esto, la diferenciación genética de la especie fue igualmente baja y no significativa ($F_{st}=0.0219$), y no se observa diferencia respecto a la F_{st} corregida por alelos nulos.

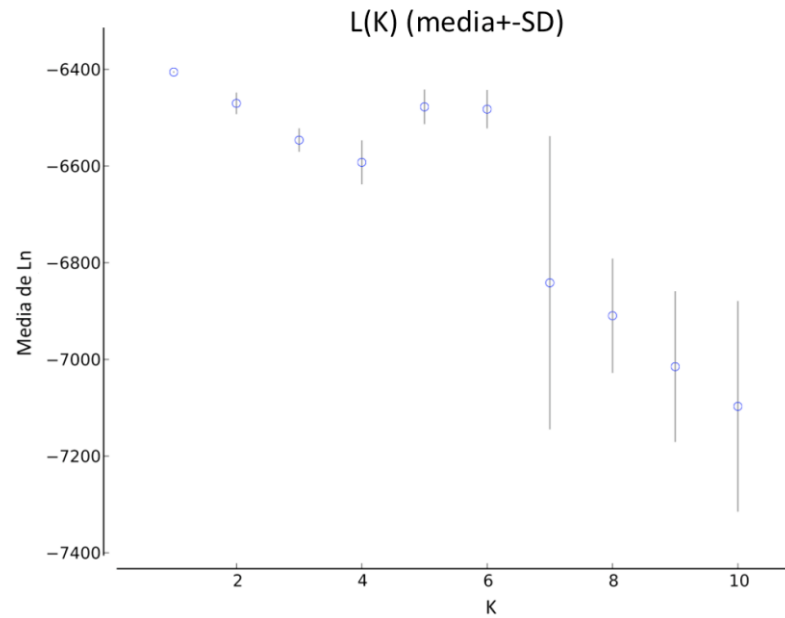


Figura 7. Estructura genética inferida del STRUCTURE, considerando los 224 individuos. K=1, muestra la menor desviación estándar entre las 15 iteraciones.

En los análisis de varianza molecular se evaluó la Sierra de la Laguna como una barrera física entre localidades ubicadas en ambas vertientes y el nivel de variación entre grupos fue bajo (0.29%), la mayor variación se encontró dentro de los individuos (85.6%) (Tabla 5).

Tabla 5. AMOVA entre localidades de las vertientes oriental y occidental que descarta que la Sierra de la Laguna es una barrera al flujo génico para *Y. capensis*.

Fuente de variación	d.f	Suma de cuadrados	Componentes de varianza	Porcentaje de variación
Entre grupos	2	10.075	0.00733	0.29
Entre poblaciones dentro de los grupos	14	56.651	0.04687	1.84
Entre individuos dentro de las poblaciones	207	581.908	0.31182	12.21
Dentro de los individuos	224	490.00	2.18750	85.67
Total	447	1138.634	2.55352	

Con relación a la hipótesis que las ecorregiones han afectado la diferenciación genética, se observó que la varianza entre grupos fue muy baja (0.18%), siendo mayor dentro de los individuos de las localidades (85.82%; Tabla 6).

Tabla 6. AMOVA entre ecorregiones (matorral costero y bosque de la Sierra de la Laguna) que descarta que los tipos de vegetación determinan la estructura genética en *Y. capensis*.

Fuente de variación	d.f	Suma de cuadrados	Componentes de varianza	Porcentaje de variación
Entre grupos	1	3.260	0.00448	0.18
Entre poblaciones dentro de los grupos	15	63.457	0.05402	2.12
Entre individuos dentro de las poblaciones	207	581.908	0.31182	12.23
Dentro de los individuos	224	490.00	2.18750	85.82
Total	447	1138.634	2.54887	

No se detectó un efecto de la distancia geográfica sobre la estructura genética ($r = 0.167$, $p=0.929$). De igual manera, la variación ambiental no influyó sobre la variación genética ($r = 0.076$, $p=0.609$) (Figura 8).

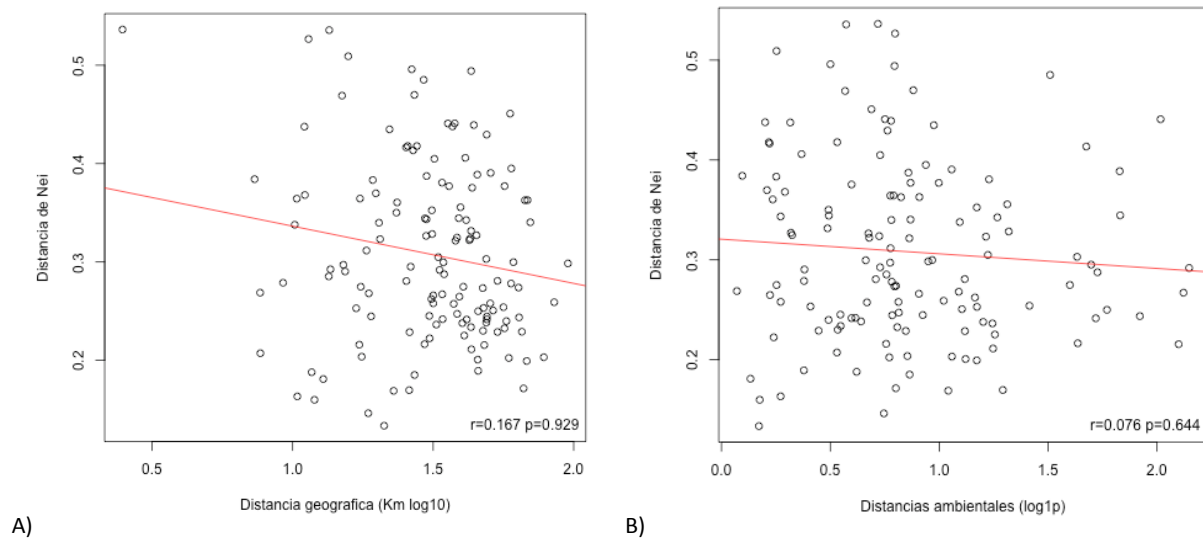


Figura 8. A) Relación entre las diferencias genéticas de las localidades y su distancia geográfica. B) Relación entre las diferencias genéticas de las localidades y las distancias ambientales de temperatura y precipitación.

Capítulo 4. Discusión

El estudio de los organismos que presentan distribución geográfica restringida es importante ya que, en general son más susceptibles a eventos estocásticos, en comparación con aquellas especies que presentan una distribución más amplia. Esta susceptibilidad ocasiona que los cambios en las frecuencias alélicas sean más drástico, así como que haya un mayor efecto de la endogamia y de la deriva génica (Karron et al., 1988). Por lo tanto, se requiere conocer la variabilidad genética de estas especies y conocer la situación actual de las poblaciones, para determinar su potencial evolutivo. Esta tesis es el primer estudio enfocado en *Yucca capensis*, especie endémica de la región del cabo de la Península de Baja California. Además, es uno de los primeros trabajos en México enfocados a la genética de poblaciones de especies del género *Yucca*.

En este trabajo se sugiere que las localidades aquí muestreadas son una fracción del total de las agrupaciones que integran la distribución de la especie. Es así, debido a que se considera que existen localidades de yuca en el área de la Reserva de la Sierra de Laguna que se espera coleccionar eventualmente.

En *Y. capensis*, la diversidad genética observada fue baja (137 alelos) en comparación con lo encontrado en *Y. schidigera* (224 alelos) donde utilizaron 7 microsatélites nucleares, de los cuales 6 fueron los mismos utilizados en este trabajo (de la Rosa, datos no publicados). Así mismo, se reportaron más alelos para la especie *Y. brevifolia* (258 alelos) donde se utilizaron 12 microsatélites, incluyendo los aquí usados (Flatz et al., 2011). Considerando que el tamaño de muestra y el número de marcadores afectan a los estimados de diversidad (Kalinowski, 2004), el esfuerzo de muestreo en este trabajo (224 individuos) fue similar al realizado en el estudio de la especie *Y. schidigera* (240 individuos) (de la Rosa, datos no publicados), y se considera una muestra grande comparada con la de cuatro poblaciones de *Y. brevifolia* (113 individuos) (Flatz et al., 2011). La menor diversidad encontrada en *Y. capensis* se asocia a que esta planta ocupa un área más restringida geográfica y ambientalmente en comparación con *Y. schidigera* que se distribuye desde el suroeste de Nevada y Arizona en Estados Unidos y se prolonga hasta el norte de la península de Baja California (Hochstätter, 2004).

La presencia de alelos nulos afecta la estimación de la diversidad genética debido a que la proporción de homocigos se altera por alelos no amplificados (Van Oosterhout et al., 2004). En este trabajo se observó que los microsatélites presentaron una baja proporción de alelos nulos en todos los loci (0.0078 – 0.0948). Sin embargo no siempre los mismos loci tuvieron alelos nulos en las diferentes localidades. Se sugiere que si la presencia de alelos nulos está en baja frecuencia, como se encontró aquí, es poco probable que cause

errores significativos en las estimaciones de diversidad (Dakin y Avise, 2004; Chapuis y Estoup, 2006; Selkoe y Toonen, 2006).

Se observa una alta heterocigosis esperada ($H_e=0.829$; $SD=0.036$) a lo largo de la distribución de la especie. Este dato es similar a lo encontrado en el estudio de la especie *Y. schidigera* ($H_e=0.792$) (de la Rosa, datos no publicados), donde se realizó un muestreo similar en número de individuos, sin embargo el valor de heterocigosis es más levemente más bajo que en *Y. capensis*. Esta diferencia puede deberse a que la variabilidad genética de *Y. schidigera* ha sido impactada desde hace varios cientos de años ya que esta planta ha sido explotada por la gente indígena y en la actualidad para usos agrícolas e industriales, mientras que la diversidad de *Y. capensis* recientemente está siendo afectada de forma primordial por el cambio de uso de suelo (Rosete, 2008).

En general, el alto nivel de variación genética reportado en las especies de este género se atribuye a su sistema de reproducción (Martínez-Palacios, 1999; Navarro-Quezada, 2003; Sánchez-Teyer, 2009; Vargas-Ponce, 2009). En este sentido, el desplazamiento de la polilla *Tegeticula baja* facilita una alta conectividad a través del transporte de polen a lo largo del paisaje. No obstante, es posible que si ha habido un efecto del cambio de uso de suelo sobre densidad de individuos de esta especie consecuencia de la transformación del matorral xerófilo a uso agropecuario y a otros tipos de vegetación, la expansión de la mancha urbana y la presencia de ganado, no haya pasado suficiente tiempo para detectar este efecto en la diversidad genética de la especie (Rosete, 2008; Laguna-Vázquez, 2013).

Se encontró que la especie está en desequilibrio de Hardy-Weinberg debido a un déficit de heterocigos. Resultados similares se obtuvieron previamente en *Y. schidigera* (de la Rosa, datos no publicados) y en *Y. brevifolia* (Flatz et al., 2011). Asumiendo que los alelos nulos no están causando este resultado, dicha desviación sugiere que tanto la deriva génica como la endogamia están actuando sobre la especie (Selkoe y Toonen, 2006).

El coeficiente de endogamia (F_{is}) de *Y. capensis* fue positivo ($F_{is}=0.1153$), y mayor que el valor obtenido en la especie *Y. brevifolia* (0.077) (Starr et al., 2013) pero menor al encontrado en *Y. schidigera* ($F_{is}=0.236$) (de la Rosa, datos no publicados). Sin embargo, la endogamia por localidades varió del 0.01 a 0.27, es decir, que algunas localidades pueden presentar panmixia mientras que otras presentan endogamia ligera a moderada (0.11 a 0.27). La endogamia resulta de los procesos de autopolinización y de autofertilización, que han sido registrados previamente en distintas especies como *Y. glauca* (Fuller, 1990), *Y. eleata* (James et al., 1993), *Y. filamentosa* (Hulth y Pellmyr, 1997; 2000; Marr, 2000). Aunado a esto, se ha reportado en estas especies la geitonogamia (polinización que se realiza entre flores diferentes de la misma planta)

donde muchas flores abren al mismo tiempo dentro de una misma inflorescencia, y la antera (estructura encargada de la producción de polen) y los estigmas (estructura que recibe el polen) son receptivos al mismo tiempo en la misma flor (Marr, 2000). Si hay baja o nula autoincompatibilidad, es probable que esta característica incremente los niveles de endogamia, tal como se detectó en este estudio. Sin embargo, es necesario desarrollar estudios de la biología reproductiva de esta especie para probar la compatibilidad y cuantificar el nivel de la autofertilización.

Se encontró una falta de estructura genética a lo largo del área de distribución de la especie. El análisis de componentes principales muestra un único agrupamiento, mientras que en el análisis STRUCTURE se detectó un solo componente genético, aunado a que el dendograma de distancias genéticas de Nei indica que hay una baja divergencia genética a lo largo de su distribución. Además se observa una baja de correlación entre el acomodo de las localidades en el gráfico respecto a la distribución espacial de éstas.

Se estimó una baja diferenciación genética ($F_{st}=0.0219$), en relación a lo reportado en *Y. schidigera* (0.067) (de la Rosa, datos no publicados), estudio que se realizó en un área geográfica más amplia. Igualmente, en el caso de *Y. filamentosa* que se extendió sobre un área de 817640 km² (Massey y Hamrick, 1998). En el caso particular de *Y. capensis*, la baja diferenciación corresponde al resultado que la especie está conformada por una única población panmíctica.

En referencia a los análisis de varianza molecular, no se encontró relación de la variabilidad respecto a los escenarios explorados. Primeramente, se encontró que la Sierra de la Laguna no es una barrera al flujo genético de la especie. Trabajos anteriores con especies de la misma subfamilia como en el caso del complejo de *Agave deserti*, en *A. subsimplex* y en *A. cerulata*, reportan que para ellas no hay efecto de una barrera natural (Golfo de California) no interrumpe o limita el flujo de genes (Navarro-Quezada, 2003).

Aunado a esto, no se encontró que las ecorregiones influyeran en la diferenciación genética de *Y. capensis*. El matorral tropical del Cabo comprende tierras bajas que van desde el nivel del mar hasta 500 m de altitud, así como una precipitación anual menor a 200 mm, de origen monzónico o por tormentas. Por su parte, el bosque de la Sierra de la Laguna, se encuentra en elevaciones superiores a los 1000 m, con una densa vegetación y una precipitación anual estimada de hasta 700 mm (González-Abraham, 2010). Se esperaba que estas diferencias ambientales generaran diferenciación genética, porque podrían limitar el flujo de genes. Sin embargo, no ocurrió y esto es apoyado por la ausencia de un aislamiento por ambiente.

La homogeneidad de la distribución de la variación genética puede deberse a que generalmente las yucas están compuestas por poblaciones grandes (García-Mendoza, 1995). Además, se ha observado en la especie *Y. filamentosa* tiende a abortar selectivamente flores y frutos endógamos, y Pellmyr y Huth (1994)

sugieren que existe una selección positiva de polillas que realizan vuelos largos entre plantas (Massey y Hamrick, 1999). En este trabajo, se sugiere que existe un mecanismo similar que promueve el transporte de polen a través de vuelos en largas distancias por la especie *Tegeticula baja*. El primer registro de observaciones conductuales de las polillas que polinizan al género *Yucca*, permitieron hacer la estimación de un desplazamiento limitado a 8 m. Sin embargo, la estimación indirecta utilizando marcadores moleculares en *Y. filamentosa*, indicó que hubo polinización efectiva a una distancia de hasta 300m (Pellmyr y Huth, 1994; Massey y Hamrick, 1999; Marr, 2000). Es importante señalar que es necesaria sólo una cantidad muy pequeña de flujo de genes (1 individuo por generación aproximadamente) para reducir el efecto de la deriva génica y por consecuencia de la diferenciación genética (Slatkin 1985, 1987; Young, 1996). Finalmente, durante el muestreo de este trabajo se observaron individuos aislados entre las localidades muestreadas que pudieran funcionar como puentes biológicos, sirviendo para mantener la conectividad genética a lo largo de la región del cabo.

Este flujo de genes se realiza también a través de la dispersión de semillas, que a pesar de tener una baja participación, su intervención no debe despreciarse. Lenz (2001) sugirió que en épocas pasadas los principales dispersores de semillas fueron la megafauna (camélidos, équidos, mastodontes, etc.), ya extinta. Actualmente, la dispersión pueda deberse a animales de menor rango de movimiento. Por ejemplo, para *Y. brevifolia* se registró que los roedores movieron las semillas entre 1.9 y 3.7 m, enterrándolas a aproximadamente 2.5 cm de profundidad. Hay otros posibles vectores como aves, venados, además de vacas y chivos, e incluso el viento cuya participación no ha sido estudiada (Waitman, 2012).

Los factores biológico-ambientales que explican la alta diversidad de la especie no son eventos actuales. La península de Baja California tiene una historia geológica de aislamiento demográfico que impulsó la gran diversidad de organismos y la elevada tasa de endemismos que posee actualmente (Riemann y Ezcurra, 2005; Rebman y Roberts, 2012). En el caso particular de la región del cabo, sucedieron dos eventos vicariantes evidenciados en la reconstrucción filogenética de diferentes taxas: el primero separó la península del resto del continente y el segundo aisló la región del cabo al dividir el istmo de La Paz mediante una brecha marítima, generando una isla que duró así tres eras geológicas (Mioceno, Plioceno y Pleistoceno; Dolby et al., 2105).

Capítulo 5. Conclusiones

Gran parte de la amplia diversidad biológica de México está constituida por especies que sólo habitan un área restringida, conocidas como especies endémicas (Rzedowski, 1993; García-Mendoza, 1995; Frankham et al., 2002). Organismos con este tipo de distribución, en general son más susceptibles a eventos estocásticos lo que ocasiona que los cambios en las frecuencias alélicas sean más drásticos, así como que haya un mayor efecto de la endogamia y de la deriva génica (Karron et al., 1988). Tal es el caso de *Yucca capensis*, una especie endémica descrita recientemente (Lenz, 1998). Esta planta es una especie perenne de vida larga, que debido a sus tasas de crecimiento lento y relativamente baja tasa de reproducción, se encuentra susceptible a las alteraciones del hábitat (Bye, 1993).

Este es uno de los primeros trabajos en México enfocados a la genética de poblaciones de especies del género *Yucca* y propiamente, es el primer estudio enfocado en *Yucca capensis*, especie endémica de la región del cabo de la Península de Baja California.

En este trabajo se encontró que la variabilidad genética de la especie *Yucca capensis* es alta, así como lo observado en otras especies del mismo género. La especie se encuentra en desequilibrio de Hardy-Weinberg debido a un déficit de heterócigos. Sin embargo, se descarta que este sea debido a un sesgo por alelos nulos, de igual forma se descarta el efecto Wahlund. Aunado a esto, se observó evidencia significativa de endogamia tanto en la mayoría de las localidades como de manera global.

Por último, se obtuvo una baja diferenciación genética y una nula estructura probablemente explicada por una polinización eficiente, y se concluyó que la Sierra de la Laguna y la variabilidad ambiental no generan diferenciación a lo largo de la distribución de la especie.

5.1 Perspectivas

Es fuertemente sugerido realizar muestreos dentro de la Reserva de la Sierra de la Laguna que faciliten el análisis de conexión de localidades.

Se sugiere hacer un análisis de tamaño efectivo histórico y contemporáneo con más marcadores moleculares que permitan realizar una estimación adecuada.

Es importante hacer un análisis de genética de poblaciones en la descendencia para cuantificar de manera más cercana la posible pérdida de la variabilidad y aumento en la endogamia de la siguiente generación.

Es relevante realizar un estudio de parentesco para confirmar en esta especie la distancia efectiva del transporte de polen.

Literatura citada

- Aguirre-Dugua, X. y Eguiarte, L. E. (2013). Genetic diversity, conservation and sustainable use of wild *Agave cupreata* and *Agave potatorum* extracted for mezcal production in Mexico. *Journal of Arid Environments*, **90**: 36–44.
- Aguirre-Limón, V. A. (2014). Variación genética en poblaciones de pinus pinceana del Noreste de México. Tesis de doctorado, Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Angiosperm Phylogeny Group. (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical journal of the Linnean Society*, **161**(2), 105-121.
- Arteaga, M. C., Bello-Bedoy, R., León-de la Luz, J. L., Delgadillo, J., y Dominguez, R. (2015). Phenotypic variation of flowering and vegetative morphological traits along the distribution for the endemic species *Yucca capensis* (Agavaceae). *Botanical Sciences*, **93**(4): 765–770.
- Atwater, T. (1970). Implications of plate tectonics for the Cenozoic tectonic evolution of western North America. *Geological Society of America Bulletin*, **81**(12): 3513–3536.
- Baker, H. G. (1986). Yuccas and yucca moths a historical commentary. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, pp. 556–564.
- Biosystems, A. (2006). Peak Scanner Software TM Reference Guide. Recuperado el 11 de junio de 2017 en: <http://peak-scanner-software.software.informer.com/1.0/>
- Bye, R. (1993). The role of humans in the diversification of plants in Mexico. *Biological diversity of Mexico*, pp. 707–731.
- Cobián, C. A. (2007). La selección natural a nivel molecular. Ecología molecular, LE Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre (eds.). Instituto Nacional de Ecología, Semarnat, México, DF, pp. 11–48.
- Chapuis, M. P. y Estoup, A. (2006). FreeNA: microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Mol. Biol. Evol.* chapuimp@ensam.inra. fr.
- Chapuis, M. P. y Estoup, A. (2006). Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular biology and evolution*, **24**(3): 621–631.
- Dakin, E. E. y Avise, J. C. (2004). Microsatellite null alleles in parentage analysis. *Heredity*, **93**(5): 504.
- Demey, J. R., Gamez, E., Molina, S., y Infante, D. (2004). Comparative study of the discriminating capacity of AFLP and ISTR markers for genetic analysis of *Agave fourcroydes*. *Plant Molecular Biology Reporter*, **22**(1): 29–35.
- Dodd, R. J. y Linhart, Y. B. (1994). Reproductive consequences of interactions between *Yucca glauca* (Agavaceae) and *Tegeticula yuccasella* (Lepidoptera) in Colorado. *American Journal of Botany*, **81**(7): 815–825.

- Dolby, G. A., Bennett, S. E., Lira-Noriega, A., Wilder, B. T., y Munguía-Vega, A. (2015). Assessing the geological and climatic forcing of biodiversity and evolution surrounding the Gulf of California. *Journal of the Southwest*, **57**(2): 391–455.
- Earl, D. and VonHoldt (2012). STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation genetics resources*, **4**(2): 359–361.
- Evanno, G., Regnaut, S., y Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology*, **14**(8): 2611–2620.
- Excoffier, L. y Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology resources*, **10**(3): 564–567.
- Excoffier, L., Smouse, P. E., y Quattro, J. M. (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, **131**(2): 479–491.
- Falk, D. A., Falk, D. A., Holsinger, K. E., y Holsinger, K. E. (1991). *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford University Press on Demand.
- Flatz, R., Yoder, J. B., Lee-Barnes, E., y Smith, C. I. (2011). Characterization of microsatellite loci in *Yucca brevifolia* (Agavaceae) and cross-amplification in related species. *American journal of botany*, **98**(3): e67–e69.
- Frankham, R. (1995). Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetics Research*, **66**(2): 95–107.
- Frankham, R. (2010). Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. *Biological conservation*, **143**(9): 1919–1927.
- Frankham, R., Briscoe, D. A., y Ballou, J. D. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University press.
- Fuller, O. S. (1990). Factors affecting the balance of cooperation and conflict between the yucca moth, *Tegeticula yuccasella*, and its mutualist, *Yucca glauca*. Tesis de doctorado, University of New Mexico.
- Futuyma, D. J. (1986). Reflections on reflections: ecology and evolutionary biology. *Journal of the History of Biology*, **19**(2): 303–312.
- García-Mendoza, A. (1995). Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*, pp. 51–75.
- García-Mendoza, A. J. y Chávez-Rendón, C. (2013). *Agave kavandivi* (Agavaceae: grupo Striatae), una especie nueva de Oaxaca, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, **84**(4): 1070–1076.
- Garcillán, P. P., Abraham, C. E. G., y Ezcurra, E. (2010). The cartographers of life: Two centuries of mapping the natural history of Baja California. *Journal of the Southwest*, pp. 1–40.

- Gastil, G., Minch, J., y Phillips, R. P. (1983). The geology and ages of the islands. *Island biogeography in the Sea of Cortez*, pp. 13–25.
- Gil-Vega, K., Díaz, C., Nava-Cedillo, A., y Simpson, J. (2006). AFLP analysis of *Agave tequilana* varieties. *Plant Science*, **170**(4): 904–909.
- González-Abraham, C. E., Garcillán, P. P., & Ezcurra, E. (2010). Ecorregiones de la península de Baja California: una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (87), 69-82.
- Gordillo, M. (2014). *Atlas de familias de angiospermas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Hedrick, P. W. (2011). Genetics of populations, Jones and Bartlett Publishers. *Sudbury*: xv, **553**.
- Hembry, D. H. y Althoff, D. M. (2016). Diversification and coevolution in brood pollination mutualisms: Windows into the role of biotic interactions in generating biological diversity. *American journal of botany*, **103**(10): 1783–1792.
- Hembry, D. H., Yoder, J. B., y Goodman, K. R. (2014). Coevolution and the diversification of life. *The American Naturalist*, **184**(4): 425–438.
- Huth, C. J. y Pellmyr, O. (1997). Non-random fruit retention in *Yucca filamentosa*: consequences for an obligate mutualism. *Oikos*, pp. 576–584.
- Hochstätter, F. (2004). *Yucca* (Agavaceae). *México*.
- James, C. D., Hoffman, M. T., Lightfoot, D. C., Forbes, G. S., y Whitford, W. G. (1993). Pollination ecology of *Yucca elata*. *Oecologia*, **93**(4): 512–517.
- Kalinowski, S. T. (2004). Counting alleles with rarefaction: private alleles and hierarchical sampling designs. *Conservation genetics*, **5**(4): 539–543.
- Karron, J. D., Linhart, Y. B., Chaulk, C. A., y Robertson, C. A. (1988). Genetic structure of populations of geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, **75**(8): 1114–1119.
- Keeley, J. E., Keeley, S. C., Swift, C. C., y Lee, J. (1984). Seed predation due to the *Yucca*-moth symbiosis. *American Midland Naturalist*, pp. 187–191.
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibisch, P. L., Nowicki, C., Mutke, J., y Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**(23): 9322–9327.
- Lagunas-Vázquez, M., Beltrán-Morales, L. F., y Rubio, A. O. (2013). Diagnóstico y análisis de los aspectos sociales y económicos en la reserva de la biosfera Sierra La Laguna, Baja California Sur, México. *La Paz. BCS Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste SC*.
- Leberg, P. L. (2002). Estimating allelic richness: effects of sample size and bottlenecks. *Molecular ecology*, **11**(11): 2445–2449.

- Lenz, L. E. (1998). *Yucca capensis* (Agavaceae, Yuccoideae), a new species from Baja California Sur, Mexico. *Cact. Succ. J.(USA)*, **70**(6): 289–296.
- Lenz, L. W. (2001). Seed Dispersal in *Yucca Brevifolia* (Agavaceae)-Present and Past, with consideration of the future of the species. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, **20**(2): 61–74.
- León-de la Luz, J. L. y Breceda, A. (2006). Using endemic plant species to establish critical habitats in the Sierra de La Laguna Biosphere Reserve, Baja California Sur, Mexico. *Biodiversity & Conservation*, **15**(3): 1043–1055.
- Li, W. et al. (1997). *Molecular evolution*. Sinauer associates incorporated.
- Marr, D. L., Leebens-Mack, J., Elms, L., y Pellmyr, O. (2000). Pollen dispersal in *Yucca filamentosa* (Agavaceae): the paradox of self-pollination behavior by *Tegeticula yuccasella* (Prodoxidae). *American Journal of Botany*, **87**(5): 670–677.
- Martínez-Palacios, A., Gómez-Sierra, J. M., Sáenz-Romero, C., Pérez-Nasser, N., y Sánchez-Vargas, N. (2011). Diversidad genética de *Agave cupreata* Trel. & Berger. Consideraciones para su conservación. *Revista fitotecnica mexicana*, **34**(3): 159–165.
- Martínez-Palacios, A., Eguiarte, L. E., y Furnier, G. R. (1999). Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert. *American Journal of Botany*, **86**(8): 1093–1098.
- Massey, L. K. y Hamrick, J. L. (1998). Genetic diversity and population structure of *Yucca filamentosa* (Agavaceae). *American Journal of Botany*, **85**(3): 340–345.
- Massey, L. K. y Hamrick, J. L. (1999). Breeding structure of a *Yucca filamentosa* (Agavaceae) population. *Evolution*, **53**(4): 1293–1298.
- McNeely, J. A., Miller, K. R., Reid, W. V., Mittermeier, R. A., Werner, T. B., et al. (1990). *Conserving the world's biological diversity*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Miranda, F. y Hernández, X. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **28**.
- Moritz, C. (1994). Defining 'evolutionarily significant units' for conservation. *Trends in ecology & evolution*, **9**(10): 373–375.
- Navarro-Quezada, A., González-Chauvet, R., Molina-Freaner, F., y Eguiarte, L. E. (2003). Genetic differentiation in the *Agave deserti* (Agavaceae) complex of the Sonoran desert. *Heredity*, **90**(3): 220.
- Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, **106**(949): 283–292.
- Nei, M. (1987). *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University press.
- Ortega, A. (1998). La Sierra de la Laguna de Baja California Sur. Número 333.707224 S5.

- Pellmyr, O. (2003). Yuccas, yucca moths, and coevolution: a review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, pp. 35–55.
- Pellmyr, O. y Huth, C. J. (1994). Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature*, **372**(6503): 257.
- Pellmyr, O., Segraves, K. A., Althoff, D. M., Balcázar-Lara, M., y Leebens-Mack, J. (2007). The phylogeny of yuccas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **43**(2): 493–501.
- Pellmyr, O., Balcazar-Lara, M., Segraves, K. A., Althoff, D. M., y Littlefield, R. J. (2008). Phylogeny of the pollinating yucca moths, with revision of Mexican species (*Tegeticula* and *Parategeticula*; Lepidoptera, Prodoxidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **152**(2): 297–314.
- Phillips, S. J., Comus, P. W., Dimmitt, M. A., y Brewer, L. M. (2015). *A natural history of the Sonoran Desert*. Univ of California Press.
- Piñero, D., Caballero-Mellado, J., Cabrera-Toledo, D., Canteros, C. E. Casas, A., y Castañeda-Sortibrán, A. (2008). La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas. *Capital natural de México*, **1**: 437–494.
- Powell, J. A. (1992). Interrelationships of yuccas and yucca moths. *Trends in ecology & evolution*, **7**(1): 10–15.
- Powell, J. A. (2013). Longevity and individual activity of the Yucca Moth, *Tegeticula maculata extranea* (Prodoxidae), based on mark-release monitoring. *The Journal of the Lepidopterists' Society*, **67**(3): 187–195.
- Pritchard, J., Wen, X., y Falush, D. (2009). Structure ver. 2.3. University of Chicago, Chicago, USA.
- QIAGEN (2006). DNeasy Plant Handbook. Recuperado el 11 de junio de 2017 en: www.qiagen.com/literature/render.aspx?id=2242
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reich, D., Price, A. L., y Patterson, N. (2008). Principal component analysis of genetic data. *Nature genetics*, **40**(5): 491.
- Riemann, H. y Ezcurra, E. (2005). Plant endemism and natural protected areas in the peninsula of Baja California, México. *Biological Conservation*, **122**(1): 141–150.
- Rosete Vergés, F. A., Damián, P., Luis, J., y Bocco, G. (2008). Cambio de uso del suelo y vegetación en la Península de Baja California, México. *Investigaciones geográficas*, (67): 39–58.
- Rousset, F. (2008). Genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular ecology resources*, **8**(1): 103–106.

- Rzedowski, J. y de Rzedowski, G. C. (1993). Datos sobre la dinámica de la flora fanerogámica del valle de México, con énfasis en especies narrativas raras, en peligro de extinción y aparentemente extintas. *Acta Botánica Mexicana*, (25): 81–108.
- Sánchez-Teyer, F., Moreno-Salazar, S., Esqueda, M., Barraza, A., y Robert, M. L. (2009). Genetic variability of wild *Agave angustifolia* populations based on AFLP: A basic study for conservation. *Journal of Arid Environments*, **73**(6-7): 611–616.
- Segura-Trujillo, C. A., Aguilera-Miller, E. F., y Álvarez Castañeda, S. T. (2012). Diversidad genética en Sierra La Laguna, Baja California Sur, México. *Evaluación de la Reserva de la Biosfera la Sierra La Laguna, Baja California Sur: Avances y Retos* (Ortega- Rubio, A., M. Lagunas-Vázquez y L. F. Beltran-Morales, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, México, pp. 221–248.
- Selkoe, K. A. y Toonen, R. J. (2006). Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology letters*, **9**(5): 615–629.
- Shreve, F. y Wiggins, I. L. (1951). *Vegetation of the Sonoran desert*. Carnegie Institution of Washington.
- Simpson, J. (1997). Amplified fragment length polymorphisms (AFLP's). *Botanical Sciences*, (60): 119–122.
- Singh, G. (2016). *Plant Systematics, 3. ed.: An Integrated Approach*. CRC Press.
- Sklaney, M. R., Althoff, D. M., y Segraves, K. A. (2009). Characterization of polymorphic microsatellite loci in *Yucca filamentosa*. *Molecular ecology resources*, **9**(3): 894–896.
- Slatkin, M. (1985). Gene flow in natural populations. *Annual review of ecology and systematics*, pp. 393–430.
- Slatkin, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, **236**(4803): 787–792.
- Smith, C. I., Pellmyr, O., Althoff, D. M., Balcazar-Lara, M., Leebens-Mack, J., y Segraves, K. A. (2008). Pattern and timing of diversification in *Yucca* (Agavaceae): specialized pollination does not escalate rates of diversification. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **275**(1632): 249–258.
- Starr, T. N., Gadek, K. E., Yoder, J. B., Flatz, R., y Smith, C. I. (2013). Asymmetric hybridization and gene flow between Joshua trees (Agavaceae: *Yucca*) reflect differences in pollinator host specificity. *Molecular Ecology*, **22**(2): 437–449.
- Stevens PF. 2001 en adelante. Angiosperm Phylogeny Website, Versión 14, consultado en mayo 2018. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- The Plant List (2018). Version 1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accesado 15 de mayo de 2018).
- Turner, R. M., Bowers, J. E., y Burgess, T. L. (2005). *Sonoran Desert plants: An Ecological Atlas*. University of Arizona Press.

- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M., y Shipley, P. (2004). MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, **4**(3): 535–538.
- Vargas-Ponce, O., Zizumbo-Villarreal, D., Martínez-Castillo, J., Coello-Coello, J., y Colunga-GarcíaMarín, P. (2009). Diversity and structure of landraces of Agave grown for spirits under traditional agriculture: a comparison with wild populations of *A. angustifolia* (Agavaceae) and commercial plantations of *A. tequilana*. *American Journal of Botany*, **96**(2): 448–457.
- Vergés, F. A. R., Damián, J. L. P., y Bocco, G. (2009). Contribución al análisis del cambio de uso del suelo y vegetación (1978-2000) en la Península de Baja California, México. *Investigación ambiental Ciencia y política pública*, **1**(1).
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **87**(3): 559–902.
- Waitman, B. A., Vander Wall, S. B., y Esque, T. C. (2012). Seed dispersal and seed fate in Joshua tree (*Yucca brevifolia*). *Journal of Arid Environments*, **81**: 1–8.
- Waser, N. M. (1993). Population structure, optimal outbreeding, and assortative mating in angiosperms. *The natural history of inbreeding and outbreeding*, pp. 173–199.
- WCSP, 2017. World Checklist of Selected Plant Families, KEW. Consultado en mayo 2018 en : <http://wcsp.science.kew.org>, consultado en mayo de 2018.
- Wiggins, I. L. (1980). *Flora of Baja California*. Stanford University Press.
- WorldClim, 2018. WorldClim – Global Climate Data. Consultado en mayo 2018 en : <http://www.worldclim.org/bioclim>
- Wright, S. (1969). *Evolution and the genetics of populations: Vol. 2. The theory of gene frequencies*.
- Yoder, J. B., Smith, C. I., Rowley, D. J., Flatz, R., Godsoe, W., Drummond, C., y Pellmyr, O. (2013). Effects of gene flow on phenotype matching between two varieties of Joshua tree (*Yucca brevifolia*; Agavaceae) and their pollinators. *Journal of evolutionary biology*, **26**(6): 1220–1233.
- Young, A., Boyle, T., y Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in ecology & evolution*, **11**(10): 413–418.

Apéndices

Tabla 7. Estimados de diversidad genética para la subfamilia Agavoide.

Autor	Año	Especie	Marcador	N	Ho	He	Ht	Fis	Fst
Massey y Hamrick	1998	<i>Y. filamentosa</i>	Alozymas	568	0.205	0.213	–	0.024	0.172
Yoder	2013	<i>Y. brevifolia</i>	Microsatélites	408	–	–	–	–	0.843
Martínez-Palacios	1999	<i>A. victoriae-reginae</i>	Alozymas	355	–	0.335	–	0.055	0.236
Sánchez-Teyer	2009	<i>A. angustifolia</i>	AFLP	136	–	–	0.314	–	0.175
Navarro-Quezada	2003	<i>A. deserti</i> complex	RAPD	580	–	0.199	–	–	0.137
Aguirre-Dugua	2013	<i>A. cupreata</i>	ISSR	153	–	–	0.322	–	0.172
Aguirre-Dugua	2013	<i>A. potatorum</i>	ISSR	179	–	–	0.302	–	0.120
Demey	2004	<i>A. fourcroydes</i>	AFLP	21	–	0.209	–	–	–
Demey	2004	<i>A. fourcroydes</i>	ISTR	21	–	0.398	–	–	–

Tabla 8. Variables ambientales – Temperatura

Localidad	Temp. media anual (°C)	Rango medio diurno (°C)	Isotermia (°C)	Estacionalidad de la temp. (°C)	Temp. máxima del mes más cálido (°C)	Temp. mínima del mes más frío (°C)	Rango de temp. anual (°C)	Temp. media del cuarto más húmedo (°C)	Temp. media del cuarto más seco (°C)	Temp. media del cuarto más caliente (°C)	Temp. media del cuarto más frío (°C)
27	21	14.3	5.8	407.2	32.7	8.3	24.4	26.2	22	26.2	15.9
28	20.5	14.3	5.9	396.5	31.8	7.6	24.2	25.5	19.1	25.5	15.5
29	19.2	14	5.8	383.2	30.3	6.5	23.8	23.9	18	23.9	14.3
30	20.2	14.2	5.9	391.7	31.5	7.5	24	25.2	18.9	25.2	15.3
31	22.1	13.3	5.8	366.7	32.7	9.9	22.8	27	22.4	27	17.5
32	21	13.1	5.8	365.7	31.4	9	22.4	25.7	21.7	25.7	16.4
33	22.5	14.5	5.6	436.6	34.3	8.7	25.6	26.7	21	28	17
34	21.4	14.7	5.8	417.5	33	7.9	25.1	25.1	20.1	26.6	16.1
35	22.1	14.7	5.7	433.2	33.8	8.1	25.7	26	20.7	27.4	16.5
37	21.3	14.6	5.8	412.6	32.8	7.9	24.9	26.4	19.9	26.4	16
38	21.4	14.2	5.8	400.8	32.9	8.8	24.1	26.7	19.7	26.7	16.5
39	22	13.8	5.8	384	33.4	9.9	23.5	27.2	22.1	27.2	17.3
106	20.1	14.3	5.9	393.7	31.5	7.5	24	25.1	21.2	25.1	15.1
107	21.8	13.8	5.8	384.6	33.2	9.7	23.5	27.1	22	27.1	17.2
108	22.3	13.4	5.9	360	33.3	10.8	22.5	27.4	21.6	27.4	18
109	22.4	13.2	5.9	351.9	33.4	11.3	22.1	27.5	21.4	27.5	18.4
110	22.3	13.5	5.9	365.3	33.1	10.3	22.8	27.3	22.1	27.3	17.8

Tabla 8 (continuación). Variables ambientales – Precipitación

Localidad	Precipitación anual (l/m ²)	Precipitación del mes más húmedo (l/m ²)	Precipitación del mes más seco (l/m ²)	Estacionalidad de precipitación (l/m ²)	Precipitación del cuarto más húmedo (l/m ²)	Precipitación del cuarto más seco (l/m ²)	Precipitación del cuarto más caliente (l/m ²)	Precipitación del cuarto más frío (l/m ²)
27	422	130	1	124	314	5	314	53
28	440	139	1	128	327	5	327	51
29	456	136	1	120	328	6	328	57
30	443	139	0	128	329	4	329	53
31	370	120	0	127	272	3	272	31
32	381	121	0	124	277	4	277	30
33	384	137	1	128	285	4	282	38
34	394	135	1	130	292	4	289	40
35	367	130	1	129	273	4	266	37
37	407	135	1	130	302	4	302	42
38	395	135	1	133	303	5	303	46
39	320	101	1	123	233	4	233	27
106	454	138	1	127	337	6	337	55
107	329	104	1	124	242	4	242	27
108	240	70	1	111	163	4	163	30
109	191	55	1	110	122	4	122	28
110	304	95	1	121	217	4	217	32

Tabla 9. Microsatélites

ID	Yucbre04		Yucbre06		Yucbre12		Yucbre20		Yucbre22		Yucbre21		Msat-36	
27_1	146	146	222	234	112	120	209	209	0	0	109	113	155	163
27_2	154	156	224	236	112	116	205	207	156	158	107	107	155	157
27_3	128	128	232	236	120	120	205	209	158	160	115	115	155	169
27_4	130	140	232	238	116	120	203	209	158	158	107	107	173	173
27_5	130	152	234	242	116	120	185	189	158	158	107	107	169	169
27_6	138	146	240	246	120	128	207	209	160	160	0	0	161	165
27_7	128	138	234	236	120	128	205	235	158	158	113	113	157	161
27_8	142	156	236	236	120	124	207	209	158	160	107	107	157	167
27_9	150	152	232	236	120	120	203	219	156	158	111	113	167	171
27_10	144	144	224	236	112	116	201	217	160	160	107	107	155	157
27_11	128	138	230	236	116	120	205	239	158	160	107	107	171	171
27_12	138	150	228	230	120	124	205	209	158	158	101	107	167	169
28_1	150	166	230	236	116	120	205	213	158	162	101	113	145	163
28_2	126	138	228	230	124	124	195	205	158	162	115	115	145	159
28_3	140	150	218	226	112	124	195	223	162	162	119	119	145	159
28_4	128	128	228	238	112	120	207	211	160	162	107	107	161	165
28_5	124	144	228	238	112	128	205	207	160	162	107	115	161	165
28_6	138	140	228	228	116	120	195	205	160	162	111	111	173	175
28_7	142	154	230	236	120	120	205	213	158	160	101	109	145	173
28_8	122	148	226	248	116	120	207	217	158	158	107	111	157	173
28_10	122	124	226	228	120	120	205	209	160	162	109	109	155	175
28_11	138	150	234	240	112	120	207	209	158	162	107	107	159	171
28_13	136	136	232	240	112	112	205	207	162	162	113	119	173	173
28_14	136	150	238	242	112	120	203	207	0	0	111	111	151	157
29_1	148	150	226	234	120	128	197	203	158	162	119	119	155	165
29_2	152	152	224	228	120	124	215	215	158	160	107	107	155	159
29_3	148	160	226	236	120	120	207	207	158	162	121	121	163	169
29_4	150	150	232	232	116	116	205	209	160	162	113	113	147	175
29_5	140	146	226	230	116	120	205	215	158	162	107	107	155	163
29_6	138	148	226	236	116	120	215	219	158	158	113	113	173	175
29_7	128	162	224	232	120	128	205	209	158	162	107	107	167	169
29_8	140	162	232	244	116	128	205	205	158	160	107	111	167	163
29_9	134	148	224	232	116	120	205	221	158	158	111	119	153	161
29_10	140	146	230	240	116	128	217	227	158	160	109	109	159	175
29_11	126	140	228	238	120	124	205	231	158	158	107	107	145	153
29_12	140	150	232	248	108	116	203	203	158	160	113	119	163	163
29_14	130	130	226	230	0	0	203	213	156	156	107	107	159	169
30_1	142	142	226	238	120	128	209	209	158	168	115	115	155	159
30_2	136	158	212	216	118	118	205	211	154	154	107	107	169	175
30_3	120	144	220	226	120	120	197	203	162	164	111	111	155	171
30_4	134	134	222	232	116	120	195	201	160	160	113	113	159	163
30_5	142	146	214	216	120	120	207	215	158	158	107	107	161	167

Tabla 9 (continuación). Microsatélites

ID	Yucbre04		Yucbre06		Yucbre12		Yucbre20		Yucbre22		Yucbre21		Msat-36	
30_6	142	142	226	238	112	124	207	207	156	156	107	111	157	161
30_7	132	138	224	234	122	124	201	203	158	160	111	111	167	167
30_8	154	154	228	246	118	122	197	201	160	160	111	111	159	151
30_9	138	148	220	224	120	120	193	197	156	156	109	109	157	169
30_10	142	142	220	224	120	120	207	207	156	162	109	109	161	161
31_1	148	148	218	238	124	128	203	205	158	158	113	113	155	169
31_2	136	144	232	250	120	120	205	205	158	162	105	105	153	169
31_3	144	148	228	230	120	120	205	215	158	162	111	111	171	171
31_4	140	162	232	238	120	124	203	205	160	160	109	111	167	169
31_5	134	162	232	238	120	120	203	207	160	160	107	107	153	153
31_6	142	142	230	240	116	120	205	205	158	160	115	115	153	165
31_7	146	150	208	230	116	120	205	211	158	158	107	107	153	183
31_8	146	150	208	230	116	120	205	211	158	158	107	107	153	183
31_9	126	142	226	232	120	120	203	211	158	160	107	107	161	169
31_10	144	144	228	240	116	120	203	203	158	160	115	115	153	167
31_11	138	148	232	240	112	120	203	205	160	162	109	113	169	171
31_12	140	152	220	228	120	120	203	203	160	160	111	113	157	167
31_13	150	174	226	238	120	120	201	203	158	160	119	119	155	163
31_14	146	146	156	158	112	120	205	213	156	158	111	111	167	171
31_15	140	168	228	228	120	124	205	213	158	158	107	107	155	169
32_1	156	162	230	236	120	120	205	211	158	162	113	113	167	173
32_2	138	154	224	234	120	126	203	213	162	162	107	107	145	173
32_3	140	142	218	222	120	120	205	207	158	160	119	119	157	163
32_4	152	160	218	218	120	120	203	205	160	160	117	117	163	171
32_5	144	152	224	234	120	120	205	209	158	162	109	109	157	177
32_6	134	144	228	240	120	134	205	205	158	162	109	109	163	169
32_7	132	144	230	244	116	120	203	203	158	160	109	109	167	167
32_8	164	164	222	228	0	0	205	205	162	162	111	117	145	155
32_9	138	148	216	218	124	124	205	205	156	160	107	109	145	155
32_10	132	146	218	218	120	128	205	207	158	160	107	107	155	165
32_11	156	164	226	234	120	128	205	205	156	160	109	109	153	153
32_12	130	134	234	252	112	120	203	203	162	162	113	113	163	165
32_13	142	160	232	238	120	120	205	217	158	158	107	107	155	163
32_14	140	156	230	236	112	120	205	207	158	158	113	117	155	169
32_15	148	160	234	234	120	120	203	205	158	160	109	109	163	167
33_1	138	138	214	222	116	120	221	227	162	164	113	113	163	163
33_2	130	140	214	224	112	116	217	217	158	160	111	115	145	169
33_3	130	140	214	238	116	120	207	221	158	158	107	107	155	155
33_4	142	180	214	232	120	128	203	207	158	158	111	113	151	165
33_5	142	158	212	236	120	128	203	221	158	158	107	107	157	173
33_6	140	148	228	256	112	116	203	207	156	166	101	107	157	171
33_7	134	146	232	240	120	124	205	205	158	158	0	0	157	171

Tabla 9 (continuación). Microsatélites

ID	Yucbre04		Yucbre06		Yucbre12		Yucbre20		Yucbre22		Yucbre21		Msat-36	
30_6	142	142	226	238	112	124	207	207	156	156	107	111	157	161
30_7	132	138	224	234	122	124	201	203	158	160	111	111	167	167
30_8	154	154	228	246	118	122	197	201	160	160	111	111	159	151
30_9	138	148	220	224	120	120	193	197	156	156	109	109	157	169
30_10	142	142	220	224	120	120	207	207	156	162	109	109	161	161
31_1	148	148	218	238	124	128	203	205	158	158	113	113	155	169
31_2	136	144	232	250	120	120	205	205	158	162	105	105	153	169
31_3	144	148	228	230	120	120	205	215	158	162	111	111	171	171
31_4	140	162	232	238	120	124	203	205	160	160	109	111	167	169
31_5	134	162	232	238	120	120	203	207	160	160	107	107	153	153
31_6	142	142	230	240	116	120	205	205	158	160	115	115	153	165
31_7	146	150	208	230	116	120	205	211	158	158	107	107	153	183
31_8	146	150	208	230	116	120	205	211	158	158	107	107	153	183
31_9	126	142	226	232	120	120	203	211	158	160	107	107	161	169
31_10	144	144	228	240	116	120	203	203	158	160	115	115	153	167
31_11	138	148	232	240	112	120	203	205	160	162	109	113	169	171
31_12	140	152	220	228	120	120	203	203	160	160	111	113	157	167
31_13	150	174	226	238	120	120	201	203	158	160	119	119	155	163
31_14	146	146	156	158	112	120	205	213	156	158	111	111	167	171
31_15	140	168	228	228	120	124	205	213	158	158	107	107	155	169
32_1	156	162	230	236	120	120	205	211	158	162	113	113	167	173
32_2	138	154	224	234	120	126	203	213	162	162	107	107	145	173
32_3	140	142	218	222	120	120	205	207	158	160	119	119	157	163
32_4	152	160	218	218	120	120	203	205	160	160	117	117	163	171
32_5	144	152	224	234	120	120	205	209	158	162	109	109	157	177
32_6	134	144	228	240	120	134	205	205	158	162	109	109	163	169
32_7	132	144	230	244	116	120	203	203	158	160	109	109	167	167
32_8	164	164	222	228	0	0	205	205	162	162	111	117	145	155
32_9	138	148	216	218	124	124	205	205	156	160	107	109	145	155
32_10	132	146	218	218	120	128	205	207	158	160	107	107	155	165
32_11	156	164	226	234	120	128	205	205	156	160	109	109	153	153
32_12	130	134	234	252	112	120	203	203	162	162	113	113	163	165
32_13	142	160	232	238	120	120	205	217	158	158	107	107	155	163
32_14	140	156	230	236	112	120	205	207	158	158	113	117	155	169
32_15	148	160	234	234	120	120	203	205	158	160	109	109	163	167
33_1	138	138	214	222	116	120	221	227	162	164	113	113	163	163
33_2	130	140	214	224	112	116	217	217	158	160	111	115	145	169
33_3	130	140	214	238	116	120	207	221	158	158	107	107	155	155
33_4	142	180	214	232	120	128	203	207	158	158	111	113	151	165
33_5	142	158	212	236	120	128	203	221	158	158	107	107	157	173
33_6	140	148	228	256	112	116	203	207	156	166	101	107	157	171
33_7	134	146	232	240	120	124	205	205	158	158	0	0	157	171

Tabla 9 (continuación). Microsatélites

ID	Yucbre04		Yucbre06		Yucbre12		Yucbre20		Yucbre22		Yucbre21		Msat-36	
33_8	140	148	230	230	116	116	203	205	158	162	0	0	157	159
33_9	148	150	226	234	116	120	203	205	158	162	107	109	157	159
33_10	148	150	222	244	120	120	217	217	156	158	107	111	157	175
33_11	154	154	230	232	116	124	205	207	156	156	105	105	159	161
33_12	148	150	228	234	114	120	207	209	158	162	113	115	163	163
33_13	136	160	230	234	124	124	197	205	158	160	109	111	167	167
33_14	146	146	230	232	0	0	201	203	158	160	109	111	159	171
33_15	140	158	234	234	120	120	207	219	160	160	107	109	159	161
34_1	132	148	228	232	112	128	205	217	158	160	119	119	157	169
34_2	138	150	232	236	116	120	203	207	158	158	107	107	155	169
34_3	130	130	230	240	116	120	197	205	158	166	111	111	157	167
34_4	126	152	230	236	120	120	205	207	158	166	113	113	149	159
34_5	136	148	218	230	116	120	205	205	162	162	103	109	165	165
34_6	140	140	230	240	120	120	197	205	158	160	109	109	157	167
34_7	140	144	234	236	112	120	207	211	158	162	107	107	157	173
34_8	138	142	224	238	120	124	195	217	156	158	115	115	159	169
34_9	130	130	226	234	116	120	207	221	158	158	119	119	157	171
34_10	142	168	232	238	116	120	195	207	158	158	107	107	173	173
34_11	140	166	232	238	116	116	219	223	156	160	107	107	157	161
34_12	140	158	232	238	116	120	195	207	158	160	113	113	165	173
34_13	142	150	232	238	116	120	193	201	158	160	113	113	155	157
34_14	148	154	224	226	120	120	203	205	130	132	107	107	161	173
34_15	132	144	224	224	112	120	207	215	0	0	107	107	161	173
35_1	142	148	220	238	112	120	205	223	160	160	107	107	155	157
35_2	130	138	230	236	116	120	205	221	158	158	107	109	151	175
35_3	130	152	220	224	116	124	233	235	158	166	117	117	163	167
35_4	128	140	228	240	116	120	213	225	158	166	103	113	159	165
35_5	128	140	230	240	116	124	207	223	158	166	115	117	161	161
35_6	136	148	218	222	116	120	205	223	158	160	113	113	145	157
35_7	126	142	230	234	116	120	205	211	158	160	107	119	145	145
35_8	130	132	224	240	116	120	201	203	158	158	115	119	145	157
35_9	140	144	228	232	116	120	195	205	158	160	107	119	145	145
35_10	142	142	222	228	116	116	205	205	158	158	115	115	145	169
35_11	126	126	222	224	116	120	207	207	158	158	115	117	149	165
35_12	130	132	236	244	120	120	203	207	156	158	107	115	149	177
35_13	148	158	222	234	116	120	203	205	160	160	109	109	167	175
35_14	134	140	216	244	120	128	199	205	158	158	109	109	145	145
35_15	134	152	234	244	120	120	203	209	156	156	109	111	169	173
37_1	130	142	236	242	112	122	199	199	158	160	109	113	151	163
37_2	138	170	222	224	118	122	205	205	160	160	107	109	157	171
37_3	132	142	222	228	114	122	209	209	160	160	111	117	151	163
37_4	136	144	214	240	112	120	205	211	156	156	113	113	153	175

Tabla 9 (continuación). Microsatélites

ID	Yucbre04		Yucbre06		Yucbre12		Yucbre20		Yucbre22		Yucbre21		Msat-36	
37_5	140	150	220	220	120	120	207	207	158	158	107	109	151	157
37_6	132	138	216	218	120	120	207	209	160	160	111	111	145	157
37_7	134	148	208	232	120	120	207	211	158	162	107	107	155	169
37_8	132	154	230	236	118	122	205	207	158	160	107	113	155	165
37_10	142	148	222	228	0	0	209	211	160	164	107	107	161	161
38_1	142	142	230	230	120	120	207	213	160	164	111	111	159	163
38_2	142	142	222	230	120	120	205	213	158	158	109	109	133	133
38_3	142	162	230	234	120	124	205	211	158	160	107	107	155	157
38_4	132	142	232	234	112	120	213	221	156	156	109	109	161	165
38_5	142	164	226	230	120	124	205	205	160	160	113	113	157	163
38_6	138	144	214	230	120	120	207	213	158	164	109	111	157	161
38_7	138	142	226	234	120	128	207	207	158	158	107	107	163	171
38_8	128	142	226	234	120	128	207	207	158	160	111	111	159	163
39_1	140	142	242	248	120	120	203	203	162	162	107	111	155	169
39_2	138	138	238	242	116	120	197	205	162	162	107	107	167	167
39_3	142	144	234	236	116	124	205	205	158	158	111	111	157	163
39_4	0	0	236	250	116	120	205	207	156	158	107	107	159	163
39_5	120	140	218	236	112	124	203	205	156	160	109	109	167	167
39_6	128	144	222	226	120	120	201	205	158	160	119	119	155	161
39_8	142	142	218	224	116	120	197	205	158	164	113	113	167	175
39_9	132	142	222	222	116	120	203	209	156	166	107	107	157	169
39_11	148	160	232	234	128	128	197	205	158	158	107	107	149	153
39_12	122	142	222	242	124	128	205	223	160	160	111	111	151	159
39_13	128	144	234	238	116	124	205	205	156	156	109	111	151	155
39_14	132	138	214	218	118	120	201	205	158	160	109	109	163	169
39_15	126	126	210	232	120	120	203	207	158	158	107	107	167	167
106_1	138	146	226	242	112	120	199	205	158	158	109	113	163	167
106_2	146	150	226	230	120	120	213	213	158	158	107	107	155	177
106_3	148	148	218	226	120	120	201	205	160	160	109	113	157	169
106_4	144	150	218	232	120	120	205	205	158	160	113	113	155	169
106_5	142	150	226	232	120	120	197	197	158	158	113	117	163	177
106_6	142	148	230	236	120	120	203	203	158	158	113	113	155	163
106_7	140	146	228	228	120	128	211	235	162	162	111	111	161	163
106_8	140	140	228	230	120	120	205	211	156	162	111	111	161	161
106_9	122	122	222	242	120	128	203	207	158	160	113	113	155	161
106_10	124	124	222	242	120	128	203	207	158	160	0	0	155	163
106_11	138	142	224	232	120	128	205	205	156	160	0	0	157	173
106_12	150	150	228	236	120	128	221	221	156	164	113	113	161	161
106_13	164	164	234	244	136	136	197	207	136	140	109	109	159	175
106_15	148	168	238	244	128	128	199	217	158	158	111	113	155	161
107_1	146	152	226	234	120	120	197	205	158	162	107	113	155	171
107_2	138	142	222	228	112	120	207	207	156	156	107	107	161	167

Tabla 9 (continuación). Microsatélites

ID	Yucbre04		Yucbre06		Yucbre12		Yucbre20		Yucbre22		Yucbre21		Msat-36	
107_3	150	152	230	234	120	120	205	221	160	162	113	113	155	171
107_4	134	142	222	238	120	120	197	203	160	164	107	107	167	175
107_5	150	152	230	234	120	120	213	217	160	162	0	0	159	173
107_6	124	138	224	228	120	120	197	201	158	158	107	107	159	163
107_8	126	136	254	264	112	116	205	213	158	162	107	107	169	169
107_9	136	146	244	244	118	126	215	215	160	160	109	109	161	171
107_10	142	148	224	232	120	120	211	223	158	162	109	109	161	171
107_11	142	148	224	232	120	120	211	217	158	162	113	113	159	159
107_12	136	136	236	244	128	128	205	205	158	162	113	113	159	159
107_13	132	132	226	232	116	128	205	207	158	160	107	107	161	163
107_14	122	122	224	226	114	114	205	207	162	162	113	119	161	163
107_15	134	148	218	230	118	122	209	209	158	158	115	115	153	153
108_1	142	142	228	230	120	128	213	219	158	158	113	113	153	167
108_2	158	160	228	240	120	124	207	215	156	156	111	113	151	169
108_3	126	138	226	234	116	120	213	219	158	158	107	109	165	163
108_4	142	144	238	238	120	128	205	209	158	158	107	107	145	155
108_5	142	146	230	232	116	120	205	205	158	158	107	107	145	167
108_6	136	142	228	230	116	116	201	207	158	158	111	111	151	167
108_7	138	148	230	238	116	120	207	207	158	158	109	109	155	167
108_8	132	140	224	228	120	120	203	221	160	160	107	107	153	163
108_9	132	136	224	230	112	120	205	207	158	160	107	107	169	169
108_10	144	144	232	242	120	128	207	213	158	160	107	107	153	169
108_11	140	148	228	240	116	122	205	207	158	160	109	111	169	175
108_12	164	164	242	242	120	128	205	213	158	160	109	109	153	167
108_13	152	152	216	222	118	122	201	203	158	158	113	113	153	163
108_14	148	170	212	224	118	122	199	199	158	158	117	117	165	165
108_15	154	158	226	236	118	118	207	207	158	158	113	115	155	163
109_1	150	150	228	228	120	120	193	193	158	158	107	107	159	163
109_2	142	156	248	248	118	130	0	0	158	162	109	111	159	161
109_3	130	142	230	236	120	120	197	209	158	160	107	107	159	161
109_4	152	152	224	238	116	124	201	205	158	158	105	111	169	173
109_5	154	158	230	234	118	128	207	217	158	160	109	109	155	171
109_6	130	134	222	226	120	120	195	195	158	158	109	109	163	169
109_7	146	154	216	234	118	118	207	215	158	158	107	107	167	169
109_8	130	136	206	210	116	120	201	207	158	160	109	109	169	171
109_9	160	170	202	202	120	122	203	207	158	160	107	109	153	167
109_10	130	130	224	240	120	120	205	205	156	158	107	113	159	159
109_11	136	146	258	262	120	120	197	205	158	160	109	109	159	163
109_12	138	138	230	242	120	120	211	235	134	152	109	109	163	171
109_13	138	162	242	242	130	130	219	239	126	156	107	107	155	161
109_14	134	142	234	244	128	128	217	221	150	154	111	111	155	155
109_15	124	152	208	218	118	118	223	229	162	162	111	111	155	167

Tabla 9 (continuación). Microsatélites

ID	Yucbre04		Yucbre06		Yucbre12		Yucbre20		Yucbre22		Yucbre21		Msat-36	
110_1	134	134	218	238	112	116	203	203	158	160	113	113	163	171
110_2	144	144	220	226	112	120	203	203	162	162	111	111	161	161
110_3	142	150	222	236	120	124	203	205	156	158	113	113	155	167
110_4	144	160	226	240	120	120	203	203	162	162	109	109	161	161
110_5	146	160	230	240	120	120	203	205	160	162	111	113	161	169
110_6	140	148	218	232	124	124	207	222	158	160	109	109	163	167
110_7	130	130	232	234	120	120	195	202	158	164	109	109	159	159
110_8	132	178	232	238	120	120	209	223	162	164	111	113	171	171
110_9	140	176	218	224	120	120	203	205	158	158	107	107	159	161
110_11	144	144	224	236	120	120	203	205	158	160	111	111	145	163
110_12	136	146	0	0	112	112	199	205	158	160	0	0	155	167
110_13	134	150	218	242	122	122	217	245	158	164	111	111	163	167
110_14	126	138	208	214	120	122	223	233	148	148	107	107	145	157
110_15	144	144	242	242	120	120	203	205	156	162	109	109	165	171