



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Filogeografía de las poblaciones mexicanas de  
*Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl, una especie disyunta en  
México – Sudamérica y la Antártida

Tesis para obtener el título de:  
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:  
MONSERRAT LOZADA MELLADO

DIRECTOR:  
DR. VICTOR WERNER STEINMANN

CO-DIRECTORA:  
DRA. ETELVINA GÁNDARA ZAMORANO

Mayo 2025



## AGRADECIMIENTOS

Agradezco especialmente a mis directores de tesis la Dra. Etelvina Gándara y el Dr. Víctor Steinmann por el apoyo dentro y fuera de las aulas académicas, por creer en el proyecto, por creer en mí, por inspirarme en su pasión por el mundo vegetal y por toda la motivación que me brindaron a lo largo de esta investigación.

A la Dra. Rosa Emilia Pérez-Pérez porque este proyecto nació en su clase y al Dr. César Sandoval-Ruiz por el conocimiento compartido y permitirme ser parte del curso “Introducción a la Filogeografía”.

A todos los investigadores y académicos que nos brindaron su ayuda en campo para la identificación y colecta de ejemplares de *Colobanthus quitensis* en el horizonte helado montañoso: Yocupitzia Ramírez-Amezcu, Mario Caba-Vinagre, Ángel Anzures, Rodrigo Hernández-Cárdenas, Marko Gómez-Hernández, y Paulina Castañeda.

A mis compañeros de laboratorio que integran LADEFUVE, por todos sus comentarios, observaciones, apoyo, y aportaciones que me ayudaron a crecer y a cuestionarme.

A mi familia por ser mi motor y mi orgullo en cada paso, pero sobre todo por su amor infinito.

A Ángel Anzures y a Cintia Pérez por ser mis cómplices, amigos, por sus cuidados y su cariño incondicional siempre.

*Dedico esta tesis a mi familia,  
y a LADEFUVE  
Por haber sido mis maestros en este viaje.*

El trabajo de investigación de esta tesis fue realizado por la C. Monserrat Lozada Mellado, como estudiante de la Licenciatura en Biología de la FCB-BUAP, bajo la supervisión del Dr. Victor Steinmann y la Dra. Etelvina Gándara Zamorano. Los datos generados, los análisis y los resultados aquí reportados no han sido utilizados para obtener otros grados ni se utilizarán para ello posteriormente. Hasta el momento, los resultados no han sido publicados, sin embargo, se someterán para su publicación en una revista científica, por la sustentante de esta tesis, el Dr. Victor Steinmann y la Dra. Etelvina Gándara colaboradores de LADEFUVE, si es el caso.

<b>Contenido</b>	
<b>Índice de Figuras</b> .....	7
<b>Índice de Cuadros</b> .....	7
<b>Índice de Anexos</b> .....	8
<b>Abreviaturas y siglas</b> .....	9
<b>1. Introducción</b> .....	11
<b>2. Marco Teórico</b> .....	14
2.1. Antecedentes .....	14
2.2. Estudios filogeográficos .....	15
2.3. Faja Volcánica Transmexicana.....	17
2.4. Zonas alpinas.....	17
2.5. Flora alpina mexicana .....	18
2.6. Flora subantártica .....	18
2.7. Flora antártica.....	19
<b>3. Planteamiento del Problema y Justificación</b> .....	20
<b>4. Objetivos</b> .....	20
4.1. Objetivo general .....	20
4.2. Objetivos particulares .....	20
<b>5. Hipótesis</b> .....	21
<b>6. Materiales y métodos</b> .....	22
6.1. Especie de estudio.....	22
6.2. Área de estudio .....	22
6.3. Muestreo.....	23
6.4. Extracción, amplificación y secuenciación de ADN.....	24
6.5. Obtención, edición y alineamiento de secuencias nucleotídicas .....	25
6.6. Análisis filogenéticos y genéticos de poblaciones .....	26
<b>7. Resultados</b> .....	28
7.1. Diversidad genética .....	28
7.2. Pruebas de neutralidad .....	28
7.3. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) .....	32
7.4 Relaciones genealógicas e hipótesis filogenéticas .....	34
<b>8. Discusión</b> .....	41
8.1. Diversidad genética .....	41
8.2 Estructura genética .....	43

8.3 Filogeografía .....	44
<b>9. Conclusión .....</b>	<b>48</b>
<b>10. Bibliografía.....</b>	<b>49</b>
<b>11. Anexos .....</b>	<b>63</b>

## Índice de Figuras

Figura 1. <i>Colobanthus quitensis</i> .....	22
Figura 2. Ubicación <i>geográfica</i> de los estratovolcanes Iztaccíhuatl y Cofre de Perote en un modelo digital de elevación en la porción de la Faja Volcánica Transmexicana. ....	24
Figura 3. Red de haplotipos TCS para las poblaciones del Iztaccíhuatl y Cofre de Perote, A) ITS, B) <i>rp</i> β32- <i>trn</i> L, C) <i>rp</i> β32- <i>trn</i> L + ITS. ....	35
Figura 4. Red de haplotipos para poblaciones de México y Sudamérica-Antártida para el marcador ITS. ....	36
Figura 5. Red de haplotipos para poblaciones de México y Sudamérica-Antártida para el marcador <i>rp</i> β32- <i>trn</i> L.....	37
Figura 6. Red de haplotipos para poblaciones de México y Sudamérica-Antártida para la matriz concatenada <i>rp</i> β32- <i>trn</i> L+ITS. ....	38
Figura 7. Filograma bayesiano de evidencia total (ITS, <i>rp</i> β32- <i>trn</i> L) para las poblaciones mexicanas de <i>Colobanthus quitensis</i> . Las probabilidades posteriores (PP) y los valores de soporte bootstrap (BS) de los análisis RaxML se dan en cada nodo. Solo se muestran PP ≥ 0,9 y BS ≥ 70. <b>A)</b> <i>Colobanthus quitensis</i> proveniente del Cofre de Perote, <b>B)</b> <i>Colobanthus quitensis</i> proveniente del Iztaccíhuatl.....	39
Figura 8. Filogenia de evidencia total basada en Inferencia Bayesiana (IB) rango biogeográfico completo de <i>Colobanthus quitensis</i> . Valores de probabilidades posteriores y bootstrap se muestran en los nodos. ....	40

## Índice de Cuadros

Cuadro 1. Resumen de los índices de diversidad genética de las poblaciones mexicanas de <i>Colobanthus quitensis</i> . ....	29
Cuadro 2. Diversidad genética analizada por regiones geográficas de la matriz ITS de <i>Colobanthus quitensis</i> . ....	30
Cuadro 3. Diversidad genética analizada por regiones geográficas de la matriz <i>rp</i> β32- <i>trn</i> L de <i>Colobanthus quitensis</i> . ....	31
Cuadro 4. Diversidad genética analizada por regiones geográficas de la matriz <i>rp</i> β32- <i>trn</i> L + ITS de <i>Colobanthus quitensis</i> . ....	32
Cuadro 5. Resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA). ....	33
Cuadro 6. Valores de FST por pares entre regiones geográficas. ....	34

## Índice de Anexos

Figura Anexa 1. Árbol bayesiano del marcador del cloroplasto ( <i>rp132-trnL</i> ) para poblaciones mexicanas de <i>Colobanthus quitensis</i> y grupo externo. Valores de probabilidades posteriores y bootstrap se muestran en los nodos .....	63
Figura Anexa 2. Árbol bayesiano del marcador del núcleo (ITS) para poblaciones mexicanas de <i>Colobanthus quitensis</i> y grupo externo. Valores de probabilidades posteriores y bootstrap se muestran en los nodos. ....	64
Figura Anexa 3. Árbol basado en Inferencia Bayesiana (IB) del marcador del cloroplasto ( <i>rp132-trnL</i> ) rango biogeográfico completo de <i>Colobanthus quitensis</i> . Valores de probabilidades posteriores y bootstrap se muestran en los nodos. ....	65
Figura Anexa 4. Árbol basado en Inferencia Bayesiana (IB) del marcador del núcleo (ITS) rango biogeográfico completo de <i>Colobanthus quitensis</i> . Valores de probabilidades posteriores y bootstrap se muestran en los nodos. ....	66
Cuadro Anexo 1. Programa utilizado en el termociclador para la amplificación del marcador molecular nuclear ITS (ITS 5 - ITS 4), mediante reacción en cadena de la Polimerasa (PCR). ....	67
Cuadro Anexo 2. Sitios de muestreo y códigos de acceso de las secuencias de <i>Colobanthus</i> , región nuclear ITS y del cloroplasto <i>rp132-trnL</i> descargadas del portal Nucleotide. Las poblaciones mexicanas aún no cuentan con un código de acceso (S.C.). ....	68

## Abreviaturas y siglas

AMOVA: Análisis Molecular de Varianza. Modelo estadístico o método para estimar la diferenciación genética de poblaciones a partir de datos moleculares.

CP: Cofre de Perote.

*D de Tajima*: Prueba estadística que consiste en distinguir entre una secuencia de ADN que evoluciona aleatoriamente 'neutral' contra una que evoluciona bajo un proceso no aleatorio, incluyendo selección equilibrada, expansión o contracción demográfica.

*F<sub>s</sub>* de Fu: Estimador estadístico que prueba hipótesis de cambios demográficos en una población, se basan en la variación alélica.

*F<sub>st</sub>*: Índice de fijación genética.

FVTM: Faja Volcánica Transversal Mexicana.

Hd: Haplotype diversity (Diversidad haplotípica).

IB: Inferencia Bayesiana. Inferencia estadística que se basa en el Teorema de Bayes, las evidencias u observaciones sirven para inferir la probabilidad de que una hipótesis sea cierta.

ITS: Espaciador transcrito interno (Internal Transcribed Spacer), fragmento de ADN situado entre el ADN que codifica para el ARN ribosomal, para la subunidad pequeña y grande.

IZ: Iztaccíhuatl.

ML: Máxima Likelihood.

*ndhF-rpl32* (NADH dehydrogenase F gene-Ribosomal Protein L32 gene): Espaciador intergénico del cloroplasto.

*rpl32-trnL* (Ribosomal Protein L32 gene- transfer RNA-Leu (UAA)): Espaciador intergénico del cloroplasto.

WFO: The World Flora Online.

## Resumen

*Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl., nombrado clavel antártico, es una especie vegetal preferente de hábitats húmedos y fríos. Es una de las dos especies de angiospermas nativas de la Antártida. Su distribución global abarca áreas biogeográficas disyuntas desde Sudamérica y la Antártida hasta los volcanes mexicanos. Este estudio analiza la dinámica genética de dos poblaciones mexicanas presentes en las zonas alpinas mediante el uso de marcadores moleculares del cloroplasto (*rp132-trnL*) y del núcleo (ITS), para comparaciones genéticas se incluyeron poblaciones de Sudamérica y la Antártida (separadas por un mínimo de 3,000 km aprox.) previamente estudiadas. Se aplicaron análisis filogenéticos, pruebas de neutralidad y AMOVA. Los resultados revelaron bajos niveles de diversidad genética en México, con haplotipos únicos para cada población, lo que indica un aislamiento genético significativo. Eso se debe al limitado flujo genético entre las poblaciones mexicanas debido a la orogenia reciente de los volcanes pertenecientes a la Faja Volcánica Transmexicana, que actúa como una barrera geográfica y/o una reciente colonización de la especie. Los niveles bajos de diversidad genética además podrían estar relacionados con un cuello de botella histórico y tamaños poblacionales reducidos. Se sugiere que la colonización de los volcanes mexicanos ocurrió por un evento de dispersión a larga distancia desde los Altos Andes, ya que los haplotipos mexicanos están estrechamente relacionados con los de esta región. Los análisis mostraron diferencia significativa entre las poblaciones mexicanas y las de Sudamérica-Antártida. Sin embargo, no existe divergencia dentro de las poblaciones mexicanas, ni con respecto de las poblaciones más al sur. Este enfoque filogeográfico aporta información clave acerca de las conexiones entre Sudamérica y Norteamérica para la especie vegetal y subraya a los ecosistemas alpinos como reservorios de información evolutiva.

**Palabras clave:** Diversidad genética, Estructura genética, Faja Volcánica Transmexicana, Islas alpinas, Perla Antártica.

## 1. Introducción

El territorio mexicano, debido a su posición biogeográfica donde convergen las regiones Neártica y Neotropical, es centro de diversificación biológica resultado de la compleja historia compartida entre las biotas y las áreas que ocupan (Sierra-Jiménez et al., 2014). La diversidad en México, no tiene una distribución homogénea, sino que existen patrones espaciales complejos en los paisajes, los cuales presentan distinta composición biológica incluso en regiones próximas entre sí (Llanes-Quevedo et al., 2024). A pesar de que el territorio mexicano se distingue por tener climas predominantemente cálidos y ecosistemas áridos, también se encuentran biotas con características templadas y frías en las zonas de mayor altitud (Mastretta-Yanes et al., 2015). En los ambientes de alta montaña, la flora alpina ocupa menos del 0.0001% del territorio nacional (Bryson et al., 2011; Steinmann et al., 2021). El término “alpino” describe a cualquier vegetación de baja estatura por encima del límite arbóreo climática de todo el mundo (Steinmann et al., 2021). De acuerdo a la latitud, el límite arbóreo no es homogéneo en todo el mundo, sino que se distribuye de manera discontinua y puntual (Steinmann et al., 2021; Velázquez, 2021). En México la vegetación alpina se encuentra entre el límite superior de *Pinus hartwegii* (3,500 msnm) y el límite inferior a la zona rival sin vegetación (Miranda y Hernández, 1963). Sin embargo, dentro de las montañas elevadas y aisladas comúnmente nombradas “islas alpinas”, “islas altitudinales” o “islas cielo”, existe un mayor número de endemismo que está fuertemente correlacionado con la altitud y débilmente correlacionado con la riqueza de las especies, la temperatura, y área geográfica (Velázquez, 2021).

Las islas alpinas mexicanas albergan especies endémicas, así como también algunas especies modelo de especiación y evolución, debido a que presentan una distribución global extensa y a su vez, sus poblaciones han sido moldeadas por la topografía compleja, historia tectónica y la dinámica climática (Steinmann et al., 2021). En ocasiones, algunas especies establecidas en las altas cumbres de México pertenecen a las mismas especies encontradas en los sistemas montañosos de Sudamérica (Mercedes, 2017).

En general, se considera que la dispersión en organismos vegetales, a diferencia de otros grupos, es relativamente baja y dependiente de numerosos factores extrínsecos e intrínsecos (Cain et al., 2000). Se denomina dispersión, al conjunto de comportamientos que resultan en movimiento de individuos desde su población de origen hacia una población reproductora diferente (Buoro & Carlson, 2014). Los eventos de dispersión a larga distancia (muchos kilómetros) en las plantas, ya sea de manera activa, o bien, pasiva, pueden llegar a ser poco frecuentes e impredecibles. Estos eventos tienen un impacto directo en la composición vegetal a lo largo del tiempo y el espacio, el flujo genético y la expansión de las áreas de distribución de las poblaciones, lo que explica su presencia en regiones remotas debido a la baja permeabilidad de las barreras geográficas circundantes (Fasanella et al., 2017; Di Musciano et al., 2023; Suetsugu et al., 2023).

La variabilidad espacial de los taxones involucra procesos a diferentes escalas temporales, que les permite presentar una distribución de tipo continua, en donde los individuos abarcan la totalidad de su área de distribución sin fragmentarse, a diferencia de la distribución discontinua, referida a aquellas que presentan una división espacial entre las poblaciones generando parches de ausencia y presencia, entre mayor distancia, menor es el intercambio genético entre ellas. Finalmente, las poblaciones disyuntas son poblaciones muy alejadas geográficamente, donde el flujo genético se pierde drásticamente o es nulo (Bravo, 2003; Maciel et al., 2015).

*Colobanthus* Bartl. pertenece a la familia Caryophyllaceae y cuenta con 25 especies según WFO (2022). La mayoría de las especies de este género se encuentran distribuidas en el hemisferio sur (América del Sur, las islas subantárticas, la Península Antártica y el área de Australasia, que incluye Nueva Zelanda, Australia y Tasmania), y solo una de las especies extiende sus poblaciones hasta México (Calderón & Rzedowski, 2001; Lewis 2003). *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. es la especie con distribución más amplia del género y es la única que se expande hasta Norte América en las islas alpinas del territorio mexicano (Calderón & Rzedowski, 2001; Lewis 2003). La distribución geográfica de la especie incluye la Península Antártica (Convey et al., 2011), las Islas Shetland del Sur, las

Islas Orkney del Sur, Georgia del Sur, las Islas Malvinas, las cordilleras del sur de Chile y Argentina, las regiones de los Altos Andes de Chile, Argentina, Ecuador, Bolivia, Colombia (Moore, 1970; Biersma et al., 2020). Su distribución geográfica se considera disyunta, ya que incluye parches en los volcanes de México como el Pico de Orizaba, Iztaccíhuatl y Cofre de Perote (Calderón & Rzedowski, 2001), pero ausente en las altas montañas Centroamericanas (Moore, 1970).

Las disyunciones bipolares y anfitropicales son comunes en muchos linajes de plantas tropicales, debido a la similitud de sitios en ambos hemisferios (Hemisferio Norte y Hemisferio Sur) y las características físicas de la Tierra (Raven, 1963). Simpson et al. (2017) retoman la definición propuesta por Raven (1963) para la flora disyunta anfitropical y la redefinen, como aquellas especies que no únicamente tienen su distribución en ambos lados de los trópicos (Trópico de Cáncer y Trópico de Capricornio), sino que amplían esta clasificación al señalar que también puede incluir poblaciones con distribución en latitudes altas, ya sea en Norteamérica o Sudamérica, y que pueden presentar ocurrencias en sitios con distribución más templada. De acuerdo con su propuesta biorregional de disyunciones vegetales, *C. quitensis* se clasifica dentro de la categoría de “disyunción bipolar”.

La diversificación de los taxones ha sido estudiada en las últimas décadas desde una perspectiva holística entre variables históricas y datos moleculares, lo que ha permitido tener nueva información sobre el origen de taxones tropicales montanos de todo el mundo. Es así, como la filogeografía surge del estudio simultáneo entre disciplinas microevolutivas y macroevolutivas. Considerar los eventos orogénicos y climáticos facilita la obtención de conclusiones para estudios que analicen la colonización y la evolución *In situ* de las especies presentes en islas y tierras altas de origen reciente, como la Faja Volcánica Transversal (Avice, 2000; Mastretta-Yanes et al., 2015; Velásquez, 2021).

## 2. Marco Teórico

### 2.1. Antecedentes

*Colobanthus quitensis* ha sido considerada una especie de interés debido a las condiciones ambientales extremas donde crece. Se incluyen trabajos desde enfoques morfológicos, fisiológicos, adaptaciones bioquímicas y algunos estudios de diversidad genética, únicamente de las poblaciones correspondientes al hemisferio Sur (Bravo et al. 2007; Bascunan-Godoy et al. 2012; Navarrete-Gallegos et al. 2012; Cuba-Díaz et al. 2017). La variabilidad genética y morfológica de *Colobanthus quitensis* ha sido estudiada en relación con su distribución geográfica y las condiciones ambientales desde diferentes técnicas (AFLPs, iPBS) en donde se han identificado diferencias en los niveles de diversidad genética entre poblaciones sudamericanas y antárticas. Sus hallazgos sugieren un gradiente de diversidad genética creciente de norte a sur, con las poblaciones de América del Sur presentando los niveles más bajos. Esta diferenciación genética también se refleja en la identidad alélica de las poblaciones, lo que sugiere una adaptación diferencial en distintos ambientes (Acuña-Rodríguez et al., 2014). En esta misma línea, se ha asociado la influencia el estrés abiótico y la adaptación a condiciones ambientales locales con la presencia de polimorfismo genético entre individuos dentro de las poblaciones, aunque con una baja variabilidad genética entre ellas (Androsiuk et al., 2015). De manera complementaria, Cuba-Díaz et al. (2017) postulan que esta variabilidad genética se manifiesta también en características morfológicas, estableciendo una correspondencia entre la distribución geográfica y los rasgos fenotípicos de *C. quitensis*, tanto a nivel externo como en su estructura genética.

En conjunto, estos estudios sugieren que la adaptación de *Colobanthus quitensis* está moldeada por gradientes ambientales y geográficos, influyendo en su diversidad genética y en su expresión morfológica a diferentes escalas espaciales.

## 2.2. Estudios filogeográficos

La distribución del género *Colobanthus* pareciera tener un origen Gondwánico a partir de un evento de vicarianza. Sin embargo, la edad del género es mucho más reciente (1.87–3.23) ma (Biersma et al., 2020). Se acepta que la ruptura de Gondwana ocurrió hace 165 millones de años (Rogers, 2007), dando origen a la distribución de especies del continente Antártico y el océano austral. Biersma et al. (2020) utilizaron análisis filogeográficos y de datación molecular para evaluar la historia demográfica y la edad de *C. quitensis* en la Antártida. Los autores concluyeron que la especie llegó posterior a la última Máxima Glaciación, representando una división temprana (<1 Ma) durante el Pleistoceno tardío, mientras que los análisis indicaron que las poblaciones de la Antártida marítima en la región norte y sur constaban de dos haplotipos diferentes, incluyendo la alta probabilidad de derivar de dos diferentes eventos de dispersión. Encontraron la mayor diversidad genética de la especie en las poblaciones pertenecientes a la región de la Patagonia y los Altos Andes.

En general, las fluctuaciones climáticas inciden directamente en la extensión, la distribución y la variación genética para muchos grupos de especies. Amarilla et al. (2015) estudiaron *Munroa argentina*, una gramínea que sobrevivió al levantamiento andino, reconstruyeron su historia evolutiva en base a su estructura genética y distribución. Se identificaron tres grupos de linajes divergentes, el tiempo de división de los filogrupos fue asociado con el tiempo en el que ocurrieron procesos de semi-aridificación que dio origen a la Zona de Transición Sudamericana, el levantamiento final de los Andes y las glaciaciones del cuaternario. Concluyendo que los eventos climáticos permitieron la fragmentación del hábitat antiguo, aun cuando actualmente evidencian una distribución parcialmente continua, esta hipótesis fue sustentada por la ausencia de haplotipos compartidos entre los tres linajes.

López-Pérez et al. (2022) estudiaron la filogeografía de *Tigridia durangensis*, una especie que presenta disyunción entre las poblaciones presentes en la Zona de las Transición Mexicana y la Sierra Madre Oriental. Este estudio demostró que las

poblaciones pertenecientes al estado de Michoacán presentan diferenciación genética significativa entre las poblaciones de Durango, tratándose de dos grupos genéticos distintos. Se identificaron dos linajes intraespecíficos, resultando un valor de diversidad haplotípica alta que puede explicarse por la ausencia de flujo de genes entre ambas y su aislamiento geográfico, obteniendo una especiación rápida para *T. durangensis* por efecto de la topografía y la variación climática de la ZTM. Más tarde López-Pérez et al. (2023) describieron las poblaciones de Michoacán como una nueva especie, *Tigridia azufrensis*.

En contraste con los trabajos anteriormente descritos, las poblaciones de *Setchellanthus caeruleus* no han divergido ecológica, morfológica y genéticamente. Por lo que a pesar de la separación de sus poblaciones a causa de las cadenas montañosas de la Faja Volcánica Transversal y las grandes distancias entre las poblaciones de las islas del desierto Chihuahuense y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y además de ser un linaje antiguo, no ha tenido influencia en su historia evolutiva (Hernández-Hernández et al., 2013).

Para la historia evolutiva en otros grupos, como es el caso de *Romerolagus diazi*, el conejo de las montañas, estudiada en la Sierra Nevada y Sierra Chichinautzin, se encontró que las fluctuaciones climáticas del Plioceno incidieron en la dinámica de estructura poblacional, se recuperaron cinco linajes provenientes de 45 sitios muestreados, de los cuales, tres de ellos coinciden con el tiempo geológico de la formación de los dos campos volcánicos. Se encontró una estructura genética particularmente asociada a las regiones montañosas y a la biología particular de la especie, interactuando para crear barreras de flujo de genes. Tales barreras han generado la estructura genética en su área de distribución, inclusive diferenciaciones genéticas pequeñas pero significativas entre regiones separadas aproximadamente por 20 km. El tiempo de divergencia para los linajes fue correlacionado con el levantamiento de algunos de los principales volcanes (Osuna et al., 2020).

### 2.3. Faja Volcánica Transmexicana

Las zonas montañosas en México son regiones complejas divididas en cinco: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana (FVTM), Sierra Madre del Sur y Sierras de Chiapas y Guatemala y Mastretta-Yanes et al. (2015) las describen como un mosaico de provincias geológicas de distintas edades y orígenes. Dentro de ellas, se reconoce que la Faja Volcánica Transmexicana está constituida por cerca de 8000 estructuras volcánicas de más de 1000 km de longitud que incluye varios picos importantes dentro de este sistema montañoso tan dinámico y complejo. Algunos de los más altos son: Pico de Orizaba (5,636m), Popocatepetl (5,426m), Iztaccíhuatl (5,230m), Nevado de Toluca (4,680m) y Cofre de Perote (4,282m), que se han formado debido a la interacción tectónica y la actividad volcánica. A lo largo de esta cadena montañosa han ocurrido los cambios geológicos más recientes, ya que se ha ido formando en los últimos 19 millones de años (Gámez et al., 2012). Diversos autores reconocen principalmente cuatro episodios (1) Mioceno temprano a medio, (2) Mioceno tardío, (3) Mioceno tardío-Plioceno temprano, y (4) Plioceno tardío y Pleistoceno. El episodio final de la formación del FVTM se caracterizó por la construcción de grandes estratovolcanes (> 3,500 m) durante los últimos 1,5 Ma, algunos de los cuales aún están activos en los que se ha dividido la evolución histórica de la FVTM de forma no simultánea, explicando la diferencia de sus distribuciones y la riqueza de endemismos (Gómez-Tuena et al., 2007; Ferrari et al., 2012; Gámez et al., 2012; Mastretta-Yanes et al., 2015).

### 2.4. Zonas alpinas

Las zonas alpinas son aquellos hábitats situados por encima del límite arbóreo. En las altas montañas abarcan desde los 4,000 m.s.n.m. en los trópicos y desde los 200–500 m.s.n.m. en regiones subárticas. Es un ecosistema presente en todos los continentes, en regiones templadas y tropicales, que cubre aproximadamente el 3% de la superficie del planeta (Körner 1999, Körner et al., 2011; Testolin et al., 2021). Presentan condiciones ambientales extremas pero determinantes que proveen estructura y función biótica, como el clima, presencia de nieve y fuertes vientos. Se

compone de pastizales subalpinos y alpinos, matorrales bajos, y praderas de hierbas (Körner et al., 2011; Steinmann et al., 2021). Las especies vegetales que pertenecen a las zonas alpinas requieren de adaptaciones especiales; formas de vida, tamaño, adaptaciones morfo-fisiológicas, que les permitan permanecer en estas condiciones tan extremas (Meneses et al., 2015; Steinmann et al., 2021).

Los biomas alpinos en América se encuentran cercanos a las costas y recorren las grandes cadenas montañosas de norte a sur y este a oeste del continente, están presentes en montañas jóvenes y antiguas, producto de la orogenia y la dinámica alpina. Estas grandes cadenas son: Montañas Rocosas (Canadá, Estados Unidos); Tierras Altas mexicanas. Divididas en cinco: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur, Tierras Altas Chiapanecas hasta los límites norteños de los sistemas montañosos de América Central (Guatemala) y la Cordillera de los Andes (Sudamérica) (Mastretta-Yanes et al., 2015).

## 2.5. Flora alpina mexicana

La cobertura vegetal de las islas alpinas del centro de México se encuentra entre los 3900 y los 4700 msnm, la estructura y la diversidad de especies es variable conforme a la elevación. La mayor parte de las especies se concentran en la Faja Volcánica Transmexicana, la cual está representada por 46 familias, 130 géneros y 237 especies de plantas vasculares; 12 especies de helechos, tres especies de gimnospermas y 222 especies de angiospermas ubicadas en 39 familias. Las familias más diversas son Asteraceae (44 spp.), Poaceae (42) y Caryophyllaceae (21) (Steinmann et al., 2021).

## 2.6. Flora subantártica

La Cordillera Andina presenta una notable diversidad de vegetación a lo largo de sus 7000 km, que abarca desde los Andes tropicales de Colombia y Venezuela hasta los Andes templados de Chile y Argentina. La vegetación de alta montaña de los Andes se puede clasificar en cinco tipos de formaciones: 1) el Páramo, donde predominan gramíneas; 2) la Puna húmeda, caracterizada por grandes graminales;

3) la Puna seca, compuesta por extensos matorrales; 4) los desiertos y semidesiertos de alta montaña; y 5) la vegetación de alta montaña subantártica, que incluye matorrales, así como turberas (Galán et al., 2015).

## 2.7. Flora antártica

La mayor parte de la vegetación antártica se concentra en los sitios rocosos de las costas a lo largo de las Montañas Transantárticas, sitios que no se encuentran cubiertos de hielo todo el año. Solo hay dos especies de plantas vasculares antárticas nativas: *Deschampsia antarctica* (pasto antártico) y *C. quitensis* (clavel antártico). Por el contrario, se reconocen cerca de 400 especies de flora líquénica antárticos y alrededor de 133 especies de musgos y 27 especies de hepáticas (García & Pintado, 2011; Colesie et al., 2023).

### **3. Planteamiento del Problema y Justificación**

El enfoque filogeográfico puede ofrecer una mejor comprensión de los factores históricos que conducen a la adaptación local y de colonización, así como la estructura genética de *Colobanthus quitensis* por su amplia distribución latitudinal, altitudinal (0-4,200 msnm) y su presencia en ambientes extremos, la cual es fundamental para la comprensión de la historia evolutiva que ha contribuido al éxito del establecimiento de esta especie en un amplio rango geográfico (Cuba-Díaz et al., 2017; López & Bonasora, 2017). A pesar de que existen trabajos que han estudiado la diversidad genética y la filogeografía de las poblaciones de la especie en el hemisferio sur, aún existe desconocimiento sobre las poblaciones presentes en las islas alpinas del territorio mexicano.

### **4. Objetivos**

#### **4.1. Objetivo general**

Analizar la estructura y diversidad genética de las poblaciones mexicanas de *Colobanthus quitensis* mediante un análisis filogeográfico comparativo con sus poblaciones del hemisferio sur.

#### **4.2. Objetivos particulares**

- Cuantificar la variación genética dentro y entre las poblaciones mexicanas de *Colobanthus quitensis* usando un marcador de núcleo y un marcador de cloroplasto para determinar patrones de variación dentro y entre poblaciones.
- Evaluar la diferenciación genética de las poblaciones mexicanas en relación con las poblaciones sudamericanas y antárticas para comprender las relaciones evolutivas.

## **5. Hipótesis**

Las especies comparten un patrón de relación histórica que abarca procesos en diversas escalas temporales y espaciales, así como un intercambio genético que da lugar a una diversidad tanto espacial como genética (Domínguez-Domínguez & Vázquez-Domínguez, 2009). A través del levantamiento de las regiones montañosas dentro de la Faja Volcánica Transmexicana se modificó el clima, hábitats, que como consecuencia han modificado la biota, su distribución, la diversidad genética y la divergencia entre poblaciones. Las poblaciones con ascendencia común reciente son genéticamente más similares de aquellas poblaciones con ascendencia común lejana (Schaal et al., 1998; Mastretta-Yanes et al., 2015). Como resultado, se anticipa que la mayoría de las poblaciones muestren un grado significativo de diferenciación molecular y divergencia en relación con su distribución geográfica, asociada a la orogenia de la FVTM y disyunción con las poblaciones sudamericanas y antárticas.

## 6. Materiales y métodos

### 6.1. Especie de estudio

*Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl.

Hierba perenne formando cojines laxos de algunos centímetros de diámetro (menos de 5 cm de alto). Tallo simple, corto. Hojas graminoides, láminas lineares a triángulo-lineares, angostas, obtusas a subagudas, de 0.5 a 2.0 cm de longitud, levemente acanaladas en la cara superior, presentándose imbricadas unas sobre otras, ápice mucronado, haz y envés glabro. Flores solitarias en el ápice de escapos delgados, tépalos ovado-oblongos, agudos, de unos 3 mm de largo, cápsula ovoide, más o menos del mismo tamaño que los sépalos, valvas obtusas, semillas reniformes, cafés, de 0.5 mm de ancho (Calderón & Rzedowski, 2001; Moore, 1970) (Figura 1).

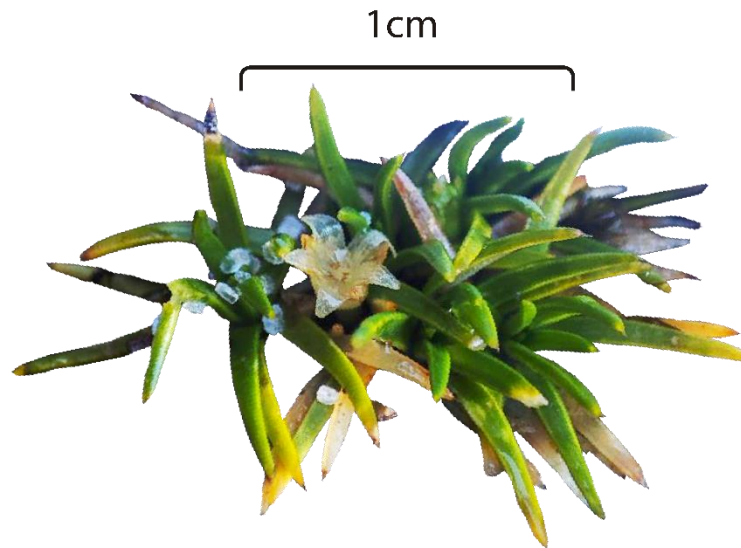


Figura 1. *Colobanthus quitensis*.

### 6.2. Área de estudio

El presente estudio contempló la zona de distribución de las poblaciones mexicanas registradas hasta ahora de *Colobanthus quitensis*, en los volcanes del Estado de México y Puebla (Iztaccíhuatl) y Veracruz (Cofre de Perote) (Figura 2). El volcán

Iztaccíhuatl (IZ) 19°00'–19°13'N, 98° 35'–98° 40'W, constituye parte del sur de la Sierra Nevada. Se localiza en la Faja Volcánica Transmexicana con orientación centro-oriental, cuyo rango altitudinal comprende los 3,000-5,480 msnm (CONANP, 2013). La zona alpina del volcán tiene una extensión de 38.58 km<sup>2</sup> (Steinmann et al., 2021), en donde, el zacatonal, pastizal alpino y subalpino están presentes en un gradiente altitudinal de 3,500-4,350 m.s.n.m. Debido a su topografía y ubicación, el parque tiene una variedad de climas que van del templado húmedo a los climas frío y muy frío; la temperatura disminuye con la altura a razón de 0.68°C por cada 100 metros (CONANP, 2013).

El Cofre de Perote (CP), 19°28'–19°30'N, 97°08'–97°10'W está ubicado dentro de la subprovincia fisiográfica, denominada Lagos y Volcanes de Anáhuac de la Faja Volcánica Transmexicana (INEGI, 1988). Presenta una altitud de 4230 msnm y tiene un área alpina comparativamente pequeña de 1.57 km<sup>2</sup>. La estructura de la vegetación alpina de esta zona se presenta formando manchones en las partes más altas, a partir de los 4000– 4200 m.s.n.m. (CONANP, 2015; Steinmann et al., 2021).

### 6.3. Muestreo

Se realizaron salidas a los volcanes Iztaccíhuatl y Cofre de Perote durante los meses de septiembre-diciembre 2023 para la colecta de ejemplares y muestras de tejido de la única población registrada de *Colobanthus quitensis* por sitio. Los ejemplares de respaldo fueron depositados en los herbarios “Graciela Calderón y Jerzy Rzedowski” (IEB) y “Herbario del Jardín Botánico Universitario BUAP” (HUAP). Para la extracción de ADN genómico, se requirió del tejido de la hoja (0.80 mg aprox.) obtenida de 10 individuos al azar por población que no presentaban hepáticas, musgos, pastos, etc. en la superficie, ni individuos afectados por hongos, virus, agallas, etc. El material colectado en campo se almacenó en sobres de papel filtro. Los sobres se colocaron en bolsas zip con sílica gel.

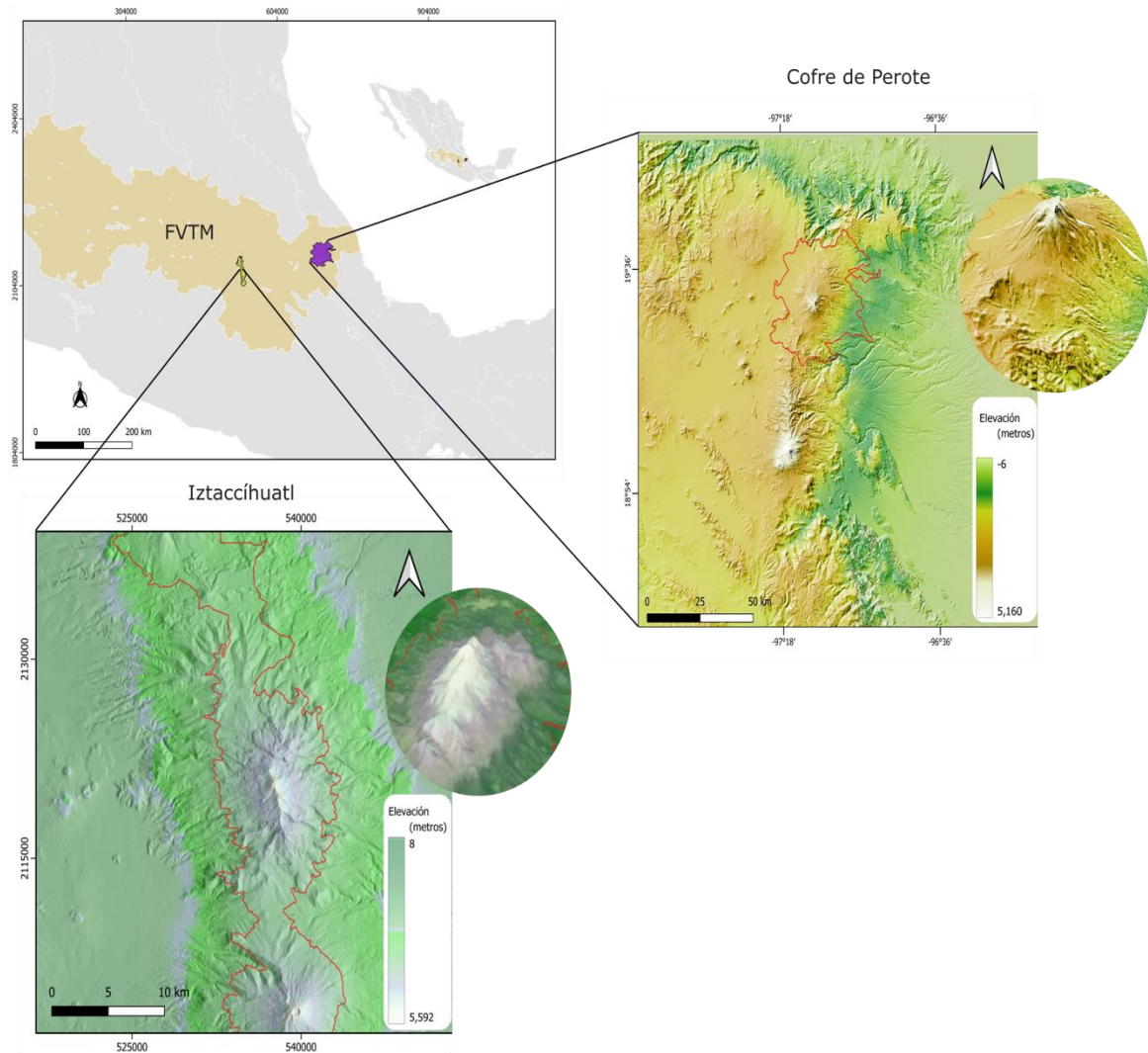


Figura 2. Ubicación *geográfica* de los estratovolcanes Iztaccíhuatl y Cofre de Perote en un modelo digital de elevación en la porción de la Faja Volcánica Transmexicana.

#### 6.4. Extracción, amplificación y secuenciación de ADN

La extracción de ADN genómico total de los 20 individuos se realizó de acuerdo con los protocolos convencionales con ligeras modificaciones (Cota-Sánchez et al., 2006) y usando el DNeasy Plant Mini Kit Qiagen (GmbH, Hilden, Germany). La cantidad y calidad del ADN se corroboró en geles de agarosa al 1% y con un nanodrop. Se seleccionaron dos regiones espaciadoras intergénicas (Biersma et al., 2020), una del cloroplasto *rp/32-trnL* (oligonucleótidos *rp/32R*, *trnL*; Shaw et al.,

2007) y una nuclear ITS (oligonucleótidos ITS-4, ITS-5; White et al., 1990). Todas las regiones fueron amplificadas mediante reacción de cadena de la polimerasa (PCR). Los parámetros para el espaciador intergénico *rp32-trnL* fueron las mismas condiciones empleadas en el trabajo de Shaw et al. (2007). El Cuadro Anexo 1 muestra las condiciones de la PCR para el marcador nuclear ITS. Los productos PCR fueron verificados en geles de agarosa al 0.8 % antes de purificarse. Se realizó secuenciación Sanger procesada en un secuenciador de ADN 310ABI.

#### 6.5. Obtención, edición y alineamiento de secuencias nucleotídicas

Todos los registros de *Colobanthus quitensis* en el hemisferio sur se descargaron de la base de datos *Nucleotide* de la plataforma pública de *NCBI* (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>) utilizando los códigos de acceso previamente publicados en el apéndice por Biersma et al. (2020) para el marcador nuclear ITS y el marcador del cloroplasto (*rp32-trnL*). Se obtuvieron un total de 290 secuencias provenientes de siete regiones geográficas (Altos Andes, Islas Shetland Sur, Georgia del Sur, Islas Orkney Sur, la Patagonia, Islas Falkland) localizadas en la Zona de Transición Sudamericana, Región Andina, Región Antártica (Cuadro Anexos 2) (Morrone, 2017; Morrone et al., 2022). De ellas, 261 secuencias pertenecen a *Colobanthus quitensis*, 19 secuencias representan a siete especies del género *Colobanthus* (*C. subulantus*, *C. kerguelensis*, *C. apetalus*, *C. masonae*, *C. strictus*, *C. hookeri*, *C. affinis*) y se consideraron parte del grupo externo para los análisis filogenéticos, se seleccionó a la especie *C. hookeri* como grupo externo funcional.

Las ediciones de secuencias obtenidas a partir de las poblaciones mexicanas fueron realizadas mediante el programa Sequencher 4.1.4. ([www.genecodes.com](http://www.genecodes.com)) Todas las secuencias se alinearon con PhyDE 9971 (Müller et al., 2020) utilizando la configuración de MUSCLE (Edgar, 2004) con correcciones menores realizadas manualmente. Se excluyeron las secciones cortas y parcialmente incompletas en los extremos de cada alineación. Los modelos de evolución de las secuencias de ADN se seleccionaron utilizando jModeltest 2.1.10 (Darriba et al., 2012) empleando los cálculos para el método AICc implementados. Se encontraron los siguientes

modelos para los datos de las poblaciones mexicanas TIM1ef para ITS, y TPM2uf para *rpβ32-trnL*, para los datos completos de todo el rango de distribución se encontró JC para ITS, y TPM1+I para *rpβ32-trnL*.

#### 6.6. Análisis filogenéticos y genéticos de poblaciones

Los análisis filogenéticos se realizaron en el software Mr. Bayes (Ronquist et al., 2012) con  $10 \times 10^6$  generaciones, aplicando configuraciones predeterminadas y la coincidencia más cercana a los modelos de sustitución identificados por JModelTest por partición (poblaciones mexicanas ADNcp: nst = 6, tasas= equal; ITS: nst= 1, tasas= equal) (poblaciones de todo el rango biogeográfico ADNcp: nst= 6, tasas= equal; ITS: nst= 6, tasas= equal), tomando muestras cada  $1,0 \times 10^3$  generaciones y omitiendo el primer 25% de los árboles como quemado. La convergencia se evaluó utilizando Tracer 1.7 (Rambaut et al., 2014) verificando que todas las estimaciones de parámetros posteriores excedieran los tamaños de muestra efectivos en >200. Los análisis de máxima verosimilitud se realizaron utilizando RaxML-GUI 1.3.1 (1000 iteraciones) (Silvestro & Michalak, 2012).

Para evaluar la variación de *Colobanthus quitensis* en las poblaciones mexicanas y según la región biogeográfica, se construyeron redes filogenéticas TCS (Templeton et al., 1992) utilizando PopART (Leigh y Bryant, 2015). Se crearon redes para un marcador por separado ITS, *rpβ32-trnL*, y a partir de un conjunto de datos combinado que contiene secuencias *rpβ32-trnL* + ITS. Además, se llevaron a cabo pruebas de neutralidad *D* de Tajima (Tajima, 1989) y *F<sub>s</sub>* de Fu (Fu, 1997) en el software Arlequin 3.5. (Excoffier & Lischer, 2010) para cada región por separado y para el conjunto de datos combinados *rpβ32-trnL* + ITS.

También se calcularon los índices de diversidad molecular para las poblaciones mexicanas (Iztaccíhuatl y Cofre de Perote) y regiones biogeográficas (Altos Andes, Patagonia, Georgia del Sur, Islas Shetland del Sur, México y Península Antártica). Las diferencias genéticas entre poblaciones fueron evaluadas con dos criterios: 1) las poblaciones mexicanas fueron consideradas un solo grupo por cada marcador molecular y los datos concatenados (AMOVA sin grupos definidos), y 2) las poblaciones fueron separadas en dos grupos: México (Norte) y

Sudamérica-Antártida (Sur) (AMOVA grupos definidos). Además, se calcularon los valores de  $F_{ST}$  por pares para comparar las poblaciones mexicanas con las poblaciones del hemisferio sur (Excoffier et al., 1992) con 10.000 permutaciones de conjuntos de datos para evaluar la importancia. El número de sitios informativos variables y de parsimonia, haplotipos, diversidad haplotípica, diversidad nucleotídica se calculó utilizando DnaSp v6 (Rozas et al. 2017).

## 7. Resultados

### 7.1. Diversidad genética

El muestreo genético final para las poblaciones mexicanas incluyó secuencias de 19 individuos agrupados en dos poblaciones. El marcador intergenético nuclear mostró ligeramente menor diversidad (ITS,  $\pi = 0.00140$ ) que el marcador del cloroplasto (*rp132-trnL*,  $\pi = 0.00130$ ). El alineamiento concatenado (1270 pb, ITS-*rp132-trnL*) fue el más variable para las poblaciones mexicanas y entre regiones biogeográficas. Para las poblaciones mexicanas de *C. quitensis* se identificaron 8 haplotipos totales (H) una diversidad haplotípica ( $H_d$ ) de 0.789 y una diversidad nucleotídica de 0.00134 con ocho sitios variables (V). La diversidad haplotípica entre volcanes por marcadores (ITS, *rp132-trnL*) varió de 0.583 a 0.222 para el Iztaccíhuatl; 0.533 a 0.200 para Cofre de Perote. Mientras que la diversidad nucleotídica de 0.00061 a 0.00042 para el Iztaccíhuatl, 0.00074 a 0.00061 para Cofre de Perote (Cuadro 1).

### 7.2. Pruebas de neutralidad

Los índices  $D$  de Tajima y  $F_s$  fueron negativos, pero no significativos utilizando los datos de la matriz nuclear para ambas poblaciones mexicanas. El estadístico  $D$  de Tajima tuvo valores negativos utilizando las matrices de datos del cloroplasto y datos concatenados, siendo significativo sólo para la población de Cofre de Perote. También,  $F_s$  tuvo valores negativos significativos para ambas poblaciones, Iztaccíhuatl y Cofre de Perote (Cuadro 1).

Cuadro 1. Resumen de los índices de diversidad genética de las poblaciones mexicanas de *Colobanthus quitensis*.

Marcador molecular	n	v	PI	H	Hd	$\pi$	<i>D</i> de Tajima	<i>F<sub>s</sub></i>
<b>a) ITS</b>	19	4	NA	4	0.626	0.00140	-0.38491 <i>p</i> =0.3809	-0.75110 <i>p</i> =0.2499
<b>Iztaccíhuatl</b>	9	1	0	2	0.222	0.00042	-1.0882 <i>p</i> =0.1966	-0.26348 <i>p</i> =0.1746
<b>Cofre de Perote</b>	10	2	0	2	0.200	0.00074	-1.11173 <i>p</i> =0.1966	-0.33931 <i>p</i> =0.1527
<b>b) <i>rpl32-trnL</i></b>	19	5	NA	6	0.713	0.00130	-1.05045 <i>p</i> =0.1808	-2.5190 * <i>p</i> =0.0190
<b>Iztaccíhuatl</b>	9	2	0	3	0.417	0.00061	-1.36240 <i>p</i> =0.0872	-1.0811 * <i>p</i> =0.0454
<b>Cofre de Perote</b>	10	2	0	3	0.378	0.00055	-1.40085* <i>p</i> =0.0295	-1.16394* <i>p</i> =0.0363
<b>c) Datos concatenados</b>	19	8	NA	8	0.789	0.00134	-1.06429 <i>p</i> =0.1650	-2.53139 <i>p</i> = 0.0540
<b>Iztaccíhuatl</b>	9	3	0	4	0.583	0.00053	- 1.51297 <i>p</i> =0.0500	-1.89165** <i>p</i> =0.0070
<b>Cofre de Perote</b>	10	4	0	4	0.533	0.00063	-1.56222* <i>p</i> = 0.0300	-1.96374* <i>p</i> =0.01200

n) número de muestras; v) sitios variables; H) haplotipos; Hd) diversidad haplotípica;  $\pi$ ) diversidad nucleotídica, NA, no adjunto. Pruebas de neutralidad *D* de Tajima y *F<sub>s</sub>*.

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

Entre las diferentes regiones biogeográficas, los Altos Andes mostró la mayor diversidad molecular seguida de México, Península Antártica, Georgia del Sur, la

Patagonia, utilizando la matriz de datos ITS (Cuadro 2). Para la matriz de datos *rp132-trnL* la mayor diversidad molecular la presentó la Patagonia, seguida de los Altos Andes, Península Antártica, Georgia del Sur, México (Cuadro 3). Por otra parte, la matriz de datos concatenada mostró la mayor diversidad molecular para los Altos Andes, seguida de México, la Patagonia, Península Antártica y Georgia del Sur (Cuadro 4). Las Islas Shetland mostró un nulo valor de diversidad molecular que se mantuvo constante en las tres matrices de datos (ITS, *rp132-trnL*, *rp132-trnL* + ITS).

Cuadro 2. Diversidad genética analizada por regiones geográficas de la matriz ITS de *Colobanthus quitensis*.

Región geográfica	n	v	H	Hd	$\pi$
<b>Zona de Transición Mexicana</b>					
México	19	3	4	0.626	0.00140
<b>Zona de Transición Sudamericana</b>					
Altos Andes	52	5	6	0.733	0.00285
<b>Región Andina</b>					
Patagonia	88	2	3	0.169	0.00032
<b>Región Antártica</b>					
Islas Shetland	58	0	1	0.000	0.00000
Georgia Sur	22	1	2	0.368	0.00069
P. Antártica	38	1	2	0.508	0.00095

n) número de muestras; v) sitios variables; H) haplotipos; Hd) diversidad haplotípica;  $\pi$ ) diversidad nucleotídica.

Cuadro 3. Diversidad genética analizada por regiones geográficas de la matriz *rpβ2-trnL* de *Colobanthus quitensis*.

Región geográfica	n	v	H	Hd	π
<b>Zona de Transición Mexicana</b>					
México	19	3	4	0.298	0.00051
<b>Zona de Transición Sudamericana</b>					
Altos Andes	52	1	5	0.598	0.00126
<b>Región Andina</b>					
Patagonia	75	15	17	0.681	0.00184
<b>Región Antártica</b>					
Islas Shetland	52	0	1	0.000	0.000
Georgia Sur	16	1	2	0.325	0.00052
P. Antártica	29	0	2	0.246	0.00040

n) número de muestras; v) sitios variables; H) haplotipos; Hd) diversidad haplotípica; π) diversidad nucleotídica.

Cuadro 4. Diversidad genética analizada por regiones geográficas de la matriz *rp132-trnL* + ITS de *Colobanthus quitensis*.

Región geográfica	n	v	H	Hd	$\pi$
<b>Zona de Transición Mexicana</b>					
México	19	6	7	0.749	0.00092
<b>Zona de Transición Sudamericana</b>					
Altos Andes	52	9	11	0.780	0.00199
<b>Región Andina</b>					
Patagonia	72	17	21	0.743	0.00118
<b>Región Antártica</b>					
Islas Shetland	51	0	1	0.000	0.000
Georgia Sur	16	2	3	0.508	0.00048
P. Antártica	29	2	3	0.631	0.00065

n) número de muestras; v) sitios variables; H) haplotipos; Hd) diversidad haplotípica;  $\pi$ ) diversidad nucleotídica.

### 7.3. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)

El AMOVA sin grupos definidos mostró valores significativos de estructura poblacional de *Colobanthus quitensis* en México en las tres matrices de datos (Cuadro 5). Los valores más altos encontrados se encontraron a partir de los datos concatenados. La  $F_{ST} = 0.760$ ,  $p < 0.001$ , indica una alta diferenciación entre grupos genéticos. Las diferencias entre las poblaciones del Iztaccíhuatl y el Cofre de Perote explican el 76.01 % de la variación genética, mientras que el 23.99 % de la variación fue explicada por las diferencias dentro de las poblaciones. Por su parte, el AMOVA con grupos definidos mostró que las diferencias entre las poblaciones dentro de los grupos y dentro de las poblaciones fueron la principal fuente de variación ( $F_{SC} =$

0.7627,  $p < 0.01$ ). La diferencia entre poblaciones dentro de los grupos ( $F_{CT} = 0.5713$ ,  $p < 0.05$ ) explicó el 44.65 % de la variación.

Cuadro 5. Resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA).

Fuente de variación	df	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación	Índice de fijación
<b>1. Sin grupos definidos (datos concatenados)</b>					
Entre poblaciones					
Dentro de poblaciones	1	9.791	1.00020 Va	76.01	$F_{ST} = 0.760^{***}$
Total	17	5.367	0.31569 Vb	23.99	
	18	15.158	1.31588		
<b>(ITS)</b>					
Entre poblaciones					
Dentro de poblaciones	1	4.985	0.49830 Va	65.36	$F_{ST} = 0.653^{***}$
Total	17	4.489	0.26405 Vb	34.64	
	18	9.474	0.76235		
<b>(<i>rp132-trnL</i>)</b>					
Entre poblaciones					
Dentro de poblaciones	1	4.949	0.50013 Va	70.38	$F_{ST} = 0.703^{***}$
Total	17	3.578	0.21046 Vb	29.62	
	18	8.526	0.71059		
					$G_{ST} = 0.283$
					$N_{ST} = 0.759$
<b>2. Entre grupos definidos</b>					
Entre grupos					
Entre poblaciones dentro de los grupos	1	142.761	3.19631 Va	44.65	$F_{CT} = 0.57132^*$ $F_{SC} = 0.76274^{***}$
Dentro de poblaciones	6	415.944	2.26341 Vb	31.62	
Total	233	395.706	1.69831 Vc	23.73	
	240	954.411	7.15804		$F_{ST} = 0.44654^{***}$

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

Todas las comparaciones por pares de  $F_{ST}$  entre regiones biogeográficas fueron significativas (Cuadro 6). Las poblaciones de las Islas Shetland y Georgia del Sur se diferenciaron principalmente de las poblaciones de México. Los valores de diferenciación más bajos fueron encontrados para los Altos Andes con respecto de las poblaciones mexicanas pertenecientes a los volcanes Cofre de Perote e Iztaccíhuatl.

Cuadro 6. Valores de FST por pares entre regiones geográficas.

Región geográfica	Altos Andes	Patagonia	Georgia Sur	Islas Shetland Sur	Península Antártica
México	0.65158	0.84040	0.88154	0.92188	0.87358
Iztaccíhuatl	0.73164	0.88257	0.91718	0.95455	0.91336
Cofre de Perote	0.68754	0.88262	0.92349	0.96774	0.91962

#### 7.4 Relaciones genealógicas e hipótesis filogenéticas

Las redes de haplotipos para las poblaciones mexicanas identificaron dos grupos genéticos conectados entre sí, entre uno y dos pasos mutacionales. No hubo ningún haplotipo compartido entre las poblaciones, presentando así Cofre de Perote e Iztaccíhuatl haplotipos exclusivos.

La matriz ITS para poblaciones mexicanas produjo dos haplotipos únicos para cada una de las poblaciones separados por un solo paso mutacional, Iztaccíhuatl (H1-H2) y Cofre de Perote (H3-H4), el H1 tuvo la frecuencia más alta en los individuos de Iztaccíhuatl (47.36% del total) y H3 tuvo la frecuencia más alta en los individuos del Cofre de Perote (42.1% del total) (Figura 3, A), la matriz *rpl32-trnL* para poblaciones mexicanas se encontraron tres haplotipos únicos para cada una de las poblaciones, Iztaccíhuatl (H1-H3) y Cofre de Perote (H4-H6), el H4 tuvo la frecuencia más alta en los individuos de Cofre de Perote (42.1% del total) y H1 tuvo la frecuencia más alta en los individuos del Iztaccíhuatl (36.8% del total) (Figura 3, B). Finalmente, para la matriz concatenada *rpl32-trnL+ITS* para poblaciones mexicanas se recuperaron ocho haplotipos únicos para cada una de las poblaciones, Iztaccíhuatl (H1-H4) y Cofre de Perote (H5-H8), el H5 tuvo la frecuencia más alta en los individuos de Cofre de Perote (70% del total) y H1 tuvo la frecuencia más alta en los individuos del Iztaccíhuatl (66.6% del total) (Figura 3, C).

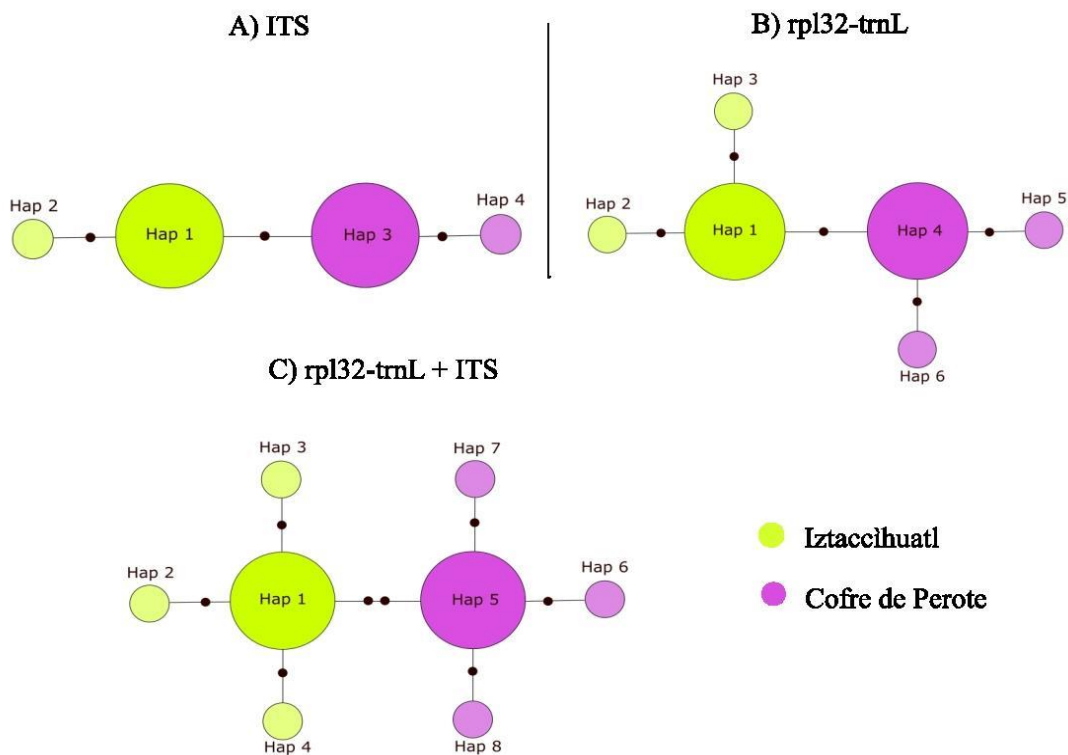


Figura 3. Red de haplotipos TCS para las poblaciones del Iztaccíhuatl y Cofre de Perote, A) ITS, B) *rpl32-trnL*, C) *rpl32-trnL* + ITS.

Para las ocho diferentes regiones geográficas (México, Altos Andes, La Patagonia, Islas Shetland Sur, Georgia del Sur, Islas Orkney Sur, Islas Falkland, Península Antártica), los 282 individuos analizados para ITS produjeron 11 haplotipos (Figura 4), los 245 individuos analizados para *rpl32-trnL* produjeron 20 haplotipos (Figura 5), mientras que para las regiones concatenadas *rpl32-trnL* + ITS, los 241 individuos analizados produjeron 31 haplotipos (Figura 6). Los análisis de regiones combinadas *rpl32-trnL* + ITS y *rpl32-trnL* revelaron que los especímenes pertenecientes a las islas alpinas mexicanas presentan haplotipos únicos no compartidos con los especímenes del hemisferio sur, pero separados únicamente por dos pasos mutacionales de un haplotipo presente en la región de los Altos Andes. Sin embargo, la región ITS recuperó un haplotipo compartido entre los individuos de los Altos Andes y las poblaciones de México, los cuales corresponden únicamente a individuos de la población mexicana del Cofre de Perote.

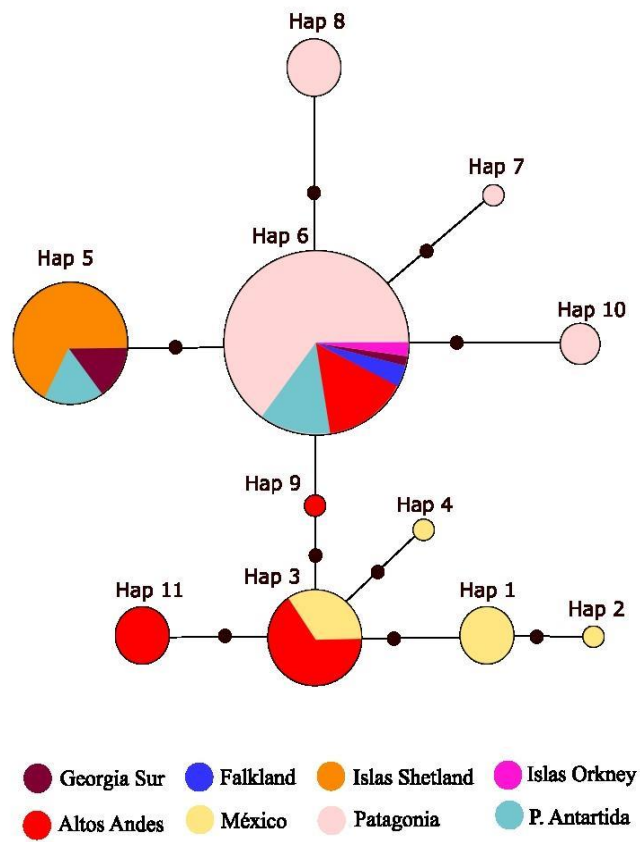


Figura 4. Red de haplotipos para poblaciones de México y Sudamérica-Antártida para el marcador ITS.

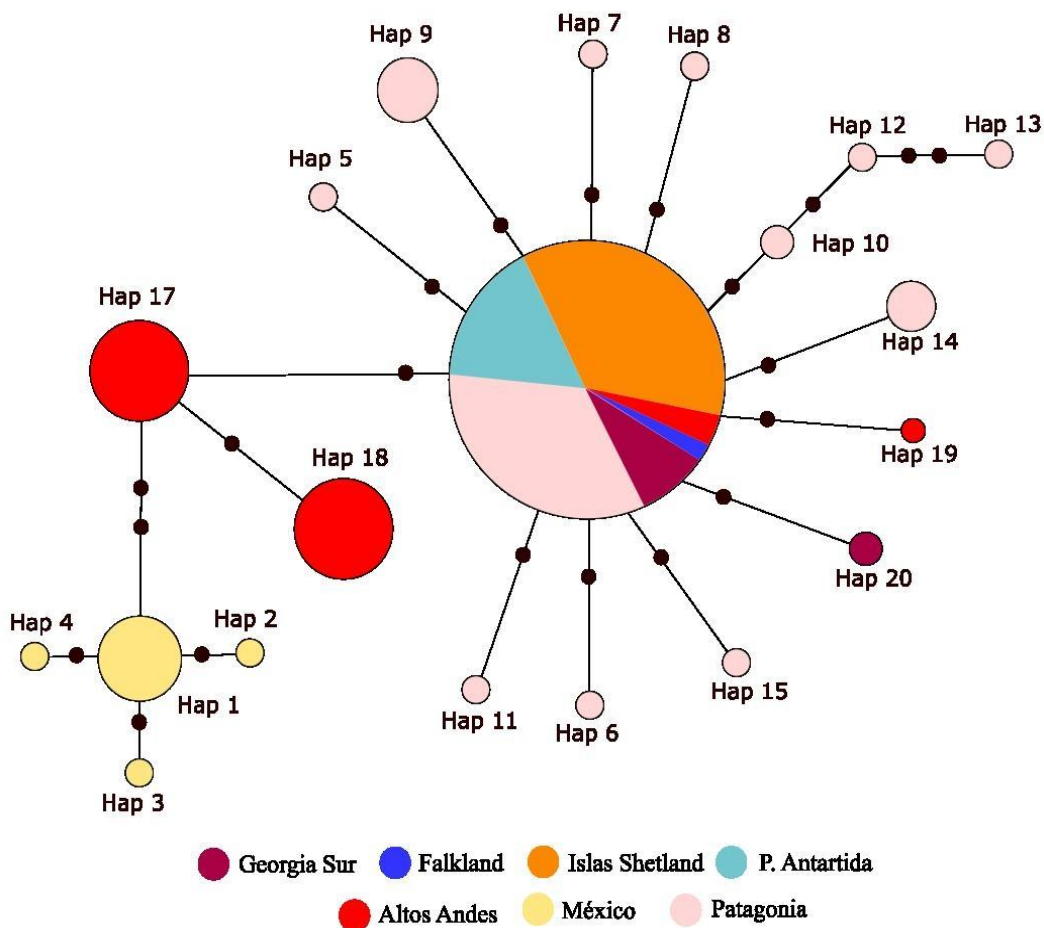


Figura 5. Red de haplotipos para poblaciones de México y Sudamérica-Antártida para el marcador *rp132-trnL*.

El análisis de evidencia filogenética total (ADNcp + ADNnr) únicamente para las poblaciones mexicanas incluyó 29 terminales. Las topologías fueron diferentes entre el conjunto de datos provenientes del ADNnr y ADNcp. Los resultados de la topología proveniente del ADNcp muestra disimilitudes, no se aprecia estructura filogeográfica clara, controversialmente recupera a tres individuos de la especie de *Colobanthus apetalus* dentro del mismo clado que las poblaciones mexicanas de *C. quitensis* (Figura Anexa 1).

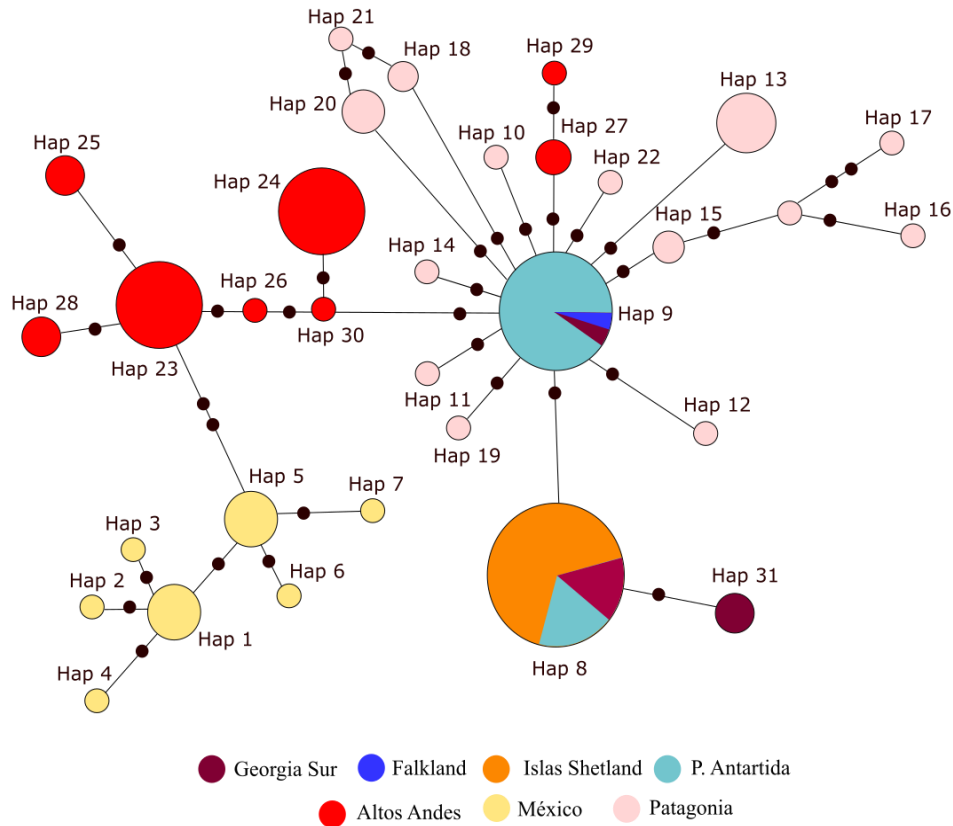


Figura 6. Red de haplotipos para poblaciones de México y Sudamérica-Antártida para la matriz concatenada *rp32-trnL+ITS*.

La evidencia filogenética total y la topología del ADNnr mostraron relaciones similares de estructura genética en donde se recuperó un solo clado para las poblaciones mexicanas representado como una politomía con un subclado que agrupa a todos los individuos de la población perteneciente al Iztaccíhuatl, el clado mantiene probabilidades posteriores (PP) y valores de soporte bootstrap (BS) mayores al 95% en ambos conjuntos de datos (Figura 7; Figura Anexa 2). El análisis de evidencia total de las poblaciones mexicanas y las regiones biogeográficas del sur incluyó 251 terminales. Las topologías no mostraron incongruencias significativas para las poblaciones mexicanas respecto al resto de las poblaciones de otras regiones biogeográficas (Figura 8; Figuras Anexas 3, 4). Los haplotipos mexicanos se asociaron al clado que contiene muestras de individuos de la región muestreada más al norte de los Altos Andes con un valor de PP del 99% pero sin apoyo BS.

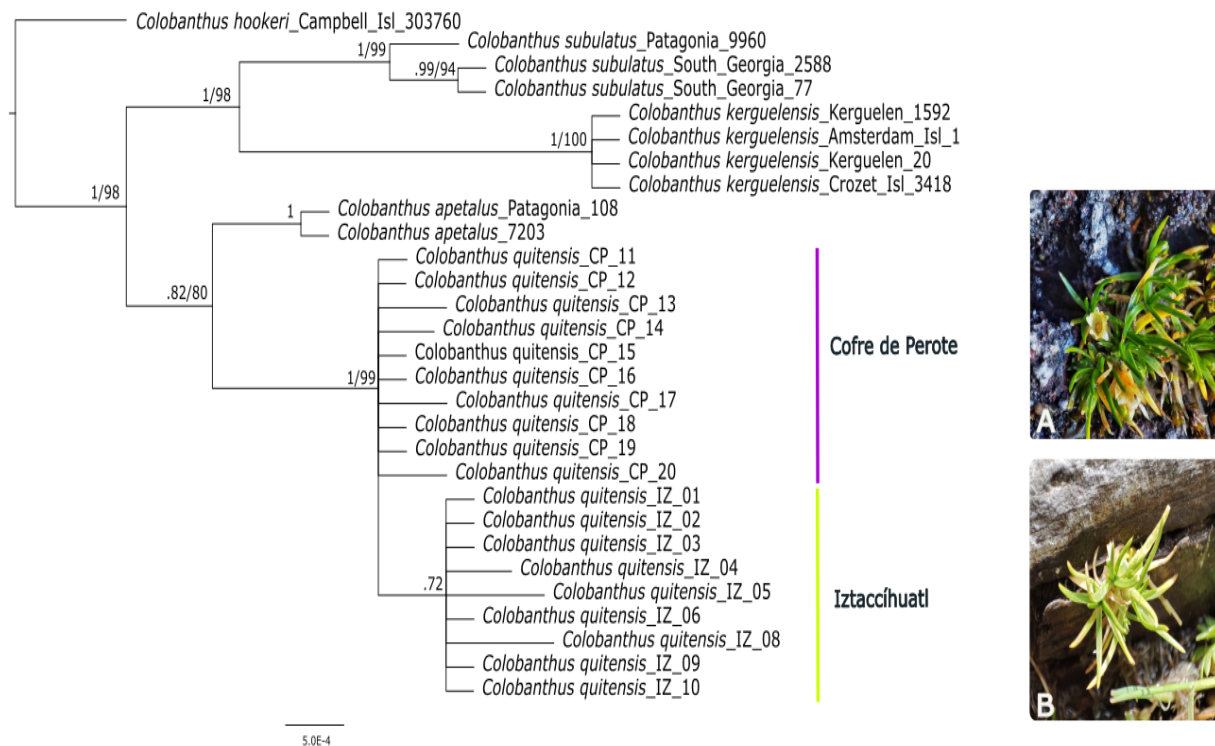


Figura 7. Filograma bayesiano de evidencia total (ITS, *rpβ2-trnL*) para las poblaciones mexicanas de *Colobanthus quitensis*. Las probabilidades posteriores (PP) y los valores de soporte bootstrap (BS) de los análisis RaxML se dan en cada nodo. Solo se muestran PP  $\geq 0,9$  y BS  $\geq 70$ . A) *Colobanthus quitensis* proveniente del Cofre de Perote, B) *Colobanthus quitensis* proveniente del Iztaccíhuatl.

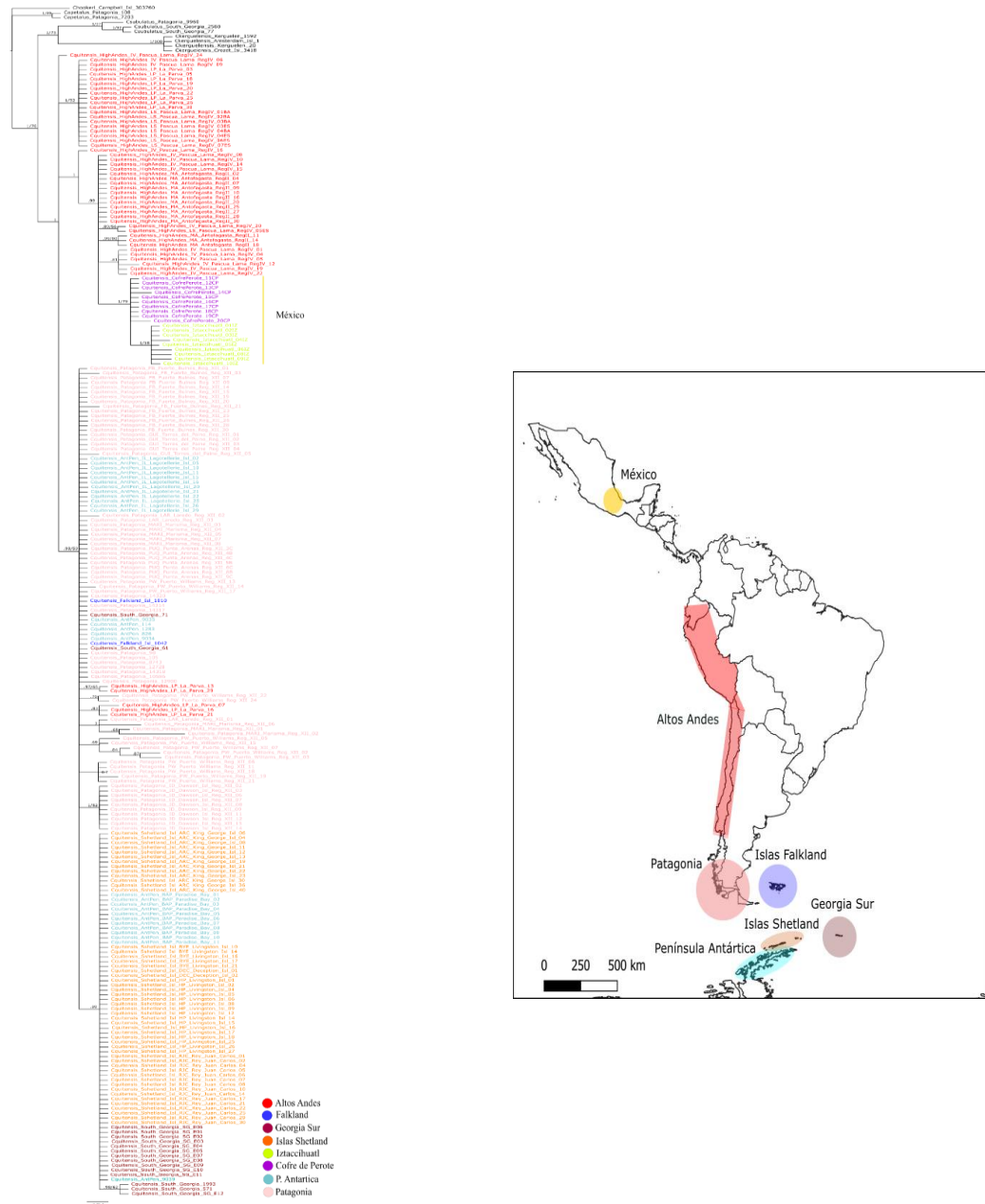


Figura 8. Filogenia de evidencia total basada en Inferencia Bayesiana (IB) rango biogeográfico completo de *Colobanthus quitensis*. Valores de probabilidades posteriores y bootstrap se muestran en los nodos.

## 8. Discusión

### 8.1. Diversidad genética

Las poblaciones mexicanas de *Colobanthus quitensis* presentaron un valor bajo de  $n$  (0.00134), en contraste con el valor alto de  $H_d$  (0.789). En general, se observó que la diversidad genética de la especie en México es baja. Este bajo nivel de variación genética se ha asociado con especies colonizadoras endogámicas, especies con tamaños poblacionales pequeños o aquellas con una distribución geográfica restringida (Aguirre-Planter et al., 2000). Las observaciones de campo realizadas en las poblaciones muestreadas en este estudio confirman que estas son de tamaño reducido. Además, se sabe que *C. quitensis* presenta características de endogamia, ya que puede producir flores casmógamas (flores abiertas) y cleistógamas (flores cerradas), lo que implica una alta probabilidad de autofecundación. Esta característica es una adaptación a los ambientes extremos en los que habita. Aunque se ha observado que puede ocurrir polinización cruzada, la especie tiende a ser mayormente endogámica debido a la baja disponibilidad de polinizadores en ambientes tan inhóspitos como la Antártida y sitios de gran altitud (Gielwanowska et al., 2011; Gielwanowska et al., 2012).

Aunque aún no se ha documentado completamente quiénes son los polinizadores de *Colobanthus quitensis*, Arredondo-Amezcuca (2019) registró la presencia de Diptera y una especie de Acari como polinizadores de *Arenaria bryoides*, una especie altamontana perteneciente a la misma familia (Caryophyllaceae), que se distribuye tanto en el Cofre de Perote como en el Iztaccíhuatl. Durante el muestreo de campo, se encontraron ácaros dentro de las estructuras reproductivas de *C. quitensis*, lo que sugiere que podrían desempeñar un papel en su polinización, especialmente cuando la especie no recurre a la endogamia.

Es probable que las poblaciones mexicanas hayan atravesado un cuello de botella genético antiguo. Considerando la relación de la diversidad nucleotídica observada (0.00055; Cuadro 1) para la población de Cofre de Perote y una tasa de sustitución de  $0.8 \times 10^{-9}$  sustituciones/sitio/año para la región intergénica *rp132-trnL* (Yamane y Kawahara, 2010), se estimó un tiempo máximo de aproximadamente

343,750 años para la acumulación de dicha variación. Este valor representa un límite superior para un posible evento de cuello de botella o expansión poblacional, bajo el supuesto de un modelo neutro de evolución molecular. Dado que este rango se encuentra dentro del intervalo estimado para la edad de *Colobanthus quitensis* (0.181–0.666 Ma), los datos son consistentes con un evento demográfico ocurrido en la mitad o en la fase inicial de la historia evolutiva de la especie. El estudio de Mastretta-Yanes et al. (2015) menciona que las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno y el vulcanismo reciente han jugado papeles clave en la diversificación y persistencia de la biodiversidad en las tierras altas de México. Específicamente, se describe un escenario en el que poblaciones de flora alpina pudieron haber experimentado dinámicas de "islas en el cielo", en las cuales persistieron en refugios de alta elevación a lo largo de múltiples ciclos glaciares e interglaciares. Esto sugiere que eventos de cuello de botella pudieron haber ocurrido debido a la reducción de hábitats disponibles durante los períodos interglaciares cálidos, lo que provocó una reducción en la diversidad genética y un aumento en la diferenciación entre las poblaciones debido a la deriva genética, fijando alelos distintos en cada población, los cuales se han mantenido debido al limitado flujo genético. Además, los tamaños pequeños de las poblaciones podrían haber favorecido la endogamia, siendo más severos en la población de CP. Este supuesto está respaldado por los resultados de las pruebas de neutralidad, que muestran valores negativos significativos, así como, los bajos niveles de variabilidad genética y altos valores de diferenciación entre poblaciones.

Por otra parte, los cuellos de botella son un fenómeno comúnmente observado tras procesos de colonización rápida (Nei et al., 1975; Dlugosch et al., 2015; Liu et al., 2018). La expansión hacia nuevas áreas geográficas a menudo conduce a una propagación reducida de la diversidad genética de la población original. En estos casos, la población fundadora refleja solo una fracción de la diversidad genética existente en la población original, lo que resulta en una reducción de la diversidad genética. Este efecto se ve amplificado por factores como la endogamia, la deriva genética y los cuellos de botella (Hernández-Espinosa et al., 2020), por lo que un cuello genético podría deberse simplemente a una

característica inherente a un proceso de expansión y establecimiento en una nueva área geográfica.

Los valores de diversidad genética registrados en este estudio por regiones geográficas son ligeramente diferentes a los reportados por Biersma et al. (2020), lo que podría deberse a la omisión de la región intergénica del cloroplasto *ndhF-rp132*. No obstante, los Altos Andes y la Patagonia siguen siendo regiones con valores altos de diversidad genética. La diversidad genética analizada por regiones biogeográficas encontró valores relativamente altos para la Hd en México, para los datos de las matrices de ITS y los concatenados.

## 8.2 Estructura genética

Los resultados de la AMOVA bajo un modelo de grupos definidos y sin grupos definidos evidenciaron diferenciación genética significativa. Entre las poblaciones de IZ y CP, el valor  $F_{st}$  (0.760) mostró niveles bajos de flujo genético y, debido a que la herencia del plastoma es matrilineal los valores de  $F_{st}$  (0.703) del cloroplasto muestran ser ligeramente mayores en contraste con los datos de  $F_{st}$  nucleares (0.653) provenientes de herencia biparental, por lo que se puede interpretar que la dispersión por polen es más eficiente que la dispersión por semillas para la especie. El polen en especies de alta montaña puede dispersarse más eficiente a través del viento a larga distancia sin necesidad de que el entorno inmediato sea ideal para la germinación, a diferencia de las semillas que enfrenta condiciones más rigurosas para germinar en sitios de temperaturas muy bajas, suelos rocosos o con baja humedad (Cain et al., 2000).

Los valores de  $N_{st}$  (0.759) >  $G_{st}$  (0.283) indican estructura filogeográfica, sin embargo, los valores de  $G_{st}$  son muy bajos comparados con la  $F_{st}$ . Pons & Petit (1996) explican que la presencia de haplotipos estrechamente relacionados puede llevar a valores altos de  $N_{st}$ , incluso si  $G_{st}$  permanece bajo debido a frecuencias alélicas similares. Esto indica que, aunque las poblaciones pueden compartir alelos, la historia evolutiva de estos alelos es diferente.

Los resultados obtenidos en este estudio difieren con los reportados para las especies herbáceas de alta montaña *Draba nivicola* y *Draba jorullensis* en las zonas

alpinas de México por Velásquez (2021). En su investigación, a diferencia de los resultados esperados, no se observó una estructura filogeográfica definida, la diversidad genética dentro de las poblaciones fue mayor que la diferenciación entre las poblaciones ubicadas entre los distintos volcanes: Nevado de Toluca, Tláloc, Pico de Orizaba, Iztaccíhuatl y Cofre de Perote. Los altos valores de diversidad genética de *D. nivicola* y *D. jorullensis*, pueden estar representados por el flujo genético entre las poblaciones presentes en los diferentes volcanes. El flujo genético representa el movimiento de gametos de una población a otra, introduciendo nuevos alelos a la población receptora, como resultado aumenta la variabilidad genética interna, se contrarrestan los efectos de deriva genética y disminuye la diferenciación entre poblaciones (Slatkin 1985; Manel et al., 2003). No obstante, los resultados encontrados para *C. quitensis* coinciden a lo registrado en la Faja Volcánica Transmexicana para otras especies herbáceas como *T. durangensis*, *Nolina parviflora*, *Lycianthes moziniana* y especies leñosas como *Abies* en donde los sistemas montañosos de la FVTM han funcionado como barrera geográfica, permitiendo la diferenciación de las poblaciones y en algunos casos su divergencia (Aguirre-Planter et al., 2000; Ruiz-Sánchez & Specht 2013; Anguiano-Constante et al. 2021; López-Pérez et al., 2022).

### 8.3 Filogeografía

Los niveles de diferenciación interpoblacional por pares registraron valores más altos en las Islas y península antárticas con respecto de las poblaciones mexicanas, aunque en todas las regiones biogeográficas se observaron valores relativamente altos. Sin embargo, las poblaciones de México, particularmente la población de CP, parecen estar más conectadas con las del altiplano de los Andes (separadas por un mínimo de 3000 km aprox.), como se evidencia en la filogenia (Figura 7, A; Figuras Anexas 3, 4) y en la red de haplotipos (Figura 3). Según lo planteado por Biersma et al. (2020), es muy probable que el origen de *Colobanthus quitensis* se encuentre en esta región biogeográfica, lo que sugiere que la especie se dispersó en diferentes direcciones, desde los Andes centrales hacia el sur y hacia el norte hasta el Cofre de Perote, posteriormente, es posible que haya ocurrido una nueva dispersión con la formación de nuevas montañas hacia el volcán Iztaccíhuatl, debido a que se

crearon nuevos hábitats disponibles que permitieron su colonización, o bien, el surgimiento de nuevas estructuras volcánicas pudo haber dividido a la población.

La edad de formación del volcán IZ (0.9-0.08 Ma; Nixon, et al.1989) es más reciente a la formación del CP (0.5-1.6 Ma; Carrasco-Núñez et al., 2010), por lo que pudo haber funcionado como una barrera geográfica, limitando su distribución y restringiendo el flujo genético entre ambos volcanes, como se ha registrado para otros grupos como el teporingo (*R. diazi*), y la salamandra en los bosques montanos *Pseudoeurycea leprosa* en donde la formación de las estructuras volcánicas de la FVTM han generado barreras geográficas y hábitats montañosos aislados (Parra-Olea et al., 2012; Osuna et al., 2020).

Es probable que antes de la formación del Iztaccíhuatl (o de su desarrollo completo como una barrera geográfica) las condiciones climáticas y topográficas pudieron haber sido suficientes para que el Cofre de Perote estableciera conexiones continuas de especies vegetales y animales, adaptadas a altitudes elevadas, con otras áreas montañosas cercanas, el Pico de Orizaba (en donde también hay registros de presencia de *Colobanthus quitensis*) y Sierra Negra, entre otras. El Cofre de Perote se considera un volcán antiguo de la Faja Volcánica Transmexicana, sin embargo, la orografía y con ello la formación del Iztaccíhuatl y otras estructuras volcánicas pudo haber fragmentado hábitats y aislado poblaciones, al igual que las condiciones climáticas (Carrasco-Núñez et al., 2010; Mastretta-Yanes et al., 2015), pese a que la orogenia volcánica pudo influir considerablemente en la estructura de la especie otros factores como los eventos climáticos pudieron tener un papel importante. Durante el Pleistoceno las glaciaciones hicieron que las especies de climas fríos tuvieran una distribución más amplia y continua en regiones montañosas de México, se sabe que, con el final de las glaciaciones, los cambios climáticos y la aridez crecieron, aislando ecosistemas de montaña como los bosques de pino-encino o zacatonales alpinos (Mastretta-Yanes et al., 2015).

Los Andes han funcionado como un corredor climático frío que ha facilitado la dispersión de especies desde América Sur hacia áreas más tropicales (Tribble et al., 2024). *Colobanthus quitensis* podría haberse dispersado mediante un vector

biótico, como las aves, que son conocidos dispersores importantes de plantas en el hemisferio sur hacia el trópico (Winckworth et al., 2002) permitiendo una dispersión a larga distancia como sus contrapartes en la Antártida. Aunque el origen de la especie es mucho más reciente al surgimiento del Istmo de Panamá, su distribución no parece explicar la colonización de las islas alpinas mexicanas por un efecto “trampolín” entre las áreas montañosas de los Andes y las montañas centroamericanas (Alban et al., 2022). Por lo que, emplear otro vector parece ser la explicación de su llegada y establecimiento a los sistemas alpinos en México. Existen modelos de especies vegetales en los que el origen de algunas de ellas se encuentra en América del Norte y luego se dispersaron hacia el Sur, aun cuando la diversificación no ocurrió en el sitio de origen, sino en las nuevas regiones colonizadas (Von Hagen y Kadereit, 2001; Hughes y Eastwood, 2006).

Autores como Wen e Ickert-Bond (2009) argumentan que la colonización en dirección a América del Norte a América del Sur suele ser más frecuente (65%) para especies vegetales que presentan algún tipo de disyunción anfitropical en el continente, que en sentido inverso. Sin embargo, los resultados filogenéticos de este estudio confirman que la dirección de la dispersión de *Colobanthus quitensis* es de sur a norte para las poblaciones mexicanas.

Las redes de haplotipos de *Colobanthus quitensis* para las poblaciones mexicanas formaron dos grupos separados por 1-2 pasos mutacionales, mismos grupos que se mantienen en la filogenia de evidencia total (Figura 7), aunque como parte de un mismo clado formando un subclado. A pesar de que la topología proveniente del ADNcp para poblaciones mexicanas muestra disimilitudes, los resultados provenientes de las redes genealógicas (Figura 3) y la topología del ADNcp y ADNnr que contempla las poblaciones de todo el rango biogeográfico (Figuras Anexas 3, 4) sostiene esta estructura. La especie de *C. apetalus* dentro del mismo clado que las poblaciones de *C. quitensis* se ha registrado dentro de otras topologías para marcadores intergénicos del cloroplasto (*trnQ-rps16*; *atpB-rbcL*) (Alban et al., 2022), ya que se conoce que muchas especies del género *Colobanthus* no son monofiléticas, muy probablemente debido a una rápida radiación del género.

Una hipótesis común para la alta biodiversidad y endemismo para los sistemas montañosos es la diversidad impulsada por la elevación, ya que los sistemas montañosos atraviesan procesos geológicos que promueven el aislamiento que resulta en diferenciación y especiación. *Colobanthus quitensis* es una especie joven (0,181~0,666 Ma) por lo que su llegada a las islas alpinas mexicanas debió ser por un evento reciente de dispersión pasiva a larga distancia.

Es una planta pequeña de no más de 5 cm que habita mayormente suelos inundados y zonas frías (Moore, 1970). Se hipotetiza que la probabilidad de dispersión pasiva para *Colobanthus quitensis* por medio de aves migratorias a través del tracto digestivo es más alta, en contraste por adhesión de semillas al plumaje o vectores como el viento (anemocoria), debido al peso de la semilla y la ausencia de estructuras que faciliten su adhesión (Biersma et al., 2020). *Calidris fuscicollis* es un ave playera migratoria que lleva acabo su reproducción en la zona Ártica de Norteamérica e inverna el sur de Sudamérica e islas antárticas, se conoce que su alimentación incluye semillas de Caryophyllaceae, por lo que se ha propuesto como un posible dispersor de *C. quitensis* (Montalti et al., 2003; Biersma et al., 2020). Existen registros de avistamiento de *C. fuscicollis* en México (Parmelee et al., 2020), por lo que esta especie no solo pudo haber influido en la dispersión de la especie desde Sudamérica hacia la Antártida, sino también en dirección hacia las islas alpinas mexicanas. Se han registrado a otras especies de aves como *Junco phaesonotus* y *Oriturus superciliosus* para la dispersión de especies vegetales alpinas de la familia Brassicaceae entre los volcanes de la FVTM (Velásquez, 2021).

La formación de los volcanes dentro de la Faja Volcánica Transmexicana han sido moldeados por múltiples formaciones geológicas de origen reciente que ha permitido la separación y la diferenciación de las especies en las islas alpinas mexicanas, sin embargo, es probable que la edad de la especie no ha permitido la acumulación de variabilidad genética y su divergencia como se ha registrado para otras especies de origen más antiguo dentro de la FVTM (Bryson et al., 2011; Osuna et al., 2020; López-Pérez et al., 2023).

## 9. Conclusión

Las poblaciones mexicanas de *Colobanthus quitensis* muestran una diversidad genética baja, pero con haplotipos exclusivos, lo que evidencia su historia evolutiva particular, una baja conectividad y un flujo génico limitado entre las poblaciones del Iztaccíhuatl, el Cofre de Perote y las poblaciones del hemisferio sur. El patrón de diferenciación observado entre las poblaciones mexicanas destaca el impacto de los eventos de orogénesis y la historia climática reciente en la estructura genética de especies de alta montaña. Este estudio subraya la necesidad de conservar las islas alpinas mexicanas como ecosistemas prioritarios para la biodiversidad y como reservorios de información evolutiva valiosa. Las poblaciones de *C. quitensis* en México representan un recurso genético único que debe ser protegido, ya que están restringidas a hábitats altamente vulnerables a los cambios climáticos y las actividades humanas.

Este estudio sobre *Colobanthus quitensis* en dos islas alpinas mexicanas aporta una perspectiva integral sobre la diversidad y estructura genética de las poblaciones en relación con sus contrapartes en el hemisferio sur. La dirección de dispersión observada (de sur a norte) subraya la importancia de los Andes como un corredor biogeográfico clave para especies adaptadas a climas fríos.

## 10. Bibliografía

- Acuña-Rodríguez, I. S., Oses, R., Cortés-Vasquez, J., Torres-Díaz, C., & Molina-Montenegro, M. A. (2014). Genetic diversity of *Colobanthus quitensis* across the Drake Passage. *Plant Genetic Resources: Characterisation and Utilisation*, 12(1), 147-150. <https://doi.org/10.1017/S1479262113000270>
- Aguirre-Planter, E., Furnier, G.R., & Eguiarte, L.E. (2000). Low Levels of Genetic Variation within and High Levels of Genetic Differentiation among Populations of Species of *Abies* from Southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany*, 87(3), 362-71. <https://doi.org/10.2307/2656632>
- Alban, D.M., Biersma, E.M., Kadereit, J.W., & Dillenberger, M.S. (2022). Colonization of the Southern Hemisphere by *Sagina* and *Colobanthus* (Caryophyllaceae). *Plant Systematics Evolution*, 308(1), <https://doi.org/10.1007/s00606-021-01793-w>
- Amarilla, L. D., Anton, A. M., Chiapella, J. O., Manifesto, M. M., Angulo, D. F., & Sosa, V. (2015). *Munroa argentina*, a grass of the South American Transition Zone, survived the Andean uplift, aridification and glaciations of the Quaternary. *PLoS ONE*, 10(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128559>
- Androsiuk, P., Chwedorzewska, K., Szandar, K., & Gielwanowska, I. (2015). Genetic variability of *Colobanthus quitensis* from King George Island (Antarctica). *Polish Polar Research*, 36(3), 281-295. <https://doi.org/10.1515/popore-2015-0017>

Anguiano-Constante, M.A., Zamora-Tavares, P., Ruiz-Sanchez, E., Dean, E., Rodríguez, A., & Munguía-Lino, G. (2021). Population differentiation and phylogeography in *Lycianthes moziniana* (Solanaceae: Capsiceae), a perennial herb endemic to the Mexican Transition Zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 132(2), 359-373. <https://doi.org/10.1093/biolinnea/blaa198>

Meneses, R.I., Beck, B., Anthelme, F. (Eds.). (2015). *La Cordillera Real y sus plantas*. IRD & Herbario Nacional de Bolivia. La Paz, Bolivia.

Nacional de Bolivia. La Paz, Bolivia. 364 Arredondo-Amezcu, L. (2019). *Fenología floral, interacciones planta-polinizador y sistemas reproductivos de plantas en comunidades de alta montaña del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl*. Instituto de Ecología, A.C.

Avice, J.C. 2000. Phylogeography. The history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, United Kingdom. 447 pp

Bascunan-Godoy, L., Sanhueza, C., Cuba, M., Zuniga, G.E., Corcuera, L.J., Bravo, L.A. (2012). Cold-acclimation limits low temperature induced photoinhibition by promoting a higher photochemical quantum yield and a more effective PSII restoration in darkness in the Antarctic rather than the Andean ecotype of *Colobanthus quitensis* (Kunt) Bartl. (Caryophyllaceae). *BMC Plant Biology*, 12, 114. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-114>

Biersma, E. M., Torres-Díaz, C., Molina-Montenegro, M. A., Newsham, K. K., Vidal, M. A., Collado, G. A., Acuña-Rodríguez, I. S., Ballesteros, G. I., Figueroa, C. C., Goodall-Copestake, W. P., Leppe, M. A., Cuba-Díaz, M., Valladares, M. A., Pertierra, L. R., & Convey, P. (2020). Multiple late-Pleistocene colonization events of the Antarctic pearlwort *Colobanthus quitensis* (Caryophyllaceae) reveal the recent arrival of native Antarctic vascular flora. *Journal of Biogeography*, 47(8), 1663–1673 <https://doi.org/10.1111/jbi.13843>

- Bravo, D. N. (2003). *El estudio de la distribución espacial de la biodiversidad: conceptos y métodos*. Cuadernos de Investigación Geográfica, 67-82.
- Bravo, L.A., Saavedra-Mella, F.A., Vera, F., Guerra, A., Cavieres, L.A., Ivanov, A.G., Huner, N.P.A., Corcuera, L.J. (2007). Effect of cold acclimation on the photosynthetic performance of two ecotypes of *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl., *Journal of Experimental Botany*, 58(13), 3581–3590. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm206>
- Bryson, R.W., Murphy, J.R., Lathrop, A., & Lazcano-Villareal, D. (2011), Evolutionary drivers of phylogeographical diversity in the highlands of Mexico: a case study of the *Crotalus triseriatus* species group of montane rattlesnakes. *Journal of Biogeography*, 38(4), 697-710. <https://doi.bibliotecabuap.elogim.com/10.1111/j.13652699.2010.02431.x>
- Buoro, M., & Carlson, S. M. (2014). Life-history syndromes: integrating dispersal through space and time. *Ecology Letters*, 17(6), 756–767 <https://doi.org/10.1111/ele.12275>
- Cain, M.L., Milligan, B.G., Strand, A.E. (2000), Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87(9), 1217-1227. <https://doi.org/10.2307/2656714>
- Calderón, G., & Rzedowski, J. (2001). Flora fanerogámica del Valle de México. En *Instituto de Ecología, A.C.*
- Carrasco-Núñez, G., Siebert L., Díaz-Castellón, R., Vázquez-Selem, L., Capra L. (2010). Evolution and hazards of a long-quiescent compound shield-like volcano: Cofre de Perote, Eastern Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 197(1-4), 209–224. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2009.08.010>

- Colesie, C., Walshaw, C.V., Sancho, L.G., Davey, M.P., & Gray, A. (2023). Antarctica's vegetation in a changing climate. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 14(1). <https://doi.org/10.1002/wcc.81>
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (2015). *Programa de Manejo Parque Nacional Cofre de Perote o Nauhcampatépetl*. México: SEMARNAT, 28p
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (2015). *Programa de Manejo Parque Nacional El Pico de Orizaba*. México: SEMARNAT 19-34
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (2013). *Programa de Manejo Parque Nacional Iztaccíhuatl Popocatepetl*. México: SEMARNAT 19-37
- Convey, P., Hopkins, D. W., Roberts, S. J., & Tyler, A. N. (2011). Global southern limit of flowering plants and moss peat accumulation. *Polar Research*, 30(SUPPL.1). <https://doi.org/10.3402/polar.v30i0.8929>
- Cota-Sánchez, J. H., Remarchuk, K., & Ubayasena, K. (2006). Ready to use DNA extracted with a CTAB method adapted for herbarium specimens and mucilaginous plant tissue. *Plant Molecular Biology Reporter*, 24, 161-167. <https://doi.org/10.1007/BF02914055>
- Cuba-Díaz, M., Klagges, M., Fuentes-Lillo, E., Cordero, C., Acuña, D., Opazo, G., & Troncoso-Castro, J.M. (2017). Phenotypic variability and genetic differentiation in continental and island populations of *Colobanthus quitensis* (Caryophyllaceae: Antarctic pearlwort). *Polar Biology*, 40(12), 2397–2409. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2152-x>
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., & Posada, D. (2012). jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8), 772. [10.1038/nmeth.2109](https://doi.org/10.1038/nmeth.2109)

- Di Musciano, M., Ricci, L., Di Cecco, V., Bricca, A., Di Martino, L., & Frattaroli, A. R. (2023). Elevational patterns of plant dispersal ability in Southern Europe. *Plant Biosystems*, 157(1), 71–79. <https://doi.org/10.1080/11263504.2022.2089761>
- Domínguez-Domínguez, O., & Vázquez-Domínguez, E. (2009). Filogeografía: Aplicaciones en taxonomía y conservación. *Animal Biodiversity and Conservation*, 32(1), 59–70. <https://doi.org/10.32800/abc.2009.32.0059>
- Dlugosch, K.M., Anderson, S.R., Braasch, J., Cang, F.A., Gillette, H.D. (2015). The devil is in the details: Genetic variation in introduced populations and its contributions to invasion. *Molecular Ecology*, 24, 2095–211. <https://doi.org/10.1002/9781119072799.ch14>
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5), 1792-1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Excoffier, L. & Lischer H. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10, 5645-567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Excoffier, L., Smouse, P.E., & Quattro, J.M. (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131, 479-491. <https://doi.org/10.1093/genetics/131.2.479>
- Fasanella, M., Premoli, A. C., Urdampilleta, J. D., González, M. L., & Chiapella, J. O. (2017). How did a grass reach Antarctica? The Patagonian connection of *Deschampsia antarctica* (Poaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 185(4), 511–524. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box070>

- Ferrari, L., Orozco-Esquivel, T., Manea, V. & Manea, M. (2012) The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. *Tectonophysics*, 522–523, 122–149. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2011.09.018>
- Fu, Y.X. (1997). Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 147, 915–925. [10.1093/genetics/147.2.915](https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.915)
- Galán, A., Vicente, J. A., & Linares, E. (2015). Flora, paisajes y vegetación en América del Sur. *9 Congreso Nacional del Medio Ambiente Cumbre del Desarrollo Sostenible*.
- Gámez, N., Escalante, T., Rodríguez, G., Linaje, M. & Morrone, J.J. (2012) Caracterización biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana y análisis de los patrones de distribución de su mastofauna. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(1), 258–272. [https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1870-34532012000100028](https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-34532012000100028)
- García, S., & Pintado, A. (2011). Ecología vegetal en la Antártida. *Ecosistemas*, 20(1), 42-53. <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/12>
- Gielwanowska, I., Bochenek, A., Gojlo, E., Górecki, R., Kellmann, W., Pastorczyk, M., & Szczuka, E. (2011). Biology of generative reproduction of *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. from King George Island, South Shetland Islands. *Polish Polar Research*, 32(2) 139–155. [10.2478/v10183-011-0008-6](https://doi.org/10.2478/v10183-011-0008-6)
- Gielwanowska, I., Szczuka, E., & Bochenek, A. (2012). Pollination in the Antarctic flowering plant *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. *Acta Agrobotánica*, 59(1), 123–131. <https://doi.org/10.5586/aa.2006.012>

- Gómez-Tuena, A., Orozco-Esquivel, M.T. & Ferrari, L. (2007). Igneous petrogenesis of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Geological Society of America Special Papers*, 57(3), 129–181. [https://doi.org/10.1130/2007.2422\(05\)](https://doi.org/10.1130/2007.2422(05))
- Hernández-Espinosa, R., González-Astorga, J., Espinosa de los Monteros, A., Cabrera-Toledo, D., Gallego-Fernández, J.B. (2020) Transferability of Microsatellite Markers Developed in *Oenothera* spp. to the Invasive Species *Oenothera drummondii* Hook. (Onagraceae). *Diversity*, 12, 387. <https://doi.org/10.3390/d12100387>
- Hernández-Hernández, T., Colorado, W. B., & Sosa, V. (2013). Molecular evidence for the origin and evolutionary history of the rare American desert monotypic family Setchellanthaceae. *Organisms Diversity and Evolution*, 13(4), 485–496. <https://doi.org/10.1007/s13127-013-0136-4>
- Hughes, C., & Eastwood, R. (2006). Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(27), 10334–10339. <https://doi.org/10.1073/pnas.0601928103>
- INEGI. (1988). Síntesis geográfica, nomenclátor y anexo cartográfico del estado de Veracruz. Aguascalientes.
- Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16(2), 111–120. <https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Körner, C. (1999). *Alpine Plant Life*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. [10.1007/978-3-030-59538-8](https://doi.org/10.1007/978-3-030-59538-8)
- Körner, C., Paulsen, J. & Spehn, E.M. (2011). A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany*, 121, 73–78. <https://doi.org/10.1007/s00035-011-0094-4>

- Leigh, J. W., & Bryant, D. (2015). Popart: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Lewis-Smith, R.I. (2003). The enigm of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* in Antarctica. In: Huiskes AHL, Gieskes WWC, Rozema J, Schorno RML, van der Vies SM, WolV WJ (eds) Antarctic biology in a global context. Backhuys Publishers, Leiden, pp 234–239.
- Liu, L., Pei, C., Liu, S., Guo, X., Du, N., Guo, W. (2018). Genetic and epigenetic changes during the invasion of a cosmopolitan species (*Phragmites australis*). *Ecology & Evolution*, 8(13), 6615–6624. <https://doi.org/10.1002/ece3.4144>
- Llanes-Quevedo, A., Sánchez-Ramos, A., Navarro-Sigüenza, A.G. (2024). Patrones históricos y actuales de diversidad y relaciones biogeográficas de la avifauna residente de los bosques tropicales de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 95. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2024.95.5341>
- López, A., & Bonasora, M. G. (2017). Phylogeography, genetic diversity and population structure in a Patagonian endemic plant. *AoB PLANTS*, 9(3), 1-12. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx017>
- López-Pérez, J. D., Rodríguez, A., & Munguía-Lino, G. (2023). A new species and endemism of *Tigridia* (Tigridieae, Iridaceae) in the Transmexican Volcanic Belt, Mexico. *Phytotaxa*, 603(3). <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.603.3.4>
- López-Pérez, J. D., Rodríguez, A., Ruiz-Sanchez, E., Zamora-Tavares, P., & Munguía-Lino, G. (2022). Filogeografía de *Tigridia durangensis* (Tigridieae: Iridaceae), una especie endémica de la Zona de Transición Mexicana. *Botanical Sciences*, 100(4), 1040-1057. <https://doi.org/10.17129/botsci.3003>

- Maciel, M. C. A., Manríquez, M. N., Octavio, A. P., & Sánchez, R. G. (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta universitaria*, 25(2), 03-19. <https://doi.org/10.15174/au.2015.690>
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G., Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics, *Trends in Ecology and Evolution*, 18(4), 189-197
- Mastretta-Yanes, A., Moreno-Letelier, A., Piñero, D., Jorgensen, T. H., & Emerson, B. C. (2015). Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*, 42(9), 1586–1600. <https://doi.org/10.1111/jbi.12546>
- Mercedes, M. (2017). *Efecto de las plantas en cojín sobre la acumulación de materia orgánica del suelo en el nevado de Toluca* (Tesis Licenciatura). Universidad Autónoma Del Estado De México.
- Miranda, F. y Hernández, X. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29-179. <https://doi.org/10.17129/botsci.1084>
- Montalti, D., Arambarri, A. M., Soave, G. E., Darrieu, C. A., Camperi, A. R. (2003). Seeds in the diet of the white-rumped sandpiper in Argentina. *Waterbirds*, 26(2), 166–169. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2003\)026\[0166:SITDOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2003)026[0166:SITDOT]2.0.CO;2)
- Moore, D. M. (1970). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: II. Taxonomy, distribution and relationships. *British Antarctic Survey Bulletin*, 23, 63-82.
- Morrone, J.J. (2017). Neotropical biogeography: Regionalization and evolution. CRC Press, Taylor and Francis Group. Boca Raton, 282 p.
- Morrone, J.J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M., Mercado-Gómez, J. (2022). Biogeographic regionalization of the Neotropical

- region: New map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 94(1), <https://doi.org/10.1590/0001-3765202220211167>
- Müller, J., Müller, K., Neinhuis, C., & Quandt, D. (2020). PhyDE®-Phylogenetic Data Editor. <http://www.phyde.de/index.html> (acceso Febrero 22, 2024).
- Navarrete-Gallegos, A.A., Bravo, L.A., Molina-Montenegro, M.A., Corcuera, L.J. (2012). Antioxidant responses in two *Colobanthus quitensis* (Caryophyllaceae) ecotypes exposed to high UV-B radiation and low temperature. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85(4), 419–433. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2012000400005>
- Nei, M., Maruyama, T., Chakraborty, R. (1975). The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *Evolution*, 29(1), 1–10. <https://doi.org/10.2307/2407137>
- Nixon, G.T. (1989). The geology of Iztaccíhuatl Volcano and adjacent areas of The Sierra Nevada and Valley of Mexico: Geological Society of America, *Special Paper*, 219, 58. <https://doi.org/10.1130/SPE219-p1>
- Osuna, F., González, D., de los Monteros, A. E., & Guerrero, J. A. (2020). Phylogeography of the Volcano Rabbit (*Romerolagus diazi*): the Evolutionary History of a Mountain Specialist Molded by the Climatic-Volcanism Interaction in the Central Mexican Highlands. *Journal of Mammalian Evolution*, 27(4), 745–757. <https://doi.org/10.1007/s10914-019-09493-6>
- Parmelee, D. F. (2020). White-rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*), version 1.0. In *Birds of the World* (A. F. Poole, P. R. Stettenheim, and F. B. Gill, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.whrsan.01>
- Parra-Olea, G., Winfield, J.C., Velo-Antón, G., & Zamudio, K.R. (2012). Isolation in habitat refugia promotes rapid diversification in a montane tropical

- salamander. *Journal Biogeography*, 47(8), 353–370.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02593.x>
- Pons, P., Petit, R.J. (1996). Measuring and testing genetic differentiation with ordered versus unordered alleles. *Genetics* 144(3), 1237-1245.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/144.3.1237>
- Rambaut, A., Suchard, M. A., Xie, D., & Drummond, A. J. (2014). Tracer v1.6.  
<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Raven, P. H. (1963). Amphitropical Relationships in the Floras of North and South America. *The Quarterly Review of Biology*, 38(2), 151 – 177.  
<https://doi.org/10.1086/403797>
- Rogers, A. D. (2007). Evolution and biodiversity of Antarctic organisms: A molecular perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1488), 2191–2214.. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.194>
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61, 539–542.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio JC, Guirao-Rico S, Librado P, Ramos-Onsins SE, Sánchez-Gracia A. (2017). DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 34(12), 3299-3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Ruiz-Sanchez, E., & Specht, C.D. (2013). Influence of the geological history of the Trans-Mexican Volcanic Belt on the diversification of *Nolina parviflora* (Asparagaceae: Nolinoideae). *Journal of Biogeography*, 40(7), 1336-1347.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.12073>

- Schaal, B. A., Hayworth, D. A., Olsen, K. M., Rauscher, J. T., & Smith, W. A. (1998). Phylogeographic studies in plants: Problems and prospects. *Molecular Ecology*, 7(4), 465-474. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00318.x>
- Shaw, J., Lickey, E. B., Schilling, E. E., & Small, R. L. (2007). Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: The Tortoise and the hare III. *American Journal of Botany*, 94(3), 275–288. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.275>
- Sierra Jiménez, C. L., Sosa Ramírez, J., Cortés-Calva, P., Solís Cámara, A. B., Íñiguez Dávalos, L. I., & Ortega-Rubio, A. (2014). México país megadiverso y la relevancia de las áreas naturales protegidas. *Investigación y Ciencia*, 22(60), 16-22. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=67431160003>
- Silvestro, D., & Michalak, I. (2012). raxmlGUI: A graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity & Evolution*, 12, 335–337. <https://doi.org/10.1007/s13127-011-0056-0>
- Simpson, M.G., Johnson, L.A., Villaverde, T., & Guilliams, C.M. (2017). American amphitropical disjuncts: Perspectives from vascular plant analyses and prospects for future research. *American Journal of Botany*, 104(11), 1600–1650. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700308>
- Slatkin, M. (1985). Gene Flow in Natural Populations. *Ecology and Systematics*, 16, 393-430, <https://www.jstor.org/stable/2097054>
- Steinmann, V. W., Arredondo-Amezcu, L., Hernández-Cárdenas, R. A., & Ramírez-Amezcu, Y. (2021). Diversity and origin of the central mexican alpine flora. *Diversity*, 13(1), 31. <https://doi.org/10.3390/d13010031>

- Suetsugu, K., Nozaki, T., Hirota, S. K., Funaki, S., Ito, K., Isagi, Y., Suyama, Y., & Kaneko, S. (2023). Phylogeographical evidence for historical long-distance dispersal in the flightless stick insect *Ramulus mikado*. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 290(2008). <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.1708>
- Tajima, F. (1989). The effect of change in population size on DNA polymorphism. *Genetics*, 123(3), 597–601. [10.1093/genetics/123.3.597](https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.597)
- Templeton, A. R., Crandall, K. A., & Sing, C. F. (1992). A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics*, 132(2), 619–633. [10.1093/genetics/132.2.619](https://doi.org/10.1093/genetics/132.2.619)
- Testolin, R., Carmona, C. P., Attorre, F., Borchardt, P., Bruelheide, H., Dolezal, J., Finckh, M., Haider, S., Hemp, A., Jandt, U., Korolyuk, A.Y., Lenoir, J., Makunina, N., Malanson, G.P., Mucina, L., Noroozi, J., Nowak, A., Peet, R.K., Peyre, G., Sabatini, F.M., Šibík, J., Sklenář, P., Vassilev, K., Virtanen, R., Wisser, S.K., Zibzeev, E.G., & Jiménez-Alfaro, B. (2021). Global functional variation in alpine vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 32(2), 1-14. <https://doi.org/10.1111/jvs.13000>
- Tribble, C.M., Alzate-Guarín, F., Gándara, E., Vartoumian, A., Burleigh, J.G., Zenil-Ferguson, R., Specht, C.D., & Rothfels, C.J. (2024). The rapid radiation of *Bomarea* (Alstroemeriaceae: Liliales), driven by the rise of the Andes, *Evolution*, 78(2), 221–236, <https://doi.org/10.1093/evolut/qpad184>
- Velázquez, B.A. (2021). *Filogeografía de Draba nivicola Rose y Draba jorullensis Kunth (Brassicaceae) en islas alpinas de la Faja Volcánica Transversal Mexicana* (Tesis Maestría). Universidad Autónoma De Querétaro.
- von Hagen, K. B., & Kadereit, J. W. (2001). The phylogeny of *Gentianella* (Gentianaceae) and its colonization of the southern hemisphere as revealed

by nuclear and chloroplast DNA sequence variation. *Organisms Diversity & Evolution*, 1(1), 61–79. <https://doi.org/10.1078/1439-6092-00005>

Wen, J., Ickert-Bond, S.M. (2009). Evolution of the Madrean-Tethyan disjunctions and the North and South American amphitropical disjunctions in plants. *Systematics Evolution*, 47(5), 331–348. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00054.x>

Winckworth, R.C., & Wagstaff, S.J., Glenny, D., Lockhart, P.,J. (2002). Plant dispersal N.E.W.S. from New Zealand. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(11), 514–520. [10.1016/S0169-5347\(02\)02590-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02590-9)

World Flora Online (2022): *Colobanthus* Bartl. Published on the Internet; <http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-4000008954>. Accessed on: 30 Enero 2024

Yamane, K., Yano, K., Kawahara, T. (2006). Pattern and rate of indel evolution inferred from whole chloroplast intergenic regions in sugarcane, maize and rice. *DNA Research*, 13(5), 197-204. <https://doi.org/10.1093/dnares/dsl012>

## 11. Anexos

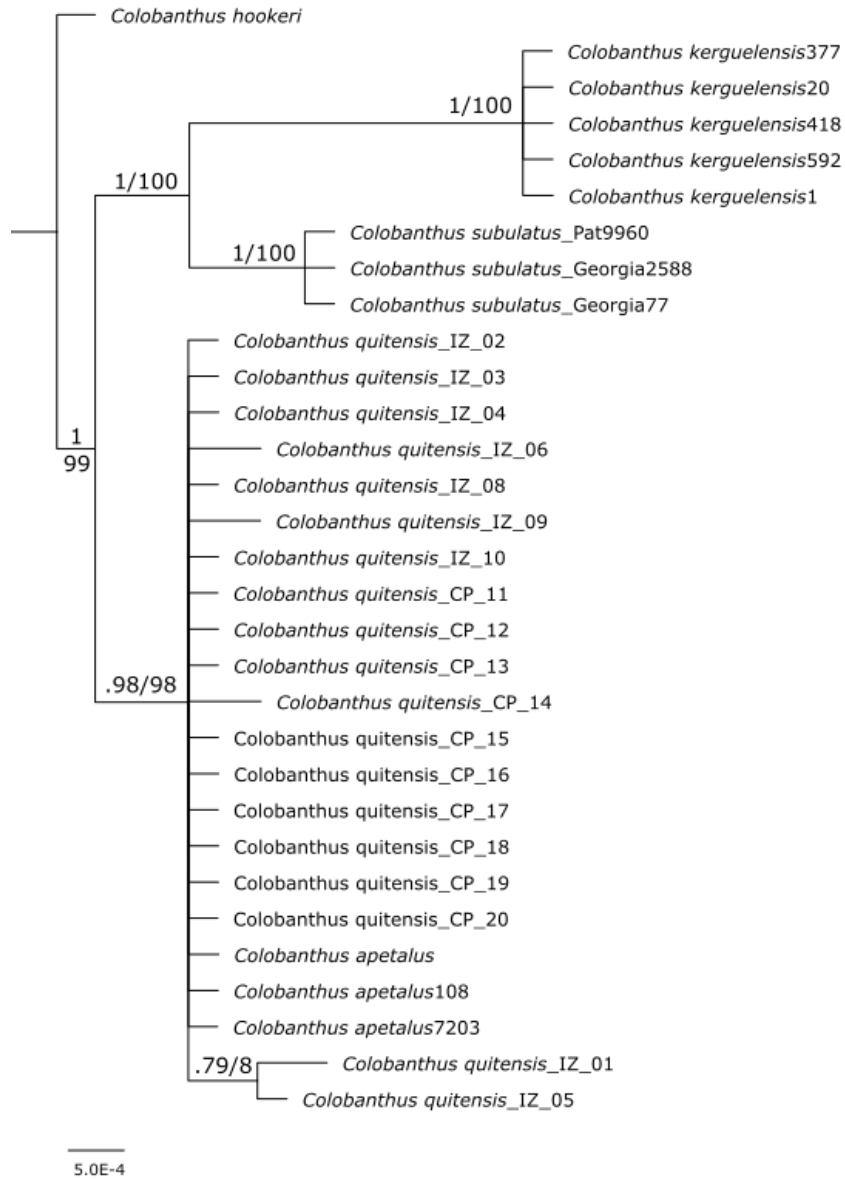


Figura Anexa 1. Árbol bayesiano del marcador del cloroplasto (rpl32-trnL) para poblaciones mexicanas de *Colobanthus quitensis* y grupo externo. Valores de probabilidades posteriores y bootstrap se muestran en los nodos

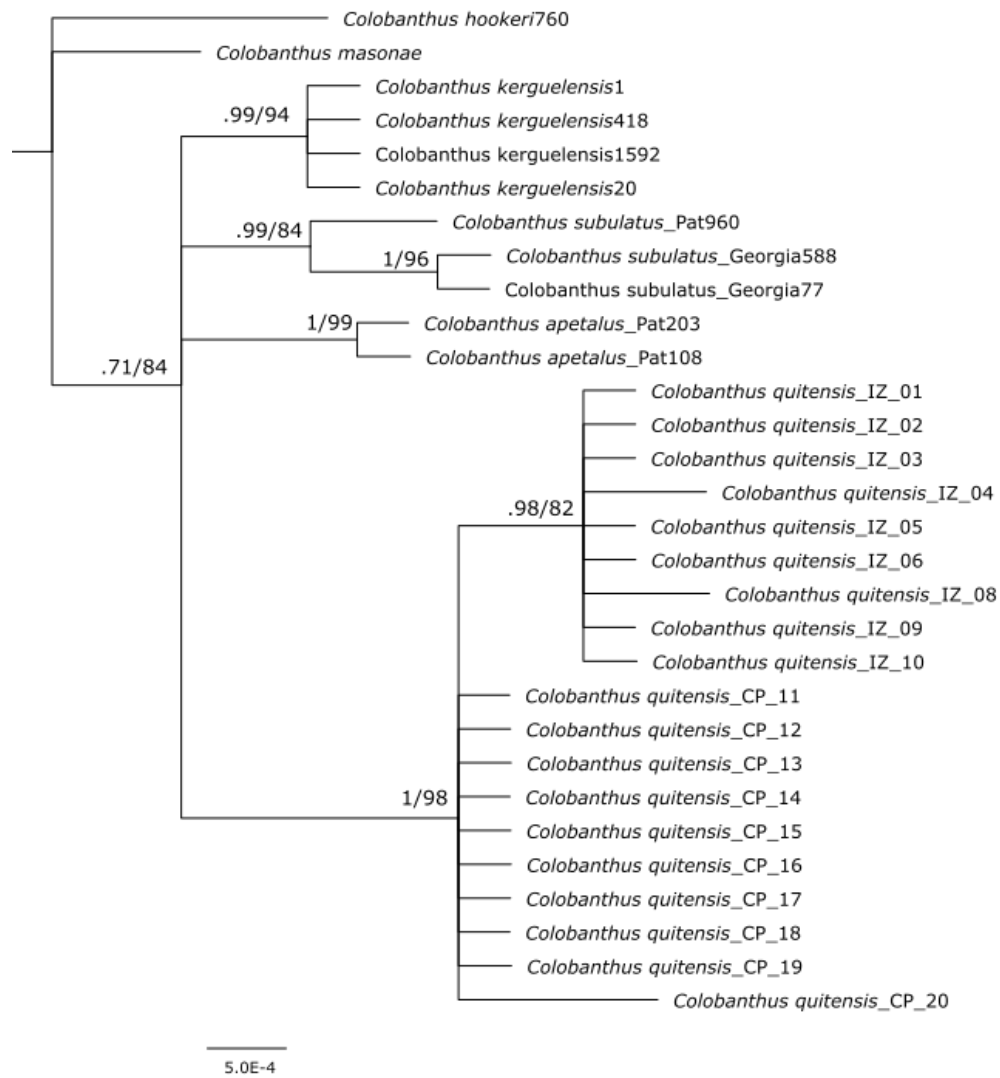


Figura Anexa 2.Árbol bayesiano del marcador del núcleo (ITS) para poblaciones mexicanas de *Colobanthus quitensis* y grupo externo. Valores de probabilidades posteriores y bootstrap se muestran en los nodos.



Figura Anexa 3. Árbol basado en Inferencia Bayesiana (IB) del marcador del cloroplasto (rpl32-trnL) rango biogeográfico completo de *Colobanthus quitensis*. Valores de probabilidades posteriores y bootstrap se muestran en los nodos.



Figura Anexa 4. Árbol basado en Inferencia Bayesiana (IB) del marcador del núcleo (ITS) rango biogeográfico completo de *Colobanthus quitensis*. Valores de probabilidades posteriores y bootstrap se muestran en los nodos.

Cuadro Anexo 1. Programa utilizado en el termociclador para la amplificación del marcador molecular nuclear ITS (ITS 5 - ITS 4), mediante reacción en cadena de la Polimerasa (PCR).

Programa de amplificación del marcador molecular nuclear ITS (ITS 5 - ITS 4)		
Paso	T°	Tiempo
Desnaturalización inicial	80° C	5:00
	95° C	1:00
30 ciclos		
Alineamiento	50° C	1:00
Extensión	65° C	4:00
	65° C	5:00

Cuadro Anexo 2. Sitios de muestreo y códigos de acceso de las secuencias de *Colobanthus*, región nuclear ITS y del cloroplasto *rpl32-trnL* descargadas del portal Nucleotide. Las poblaciones mexicanas aún no cuentan con un código de acceso (S.C.).

	<b>Región</b>		<b>Sitio de muestreo</b>	<b>ITS</b>	<b><i>rpl32-trnL</i></b>
<i>Colobanthus quitensis</i>					
<b>1</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Iztaccíhuatl (9)	S.C.	S.C.
<b>2</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Iztaccíhuatl	S.C.	S.C.
<b>3</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Iztaccíhuatl	S.C.	S.C.
<b>4</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Iztaccíhuatl	S.C.	S.C.
<b>5</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Iztaccíhuatl	S.C.	S.C.
<b>6</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Iztaccíhuatl	S.C.	S.C.
<b>7</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Iztaccíhuatl	S.C.	S.C.
<b>8</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Iztaccíhuatl	S.C.	S.C.
<b>9</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Iztaccíhuatl	S.C.	S.C.
<b>1</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Cofre de Perote (10)	S.C.	S.C.
<b>2</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Cofre de Perote	S.C.	S.C.
<b>3</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Cofre de Perote	S.C.	S.C.
<b>4</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Cofre de Perote	S.C.	S.C.
<b>5</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Cofre de Perote	S.C.	S.C.
<b>6</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Cofre de Perote	S.C.	S.C.
<b>7</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Cofre de Perote	S.C.	S.C.
<b>8</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Cofre de Perote	S.C.	S.C.
<b>9</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Cofre de Perote	S.C.	S.C.
<b>10</b>	Zona de Transición Mexicana	México	Cofre de Perote	S.C.	S.C.
<b>1</b>	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta (14)	MN640112	MN614715
<b>2</b>	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640113	MN614716
<b>3</b>	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640114	MN614717
<b>4</b>	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640115	MN614718
<b>5</b>	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640116	MN614719

6	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640117	MN614720
7	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640118	MN614721
8	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640119	MN614722
9	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640120	MN614723
10	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640121	MN614724
11	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640122	MN614725
12	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640123	MN614726
13	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640124	MN614727
14	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Antofagasta	MN640125	MN614728
15	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama I (9)	MN640126	MN614729
16	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama I	MN640127	MN614730
17	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama I	MN640128	MN614731
18	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama I	MN640129	MN614732
19	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama I	MN640130	MN614733
20	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama I	MN640131	MN614734
21	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama I	MN640132	MN614735
22	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama I	MN640133	MN614736
23	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama I	MN640134	MN614737
24	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II (15)	MN640135	MN614738
25	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640136	MN614739
26	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640137	MN614740
27	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640138	MN614741
28	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640139	MN614742
29	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640140	MN614743
30	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640141	MN614744
31	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640142	MN614745
32	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640143	MN614746
33	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640144	MN614747
34	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640145	MN614748
35	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640146	MN614749
36	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640147	MN614750
37	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640148	MN614751

38	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Pascua Lama II	MN640149	MN614752
39	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva (15)	MN640150	MN614753
40	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640151	MN614754
41	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640152	MN614755
42	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640153	MN614756
43	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640154	MN614757
44	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640155	MN614758
45	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640156	MN614759
46	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640157	MN614760
47	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640158	MN614761
48	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640159	MN614762
49	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640160	MN614763
50	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640161	MN614764
51	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640162	MN614765
52	Sudamérica-Altos Andes	Chile	Santiago, La Parva	MN640163	MN614766
1	Sudamérica-Patagonia	Chile	Cerro Guido (5)	MN640167	MN614768
2	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640164	
3	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640165	MN614767
4	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640166	
5	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640172	
6	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640173	
7	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640174	
8	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640175	
9	Sudamérica-Patagonia	Chile	Cerro Guido	MN640168	MN614769
10	Sudamérica-Patagonia	Chile	Cerro Guido	MN640169	MN614770
11	Sudamérica-Patagonia	Chile	Cerro Guido	MN640170	MN614771
12	Sudamérica-Patagonia	Chile	Cerro Guido	MN640171	MN614772
13	Sudamérica-Patagonia	Chile	Laredo (3)	MN640176	MN614773
14	Sudamérica-Patagonia	Chile	Laredo	MN640177	MN614774
15	Sudamérica-Patagonia	Chile	Laredo	MN640178	MN614775
16	Sudamérica-Patagonia	Chile	Punta Arenas (7)	MN640179	MN614776
17	Sudamérica-Patagonia	Chile	Punta Arenas	MN640180	MN614777

18	Sudamérica-Patagonia	Chile	Punta Arenas	MN640181	MN614778
19	Sudamérica-Patagonia	Chile	Punta Arenas	MN640182	MN614779
20	Sudamérica-Patagonia	Chile	Punta Arenas	MN640183	MN614780
21	Sudamérica-Patagonia	Chile	Punta Arenas	MN640184	MN614781
22	Sudamérica-Patagonia	Chile	Punta Arenas	MN640185	MN614782
23	Sudamérica-Patagonia	Chile	Marisma, Sur Punta Arenas (8)	MN640186	MN614783
24	Sudamérica-Patagonia	Chile	Marisma, Sur Punta Arenas	MN640187	MN614784
25	Sudamérica-Patagonia	Chile	Marisma, Sur Punta Arenas	MN640188	MN614785
26	Sudamérica-Patagonia	Chile	Marisma, Sur Punta Arenas	MN640189	MN614786
27	Sudamérica-Patagonia	Chile	Marisma, Sur Punta Arenas	MN640190	MN614787
28	Sudamérica-Patagonia	Chile	Marisma, Sur Punta Arenas	MN640191	MN614788
29	Sudamérica-Patagonia	Chile	Marisma, Sur Punta Arenas	MN640192	MN614789
30	Sudamérica-Patagonia	Chile	Marisma, Sur Punta Arenas	MN640193	MN614790
31	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes (14)	MN640194	MN614791
32	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640195	MN614792
33	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640196	MN614793
34	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640197	MN614794
35	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640198	MN614795
36	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640199	MN614796
37	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640200	MN614797
38	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640201	MN614798
39	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640202	MN614799
40	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640203	MN614800
41	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640204	MN614801
42	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640205	MN614802
43	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640206	MN614803
44	Sudamérica-Patagonia	Chile	Fuerte Bulnes	MN640207	MN614804
45	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640208	
46	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario		MN614805
47	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas (10)	MN640209	MN614806
48	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas	MN640210	MN614807
49	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas	MN640211	MN614808

50	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas	MN640212	MN614809
51	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas	MN640213	MN614810
52	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas	MN640214	MN614811
53	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas	MN640215	MN614812
54	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas	MN640216	MN614813
55	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas	MN640217	MN614814
56	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas	MN640218	MN614815
57	Sudamérica-Patagonia	Chile	Isla Dawson, Sur Punta Arenas	MN640209	MN614806
58	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640219	MN614816
59	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640220	MN614817
60	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640221	
61	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640222	MN614818
63	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario		MN614819
64	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640223	MN614820
65	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640224	MN614821
66	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640225	MN614822
67	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario		MN614823
68	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640226	MN614824
69	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams (15)	MN640227	MN614825
70	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640228	MN614826
71	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640229	MN614827
72	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640230	MN614828
73	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640231	MN614829
74	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640232	MN614830
77	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640233	MN614831
76	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640234	MN614832
77	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640235	MN614833
78	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640236	MN614834
79	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640237	MN614835
80	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640238	MN614836
81	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640239	MN614837
82	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640240	MN614838

83	Sudamérica-Patagonia	Chile	Puerto Williams	MN640241	MN614839
84	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario		
85	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640242	
86	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640243	MN614840
87	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640244	
88	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640245	
89	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640246	
90	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640247	
91	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640248	MN614841
92	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640249	
93	Sudamérica-Patagonia	Chile	Herbario	MN640250	
1	Islas Falkland	Argentina	Herbario	MN640251	MN614842
2	Islas Falkland	Argentina	Herbario	MN640252	MN614843
1	Georgia Sur	Argentina	Herbario	MN640253	
2	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640254	MN614844
3	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640255	MN614845
4	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640256	
5	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640257	MN614846
6	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640258	
7	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640259	
8	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640260	MN614847
9	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640261	
10	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640263	MN614849
11	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640264	MN614850
12	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640265	MN614851
13	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640266	MN614852
14	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640267	MN614853
15	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640268	MN614854
16	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640269	MN614855
17	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640270	MN614856
18	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640271	MN614857
19	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640272	MN614858

<b>20</b>	Georgia Sur	Argentina	Georgia Sur	MN640273	MN614859
<b>21</b>	Georgia Sur	Argentina	Herbario	MN640274	
<b>1</b>	Islas Orkney Sur	Antártida	Herbario	MN640275	
<b>2</b>	Islas Orkney Sur	Antártida	Herbario	MN640276	
<b>3</b>	Islas Orkney Sur	Antártida	Herbario	MN640277	
<b>1</b>	Islas Shetland	Antártida	Herbario	MN640278	
<b>2</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge (13)	MN640279	MN614860
<b>3</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640280	MN614861
<b>4</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640281	MN614862
<b>5</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640282	MN614863
<b>6</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640283	MN614864
<b>7</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640284	MN614865
<b>8</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640285	MN614866
<b>9</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640286	MN614867
<b>10</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640287	MN614868
<b>11</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640288	MN614869
<b>12</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640289	MN614870
<b>13</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640290	MN614871
<b>14</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Rey Jorge	MN640291	MN614872
<b>15</b>	Islas Shetland	Antártida	Herbario	MN640292	
<b>16</b>	Islas Shetland	Antártida	Herbario		KT737383
<b>17</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone (15)	MN640293	MN614873
<b>18</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640294	MN614874
<b>19</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640295	MN614875
<b>20</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640296	MN614876
<b>21</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640297	MN614877
<b>22</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640298	MN614878
<b>23</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640299	MN614879
<b>24</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640300	MN614880
<b>25</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640301	MN614881
<b>26</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640302	MN614882
<b>27</b>	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640303	MN614883

28	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640304	MN614884
29	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640305	MN614885
30	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640306	MN614886
31	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone	MN640307	MN614887
32	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana (16)	MN640308	MN614652
33	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640309	MN614653
34	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640310	MN614654
35	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640311	MN614655
36	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640312	MN614656
37	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640313	MN614657
38	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640314	MN614658
39	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640315	MN614659
40	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640316	MN614660
41	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640317	MN614661
42	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640318	MN614662
43	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640319	MN614663
44	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640320	MN614664
45	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640321	MN614665
46	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640322	MN614666
47	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640323	MN614667
48	Islas Shetland	Antártida	Isla Livingstone Punto Hana	MN640324	MN614668
49	Islas Shetland	Antártida	Isla Decepción (2)	MN640325	MN614669
50	Islas Shetland	Antártida	Isla Decepción	MN640326	
51	Islas Shetland	Antártida	Livingstone Isla Diablo (5)	MN640327	MN614670
52	Islas Shetland	Antártida	Livingstone Isla Diablo	MN640328	MN614671
53	Islas Shetland	Antártida	Livingstone Isla Diablo	MN640329	MN614672
54	Islas Shetland	Antártida	Livingstone Isla Diablo	MN640330	MN614909
55	Islas Shetland	Antártida	Livingstone Isla Diablo	MN640331	MN614910
56	Islas Shetland	Antártida	Herbario	MN640332	
57	Islas Shetland	Antártida	Herbario	MN640333	
58	Islas Shetland	Antártida	Herbario		
59	Islas Shetland	Antártida	Herbario	MN640334	

<b>60</b>	Islas Shetland	Antártida	Herbario	MN640335	
<b>1</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640336	
<b>2</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640337	MN614911
<b>3</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640338	
<b>4</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640339	MN614912
<b>5</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640340	MN614913
<b>6</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640341	MN614914
<b>7</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso (11)	MN640342	MN614915
<b>8</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso	MN640343	MN614916
<b>9</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso	MN640344	MN614917
<b>10</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso	MN640345	MN614918
<b>11</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso	MN640346	MN614919
<b>12</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso	MN640347	MN614920
<b>13</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso	MN640348	MN614921
<b>14</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso	MN640349	MN614922
<b>15</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso	MN640350	MN614912
<b>16</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso	MN640351	MN614913
<b>17</b>	Península Antártica	Antártida	Bahía Paraíso	MN640352	MN614914
<b>18</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640353	MN614923
<b>19</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640354	MN614924
<b>20</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie (12)	MN640355	MN614925
<b>21</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640356	MN614926
<b>22</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640357	MN614927
<b>23</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640358	MN614928
<b>24</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640359	MN614929
<b>25</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640360	MN614930
<b>26</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640361	MN614931
<b>27</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640362	MN614932
<b>28</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640363	MN614924
<b>29</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640364	MN614925
<b>30</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640365	MN614933
<b>31</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640366	MN614934

<b>32</b>	Península Antártica	Antártida	Isla Lagotellerie	MN640364	MN614935
<b>33</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640367	
<b>34</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640368	
<b>35</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640369	MN614936
<b>36</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640370	MN614937
<b>37</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640371	MN614938
<b>38</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640372	
<b>39</b>	Península Antártica	Antártida	Herbario	MN640373	MN614939

*Colobanthus subulatus*

	Sudamérica-Patagonia				
	Sudamérica-Patagonia				
	Sudamérica-Patagonia	Isla Amsterdam	Herbario	MN640378	
	Sudamérica-Patagonia		Herbario	MN640379	
	Georgia Sur		Herbario	MN640380	MN614940
	Georgia Sur		Herbario	MN640380	MN614941

*Colobanthus kerguelensis*

	Isla Crozet		Herbario		MN614944
	Isla Crozet		Herbario	MN640383	MN614945
	Isla Príncipe Eduardo		Herbario	MN640384	MN614946
	Kerguelen		Herbario	MN640384	MN614947

*Colobanthus apetalus*

					MN614949
		Nueva Zelanda		MN640387	MF687919.1
		Isla Auckland		KF737555	

*Colobanthus masonae*

KX640965

*Colobanthus strictus*

	Herbario	MN640388	
<i>Colobanthus hookeri</i>			
Isla Campbell			MN614950
<i>Colobanthus affinis</i>			
		KF737548	