



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE BOTÁNICA

**ANÁLISIS FILOGENÉTICO E
HISTORIA EVOLUTIVA DEL
GÉNERO *Linum* (LINOIDEAE:
LINACEAE)**

ALEJANDRA VILLALVAZO HERNÁNDEZ

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO, MÉXICO

2022



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

La presente tesis titulada: “Análisis filogenético e historia evolutiva del género *Linum* (Linoideae: Linaceae)” realizada por la estudiante: “Alejandra Villalvazo Henández” bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS
BOTÁNICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA



DRA. MÍREYA BURGOS-HERNÁNDEZ

ASESORA



DRA. MONSERRAT VÁZQUEZ-SÁNCHEZ

ASESORA



DRA. MARÍA DOLORES GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ

Montecillo, Texcoco, Estado de México, México, mayo de 2022

ANÁLISIS FILOGENÉTICO E HISTORIA EVOLUTIVA DEL GÉNERO

Linum (LINOIDEAE: LINACEAE)

Alejandra Villalvazo Hernández, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2022

RESUMEN

Linum, mejor conocido por el lino cultivado o linaza, es el género más diverso y representativo de la familia Linaceae, con cerca de 180 especies de amplia distribución. Pocos trabajos se han realizado con el fin de dilucidar las relaciones filogenéticas e historia evolutiva de *Linum* y sus géneros segregados. Bajo este contexto, el presente trabajo constituye una investigación sistemática y evolutiva de *Linum* y en general de la subfamilia Linoideae con caracteres moleculares. Los resultados revelaron la parafilia de *Linum* en su circunscripción actual. Mientras que, a nivel de secciones, solo *Dasylinum*, *Syllinum* y *Cathartolinum* se recuperaron como monofiléticas. El análisis de datación molecular sugiere que la subfamilia Linoideae y el género *Linum* diversificaron durante el Eoceno, ocurriendo el principal evento de radiación del género durante el Mioceno. Los análisis de reconstrucción de áreas ancestrales señalan la región Asia+Europa+Cuenca del Mediterráneo, como el área ancestral de la subfamilia, mientras que Asia se define como el área ancestral de *Linum*. El reciente surgimiento del grupo apoya la hipótesis de dispersiones a larga distancia, como explicación de su actual configuración geográfica.

Palabras clave: área ancestral, datación molecular, géneros segregados, linaza, sistemática.

**PHYLOGENETIC ANALYSIS AND EVOLUTIONARY HISTORY OF THE
GENUS *Linum* (LINOIDEAE: LINACEAE)**

Alejandra Villalvazo Hernández, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2022

ABSTRACT

Linum, best known for cultivated flax or linseed, is the most diverse and representative genus of the Linaceae family, with about 180 widely distributed species. Few works have been done to elucidate the phylogenetic relationships and evolutionary history of *Linum* and its segregated genera. Under this context, the present work constitutes a systematic and evolutionary investigation of *Linum* and the subfamily Linoideae, with molecular characters. The results revealed that *Linum* is paraphyletic in the current circumscription. While at the section level, only *Dasylinum*, *Syllinum* and *Cathartolinum*, were recovered as monophyletic. Molecular dating analysis suggests that the subfamily Linoideae and the genus *Linum* diversified during the Eocene, with the main radiation event of the genus occurring during the Miocene. Reconstruction analyses of ancestral areas show the Asia+Europe+Mediterranean Basin region as the ancestral area of the subfamily, while Asia is the ancestral area of *Linum*. The recent emergence of the group supports the hypothesis of long-distance dispersal as an explanation for its current geographic configuration.

Keywords: ancestral area, molecular dating, segregated genera, flaxseed, systematics.

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de Postgraduados campus Montecillo y en particular al Posgrado en Botánica, por brindarme la oportunidad y abrirme sus puertas para realizar mis estudios de maestría. Al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico recibido durante mis estudios de posgrado. A los miembros de mi consejo particular la Dra. Monserrat Vázquez Sánchez y Dra. Dolores González Hernández por orientarme, apoyarme y todos sus consejos, especialmente a mi consejera la Dra. Mireya Burgos Hernández por darme esta oportunidad, por todo lo aprendido, por su apoyo incondicional y su paciencia, sin duda fue un placer haber compartido esta bonita experiencia con ustedes, mejores guías no pude tener.

A mis profesores que abonaron indiscutiblemente a mi formación académica y personal, siempre brindando su apoyo en cualquier momento. Dra. Heike Vibrans, Dr. Ebandro Uscanga-Mortera y M.C. Antonio García-Esteva. Al Herbario-Hortorio CHAPA, al M.C. Ricardo Vega Muñoz y al C. Cristian Hidalgo, gracias por su apoyo.

Sin duda el colegio me regalo grandes amigos. Mayra Alcantar, Rubén Santillán, Elisa, Juan Velasco, Roció Bolaños y Jesús Ruíz gracias por su amistad y por todas esas buenas charlas. A mis amigos en Jalisco: Citlalli, Itzel, Janet y José quienes pese a la distancia siempre estuvieron apoyándome. A todos ustedes, siempre estarán en mi corazón.

Al Dr. Juan Francisco Zamora Natera, quien fue mi tutor durante la licenciatura y a quien le debo gran parte de mi gusto por la botánica, a usted gracias por sus enseñanzas y motivarme a seguir estudiando, por su apoyo, por siempre confiar en mí y por su amistad.

A mis hermanos Carlos, Belén, Eduardo y Carolina, a mis sobrinitos (que son un montón, pero a todos), por su apoyo y por consentirme cada que iba a visitarlos llenaron de energía mi corazoncito.

A mi mami, **Marcela Hernández Cobos**, muchas veces sentí no poder más, pero cada que pensé en rendirme tú me motivaste a continuar. Mamá eres la persona que más admiro por ser una gran mujer, tan fuerte, trabajadora y por enseñarme siempre buenos valores, usted es mi ejemplo a seguir y por eso con mucho cariño le dedico este gran logro. Espero la vida me alcance para agradecerte todo lo que has hecho por mí.

Te amo mamá

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
AGRADECIMIENTOS	v
LISTA DE CUADROS	ix
LISTA DE FIGURAS.....	x
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Sistemática filogenética vegetal.....	2
Biogeografía evolutiva.....	4
El género <i>Linum</i> L. (Linoideae: Linaceae)	6
Aspectos taxonómicos.....	6
<i>Linum</i> Linnaeus (1753: 277)	8
Importancia biológica, socioeconómica y cultural	11
CAPÍTULO I. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO <i>Linum</i> (LINOIDEAE: LINACEAE).....	14
1.1 RESUMEN.....	14
1.2 ABSTRACT.....	15
1.3 INTRODUCCIÓN.....	16
1.4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
1.4.1 Obtención y alineamiento de secuencias	22
1.4.2 Análisis filogenético.....	22
1.5 RESULTADOS	24
1.5.1 Relaciones filogenéticas	25
1.6 DISCUSIÓN.....	28
CAPÍTULO II. HISTORIA EVOLUTIVA DE LINOIDEAE (LINACEAE): <i>Linum</i> Y GÉNEROS SEGREGADOS	34
2.1 RESUMEN.....	34
2.2 ABSTRACT.....	35
2.3 INTRODUCCIÓN.....	36

2.4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	42
2.4.1 Obtención de secuencias y alineamiento	42
2.4.2 Estimación del tiempo de divergencia	42
2.4.3 Reconstrucción de Áreas Ancestrales	44
2.5 RESULTADOS	45
2.5.1 Estimación del tiempo de divergencia	45
2.5.2 Reconstrucción de Áreas Ancestrales	46
2.6 DISCUSIÓN.....	50
2.6.1. Estimación del tiempo de divergencia	50
2.6.2 Reconstrucción de Áreas Ancestrales	52
2.6.3 Reconstrucción Biogeográfica	53
CONCLUSIONES GENERALES.....	58
LITERATURA CITADA	60
APÉNDICES	75

LISTA DE CUADROS

CAPÍTULO II HISTORIA EVOLUTIVA DE LINOIDEAE (LINACEAE): *Linum* Y GÉNEROS SEGREGADOS

- Cuadro 1.** Edades mínimas de divergencia estimadas en BEAST para los nodos clave indicados en la Figura 8. Ma = millones de años; 95% HPD = 95% de densidad posterior más alta; ET = ITS; ADNcp = *matK*, *ndhF* y *trnL-trnF*. 46
- Cuadro 2.** Áreas Ancestrales (AA) estimadas con el modelo de Dispersión – Extinción – Cladogénesis (DEC) para los nodos clave (Figura 8) y sus valores de probabilidad (*P*). 47

LISTA DE FIGURAS

ANTECEDENTES

Figura 1. Relaciones filogenéticas de las secciones de <i>Linum</i>	8
Figura 2. <i>Linum schiedeanum</i> Schlecht. & Cham. A.....	10
Figura 3. <i>Linum usitatissimum</i> L.	11
Figura 4. Semillas de <i>Linum usitatissimum</i> L..	12

CAPÍTULO I ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO *Linum* (LINOIDEAE: LINACEAE)

Figura 5. Árbol de consenso de mayoría obtenido con Inferencia Bayesiana del género <i>Linum</i> (Linoideae: Linaceae).....	27
--	----

CAPÍTULO II HISTORIA EVOLUTIVA DE LINOIDEAE (LINACEAE): *Linum* Y GÉNEROS SEGREGADOS

Figura 6. Relaciones filogenéticas de las familias que integran el orden Malpighiales según el APG IV (2016).	40
Figura 7. Árbol de Máxima Credibilidad de Linoideae inferido en BEAST	48
Figura 8. Reconstrucción de Áreas Ancestrales (RAA) para Linoideae bajo el modelo DEC.....	49

INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Linaceae DC. ex Perleb cuenta con aproximadamente 260 especies y 13 géneros (Dressler & Reppinger 2014), de los cuales *Linum* L. es el más grande y representativo, ya que incluye a la especie comercialmente más importante, *Linum usitatissimum* L., mejor conocida como lino o linaza. El género comprende cerca de 180 especies de distribución cosmopolita, pero con mayor afinidad a regiones de clima templado y subtropical (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011; Melnikova *et al.* 2014). Aunque se reconoce la importancia socioeconómica actual y potencial del grupo, a nivel mundial se han abordado poco los aspectos filogenéticos y evolutivos de las especies silvestres.

McDill *et al.* (2009) fueron los primeros en evaluar las relaciones filogenéticas a nivel genérico y su trabajo es el único, hasta el momento, en abordar aspectos biogeográficos a nivel de familia. Dos años más tarde, McDill & Simpson (2011) realizaron un nuevo estudio filogenético con el fin de poner a prueba la monofilia de Linaceae y las subfamilias que la integran. Entre los antecedentes más recientes se encuentran los de Ruiz-Martín *et al.* (2018) y Maguilla *et al.* (2021), quienes infirieron los procesos evolutivos en la heterostilia del grupo con base en una filogenia. A pesar de la importante contribución de los trabajos citados, aún existen vacíos de información que deben ser abordados. Destaca que ninguna filogenia ha recuperado el género *Linum* como un grupo natural y que aún existe un debate en la validez de las secciones que lo componen. Asimismo, resulta necesario profundizar no solo en la historia evolutiva de *Linum* –que ha sido evaluada de manera secundaria– sino de los géneros segregados y en general, de la subfamilia Linoideae. Lo anterior permitirá identificar no solo el origen del linaje de Linoideae, sino los eventos involucrados en su actual configuración geográfica. Comprender y considerar aspectos de las relaciones evolutivas, así como de la historia biogeográfica de los linajes de toda la subfamilia, contribuirá a establecer mecanismos base para una correcta toma de decisiones en temas de conservación y manejo de las especies y géneros que la integran. Bajo este contexto, la presente

tesis constituye una contribución en el conocimiento de la historia evolutiva y de las relaciones filogenéticas no solo del género *Linum*, sino de la subfamilia Linoideae a través de los objetivos y el desarrollo de cada uno de los dos capítulos que la integran.

Sistemática filogenética vegetal

La sistemática es una rama de la biología comparada encargada de estudiar la diversidad biológica, clasificando y delimitando a las especies a partir de su historia evolutiva. Esta disciplina aporta un enfoque histórico fundamental que constituye la base para entender importantes procesos y patrones biológicos en el contexto de las relaciones evolutivas de las especies (Sosa 2009; Contreras 2014).

Los inicios de la sistemática surgen con la obra *Systema Naturae* escrita por C. Linnaeus (1735), quien implementó una clasificación artificial en función de las similitudes entre los organismos, utilizando principalmente caracteres reproductivos. Posteriormente, en 1859, Darwin propone que las similitudes son útiles para la clasificación, siempre y cuando revelen la genealogía. En este último sentido, se entiende que la única forma de hacer una clasificación natural es interpretarla a partir de la historia evolutiva (Sosa 2009).

Gracias al descubrimiento de la molécula de ADN en 1953 por James Watson, Francis Crick y Rosalind Franklin, así como el desarrollo de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en 1983 por Kary Mullis, la sistemática ha ido mejorando la forma en que clasifica y explica la diversidad de las plantas (Tamay de Dios *et al.* 2013; Díaz *et al.* 2014). A lo anterior se suma el surgimiento de una nueva forma de realizar inferencias evolutivas propuesta por el entomólogo alemán Willi Hennig (1950), quien postuló los principios con los cuales trabaja la cladística, marcando un hito en la historia de la biología comparada. Dichos principios refieren que las relaciones entre especies cercanas deben ser tratadas como linajes hermanos; las sinapomorfías son definidas como caracteres derivados compartidos que definen

grupos monofiléticos, es decir, grupos que provienen de un ancestro común con todos sus descendientes (De Luna *et al.* 2005; León & Carbajal 2005).

Ahora bien, ¿por qué es importante conocer las relaciones de parentesco entre las especies? En un inicio fue de interés para reconocer la diversidad biológica en el planeta, así como entender los patrones y los procesos biológicos. También ha sido útil para identificar la riqueza de taxones en una región, conocer su origen, forma y tiempos de diversificación, lo cual es ventajoso para su manejo y conservación, así como para la delimitación e identificación de las especies silvestres cercanamente emparentadas con las domesticadas que fungen como reservorio genético, entre otras aplicaciones (Morrone 2000; De Luna *et al.* 2005).

Los métodos utilizados para inferir las relaciones evolutivas se basan en caracteres (i.e. atributos observables de los organismos que pueden ser descritos o definidos) y buscan optimizar la distribución de los patrones evolutivos para cada carácter. Entre estos métodos se encuentran la Parsimonia (MP), Máxima Verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (IB). Un análisis de MP se fundamenta en el principio de homología y asume que los caracteres similares entre taxones provienen de su ancestría común. En cambio, los métodos de reconstrucción basados en criterios probabilísticos tales como ML e IB, determinan las relaciones evolutivas a partir del cálculo de probabilidades, utilizando modelos de evolución molecular (De Luna *et al.* 2005; Peña 2011; Castro *et al.* 2016; Ruíz *et al.* 2018). El método de ML evalúa la probabilidad de observar los datos que resulten del alineamiento obtenido, dado un modelo evolutivo y una historia evolutiva hipotética (árbol evolutivo). Entonces, las filogenias se infieren encontrando los árboles con el mayor valor de verosimilitud. Mientras que el método de IB, estima la probabilidad posterior de la hipótesis (árbol + modelo) dados los datos. Por tanto, puede interpretarse como la probabilidad de que un determinado árbol sea el correcto (Swofford *et al.* 1996; Martínez 2007; Peña 2011; Ruíz *et al.* 2018).

Biogeografía evolutiva

La biogeografía es una disciplina que surge durante el siglo XVIII y es la encargada de estudiar la distribución de los seres vivos, tanto en el tiempo como en el espacio, considerando también los procesos que dieron lugar a dicha distribución (Morrone *et al.* 1996; Espinosa *et al.* 2002). Existen dos grandes escuelas de la biogeografía: la ecológica, que se encarga de analizar patrones de distribución a escalas espaciales y temporales pequeñas, considerando solo factores actuales como el suelo, clima, altitud, etc.; y la histórica, que estudia cómo los procesos (p.ej. tectónica de placas), que ocurren a escalas de tiempo geológico y a nivel global, influyen en los patrones de distribución actual (Contreras-Medina *et al.* 2001; Ruggiero & Ezcurra 2003). No obstante, dentro de esta última existen diversos enfoques y aproximaciones metodológicas.

Con los trabajos de Darwin (1859) y Wallace (1876) nace el enfoque dispersalista, el cual considera que las especies evolucionan en centros de origen. Este enfoque fue ampliamente desarrollado por Matthew (1915), Mayr (1946) y Simpson (1950). Willi Hennig (1950) propuso un enfoque conocido como biogeografía filogenética, que asume un paralelismo entre la «progresión» de los caracteres morfológicos en el cladograma y la distribución geográfica de las especies, con lo que el área ancestral de un taxón se identifica con la especie más primitiva. Pocos años más tarde, Léon Croizat (1958), puso a prueba la hipótesis dispersalista que supone que la distribución de los seres vivos es resultado de la dispersión a partir de centros de origen, desarrollando así el método panbiogeográfico. Pero no fue hasta que G. Nelson, Donn E. Rosen y N. Platnick combinan las ideas panbiogeográficas y de la sistemática filogenética, que surge la denominada biogeografía cladista o de la vicarianza (Morrone 2013).

A partir de la revolución molecular y con la finalidad de integrar los enfoques previamente planteados, Morrone & Crisci (1995) proponen la biogeografía evolutiva, la cual enfatiza el componente histórico. Esta consiste en el uso de

diferentes métodos biogeográficos que permiten maximizar las propiedades de cada uno de ellos. De acuerdo con Luna-Vega (2008), los beneficios de utilizar diferentes metodologías de manera conjunta son evidentes, ya que cada enfoque intenta responder a diferentes preguntas biogeográficas. Con el relativamente reciente surgimiento de los relojes moleculares y la reconstrucción de áreas ancestrales a partir de filogenias, junto con datos paleontológicos, geológicos y la teoría de la tectónica de placas, ha sido posible explorar y analizar eventos históricos, así como reconstruir escenarios geobióticos que permiten comprender mejor la diversidad biológica actual en el planeta, abriendo una nueva ventana al pasado evolutivo.

Un reloj molecular es una herramienta que permite estimar los tiempos de divergencia entre linajes a partir de diferencias genéticas (Marcos-Merino *et al.* 2017). Se basa en el supuesto de una tasa de sustitución constante a través del tiempo y asume que el número de diferencias entre dos taxones es proporcional a su tiempo de divergencia, conocido como un reloj global o estricto. A lo largo de 60 años de investigación en el reloj molecular, actualmente sabemos que no todos los grupos biológicos presentan una tasa de sustitución constante (Arnedo *et al.* 2007; Magallón 2014; Marcos-Merino *et al.* 2017). En consecuencia, han surgido diversos modelos de reloj, entre los más usados se encuentra el reloj molecular relajado, que permite distintas tasas de evolución dentro y entre los linajes, así como su independencia (Sanderson 1997; Thorn *et al.* 1998; Drummond *et al.* 2006; Battistuzzi 2015).

Al igual que un reloj común, uno molecular debe calibrarse y para ello existen diversos datos que pueden usarse. El registro fósil es el más empleado y el recomendado, pues representa una ventaja sobre otras fuentes de información utilizadas, debido a que son el único conjunto de datos que proporcionan información directa de un linaje a lo largo del tiempo (Magallón 2010, 2014). Sin embargo, no todos los organismos vivos cuentan con fósiles, por lo que se ha recurrido a datos de eventos biogeográficos conocidos y a las calibraciones secundarias (Battistuzzi 2015; Ho *et al.* 2015). Estas últimas son obtenidas a partir

de dataciones moleculares de estudios previos, en las cuales se utilizó algún fósil para calibrar. La combinación de dichos métodos de calibración puede brindar estimaciones más confiables, principalmente en grupos que no cuentan con registro fósil (Magallón 2014; Schenk 2016).

En las plantas, particularmente en las angiospermas, se han realizado diversos trabajos utilizando relojes moleculares para elucidar su historia evolutiva. Entre los hallazgos más interesantes se encuentran los recientes aportes de Li *et al.* (2019), quienes proponen que las primeras angiospermas se originaron en el Triásico superior (230 Ma) y no en el Cretácico, como se había pensado, con las principales radiaciones sucediendo durante el Jurásico y el Cretácico inferior (200 – 100 Ma). De acuerdo con los autores, la edad estimada para este grupo de plantas es sustancialmente anterior a la de los registros fósiles. No obstante, aún se desconoce la historia evolutiva de grupos particulares de plantas con flores. Conocer la historia evolutiva de cada uno de ellos, proporcionará un marco relevante de información para futuros estudios comparativos y abonará al conocimiento evolutivo de las angiospermas.

El género *Linum* L. (Linoideae: Linaceae)

Aspectos taxonómicos

Linaceae (Eudicotiledóneas, Superrosides, Rosides, Fabides, Malpighiales) es una pequeña, pero casi cosmopolita familia de plantas con flores, comprende cerca de 260 especies y 13 géneros organizados en dos subfamilias. La primera de ellas, Hugonioideae Reveal, incluye árboles, arbustos y lianas de distribución esencialmente tropical, con sus especies caracterizándose por la presencia de 10 estambres fértiles y frutos carnosos. En Hugonioideae, se incluyen 54 especies organizadas en cinco géneros: *Hugonia* Arn., *Hebepetalum* Benth., *Indorouchera* Hallier f., *Philbornea* Hallier f. y *Roucheria* Planch. (Van Hooren & Nootboom 1984; McDill & Simpson 2011; Dressler & Replinger 2014).

Por su parte, Linoideae Arnott, está compuesta de herbáceas anuales o arbustos perennes de distribución principalmente templada, con algunas especies extendiéndose hasta latitudes tropicales. A diferencia de Hugonioideae, las especies de esta subfamilia presentan cinco estambres fértiles y frutos capsulares. Linoideae constituye la subfamilia más grande, se estima que contiene cerca de 210 especies y ocho géneros: *Anisadenia* Wall. ex C.F.W. Meissn., *Cliococca* Bab., *Hesperolinon* (A. Gray) Small, *Linum* Linnaeus., *Radiola* Hill, *Reinwardtia* Dumort., *Sclerolinon* C.M. Rogers y *Tirpitzia* Hallier f. (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011; Dressler & Reppinger 2014; Barrera-Robles *et al.* 2020). Entre estos últimos destaca *Linum* con alrededor de 180 - 200 especies, es el más diverso y el tipo de la familia, (Rzedowski & Calderón de Rzedowski 1992, 1994; McDill *et al.* 2009). La mayor diversidad del género se encuentra representada en el Mediterráneo, el sur de los Estados Unidos de América, México, Sudamérica y el norte de África (Fu *et al.* 2002; Ruiz-Martín *et al.* 2015).

Originalmente, Winkler (1931) dividió el género en seis secciones: *Cathartolinum* (Rchb.) Grised., *Cliococca* Bab., *Dasylinum* (Planch.) Juz., *Linum* (Planch.) Juz., *Linastrum* (Planchón) Winkler y *Syllinum* Griseb. con base en su morfología. Sin embargo, estudios moleculares recientes basados en regiones de ADN nuclear y de cloroplasto definen cinco secciones que fueron nombradas de manera distinta: *Cathartolinum* (Rchb.) Grised., *Dasylinum* (Planch.) Juz., *Linopsis* (Rchb.) Engelm., *Linum* (Planch.) Juz y *Syllinum* Griseb. (McDill *et al.* 2009). En el análisis filogenético realizado por McDill *et al.* (2009), las secciones *Syllinum* y *Cathartolinum* aparecen como grupos hermanos de *Linopsis*, mientras que *Dasylinum* está estrechamente relacionada con la sección *Linum* (Figura 1).

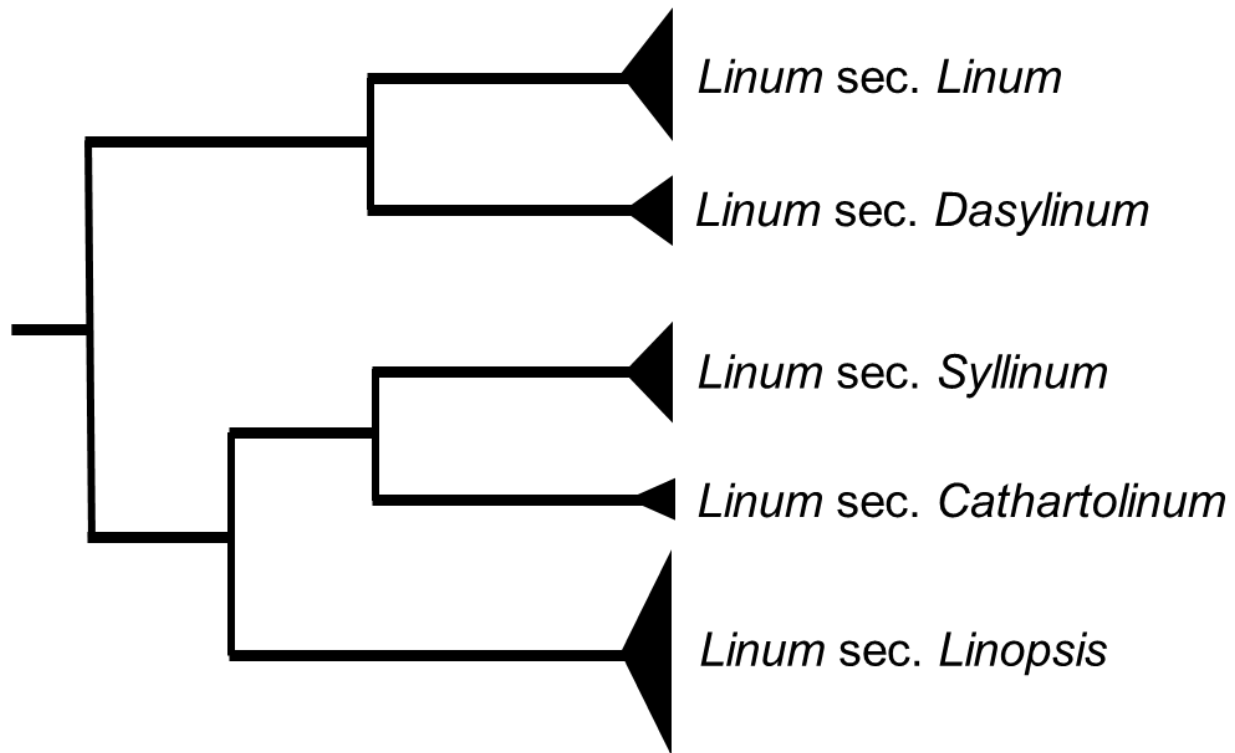


Figura 1. Relaciones filogenéticas de las secciones de *Linum*. Imagen tomada y modificada de McDill *et al.* (2009).

***Linum* Linnaeus (1753: 277)**

TIPO: *Linum usitatissimum* L., N. Amer. Fl. 25: 67. 1907. Habitat hodie inter segetes Europae australis, s.f., Herb. Clifford 114 (Lectotipo: BM! designado por J. K. Small, 1907).

Adenolinum Reichenbach (1837: 306)

Cathartolinum Reichenbach (1837: 306)

Mesyinium Rafinesque (1836: 33)

Nezera Rafinesque (1836: 64)

Nombres comunes: linaza, lino.

Descripción: *Plantas* herbáceas o arbustivas, anuales o perennes, glabras o pubescentes. *Tallos* erectos o extendidos, decumbentes, no ramificados o ramificados

desde la base o cerca de la inflorescencia. *Hojas* enteras, dentadas o glandular-dentadas, alternas, opuestas y/o verticiladas, sésiles o subsésiles; pueden presentar o no glándulas estipulares. *Inflorescencia* en forma de panícula compuesta por cimas, a veces en racimos, rara vez en corimbos o solitarias. *Flores* pentámeras, con 5 sépalos imbricados, unidos en la base, persistentes, rara vez deciduos, enteros, laciniados, ciliados, dentados o glandular-dentados, glabros o pilosos; pétalos 5, amarillos, amarillento-anaranjados, azules, blancos, púrpuras, rosados, rara vez rojos; estambres 5, ocasionalmente acompañados por pequeños estaminodios interpuestos; estilos 5, libres, connados en la base o fusionados parcial o totalmente, filiformes, estigmas capitados o lineares; ovario súpero, 5-locular o 10-locular a través de falsos septos. *Fruto* capsular, septicida, ovoide, elipsoide o triangular-ovoide, dehiscente en 5 o 10 segmentos, glabros o pilosos. *Semillas* 10, lenticulares, comprimidas, elipsoides a ampliamente elipsoides, color marrón a marrón-rojizas, testa mucilaginoso al hidratarse, endospermo escaso (Rzedowski & Calderón de Rzedowski 1992, 1994; Burgos-Hernández & Castillo-Campos 2019; González-Velasco 2022). El número cromosómico dentro del género varía de 12 a 72, los cuales son similares morfológicamente, con un tamaño que va de 1 a 4 μm (Muravenko *et al.* 2003) (Figura 2).

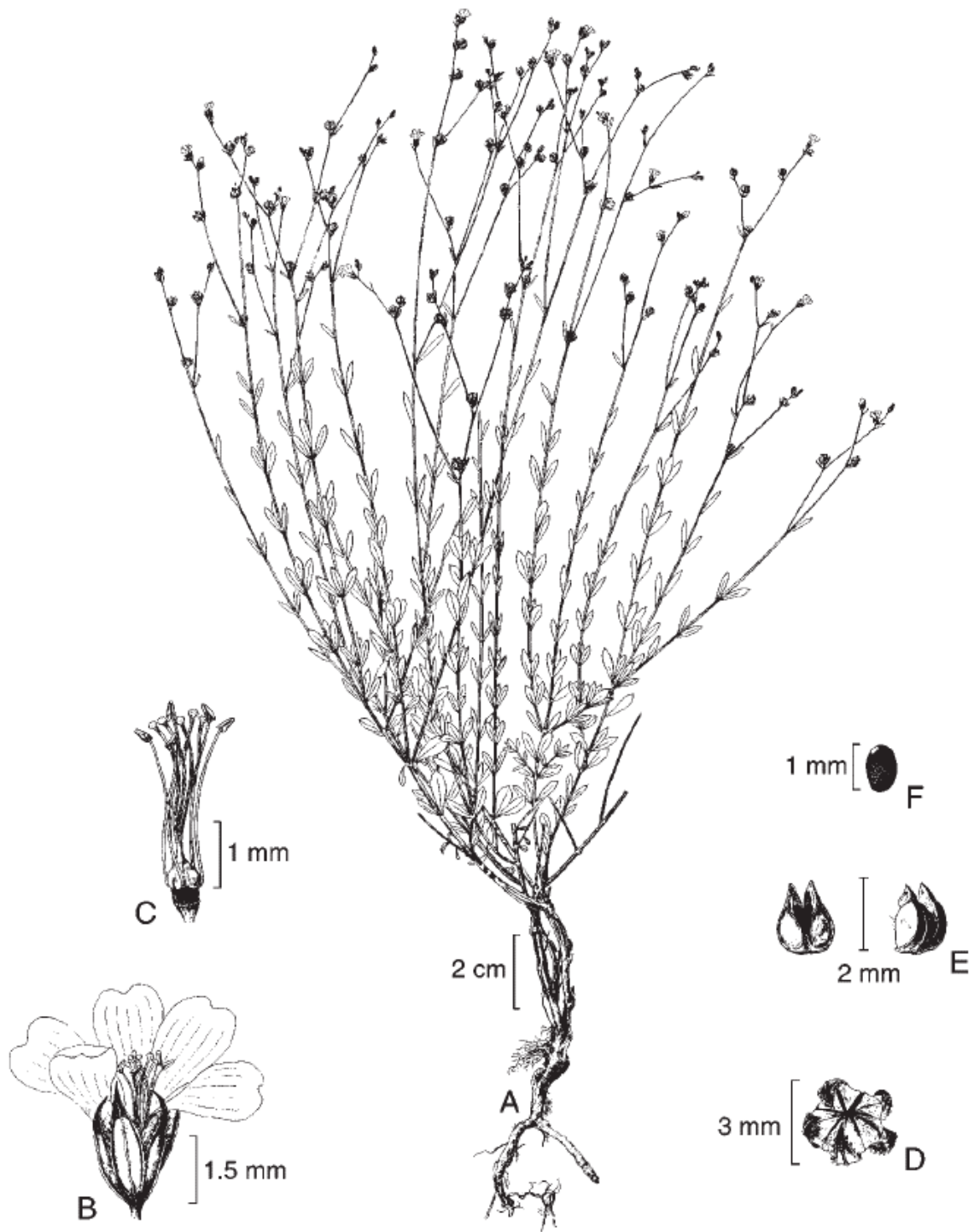


Figura 2. *Linum schiedeanum* Schlecht. & Cham. A. aspecto general de la planta; B. flor; C. androceo y gineceo; D. cápsula; E. segmentos de la cápsula; F. semilla. Ilustrado por Edmundo Saavedra. Ilustración tomada de Rzedowski y Calderón de Rzedowski (1992).

Importancia biológica, socioeconómica y cultural

El género *Linum* cuenta con historia y tradición debido a su representante agrícola, *L. usitatissimum* (Figura 3), fue la primera planta cultivada para la obtención de fibras en el Viejo Mundo, además de constituir la base de las primeras industrias textiles (Zohary & Hopf 2000). Sin embargo, el cultivo de lino para la industria textil ha decrecido debido al uso extensivo del algodón y la elaboración de fibras sintéticas (Ruiz-Martín 2011).



Figura 3. *Linum usitatissimum* L. Antropocene 2018. Fotografía tomada de https://antropocene.it/wp-content/uploads/2018/08/Linum_usitatissimum-800x445.jpg

Actualmente *L. usitatissimum* es uno de los cultivos más importantes a nivel mundial por la producción de semillas oleaginosas con fines alimenticios, tanto en el consumo humano como animal; así como industriales en la producción de aceite comestible o aceite base para la fabricación de pinturas, barnices, linóleo, hule, tintas de impresión y jabones (Singh *et al.* 2011). El aceite contenido en las semillas de *Linum* (Figura 4) se caracteriza por ser rico en ácidos α -linolénicos y lignanos, que tienen actividad antioxidante y precursora de diversos fitoestrógenos. Diversos estudios indican el alto valor nutritivo de las semillas de lino, pues contienen en promedio 28 % de proteínas, 4 % de cenizas y 5 % de fibra (Touré & Xu 2010). Por lo

anterior, se le han atribuido muchos beneficios potenciales para la salud, entre los que se encuentran: la reducción de los niveles de colesterol en la sangre, la presión arterial y la formación de coágulos sanguíneos, así como su uso como laxante natural (Cullis 2011).

De acuerdo con Simopoulos (1999) y Bloedon *et al.* (2008), los ácidos grasos contenidos en las semillas de *Linum* tienen propiedades antiinflamatorias, antiarrítmicas y antitrombóticas, asociándose al tratamiento de enfermedades cardiovasculares. Según Tou & Thompson (1999), dichos ácidos inducen cambios estructurales en las glándulas mamarias que potencialmente pueden reducir el riesgo de cáncer de mama. De acuerdo con Cullis (2011), el lino es una de las pocas plantas domesticadas cuya selección bajo cultivo ha ocurrido de manera divergente para dos usos totalmente diferentes: semilla (linaza) y fibra (fibra textil). Actualmente, existen también especies de interés ornamental debido al color de las corolas y porte de las plantas, tal es el caso de *Linum perenne* L. y *L. grandiflorum* Desf (Touré & Xu 2010; Singh *et al.* 2011).



Figura 4. Semillas de *Linum usitatissimum* L. Fotografía tomada de: <https://blog.casapia.com/la-linaza-una-semilla-con-muchas-propiedades>.

Desde el punto de vista evolutivo, una característica que ha llamado la atención en el grupo es el polimorfismo floral, también conocido como heterostilia, que se refiere a aquellas flores que difieren cualitativamente en las longitudes de

los pistilos y de los filamentos de los estambres. Charles Darwin fue el primero en publicar acerca del dimorfismo floral en varias especies de lino, en particular sobre *L. grandiflorum* y *L. perenne*. Su trabajo influyó de manera importante en las investigaciones en torno a la función del polimorfismo floral (Ornduff & Darwin 1984).

La heterostilia conlleva un sistema de incompatibilidad heteromórfica por lo que solo los cruces entre diferentes morfos son compatibles, mientras que la autofecundación y la fecundación cruzada intramórfica son incompatibles; evitando de esta forma la endogamia en el grupo (Ruiz-Martín *et al.* 2018). Numerosas especies de Linaceae presentan heterostilia, pero el sistema ancestral de reproducción del grupo no ha sido determinado. Un intento por dilucidar el origen de este carácter fue el realizado por McDill *et al.* (2009), sin embargo, sus resultados indican que la heterostilia no es un carácter ancestral en la familia.

CAPÍTULO I. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO *Linum* (LINOIDEAE: LINACEAE)

1.1 RESUMEN

A pesar de la importancia agronómica, alimentaria y farmacéutica de algunas especies de *Linum*, pocos trabajos se han enfocado en dilucidar la posición filogenética de las especies silvestres de *Linum*. Menos aún ha llamado la atención el evaluar la posición de los géneros actualmente segregados. En este sentido, el objetivo del presente estudio fue dilucidar las relaciones filogenéticas de las especies de *Linum*, así como de los géneros segregados, con el fin de abonar al esclarecimiento de la actual circunscripción del grupo, además de reconocer las especies más emparentadas no solo con el lino cultivado, sino con aquellas especies que han demostrado un valor socioeconómico. A partir de caracteres moleculares, se realizó el análisis filogenético bajo dos enfoques: Parsimonia e Inferencia Bayesiana. Los resultados revelaron la parafilia del género *Linum*, al anidarse dentro de éste los géneros *Cliococca*, *Hesperolinon*, *Radiola* y *Sclerolinon*. Lo anterior sugiere la necesidad de una revisión taxonómica, integrativa, que nos permita validar la actual circunscripción del grupo. Además, solo las secciones *Linopsis* y *Linum* resultaron parafiléticas. En cuanto al lino cultivado, forma un grupo monofilético bien soportado con *L. bienne* y *L. villarianum*. Por su parte *L. narbonense*, *L. grandiflorum* y *L. decumbens* (todas ornamentales), conforman un clado bien soportado. Sin duda las especies silvestres representan un recurso potencial para su aprovechamiento como alimento, fuente de fibras o en la medicina, por lo que enfocar esfuerzos de investigación en ellas resulta pertinente.

Palabras clave: ADN, géneros segregados, linaza, *Linopsis*, ornamentales.

1.2 ABSTRACT

Despite the agronomic, food and pharmaceutical importance of some *Linum* species, few studies have focused on elucidating the phylogenetic position of wild *Linum* species. Even less attention has been paid to assessing the position of currently segregated genera. In this sense, the objective of the present study was to elucidate the phylogenetic relationships of the *Linum* species, as well as the segregated genera, in order to clarify the current circumscription of the group, in addition to recognizing the species most closely related not only to cultivated flax, but also to those species that have demonstrated socioeconomic value. From molecular characters, the phylogenetic analysis was performed under two approaches: Parsimony and Bayesian Inference. The results revealed the paraphyly of the genus *Linum*, as the genera *Cliococca*, *Hesperolinon*, *Radiola* and *Sclerolinon* nested within it. This suggests the need for an integrative taxonomic review that allows us to validate the current circumscription of the group. Furthermore, only *Linopsis* and *Linum* section were paraphyletic. As for cultivated flax, it forms a well supported monophyletic group with *L. bienne* and *L. villarianum*. For its part, *L. narbonense*, *L. grandiflorum* and *L. decumbens* (all ornamental), make up a well-supported clade. Undoubtedly wild species represent a potential resource for use as food, source of fiber or medicine, so focusing research efforts on them is pertinent.

Keywords: DNA, segregated genera, linseed, *Linopsis*, ornamentals.

1.3 INTRODUCCIÓN

Linum L. es el género más diverso de la familia Linaceae, subfamilia Linoideae, comprende alrededor de 180 especies ampliamente distribuidas en las regiones tropicales y subtropicales del mundo (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011; Melnikova *et al.* 2014). El conocimiento del género se debe principalmente a la especie cultivada, *Linum usitatissimum* (L.). Las primeras civilizaciones mesolíticas ya habían dado cuenta del valor del lino silvestre como fuente de fibras útiles (Ellis *et al.* 1999; Pengilly 2003; Allaby *et al.* 2005). Las especies del género cuentan con una gran diversidad ecológica y taxonómica, debida al amplio rango de ambientes donde habitan, mostrando una extensa variación en caracteres morfológicos de interés biológico, evolutivo y agroecológico (Fu *et al.* 2002; Ruiz-Martín *et al.* 2018; Burgos-Hernández & Castillo-Campos 2019). Debido precisamente a esta variación, es que el género ha sufrido diversos cambios taxonómicos en los últimos años.

Los géneros monotípicos *Cliococca* Bab., *Radiola* Hill y *Sclerolinon* C.M. Rogers, así como *Hesperolinon* (A. Gray) Small, fueron originalmente descritos como especies de *Linum*; sin embargo, debido a diversos caracteres morfológicos, fueron elevados a la categoría de género (Sharsmith 1961; Rogers 1966; Rogers & Mildner 1971). Por ejemplo, *Cliococca selaginoides* (Lam.) C.M. Rogers & Mildner, inicialmente había sido descrita como *Linum selaginoides* Lam. (Lamarck 1791). Posteriormente Babington & Marcet (1842), basándose en la descripción de plantas cultivadas del Jardín Botánico de Cambridge, consideraron que existían características suficientes para establecer la existencia de un nuevo género, *Cliococca*. Ante esto, Rogers & Mildner (1971) reevaluaron el género y propusieron restablecer y validar su segregación. En la actualidad, se acepta a *Cliococca* como un género independiente de *Linum*.

De manera similar, *Hesperolinon* (A. Gray) Small fue originalmente descrito como una sección de *Linum* por Gray (1865). Años más tarde Small (1907), a partir de caracteres morfológicos, tales como el número de carpelos y estilos, circunscribe

la sección a nivel de género, siendo *H. californicum* (Benth.) Small. su especie tipo. Dicho estatus fue sostenido por Sharsmith (1961), quien además realizó una descripción más detallada del género. No obstante, su separación del resto de los linos aún es controversial y algunos autores han sugerido una reevaluación taxonómica del grupo (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011).

Sclerolinon, representado por su única especie *S. digynum* (A. Gray) C.M. Rogers, fue descrita bajo el basónimo *Linum digynum* (A. Gray). Brewer & Watson (1876) y Trelease (1887, 1897) señalaron el parecido de *L. digynum* con *Hesperolinon* y esta fue la primera vez que la especie se separó de los linos. Casi un siglo después, Sharsmith (1961) señaló la necesidad de reevaluar esta especie para determinar con mayor precisión a qué género pertenecía. Finalmente, *Radiola*, cuyo único representante es *R. linooides* Roth, se ha mantenido como un género separado, debido a caracteres morfológicos tales como su tamaño diminuto, con un ciclo de vida anual y la presencia de flores tetrámeras (Dressler *et al.* 2014; Ruiz-Martin *et al.* 2018). Sin embargo, algunos autores aseguran que estas características no salen del rango de variación que presenta *Linum*, por lo que consideran que una revisión taxonómica más conservadora podría devolver la especie a su circunscripción original (Ruiz-Martin *et al.* 2018).

En la circunscripción actual del *Linum*, existen problemas a nivel de secciones. La primera división del género fue propuesta por Planchon (1847, 1848) con base en el hábito y caracteres vegetativos de las especies, y éste la dividió en dos secciones (*Cathartolinum* Planch. y *Cliococca* Lam.), seis series (*Adenolinum* (Rchb.), *Dasylinum* Planch., *Dichrolinum* Planch., *Halolinum* Planch., *Limoniopsis* Planch., *Linopsis* (Rchb.) y *Protolinum* Planch.) y tres subgéneros (*Eulinum* Planch., *Linastrum* Planch. y *Syllinum* Griseb). Posteriormente, Reiche (1897), con base en la morfología, propuso la división de *Linum* en seis secciones: *Syllinum* Griseb, *Eulinum* (Planch.), *Linastrum* ((Planch.), Bentham) Engelm, *Cliococca* Lam. y *Hesperolinon* Gray. Teniendo en cuenta lo anterior, Winkler (1931), a partir de caracteres morfológicos, sugiere que el género debe clasificarse en cuatro secciones:

Cathartolinum (Rchb) *Cliococca* Lam., *Eulinum* Planch., *Linastrum* Planch. y *Syllinum* Griseb. Los trabajos de Planchon (1847, 1848) y Winkler (1931), constituyeron la base para el establecimiento de las cinco secciones actualmente reconocidas en la mayoría de los trabajos florísticos, mismas que fueron propuestas por Ockendon & Walters (1968): *Cathartolinum* (Rchb.) Griseb, *Dasylinum* (Planch.) Juz., *Linum* (Planch.) Juz, *Linopsis* (Rchb.) (también llamada *Linastrum* ((Planch.), Bentham) Engelm) y *Syllinum* Griseb.

Algunos taxónomos (Yuzepchuk 1949; Egorova 1996) consideraron que *Linum perenne* L. debía conformar una sección independiente: *Adenolinum* (Reichenb.) Juz., debido a características que la diferenciaban del resto de las secciones (*Cathartolinum*, *Dasylinum*, *Linum*, *Linopsis/Linastrum* y *Syllinum*). Además, Yuzepchuk (1949) clasificó a *L. stelleroides* Planch. en una sección monotípica independiente llamada *Stellerolinon* Juz. ex Prob., debido principalmente a su rango de distribución geográfica y a algunos caracteres morfológicos que las distinguen del resto de las secciones. Esas últimas secciones: *Adenolinum* y *Stellerolinon*, han sido consideradas en trabajos moleculares recientes (Melnikova *et al.* 2014).

Los análisis filogenéticos demuestran discrepancias en la validez de las distintas secciones de *Linum* propuestas, e incluso evidencian al género como un grupo parafilético. Por ejemplo, McDill *et al.* (2009) estudiaron la filogenia de *Linum* y Linoideae con el objetivo de evaluar la monofilia de la subfamilia y del género, así como explicar la evolución de la heterostilia y resolver cuestiones biogeográficas. Para lo anterior, los autores incluyeron 44 representantes de los ocho géneros de la subfamilia y 37 especies de *Linum*, analizados a partir de caracteres moleculares (*rbcL*, *ndhF*, *trnL-trnF*, *trnK3'* intron e ITS). Los resultados muestran a la subfamilia como monofilética, pero no la del género, y solo las secciones *Dasylinum* y *Cathartolinum* fueron corroborados como grupos naturales. Mientras que *Linopsis*, *Linum* y *Syllinum*, resultaron parafiléticas.

Un par de años más tarde, McDill & Simpson (2011), utilizando ADN de plastidios, estudiaron la filogenia de Linaceae con el objetivo de corroborar su monofilia y evaluar si Hugonoideae pudiera reconocerse como una familia independiente; lo anterior a partir de caracteres moleculares (*matK* y *rbcL*). El análisis incluyó representantes de los 13 géneros que integran a Linaceae, con 19 especies de *Linum*, incluyendo a representantes de las cinco secciones actualmente aceptadas y miembros de 24 familias del orden Malpighiales. Los autores reportan que tanto la familia como las dos subfamilias son monofiléticas, pero *Linum* nuevamente no se recupera como un grupo natural. A nivel de sección, *Linum*, *Dasylinum*, *Syllinum* y *Cathartolinum* se recuperaron como monofiléticas, solo la sección *Linopsis* resultó parafilética.

Por su parte, Schneider *et al.* (2016), con el fin de estimar el tiempo de divergencia del género *Hesperolinon* (A. Gray) Small y poner a prueba su monofilia, generaron una filogenia a partir de secuencias de ADN nuclear y de cloroplasto (*rbcL*, *trnL-F*, *trnK3'*, *ndhF*, *trnG*, *psbA-trnH*, *rpl16* e ITS). Su análisis incluyó representantes de los 13 géneros de la familia, con 53 representantes de *Linum*. Sus resultados recuperan a *Hesperolinon* como monofilético, pero anidado con especies de *Linum*. Por su parte las secciones *Cathartolinum*, *Dasylinum*, *Linum* y *Syllinum* fueron monofiléticas, excepto *Linopsis* que fue parafilética. Finalmente, Ruiz-Martín *et al.* (2018), con el objetivo de rastrear la evolución del polimorfismo del estilo, generaron una filogenia de *Linum* basada en secuencias de ADN de cloroplasto y nuclear (*ndhF*, *matK*, *trnL-F* e ITS). El análisis integró 93 taxones del género, además de otros representantes de la familia. Los resultados resuelven a *Linum* como parafilético y a nivel seccional, *Linum* y *Dasylinum* se agruparon en un solo clado, conformando lo que los autores llaman “el clado de flores azules”. El resto de las secciones (*Linopsis*, *Cathartolinum* y *Syllinum*) se anidaron en otro clado que los autores llamaron “las especies de flores amarillas”.

Hasta el momento, solo los trabajos de McDill *et al.* (2009) y Ruiz-Martín *et al.* (2018) evalúan la filogenia a nivel genérico, pues diversos investigadores han

concentrado sus investigaciones al mapeo de genes en la especie cultivada, principalmente con fines agronómicos o en especies relacionadas (Spielmeyer *et al.* 1998; Ellis *et al.* 1999; Oh *et al.* 2000; Fu *et al.* 2002; Allaby *et al.* 2005). Por ejemplo, Fu *et al.* (2002), realizaron un análisis de variación genética utilizando marcadores RAPD (Amplificación Aleatoria de ADN Polimórfico) entre siete especies de flores azules para identificar el posible ancestro de *L. usitatissimum*. Los resultados de este trabajo apoyan la hipótesis de que *L. angustifolium* Huds., es el ancestro silvestre del lino cultivado. Ocho años después, Fu & Allaby (2010) realizaron un estudio con el objetivo de establecer las relaciones filogenéticas entre 16 especies de *Linum* e inferir la evolución de lino cultivado a partir de regiones no codificantes del ADN de cloroplasto (*matK-psbA*, *rpL16*, *trnG* y *trnH-psbA*). Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis de Fu *et al.* (2002) sobre una única posible domesticación.

Melnikova *et al.* (2014), empleando el método PASS (Polimorfismo Amplificado de Secuencia Específica), estudiaron la diversidad genética de 22 especies de *Linum* representantes de las secciones *Linum*, *Adenolinum*, *Dasylinum* y *Stellerolinon*, incluyendo, además, 46 cultivares de *L. usitatissimum*. Se encontró que las especies agrupadas con los marcadores moleculares PASS concuerdan con la división taxonómica del género en las secciones (*Dasylinum*, *Stellerolinon*, *Adenolinum* y *Linum*) anteriormente propuestas por Ockendon & Walters (1968). Recientemente Bolsheva *et al.* (2017), en su investigación sobre la evolución de especies del género *Linum* con flores azules, muestran que las relaciones filogenéticas coinciden con el tipo de variación de algunos rasgos morfológicos entre las diferentes secciones propuestas por Ockendon & Walters (1968). Además, concluyen que la especie basal para el clado de flores azules es *L. stelleroides*.

A pesar de las importantes contribuciones realizadas para el grupo, son pocos los estudios enfocados en dilucidar las relaciones evolutivas de *Linum*, destaca, por ejemplo, que solo un trabajo ha integrado una muestra representativa del género, obteniendo la filogenia como un evento secundario al objetivo principal. Con la

finalidad de clarificar las relaciones evolutivas infragenéricas e intraespecíficas de *Linum* y sumar evidencia a su correcta circunscripción taxonómica, así como explorar, con base en la filogenia, el potencial de aprovechamiento de las especies del grupo, los objetivos del presente capítulo fueron:

- a) Dilucidar las relaciones filogenéticas de las especies del género *Linum*.
- b) Evaluar la posición filogenética de las secciones de *Linum* y los géneros segregados (*Cliococca*, *Hesperolinon*, *Radiola* y *Sclerolinon*), con la finalidad de abonar al esclarecimiento de su debate taxonómico, y finalmente,
- c) Conocer las especies del género más estrechamente emparentadas con *L. usitatissimum*, la especie de interés agrícola.

1.4 MATERIALES Y MÉTODOS

1.4.1 Obtención y alineamiento de secuencias

Todas las secuencias fueron obtenidas de GenBank (Cuadro A1); trabajos previos (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011; Schneider *et al.* 2016 y Ruiz-Martín *et al.* 2018) corresponden a cuatro regiones del ADN: el espaciador de transcripción interno nuclear ribosomal ITS1-5.8S-ITS2 (ITS), Maturasa K (*matK*), NADH deshidrogenasa subunidad *F* (*ndhf*) y el espaciador intergénico *trnL-trnF*. En total, se obtuvieron 361 secuencias del género *Linum* correspondientes a 90 especies y una subespecie (*Cathartolinum* 1/1, *Dasylinum* 9/21, *Linopsis* 40/86, *Linum* 27/50 y *Syllinum* 14/22), que equivalen a 50% del total de las especies registradas para el género. Secuencias de los géneros *Anisadenia* Wall. ex C.F.W. Meissn., *Cliococca* Bab., *Hesperolinon* (A. Gray) Small, *Radiola* Hill, *Reinwardtia* Dumort., *Sclerolinon* C.M. Rogers y *Tirpitzia* Hallier F., fueron incluidas como representantes de la subfamilia Linoideae. Mientras que *Hugonia busseana* Engl., de la subfamilia Hugonideae, fue considerada como grupo externo (una terminal). El alineamiento de las secuencias se realizó en el software PhyDe (Müller *et al.* 2005) y la herramienta Muscle (Edgar 2004), y ajustadas por inspección visual.

1.4.2 Análisis filogenético

Los análisis filogenéticos se llevaron a cabo tanto con las matrices individuales de ITS (656 caracteres) y plastidios (ADNcp = *matK*, *ndhF* y *trnL-trnF*) (2,333 caracteres), como con la matriz de evidencia total (ET = ITS + ADNcp) (2,989 caracteres). La congruencia de la señal filogenética de los conjuntos de datos de ITS y cpDNA fue evaluada mediante la comparación visual de las topologías respectivas. Además, se llevó a cabo una prueba de homogeneidad de particiones (ILD) (Farris *et al.* 1995), implementada en PAUP v4.0a168 (Swofford 2020) como criterio previo para hacer el análisis de evidencia total.

Las reconstrucciones filogenéticas se llevaron a cabo bajo los enfoques de Parsimonia (AP) e Inferencia Bayesiana (IB). Para los análisis de Parsimonia, se utilizó el programa TNT 1.5 (Goloboff *et al.* 2008) implementando en cada caso una búsqueda heurística (traditional search) con 100 réplicas, utilizando el algoritmo TBR (Tree Bisection Reconnection) y reteniendo 100 árboles por réplica. Los caracteres se consideraron no aditivos y con pesos iguales. Para la polarización de caracteres en la filogenia se usó como grupo externo la especie *Hugonia busseana* (Hugonoideae). Finalmente, se calculó el árbol de consenso estricto para todas las matrices. El soporte de los clados fue calculado mediante un análisis de bootstrap (BS), utilizando 1,000 réplicas de muestreo con remplazo y colapsando aquellos clados con un valor inferior al 50% mediante la opción “Cutoff”.

Los análisis de IB se llevaron a cabo en el programa MrBayes v3.2. 7a (Ronquist *et al.* 2012) bajo el algoritmo de búsqueda de Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) Acoplado a Metrópolis. Los modelos evolutivos de sustitución de nucleótidos fueron seleccionados de acuerdo con los valores obtenidos en jModeltest v.2.1.10 (Darriba *et al.* 2012) para cada una de las matrices y seleccionados bajo el criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike 1974). Para la matriz ADNcp el modelo que mejor se ajustó fue TVM+G, mientras que para la matriz de ET e ITS fue el modelo GTR+I+G.

Las búsquedas de IB se llevaron a cabo con 10 millones de generaciones con cuatro cadenas paralelas de MCMC, una fría y tres calientes, muestreando cada 1000 generaciones, comenzando en diferentes puntos al azar en el espacio paramétrico. El grupo externo nunca fue obligado a ser monofilético durante las búsquedas. El valor de *burn-in* fue establecido al 25% en todos los casos. Posteriormente se generó el árbol de consenso de mayoría para cada uno de los diferentes grupos de datos y estimar las probabilidades posteriores (PP) en cada nodo. Los nodos con probabilidades iguales o superiores al 50% fueron retenidos en los árboles de consenso. Finalmente, los árboles obtenidos fueron visualizados y editados en FigTree v1.4 (Rambaut 2012).

1.5 RESULTADOS

El análisis de homogeneidad de particiones (ILD) de los tres marcadores de cloroplasto no indicaron diferencias significativas ($P > 0.05$), por lo que fueron combinados (matriz ADNcp). Lo mismo fue detectado entre los datos de ITS y de ADNcp ($P > 0.05$), por lo que fueron concatenados (matriz ET). Asimismo, las topologías obtenidas a partir de los tres conjuntos de datos fueron congruentes. Tampoco se detectaron discordancias entre las topologías derivadas de AP e IB; los árboles resultantes difirieron solo en los valores de soporte, con politomías presentes en los árboles de AP.

De manera individual, la matriz de ITS consistió en 656 caracteres (236 sitios conservados, 400 sitios variables, 342 sitios parsimoniosamente informativos). El AP (Figura A1) resultó en 6,999 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de pasos (L) de 1,794, un índice de consistencia (Ci) de 0.36 y un índice de retención (Ri) de 0.82. Las topologías obtenidas a partir del AP e IB (Figuras A1, A2) fueron similares, con solo algunas discordancias puntuales, pues en el AP *Tirpitzia* y *Reinwardtia* se recuperaron como géneros hermanos (BS = 99%), mientras que en IB, lo son *Anisadenia* y *Tirpitzia* (PP = 0.85). Por su parte, la matriz de ADNcp, consistió en 2,314 pb (1,395 sitios conservados, 916 sitios variables, 609 sitios parsimoniosamente informativos). El AP (Figura A3) resultó en un total de 1,208 árboles más parsimoniosos (L = 1,520, Ci = 0.55, Ri = 0.90). Las topologías obtenidas a partir del AP e IB (Figuras A3, A4) resultaron congruentes.

La matriz de ET constó de 2,989 caracteres (1,631 sitios conservados, 1,316 sitios variables, 951 sitios parsimoniosamente informativos). El AP (Figura A5) produjo 240 árboles igualmente parsimoniosos (L = 3,347, Ci = 0.44, Ri = 0.86). Las topologías derivadas de los análisis de IB y AP resultaron congruentes, así como con las topologías obtenidas de los datos de ITS y de ADNcp (Figuras A1 - A4), con solo algunas diferencias menores en la posición de algunos taxones. En consecuencia, de

aquí en adelante solo el árbol de ET obtenido a partir del análisis de IB será descrito y discutido con los correspondientes valores de soporte (Figura 5).

1.5.1 Relaciones filogenéticas

El análisis filogenético resultante de ET muestra a la subfamilia Linoideae como un grupo monofilético bien soportado (BS = 100% y PP = 1). Los integrantes de Linoideae se resuelven consistentemente en dos clados. El primero de ellos integra a los géneros *Anisadenia* y *Tirpitzia*, conformando un grupo monofilético débilmente soportado en AP (BS = <60%), pero con buen soporte en IB (PP = 0.97) y a *Reinwardtia*, como su grupo hermano (BS = <60%, PP = 0.96). El segundo clado, que también es el más grande, incluye a todas las especies de *Linum* y a los géneros segregados, llamado de aquí en adelante el “clado de los linos” (BS = 56%, PP = 1), el cual se encuentra dividido en dos subclados.

El subclado I (BS = 100% y PP = 1), que se divide a su vez en dos clados, incluye a la sección monofilética *Dasylinum* (clado A) fuertemente soportada (BS = 100%, PP = 1) y a casi todos los integrantes de la sección *Linum* (clado B), también con altos valores de soporte (BS = 100%, PP = 1), a excepción de *L. stelleroides* Planch., que se posicionó como la hermana de ambas secciones (BS = 100%, PP = 1). Dentro de esta última sección, se recuperó a *L. usitatissimum*, junto con *L. bienne* Mill. y *L. villarianum* Pau. como un grupo natural con altos valores de soporte (BS = 100%, PP = 1) y con *L. hologynum* Rchb. y *L. marginale* A. Cunn. Ex Planch. como el clado hermano (BS = 95%, PP = 1). No obstante, los análisis presentaron conflicto para detectar a la especie hermana del lino cultivado. En el árbol de AP, *L. bienne* se recupera como la hermana de la especie agrícola, aunque con un moderado valor de soporte (BS = 62%), mientras en IB, *L. usitatissimum* se posiciona como la hermana del clado que forman *L. bienne* + *L. villarianum*, fuertemente soportado (PP = 1). Destaca también la posición filogenética de algunas especies de interés ornamental, por ejemplo, *L. narbonense* L., forma un clado junto con *L. grandiflorum* Desf. y *L. decumbens* Desf. (BS = <60%, PP = 0.65). *Linum perenne*,

otra especie de interés ornamental, se recupera formando un grupo natural con *L. leonii* F.W. Schultz, *L. alpinum* Jacq., *L. tommasinii* (Rchb.), *L. punctatum* C. Presl. (BS = <60%, PP = 0.79).

El subclado II (BS = 98%, PP = 1), integra al resto de las especies de *Linum*, además de los géneros segregados *Cliococca*, *Hesperolinon* y *Sclerolinon* formando un grupo monofilético fuertemente soportado (BS = 98%, PP = 1), con *Radiola linooides* como su grupo hermano. Aquí dos grandes clados bien resueltos son recuperados. El primero de ellos (clado C: BS = 87%, PP = 0.95) se divide a su vez en dos clados, uno de ellos incluye a todos los representantes de *Hesperolinon* y al género monotípico *Sclerolinon*, conformando un grupo natural moderadamente soportado (BS = 79%, PP = 1) y que llamamos de aquí en adelante “clado Hesperolinon”. Mientras que el género monoespecífico *Cliococca*, anidado con especies de la sección *Linopsis* [*L. oligophyllum* Willd. Ex Schult., *L. littorale* A. St. Hil, *L. macraei* Benth., *L. prostratum* Dombey ex Lam., *L. rupestre* (A. Gray) Engelm. ex A. Gray, *L. vernale* Wooton, *L. kingii* S. Watson], llamado en lo subsecuente “clado *Cliococca*”, conforma un grupo monofilético (BS = <60%, PP = 0.99) y el grupo hermano del clado Hesperolinon (BS = <60%, PP = 0.99). El segundo clado, hermano de los dos anteriores (BS = <60%, PP = 1), integra a otros representantes de *Linopsis* (BS = 97%, PP = 1), llamado aquí “clado *Linopsis* A”.

El segundo gran clado (clado D: BS = 87%, PP = 1), se encuentra integrado por la sección monofilética *Syllinum* (BS = 100%, PP = 1) y un clado integrado por especies de la sección *Linopsis* (BS = 100%, PP = 1), que conforman un grupo natural fuertemente soportado (BS = 92%, PP = 1) y que llamaremos “clado *Syllinum*”. La sección monoespecífica *Cathartolinum*, se recuperó como el grupo hermano del clado *Syllinum* (BS = 84%, PP = 0.92). Las especies remanentes de la sección *Linopsis*, se recuperan formando un grupo monofilético con altos valores de soporte (BS = 91%, PP = 1) y que son nombradas aquí como “clado *Linopsis* B”.

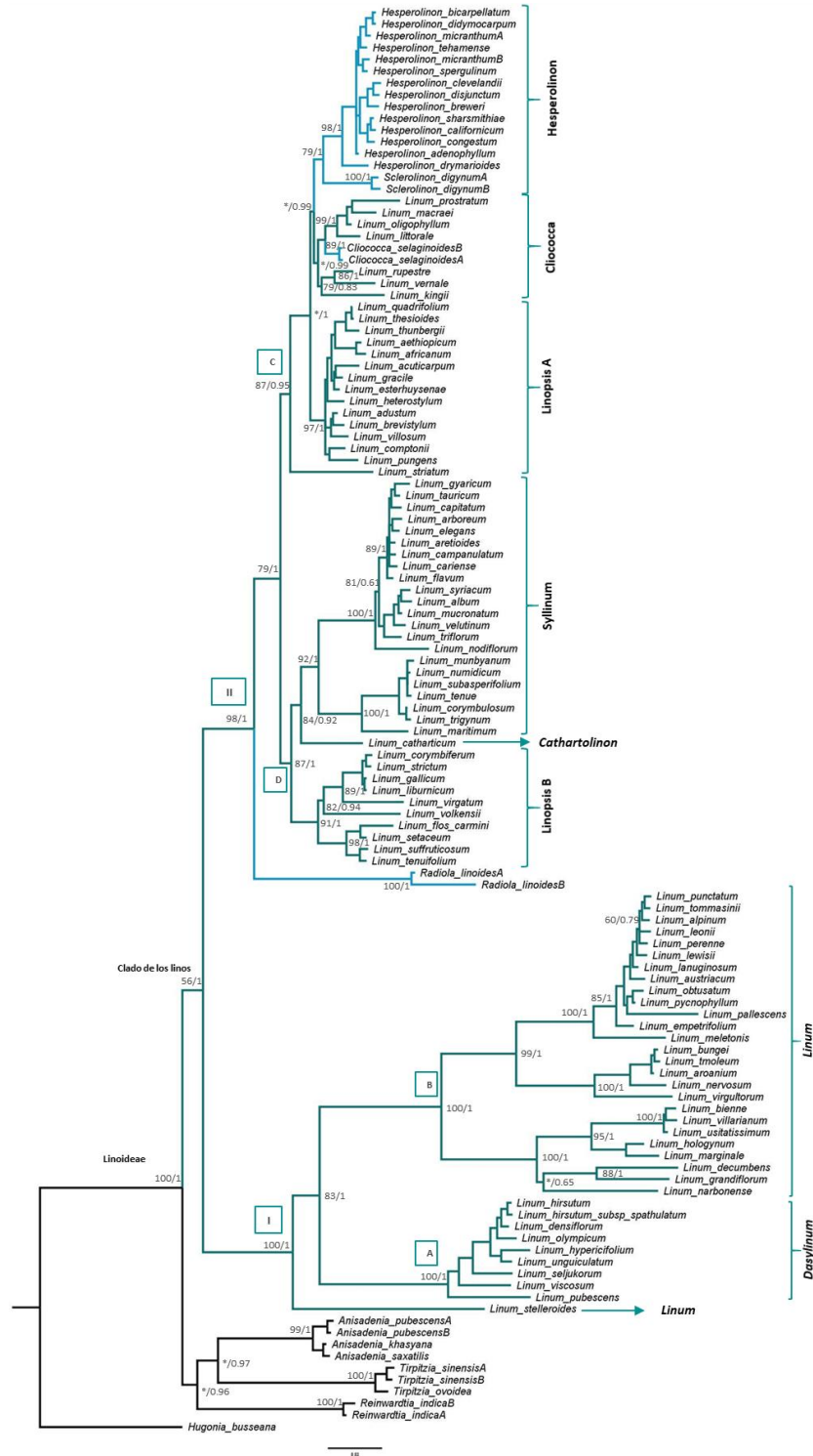


Figura 5. Árbol de consenso de mayoría obtenido con Inferencia Bayesiana del género *Linum* (Linoideae: Linaceae) basado en la combinación de datos de plastidios *ndhF*, *matK*, *trnL-F* e ITS (de evidencia total). En los nodos se encuentran los valores de Bootstrap (BS) y las Probabilidades Posteriores (PP) BS/PP. Solo valores por arriba del 60% son mostrados. *Soporte <60%.

1.6 DISCUSIÓN

Nuestros resultados confirman a la subfamilia Linoideae como monofilética, respaldando lo reportado en trabajos previos (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011; Schneider *et al.* 2016; Ruíz-Martín *et al.* 2018). Con respecto a las relaciones intergenéricas, nuestros resultados son congruentes con los de otros autores (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011; Schneider *et al.* 2016; Ruiz-Martín *et al.* 2018), con diferencias en la posición de los géneros *Anisadenia*, *Tirpitzia* y *Reinwardtia*. McDill & Simpson (2011), por ejemplo, recuperaron a *Reinwardtia* como grupo hermano de *Anisadenia*, pero con moderados valores de soporte (BS = 64%, 57%, PP = 0.82), con *Tirpitzia* como el grupo hermano de ambos, nuevamente con valores de soporte bajos (BS = <60%, PP = <0.60). En contraste, Ruiz-Martín *et al.* (2018) recuperaron a *Anisadenia* como grupo hermano de *Tirpitzia* y *Reinwardtia*, sin ser fuertemente soportada esta relación. Nuestros resultados contrastan con los anteriores, pues *Reinwardtia* aparece como el grupo hermano de *Anisadenia* y *Tirpitzia*, pero la relación fue moderadamente soportada (BS = < 60%, PP = 0.96). Lo anterior, fue puntualizado por McDill *et al.* (2009) quienes concluyen que, aunque la relación entre estos géneros continúa incierta, son consistentemente hermanos del clado de los linos.

Considerando la actual circunscripción del género *Linum* y la inclusión de los géneros *Hesperolinon*, *Sclerolinon*, *Cliococca* y *Radiola* dentro de su clado, el género debe ser considerado un grupo parafilético, tal como ha sido resaltado en diversos trabajos moleculares (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011; Schneider *et al.* 2016; Ruiz-Martín *et al.* 2018). No obstante, destaca el hecho de que estos mismos géneros fueron originalmente atribuidos a *Linum* (Babington & Marcet 1842; Small 1907; Sharsmith 1961). Un caso interesante es el de *Hesperolinon*, un género con aproximadamente 13 especies endémicas de la provincia biogeográfica de California (Springer 2009; Schneider *et al.* 2016), que fueron originalmente circunscritas a *Linum* (Bentham 1839; Jepson 1936; Sharsmith 1961). A partir de caracteres morfológicos, Gray (1865) propone describirlas y agruparlas en una sección llamada

Hesperolinon. No fue hasta 1907, que Small propone elevar la sección a rango genérico. Lo anterior fue respaldado por Sharsmith (1961) varias décadas después, con una descripción más detallada, destacando la restringida distribución geográfica de ese género, no solo a la provincia biogeográfica de California, sino a suelos poco fértiles y desarrollados sobre rocas de tipo serpentinitas. Aunque morfológica y geográficamente las especies de *Hesperolinon* son distintas a las de *Linum*, se anidan de manera consistente dentro del clado de los linos, como lo muestran tanto nuestros resultados como los trabajos de McDill *et al.* (2009), McDill & Simpson (2011), Schneider *et al.* (2016) y Ruiz-Martín *et al.* (2018).

La incongruencia entre las distintas líneas de evidencia, hace que la separación de ambos géneros sea controversial. De acuerdo con los resultados aquí presentados y retomando la propuesta de Gray (1865), es posible que *Hesperolinon* pertenezca a una sección de *Linum* pues, aunque molecularmente se anida dentro de los linos, mantiene caracteres morfológicos, ecológicos, edáficos y geográficos claramente distintivos (Springer 2009, Schneider *et al.* 2016; Sharsmith 1961), además de que conforma un grupo natural fuertemente soportado. Sin embargo, realizar un análisis más amplio, incluyendo más caracteres morfológicos y/o moleculares, así como más taxones, podría contribuir a esclarecer esta polémica.

Junto con *Hesperolinon*, *Sclerolinon digynum*, única especie representante del género, conforma un grupo monofilético bien soportado. La especie fue originalmente descrita como *Linum digynum* y posteriormente ubicada por Sharsmith (1961) dentro del género *Hesperolinon*. A nivel morfológico, ambos géneros son muy similares y entre los pocos caracteres que las separan se encuentra el fruto bicarpelado dividido en cuatro núculas con una semilla cada una (Rogers 1966), lo que sirvió como base para su separación de *Linum*. Desde su propuesta como nuevo género por Rogers (1966), no ha habido ninguna revisión sistemática de *Sclerolinon* que dé certeza de que se trata de un verdadero género monotípico, por lo que existe la necesidad de una reevaluación taxonómica integral que cuente con evidencia suficiente para incorporarlo o separarlo con claridad de *Hesperolinon*.

Al igual que los otros géneros segregados, *Cliococca selaginoides* (género monotípico *Cliococca*) fue descrito inicialmente como una especie del género *Linum*, hasta que Babington & Marcet (1842) y Rogers & Mildner (1971) validaron su segregación. Sin embargo, de acuerdo con el análisis filogenético, la especie está más cercanamente relacionada con *L. oligophyllum*, *L. littorale*, *L. macraei* y *L. prostratum*, con altos valores de soporte según nuestros resultados y es consistente en las diferentes filogenias del grupo (McDill *et al.* 2009; Ruiz-Martín *et al.* 2018). Lo anterior, sumado a que morfológicamente comparte muchos caracteres con *Linum*, a excepción de la presencia de tallos decumbentes y frondosos que surgen de un patrón subterráneo extenso y la presencia de cápsulas indehiscentes (Ruiz-Martín *et al.* 2018) –caracteres ausentes en *Linum*– sugieren que *C. selaginoides* podría ser transferida a *Linum*, pero al igual que ocurre con *Hesperolinon*, se requieren de análisis más amplios (p. ej. donde se incluyan más caracteres morfológicos y/o moleculares, así como más taxones) para poner a prueba esta hipótesis.

Radiola linoides, única especie del género, se recuperó como hermana del resto del subclado II. Pese a su segregación de *Linum* por sus caracteres morfológicos (Dressler *et al.* 2014; Ruiz-Martín *et al.* 2018), nuestros resultados como los de otros autores (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011; Ruiz-Martín *et al.* 2018), no respaldan la actual circunscripción. Recientemente, Ruiz-Martín *et al.* (2018) sugirieron que las características morfológicas tales como verticilos florales compuestos por cuatro piezas, así como cápsula dehiscente en ocho segmentos que la distinguieron del resto de las lináceas, no son suficientes. Por lo que una nueva revisión taxonómica más detallada de este género podría devolver la especie a su circunscripción original, incluso podría ser evaluada para bajar su rango a nivel seccional.

A nivel de secciones, las relaciones filogenéticas son consistentes con lo reportado por McDill & Simpson (2011) y Ruiz-Martín *et al.* (2018), recobrando solo tres de ellas como grupos naturales (*Dasylinum*, *Cathartolinum* y *Syllinum*). La

sección *Linum* es un caso interesante, pues casi todos sus integrantes, a excepción de una especie, *L. stelleroides*, forman un clado fuertemente soportado. Lo anterior, podría sugerir que esta especie podría clasificarse en alguna otra sección, como lo había sugerido Yuzepchuk (1949), quien propone llamarla *Stellerolinon* y separarla principalmente por su rango de distribución geográfica (Asia central), el cual se encuentra fuera del área de distribución del resto de las especies de la sección. Además, aunque *L. stelleroides* comparte algunos caracteres con el resto de las especies de la sección también posee caracteres morfológicos únicos que las distinguen del resto de las secciones tal como la presencia de glándulas estipulares, provistas de un pequeño estípite, carácter que no es encontrado en ninguna de las secciones actualmente aceptadas. Lo anterior, sumado a las hipótesis filogenéticas del grupo (McDill *et al.* 2009; Ruiz-Martín *et al.* 2018), podría respaldar esta propuesta; sin embargo, es necesario una revisión de la especie desde distintos enfoques: taxonómico, morfológico, ecológico que permita validar la inclusión de una nueva especie o respaldar su actual clasificación dentro de *Linum*. De aceptar la hipótesis propuesta la sección *Linum* se recuperaría como monofilética.

Por su parte, los representantes de la sección *Linopsis* se encuentran en tres clados distintos dentro de subclado II (Figura 5), por lo que sugerimos una revisión profunda de las especies que la integran. De acuerdo a Planchon (1847, 1848), Winkler (1931), Rogers (1982) y Ruiz-Martín *et al.* (2018), cerca de 85 especies son las que integran la sección y los caracteres que describen a *Linopsis* son muy amplios y variables, por lo que un tratamiento taxonómico más detallado para las especies que integran esta sección, así como incluir aspectos ecológicos y biogeográficos, podría apoyar la propuesta de dividir a *Linopsis* en secciones independientes, de manera que estén representando a los clados recuperados en las hipótesis filogenéticas.

A nivel intraespecífico, *L. usitatissimum*, es reconocida por ser la única representante agrícola de la familia, pues constituye uno de los cultivos más importantes a nivel mundial por la producción de semillas para la alimentación y

producción de aceites, sin dejar a un lado la importancia cultural, al ser considerada una de las primeras especies cultivadas para la producción de fibras textiles (Zohary & Hopf 2000; Singh *et al.* 2011). Diversos autores (Simopoulos 1999; Bloedon *et al.* 2008; Touré & Xu 2010; Cullis 2011), han enfocado sus estudios en la caracterización de los aceites en las semillas del lino, encontrando importantes beneficios para la salud. En este sentido, la posición filogenética de la especie es fundamental para la valoración y aprovechamiento de recursos genéticos y fitoquímicos disponibles en sus especies hermanas. Aunque no hay claridad en quién es el grupo hermano de la especie agrícola debido a los débiles valores de soporte, nuestros resultados muestran una relación estrecha con *L. villarianum* y *L. bienne*. De acuerdo con McDill *et al.* (2009), *L. bienne* es la especie más estrechamente relacionada, lo cual fue respaldado por los resultados de McDill & Simpson (2011), Schneider *et al.* (2016) y de Ruiz-Martín *et al.* (2018), a partir de datos de ADN nuclear y de cloroplasto. Sin embargo, en estos trabajos no se incluyó a *L. villarianum* en sus análisis (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011), por lo que la posición filogenética de *L. usitatissimum* podría variar al incluir más especies de *Linum* en un análisis. Por otro lado, su cercanía filogenética indica que estas dos especies representan un importante recurso potencial para su aprovechamiento, por lo que enfocar esfuerzos de investigación en ellas resulta pertinente.

En este mismo contexto, también es interesante la posición filogenética de otras especies de interés socioeconómico, como *L. grandiflorum*, que ha sido utilizada como ornamental debido a los colores brillantes de sus corolas (Singh *et al.* 2011). Nuestros resultados muestran una estrecha relación de esta especie con *L. decumbens*, relación que también ha sido recuperada por Schneider *et al.* (2016) y Ruiz-Martín *et al.* (2018). Otros representantes del género, aunque menos conocidos, también son utilizados como ornamentales (Touré & Xu 2010; Singh *et al.* 2011), tal es el caso de *L. narbonense*, que se recuperó como especie hermana del clado conformado por *L. decumbens* y *L. grandiflorum*; sin embargo, la posición de *L. narbonense* aquí presentada no es respaldada en ningún otro trabajo, debido a que

no se incluyó esta especie (McDill *et al.* 2009) o por la inclusión de pocos taxones (McDill & Simpson 2011; Ruiz-Martín *et al.* 2018).

En cuanto a *L. perenne*, también reportada como ornamental, aquí se recuperó como especie hermana de *L. punctatum*, *L. tommasinii*, *L. alpinum* y *L. leonii*, aunque con débiles valores de soporte; algo similar a lo que muestra Ruiz-Martín *et al.* (2018), aunque sus resultados no anidan a *L. leonii* dentro del clado hermano de *L. perenne*; recuperando un clado integrado solo por *L. perenne*, *L. alpinum*, *L. punctatum* y *L. tommasinii*. Por otro lado, se reconocen algunos usos tradicionales de especies del género, como *L. rupestre* (ubicada aquí en el clado Cliococca) utilizada en localidades del estado de Chiapas, México, como medicinal (Barrera-Robles *et al.* 2020), pese a ello, es de las pocas especies mexicanas que ha sido considerada en estudios filogenéticos. Así como *L. rupestre*, se han reportado muchas otras especies del género con algún uso, como *L. scabrellum* Planch., la cual se ha reportado para tratar problemas gastrointestinales, dermatológicos y recientemente, ha sido explorada para el tratamiento del cáncer (Lautié *et al.* 2008; Alonso-Castro *et al.* 2011). Pese a que recientemente se les ha atribuido algún uso a algunas de las especies silvestres del género, al reciente descubrimiento de especies silvestres útiles, hasta el momento se desconoce su posición filogenética.

Es necesario entonces incluir a todas las especies del género no solo para dilucidar la historia evolutiva del grupo, sino para evaluar el potencial y aprovechamiento de los linos, así como para brindar las bases para programas de conservación de sus especies, particularmente para aquellas endémicas, raras o que pertenecen a poblaciones pequeñas. Tan solo en México existen cerca de 25 especies de linos (Barrera-Robles *et al.* 2020), de los cuales, solo *L. lewisii* Pursh, *L. rupestre* y *L. vernale*, han sido incluidas en trabajos filogenéticos, por lo que resulta necesario abordar trabajos que contribuyan a generar un conocimiento más completo de la sistemática de *Linum*.

CAPÍTULO II. HISTORIA EVOLUTIVA DE LINOIDEAE (LINACEAE):

Linum Y GÉNEROS SEGREGADOS

2.1 RESUMEN

La historia evolutiva de la subfamilia Linoideae no había sido evaluada de manera directa. Se estimó el tiempo de divergencia de Linoideae, con énfasis en *Linum* y los géneros segregados, y se identificaron los factores involucrados en su distribución actual, para finalmente evaluar la hipótesis más probable sobre su origen. Se descargaron secuencias de GenBank de ADN de núcleo y plastidio, para estimar los tiempos de divergencia usando un reloj relajado lognormal no correlacionado. Las áreas ancestrales fueron reconstruidas utilizando el método estadístico de dispersión-extinción-cladogénesis. La datación molecular en conjunto con la reconstrucción biogeográfica sugiere que el origen de Linoideae y el género *Linum* ocurrió en la región Asia+Europa+Cuenca del Mediterráneo y Asia, respectivamente, durante el Eoceno. Los linos lograron colonizar el continente americano durante el Oligoceno, a través de dispersiones a larga distancia. El principal evento de radiación de *Linum* ocurrió durante el Mioceno con los cambios de temperatura registrados en este periodo. Por su parte los géneros segregados diversificaron durante el Plioceno y el Pleistoceno, su reciente aparición sugiere América como el área de origen y de diversificación para *Cliococca*, *Hesperolinon* y *Sclerolinon*, mientras que *Radiola* surgió en Europa. La hipótesis más probable que explica la configuración geográfica actual de Linoideae son las dispersiones a larga distancia a través de puentes terrestres, seguido de múltiples eventos de especiación.

Palabras clave: datación molecular, divergencia, especiación, linos, reconstrucción biogeográfica.

2.2 ABSTRACT

The evolutionary history of the subfamily Linoideae had not been directly evaluated. The divergence time of Linoideae was estimated, with emphasis on *Linum* and the segregated genera, and the factors involved in its current distribution were identified, to finally evaluate the most probable hypothesis about its origin. Nucleus and plastid DNA sequences were downloaded from GenBank, to estimate divergence times using an uncorrelated relaxed lognormal clock. The ancestral areas were reconstructed using the statistical method of dispersal-extinction-cladogenesis. Molecular dating in conjunction with biogeographical reconstruction suggests that the origin of Linoideae and the genus *Linum* occurred in the Asia+Europe+Mediterranean Basin region and Asia, respectively, during the Eocene. Flax managed to colonize the American continent during the Oligocene, through long-distance dispersal. *Linum*'s main radiation event occurred during the Miocene with temperature changes recorded in this period. For their part, the segregated genera diversified during the Pliocene and Pleistocene, their recent appearance suggests America as the area of origin and diversification for *Cliococca*, *Heperolinon*, and *Sclerolinon*, while *Radiola* emerged in Europe. The most likely hypothesis explaining the current geographic configuration of the Linoideae is long-distance dispersal across land bridges, followed by multiple speciation events.

Keywords: molecular dating, divergence speciation, flaxes, biogeographical reconstruction.

2.3 INTRODUCCIÓN

Comprender la distribución geográfica de los organismos es complejo, no solo porque existen diversos mecanismos subyacentes como la vicarianza y la dispersión, sino porque distintos procesos (p.ej. ecológicos, evolutivos, etc.) pueden interactuar o incluso explicarlos de manera independiente (Croizat 1958, Morrone 2002). En angiospermas, la distribución discontinua de algunos grupos ha sido controversial y se han sugerido diversas hipótesis biogeográficas para explicar las disyunciones intercontinentales (Hooker 1860, Thorne 1972, Raven & Axelrod 1974). Destacan, por ejemplo, las hipótesis propuestas por Raven & Axelrod (1974) para diversos grupos de plantas con flores, quienes atribuyen las distribuciones disyuntas en el hemisferio sur a la ruptura del antiguo continente Gondwana, a lo que según Croizat (1958), es el efecto de un evento vicariante. Por su parte, las distribuciones en el hemisferio norte son comúnmente atribuidas a una combinación de eventos vicariantes de las masas continentales del sur, seguido de dispersiones hacia el norte (Davis *et al.* 2002). Sin embargo, ambas hipótesis implican edades de 100 a 90 millones de años (Ma) para las divergencias entre clados hermanos neotrópicales y africanos e, incluso, divergencias más antiguas para taxones que también se encuentran en Indochina y el sudeste asiático. A lo anterior, se suma que los fósiles que sustentan estas hipótesis vicariantes solo están disponibles para algunas de las familias de eudicotiledóneas y no logran explicar la disyunción en linajes de origen reciente (<90 Ma) (Zerega *et al.* 2005, Beaulieu *et al.* 2013). Importantes eventos tectónicos y climáticos, tales como el levantamiento de sierras y/o montañas, que generaron importantes variaciones altitudinales; así como la formación del casquete de hielo permanente en Antártida, que dio origen a glaciaciones y variaciones constantes de la temperatura durante el Mioceno y el Plioceno (23 – 3 Ma), han contribuido a la diversificación y dispersión de muchas especies de origen reciente (Darwin 1859, Heusser 1990, Denton *et al.* 1999, Villagrán 2018).

Trabajos de datación molecular sugieren que muchas disyunciones a nivel familiar y/o genérico son el resultado de la degradación de la flora boreotropical y

otros eventos de vicarianza en tiempo profundo, con migraciones a través de puentes terrestres durante épocas en que el clima era favorable (Davis *et al.* 2002, Erkens *et al.* 2009). Diversos estudios biogeográficos recientes, especialmente a nivel de orden, han demostrado la importancia de la dispersión a larga distancia (LDD, *long distance dispersion* en inglés) en el ensamblaje de las floras modernas (Renner 2004a, b, Clayton *et al.* 2009; Christenhusz & Chase 2013). No obstante, la mayoría de los estudios se han centrado a nivel orden y/o familia, y solo pocos grupos se han examinado a nivel de subfamilia y género con métodos filogenéticos y biogeográficos, como: Ehrhartoideae y Oryzeae (Poaceae) (Kellogg 2009); Fumarioideae (Papaveraceae) (Pérez-Gutiérrez *et al.* 2015); *Chamaesphacos* Schrenk ex Fisch. & C.A. Mey., *Prasium* L., *Sideritis* L., *Suzukia* Kudô y *Thuspeinanta* T. Durand (Lamiaceae) (Roy *et al.* 2013); *Fatsia* Decne. & Planch. (Araliaceae) (Chiang *et al.* 2014) y *Silene* L. (Caryophyllaceae) (Frajman *et al.* 2018), por mencionar algunos.

La subfamilia Linoideae Arnott es la más diversa de la familia Linaceae, pues se encuentra integrada por aproximadamente 210 especies en ocho géneros distribuidos en regiones templadas y tropicales de América, África, Asia, Europa y Oceanía, excepto en la Antártida (McDill *et al.* 2009, McDill & Simpson 2011, Melnikova *et al.* 2014), con la mayor diversidad del grupo en Norteamérica y Eurasia occidental (Mediterráneo y Asia occidental) (Rogers 1982). Entre los géneros destaca *Linum*, no solo por contener el mayor número de especies (180), sino por su importancia en el sector agrícola alimentario y farmacéutico (McDill *et al.* 2009, McDill & Simpson 2011, Dressler & Reppinger 2014). La amplia distribución del grupo y concretamente del género *Linum*, ha generado preguntas sobre su origen y los procesos por los que llegó a habitar gran parte de las masas de tierra del planeta, haciéndolo un grupo adecuado para probar hipótesis sobre las disyunciones intercontinentales.

Raven & Axelrod (1974) fueron los primeros en proponer una hipótesis para la familia, mencionando que la distribución disyunta de Linaceae sería producto del

rompimiento del antiguo continente de Gondwana. Dicha aseveración se basó en el registro fósil de polen del género *Ctenolophon*, encontrado en África occidental (Van Hoeken-Klinkenberg 1966), perteneciente a Ctenolophonoideae, que en aquella época se circunscribía dentro de Linaceae a nivel de subfamilia. Actualmente, Ctenolophonoideae se encuentra inserto en la categoría de familia, en consecuencia, esta hipótesis carece de validez (Germeraad *et al.* 1968; Van Hooren & Nootboom 1984; Wurdack & Davis 2009). Casi una década después, Rogers (1982) fue el primero en proponer un origen en Eurasia para el género *Linum* con base en caracteres morfológicos de la sección *Linopsis* y la mayor diversidad de especies en esta región geográfica.

A inicios del siglo XXI Davis *et al.* (2005) realizaron un estudio sobre la radiación explosiva del orden Malpighiales y, a partir de las longitudes de las ramas y la probabilidad calculada en un árbol filogenético bayesiano, concluyen que Linaceae divergió hace 105 – 95 Ma y que Irvingiaceae es su grupo hermano. Los autores infieren que el posible origen de la familia fueron las selvas tropicales de Sudamérica, África, norte de Australia e India y que posteriormente colonizaron las regiones templadas donde hoy habitan. Más tarde, McDill *et al.* (2009) y McDill & Simpson (2011) estimaron los tiempos de divergencia de la familia y de los principales grupos de Linoideae, a partir del uso del reloj molecular aplicado a secuencias del gen *rbcL* del ADN de cloroplasto. En estos estudios, los autores encontraron que las lináceas diversificaron durante el Paleoceno (65 Ma), con la mayoría de las especies apareciendo durante el Mioceno (22.5 Ma). Además, estiman que la subfamilia Linoideae se originó en el Eoceno inferior (56 Ma) en el sureste asiático. De acuerdo con McDill *et al.* (2009), la distribución actual de los linos es el resultado de múltiples disyunciones transatlánticas y transtropicales durante su proceso de diversificación, ubicando el origen de *Linum* en el Eoceno medio (~44 Ma).

Xi *et al.* (2012) realizaron un trabajo para el orden Malpighiales con el fin de proporcionar información sobre su ritmo y forma de diversificación, basado en una combinación de secuencias de genes provenientes del genoma de cloroplasto, de la mitocondria y del núcleo, y usando la antigüedad de 16 fósiles como puntos de calibración. Los resultados indican que la familia Linaceae divergió hace 90 Ma, en el Cretácico superior, con Ixonanthaceae como su familia hermana. La estrecha relación entre estas dos familias fue corroborada poco tiempo después por el Angiosperm Phylogeny Group (APG) IV (2016) (Figura 6), donde ambas son monofiléticas. Xi *et al.* (2012) concluyen que *Linum* divergió hace 23 Ma, en el Mioceno inferior, contrastando con los resultados de McDill *et al.* (2009) y McDill & Simpson (2011).

Por su parte, Schneider *et al.* (2016), realizó la datación molecular para el género *Hesperolinon* con el objetivo de evaluar el tiempo de divergencia del género. Su análisis incluyó a 53 representantes de *Linum*. Los resultados de este trabajo indican que Linaceae se originó durante el Cretácico superior (78.6 Ma) y diversificó durante el Eoceno (43.9 Ma). Mientras que, de acuerdo con los autores, *Linum* diversificó en el Eoceno, durante el Bartoniano (38.2 Ma), sin embargo, la mayor diversificación ocurrió durante el Mioceno (~13 Ma).

Entre los antecedentes más recientes se encuentra el trabajo de Ruíz-Martin *et al.* (2018), cuyo objetivo fue datar los eventos más importantes en la evolución del polimorfismo del estilo. Estos autores, utilizando las mismas probabilidades a priori que McDill *et al.* (2009) y McDill & Simpson (2011), obtienen resultados de datación que apoyan la hipótesis de que el género diversificó durante el Eoceno tardío, hace cerca de 35.37 Ma.

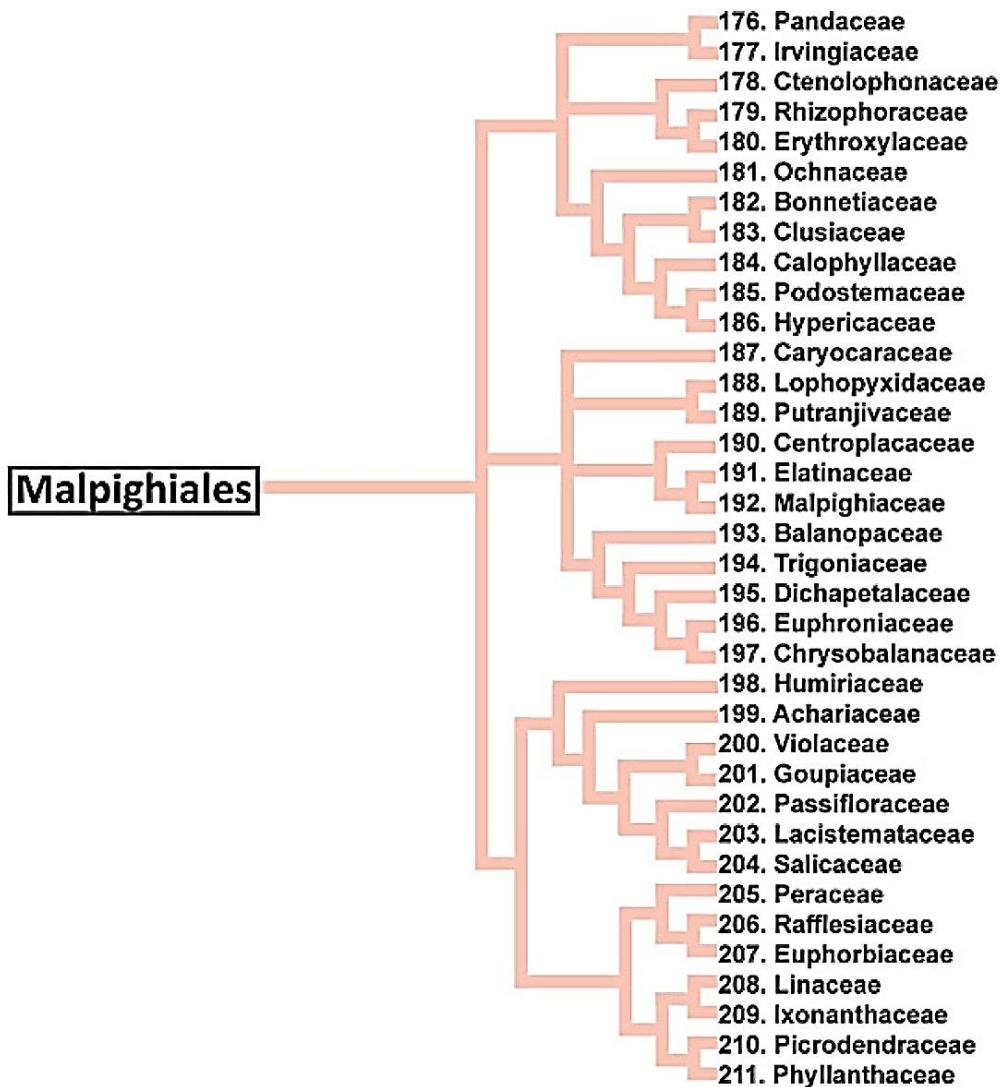


Figura 6. Relaciones filogenéticas de las familias que integran el orden Malpighiales según el APG IV (2016).

Finalmente, Maguilla *et al.* (2021), con el fin de poner a prueba la hipótesis de que la heterostilia tuvo un papel importante en la diversificación del género, evalúan la evolución de 93 especies del género, incluyendo a representantes de las familias Humiriaceae, Hypericaceae y Violaceae como grupos externos. A partir de regiones de ADN nuclear (ITS) y de cloroplasto (*matK*, *ndhF* y *trnL-F*), los autores concluyen que el género se originó durante de Eoceno tardío, hace 32.8 Ma en lo que los autores denominaron Paleártico occidental.

A pesar de las importantes contribuciones de estas investigaciones, éstas han realizado inferencias a partir de filogenias datadas con otros objetivos e integrando pocos representantes del grupo. Lo anterior es relevante si consideramos avances metodológicos y teórico-conceptuales que, en poco tiempo, se han generado en la biogeografía y con la construcción de relojes moleculares, así como los nuevos hallazgos en las relaciones filogenéticas de las angiospermas y la importancia de evaluar la historia evolutiva del grupo en un contexto más amplio. Bajo este marco de ideas, resulta necesario reevaluar la historia biogeográfica del grupo bajo un esquema más integral, que permita aplicar las nuevas actualizaciones filogenéticas para el orden, así como los nuevos métodos de reconstrucción. En este sentido, la presente investigación tuvo como objetivos:

- a) Estimar el tiempo de divergencia de la subfamilia Linoideae, del género *Linum*, así como de los géneros segregados,
- b) Identificar los factores involucrados en la actual configuración geográfica del grupo y,
- c) Comparar y evaluar la hipótesis más probable sobre el origen geográfico de la subfamilia, de *Linum* y de los géneros segregados.

2.4 MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1 Obtención de secuencias y alineamiento

La diversidad de la subfamilia Linoideae fue representada por 451 accesiones de GenBank (119 terminales), pertenecientes a los ocho géneros que integran la subfamilia y 113 especies que representan el 53% del total registradas para la subfamilia (210). Como grupos externos fueron usados *Hugonia busseana* Engl., como representante de la subfamilia Hugonoideae, así como *Phyllanthus emblica* L. e *Ixonanthes chinensis* (Hook. & Arn.) Champ. representando a las dos familias filogenéticamente más cercanas a Linaceae: Phyllanthaceae e Ixonanthaceae respectivamente (APG IV 2016).

Las secuencias fueron obtenidas de GenBank (Cuadro A1) y corresponden a cuatro regiones del ADN: el espaciador de transcripción interno nuclear ribosomal ITS1-5.8S-ITS2 (ITS), Maturasa K (*matK*), NADH deshidrogenasa subunidad *F* (*ndhf*) y el espaciador intergénico *trnL-trnF*. El alineamiento de las secuencias se realizó en el software PhyDe (Müller *et al.* 2005) y la herramienta Muscle (Edgar 2004), así como ajustadas por inspección visual.

2.4.2 Estimación del tiempo de divergencia

Para la estimación del tiempo de divergencia se utilizó el programa BEAST v1.10.1 (Suchard *et al.* 2018). La datación se llevó a cabo considerando tanto las matrices individuales de ITS y ADNcp (*matK*, *ndhF* y *trnL-trnF*), como la matriz concatenada (ET). El análisis se realizó utilizando un modelo de reloj relajado con una distribución logarítmica normal no correlacionada. Los modelos de sustitución de nucleótidos implementados fueron los sugerido por jModelTest v2.1.7 bajo el criterio de Akaike (AIC) (Darriba *et al.* 2012). Para la matriz de ITS fue SYM+I+G, y para las matrices de ADNcp y ET fue GTR+I+G.

El registro fósil de Linaceae ha sido poco estudiado y debido a la carencia de fósiles atribuidos a la familia, se utilizaron dos puntos de calibración secundaria a

partir de los datos generados por Xi *et al.* (2012). El primero de ellos se utilizó para calibrar el nodo raíz de Phyllanthaceae + [Ixonanthaceae + Linaceae] bajo una distribución normal (media = 102.5; SD = 4.03). El segundo, se usó para calibrar el nodo tallo de Linaceae + Ixonanthaceae (media = 90; SD = 8.65).

A nivel genérico, el único fósil conocido inequívocamente para *Linum* son granos de polen provenientes de estratos Priabonianos del Eoceno tardío y fechados entre 33.9 – 37.2 Ma, procedentes de la cuenca del Ebro, en el noreste de España (Cavagnetto & Anadón 1996). De acuerdo con Punt & Den Breejen (1981), los granos de polen son tricolpados, sugiriendo una cercana relación con las especies *Linum catharticum* L. o *L. austriacum* DC. sin ser aun certeramente posicionados y difieren significativamente del polen descrito para otros géneros de Linoideae. De ahí que este fósil es atribuido al género *Linum*. Este registro fue utilizado para calibrar la divergencia mínima del nodo tallo de *Linum*, modelado bajo una distribución lognormal (media = 1; SD = 1, offset = 35.55).

Los >>priors<< de los árboles se modelaron bajo un proceso de especiación de nacimiento-muerte en la consola BEAUti v1.10.4 implementada en BEAST. Para ITS y ET se llevaron a cabo 50 millones de generaciones en tres corridas independientes respectivamente, mientras que para ADNcp fueron 120 millones de generaciones en cuatro corridas independientes, con muestreos cada 1,000 generaciones en todos los casos. La convergencia y estacionalidad de los valores de los parámetros estimados se evaluaron de acuerdo con el tamaño efectivo de la muestra (ESS > 200), así como con las trazas y diagramas de densidad bayesiana, empleando para esto el programa Tracer 1.7. (Rambaut *et al.* 2018). De los árboles obtenidos, se realizó un *burn-in* del 10% en el programa TreeAnnotator v1.10.4. (Rambaut & Drummond 2016) para finalmente obtener el árbol de máxima credibilidad (MCC) con un límite de probabilidad posterior de 0.9. El árbol obtenido se visualizó y editó en FigTree 1.4. (Rambaut 2012).

2.4.3 Reconstrucción de Áreas Ancestrales

Para inferir los rangos geográficos históricos, se utilizaron las áreas de distribución actuales y fósiles de las especies. Dichas áreas fueron obtenidas de estudios sistemáticos, taxonómicos, floras (Rogers 1963, 1964, 1968; Rzedowski & Calderón de Rzedowski 1992, 1994), bases de datos digitales (<http://www.gbif.org/>, <https://www.snib.mx>), plataformas como Tropicos (TROPICOS 2021), Plants of the World Online (POWO 2019) y JSTOR Global Plants (JSTOR 2021); así como de trabajos biogeográficos y paleobotánicos realizados con el grupo (Rogers 1982; Cavagnetto & Anadón 1996; McDill *et al.* 2009; Ruíz Martín *et al.* 2018). Con base en la información obtenida, se definieron siete áreas geográficas: Asia (A), África (B), Europa (C), Cuenca del Mediterráneo (D), Australia (E), Norteamérica (F) y Sudamérica (G).

La reconstrucción de áreas ancestrales (RAA) se llevó a cabo bajo el modelo de Dispersión – Extinción – Cladogénesis (DEC) (Ree & Smith, 2008), implementado en RASP v4.2 (Yu *et al.* 2020). Para lo anterior, un total de 50,000 árboles obtenidos del análisis de BEAST fueron ingresados en RASP. El árbol MCC obtenido del análisis en BEAST, se utilizó como el árbol condensado. Se estratificaron las tasas de dispersión en seis segmentos de tiempo: 1) Holoceno – Mioceno (Mesiniano) (0-10 Ma); 2) Mioceno específicamente del Tortoniano – Burdigaliano (10-20 Ma); 3) Mioceno tardío – Oligoceno (20-30 Ma); 4) Eoceno (30-55 Ma); 5) Paleoceno (55-65 Ma) y 6) Cretácico superior (66-100 Ma). Las probabilidades de dispersión - es decir la probabilidad de que dos áreas geográficas se encuentren conectadas durante un periodo geológico determinado - fueron basadas en Huber *et al.* (2000) y Ogg *et al.* (2016). Finalmente, no se restringió el máximo número de áreas en cada nodo y se excluyeron las áreas improbables en la reconstrucción.

2.5 RESULTADOS

2.5.1 Estimación del tiempo de divergencia

De acuerdo con los tiempos de divergencia (Cuadro 1), no se encontraron mayores diferencias entre las edades inferidas a partir de los datos de ET y las matrices individuales (ITS y ADNcp). Por lo que los resultados serán discutidos a partir de las edades inferidas de ET (Figura 7).

Las estimaciones generadas indican que la diversificación de la subfamilia Linoideae (nodo I) sucedió durante el Eoceno (Bartoniano) hace 41.44 Ma (95% HPD 36.95 – 47.45 Ma) en dos clados. El primero de ellos (nodo II), corresponde a los géneros *Anisadenia*, *Tripitzia* y *Renwardia*, que diversificaron durante el Eoceno (Priaboniano) hace 34.77 Ma (95% HPD 20.96 – 46.61 Ma). Mientras que el segundo, corresponde al género *Linum* s.l. (nodo III), el cual diversificó en dos grandes clados hace 38.32 Ma (95% HPD 35.64 – 42.91 Ma) durante el Eoceno (Bartoniano). El primer clado (nodo IV), que incluye solo especies del género *Linum*, diversificó durante el Oligoceno (Rupeliano), hace 32.16 Ma (95% HPD 26.33 – 37.7 Ma). Por su parte, el segundo clado (nodo V), que además de incluir especies de linos, integra a los géneros segregados, diversificó hace 24.49 Ma (95% HPD 16.29 – 33.68 Ma), durante el Oligoceno (Chattiano). Sin embargo, el principal evento de radiación según el presente estudio ocurrió hace 16 Ma, durante el Mioceno medio, particularmente en las especies de *Linum*.

Por su parte, el ancestro común más reciente de los géneros *Hesperolinon* y *Sclerolinon* (Figura 7), divergió de los linos hace 7.95 Ma (95% HPD 5.22 – 11.03 Ma), durante el Mioceno (Tortoniano). Mientras que *Hesperolinon* (nodo VI) tuvo su diversificación durante el Plioceno (3.75 Ma, 95% HPD 1.95 – 5.78 Ma) dando origen a los linajes actuales. *Sclerolinon* (nodo VII), por su parte, diversificó en el Pleistoceno, hace 1.19 Ma (95% HPD 0.25 – 2.36 Ma). En cuanto al género *Radiola* (nodo IX), éste surge en el Plioceno (Zancliano), hace 4.01 Ma (95% HPD 1.15 – 8.11

Ma). El último género de la subfamilia en divergir fue *Cliococca* (nodo VIII), hace 0.22 Ma (95% HPD 0 – 0.61 Ma), durante el Pleistoceno.

Cuadro 1. Edades mínimas de divergencia estimadas en BEAST para los nodos clave indicados en la Figura 8. Ma = millones de años; 95% HPD = 95% de densidad posterior más alta; ET = ITS; ADNcp = *matK*, *ndhF* y *trnL-trnF*.

Nodo	ET		ADNcp		ITS	
	Media (Ma)	95% HPD	Media (Ma)	95% HPD	Media (Ma)	95% HPD
I Linoideae	41.44	36.95-47.45	41.85	36.35-48.92	44.83	36.15-56.14
II <i>Anisadenia</i> + <i>Reinwardtia</i> + <i>Tirpitzia</i>	34.77	20.96-46.61	29.52	25.16-35.7	37.17	34.63-42.1
III <i>Linum</i> s.l.	38.32	35.64-42.91	38.29	35.64-43	40.49	36.50-45.53
IV <i>Linum</i>	32.16	26.33-37.7	31.82	25.24-38.69	33.04	24.58-42.71
V <i>Linum</i> + géneros segregados	24.49	16.29-33.68	25.98	15.22-36.07	20.47	12.48-29.53
VI <i>Hesperolinon</i>	3.75	1.95-5.78	3.21	1.38-5.35	4.23	2.32-6.47
VII <i>Sclerolinon</i>	1.19	0.25-2.36	1.87	0.42-3.63	0.17	0-0.55
VIII <i>Cliococca</i>	0.22	0-0.61	0.24	0-0.8	0.35	0-0.92
IX <i>Radiola</i>	4.01	1.15-8.11	5.88	1.32-12.09	0.7	0.08-1.57

2.5.2 Reconstrucción de Áreas Ancestrales

De un total de 121 nodos evaluados, 56 tuvieron valores de probabilidad del 100%, 24 mostraron una probabilidad > 50% y los 41 restantes tuvieron valores de probabilidad < 50% para alguna de las áreas ancestrales. Los análisis obtenidos con DEC favorecen un rango ancestral para la subfamilia Linoideae (nodo I) en Asia + Europa + Cuenca del Mediterráneo (ACD). La misma área es recuperada para el nodo II, integrado por los géneros *Anisadenia*, *Tirpitzia* y *Reinwardtia*, así como para el nodo IV, uno clado constituido por especies de *Linum* ($P = > 0.20$, Cuadro 2, Figura 8).

Por su parte, el clado de *Linum* s.l. (nodo III), recupera a Asia (A) como el área ancestral más probable (AAMP) ($P = 0.16$). Mientras que los géneros *Hesperolinon* (nodo VI) y *Sclerolinon* (nodo VII) muestran a Norteamérica (F) como su origen geográfico, con un alto valor de probabilidad ($P = 1$). *Cliococca* (nodo VIII) recuperó a Sudamérica (G) como su AAMP ($P = 0.96$), a diferencia de *Radiola* (nodo IX) que muestra a Europa (C) como el AAMP ($P = 0.23$).

Las estimaciones biogeográficas muestran que en la subfamilia Linoideae (nodo I) ocurrieron dos eventos de dispersión dentro del mismo AAMP, particularmente hacia Asia (A). En cuanto a *Linum* s.l. (nodo IV), los resultados estimaron cuatro eventos de dispersión, colonizando las áreas A, C, ACFD y ACF, a partir de su área ancestral.

Cuadro 2. Áreas Ancestrales (AA) estimadas con el modelo de Dispersión – Extinción – Cladogénesis (DEC) para los nodos clave (Figura 8) y sus valores de probabilidad (P).

	Nodo	AA	P	Códigos de áreas geográficas
I	Linoideae	ACD	0.25	A = Asia AC = Asia + Europa ACD = Asia + Europa + Cuenca del Mediterráneo ACF = Asia + Europa + Norteamérica B = África C = Europa D = Cuenca del Mediterráneo F = Norteamérica G = Sudamérica
		AC	0.13	
II	<i>Anisadenia</i> + <i>Reinwardtia</i> + <i>Tirpitzia</i>	ACD	0.20	
		ACF	0.17	
III	<i>Linum</i> s.l.	A	0.16	
		C	0.15	
IV	<i>Linum</i>	ACD	0.23	
		AD	0.20	
V	<i>Linum</i> + géneros segregados	ACF	0.23	
		ACD	0.15	
VI	<i>Hesperolinon</i>	F	1	
VII	<i>Sclerolinon</i>	F	1	
VIII	<i>Cliococca</i>	G	0.96	
IX	<i>Radiola</i>	C	1	

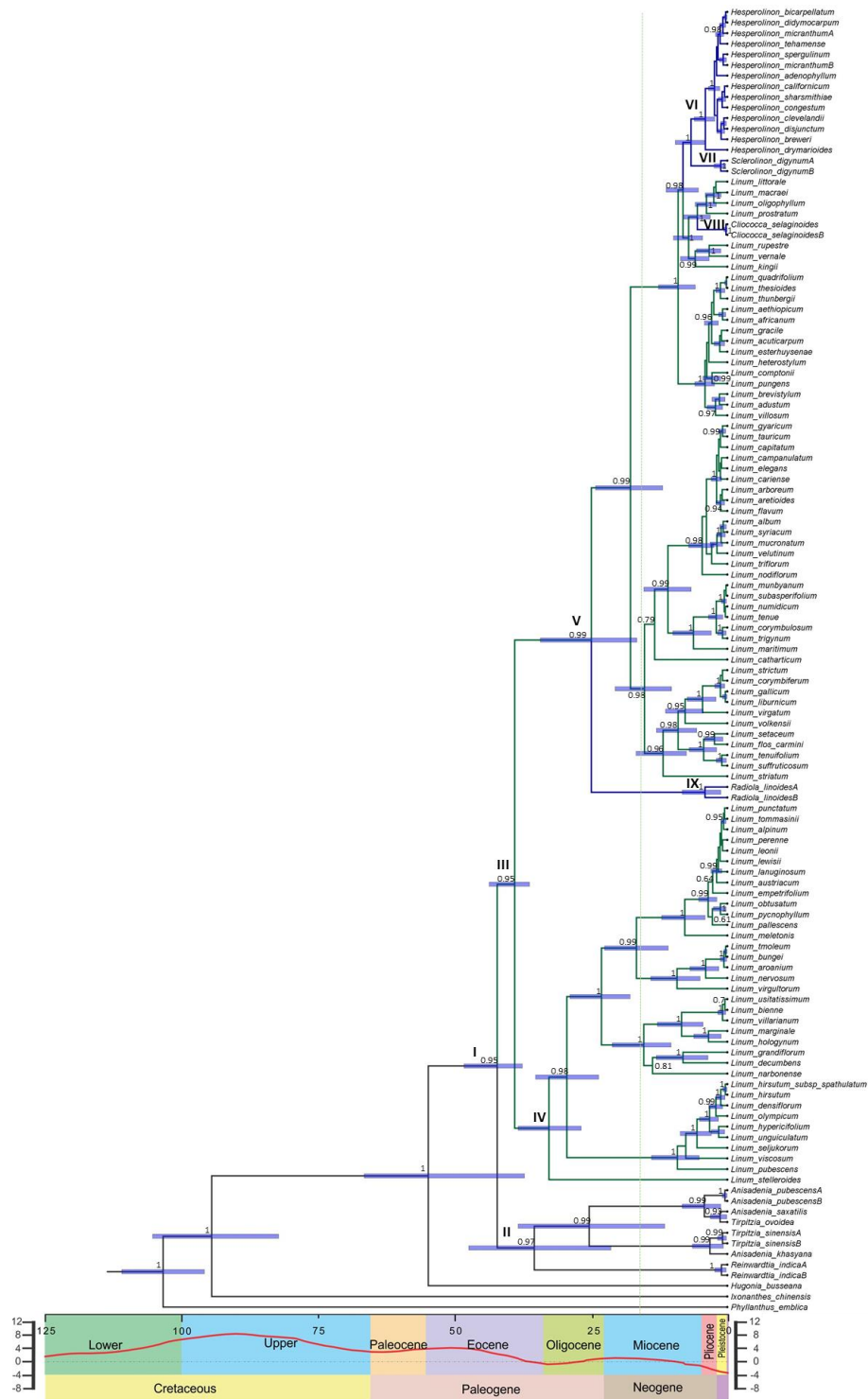


Figura 7. Árbol de Máxima Credibilidad de Linoideae inferido en BEAST con los datos de Evidencia Total (ET = datos combinados de ITS, *matK*, *ndhF* y *trnL-trnF*). Los valores en las ramas representan las probabilidades posteriores bayesianas (PP). Solo valores por arriba de 0.6 son mostrados. Las barras azules representan los intervalos del 95% de densidad posterior más alta para las edades de cada nodo (95% HPD). Las escalas de temperatura global se modificaron de Zachos *et al.* (2001)

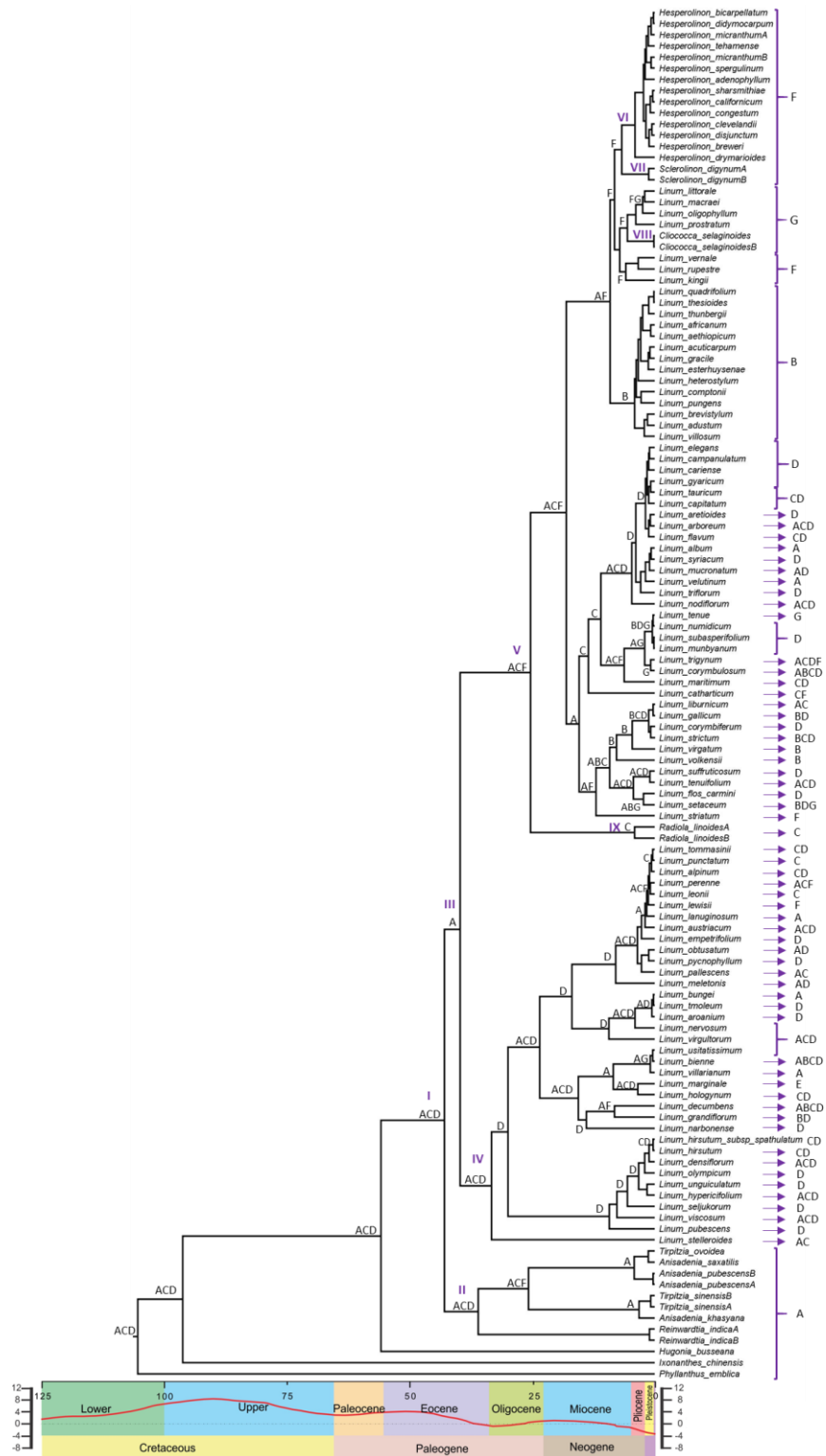


Figura 8. Reconstrucción de Áreas Ancestrales (RAA) para Linoideae bajo el modelo DEC. Las letras sobre los nodos corresponden a los códigos de áreas ancestrales estimadas en RASP, y las letras en las puntas representan su actual distribución. Las escalas de temperatura global (línea roja) se modificó de Zachos *et al.* (2001)

2.6 DISCUSIÓN

2.6.1. Estimación del tiempo de divergencia

Nuestros resultados sugieren que Linoideae diversificó hace 41.44 Ma. Este resultado concuerda con lo reportado por McDill & Simpson (2011), Schneider *et al.* (2016) y Ruiz-Martín *et al.* (2018), quienes estimaron que la subfamilia diversificó hace 37.94, 39.2 y 40 Ma respectivamente. Todas las estimaciones concuerdan con una diversificación de la subfamilia ocurriendo en el Eoceno.

Con respecto a *Linum* s.l. (nodo III), nuestros resultados son también consistentes con los obtenidos en algunos trabajos previos realizados a partir de caracteres moleculares (McDill & Simpson 2011; Schneider *et al.* 2016; Ruiz-Martín *et al.* 2018; Maguilla *et al.* 2021), pues encontramos el ancestro del género en el Eoceno (Lutetiano) hace 41 – 44 Ma. Mientras que su diversificación ocurrió entre el Oligoceno (Priaboniano) y el Eoceno (Bartoniano), hace 32.5 a 38.3 Ma.

En relación con los géneros segregados, hasta el momento no se habían realizado estudios enfocados a estimar su tiempo de divergencia. El único antecedente conocido es el trabajo de Schneider *et al.* (2016), quienes evalúan el tiempo de divergencia de *Hesperolinon*, incluyendo a especies de *Linum* como grupo externo; y al igual que en este trabajo, consideran como grupo externo a Ixonanthaceae, la familia hermana de Linaceae. Sus resultados son consistentes con los aquí presentados, con un origen del linaje detectado durante el Mioceno tardío (Mesiniano), hace ~ 6 Ma y su diversificación ocurriendo durante el Plioceno, hace 3.8 Ma (95% HPD 1.1 – 6.4 Ma). De manera incidental, McDill & Simpson (2011), Ruiz-Martín *et al.* (2018) y Maguilla *et al.* (2021) encuentran edades más antiguas para el origen y diversificación de este género (~9 a ~7 Ma). Esta falta de correspondencia puede estar relacionada con una falta de representatividad de los taxones de *Hesperolinon*, pues solo se incluyeron en los análisis entre 8 y 30% de sus especies. De manera contrastante, en este trabajo se incluye el 100% de las especies del grupo. Lo anterior, resulta relevante si consideramos que se ha demostrado que

la inclusión parcial de los representantes de un grupo puede traducirse en sesgos y omisiones en su historia evolutiva (Crisp *et al.*, 2011).

Similar a lo anterior, McDill & Simpson (2011), Schneider *et al.* (2016), Ruiz-Martín *et al.* (2018) y Maguilla *et al.* (2021), muestran una aproximación indirecta del origen de los linajes de los géneros *Cliococca* (4-5 Ma), *Sclerolinon* (5-17 Ma) y *Radiola* (12-31 Ma). Sin embargo, los autores solo integran un individuo de cada género, omitiendo la historia del ancestro común más reciente (ACMR). A diferencia de los trabajos citados, nuestros resultados sugieren que el ACMR de los géneros *Cliococca* y *Sclerolinon* tuvo lugar durante el Pleistoceno, hace 0.22 a 1.2 Ma. Mientras que el ancestro de *Radiola* ocurrió durante el Plioceno (4.01 Ma). Dichas estimaciones demuestran la importancia de contar con más representantes en el análisis, pues diversos autores aseguran que la exclusión o inclusión parcial de un grupo, puede generar una historia biogeográfica falsa o incompleta (Lieberman 2003; Quental & Marshall 2010; Crisp *et al.* 2011).

Los géneros *Anisadenia*, *Tirpitzia* y *Reinwardtia* han llamado poco la atención de los estudiosos del grupo, y hasta antes del presente trabajo, no se había evaluado su historia evolutiva. Lo anterior, responde al interés en generar conocimiento solo de las especies de interés comercial, dejando de lado la importancia de conocer las relaciones e historia evolutiva de géneros hermanos a *Linum*. De manera indirecta McDill & Simpson (2011), Schneider *et al.* (2016), Ruiz-Martín *et al.* (2018) y Maguilla *et al.* (2021), estimaron que la divergencia de estos tres géneros ocurrió durante el Oligoceno, entre 23 – 29 Ma. Aunque estas edades son más recientes que las aquí obtenidas (34.77 Ma), estas caen dentro de los intervalos de confianza del 95% de HDP estimados en nuestro análisis (95% HPD 20.96 - 46.61 Ma), por lo que nuestros resultados son consistentes con lo anteriormente reportado.

2.6.2 Reconstrucción de Áreas Ancestrales

Los resultados del análisis favorecen una distribución ancestral de Linoideae en ACD. La misma área ancestral fue registrada para los géneros *Tirpitzia*, *Anisadenia* y *Reinwardtia*, región donde también ocurrió su diversificación. Aun cuando el área ancestral de Linoideae no ha sido discutida con anterioridad, trabajos previos han sugerido que esta subfamilia pudo haberse diversificado en el hemisferio norte, durante los periodos fríos del Eoceno medio (McDill & Simpson 2011). De forma adicional Maguilla *et al.* (2021) estimó que el área ancestral de los géneros *Anisadenia*, *Tirpitzia* y *Reinwardtia*, fue en el Paleártico, particularmente en la región asiática. Lo anterior contrasta con lo aquí encontrado, ya que nuestros resultados sugieren que el área ancestral de estos géneros es más amplia, incluyendo además de Asia, Europa y la Cuenca del Mediterráneo. Estas diferencias pueden ser el resultado de un muestreo taxonómico distinto y datos adicionales en el presente análisis.

De acuerdo con nuestros resultados, Asia es recuperada como el área ancestral de los linos. Sin embargo, algunos autores han considerado a Eurasia como el área ancestral del género. Lo anterior, se le atribuye a que gran parte de la diversidad del grupo se encuentra concentrada en esta región, principalmente en el Mediterráneo y Asia occidental (Rogers 1982, McDill & Simpson 2011, Ruiz-Martín *et al.* 2018). Recientemente, Maguilla *et al.* (2021), tras estudiar como la heterostilia influye en los patrones de colonización del género, recuperan el Paleártico occidental (región constituida por el occidente de Asia, Europa, norte de África y Cuenca del Mediterráneo) como el AAMP de los linos, difiriendo así de nuestros resultados, que sugieren que el área de origen más probable está restringida al continente asiático. Hasta el momento no tenemos suficiente información sobre cual podrá ser el área de origen de *Linum*, debido a que aun faltan especies del género por incluir, sin embargo, se refuerza la hipótesis de un origen y diversificación euroasiática para este grupo.

Por otro lado, el área ancestral de los géneros segregados no había sido discutida previamente. Nuestros resultados muestran que el área ancestral de los géneros *Hesperolinon* y *Sclerolinon* es Norteamérica, ambos diversificando una vez que *Linum* llegó a colonizar este continente. Algo similar ocurrió con *Cliococca*, recuperando a Sudamérica como su AAMP. Lo anterior es consistente con lo reportado por Maguilla *et al.* (2021), quienes recuperan las mismas áreas ancestrales. No obstante, existe discrepancia entre nuestros resultados y los de Maguilla *et al.* (2021) para el origen del linaje de *Radiola*. De acuerdo con nuestro análisis, el linaje tiene como área ancestral ACF, mientras que estos autores recuperan el Afrotrópico como su AAMP. Lo anterior, puede deberse, por un lado, al resultado de un muestreo de taxones alterado, es decir, datos adicionales en el presente análisis; desde el punto de vista filogenético, *Radiola* ha sido recuperada como género hermano del clado *Linum* + géneros segregados (nodo V, ver también Capítulo I), relación que ha sido apoyada en trabajo previos (McDill *et al.* 2009; McDill & Simpson 2011; Schneider *et al.* 2016; Ruiz-Martín *et al.* 2018). Mientras que los resultados de Maguilla *et al.* (2021), posicionan a *Radiola* como grupo hermano de las especies norteamericanas y africanas de *Linum*, dando como resultado edades más jóvenes para el origen del linaje de este género. De acuerdo con Maguilla *et al.* (2021), esto podría ser crítico ya que el entorno geomorfológico y tectónico es diferente en cada segmento de tiempo, particularmente en el Viejo Mundo, que tiene más masas terrestres conectadas. En otras palabras, fechar erróneamente el momento de la divergencia tiene implicaciones importantes en términos de interpretaciones biogeográficas.

2.6.3 Reconstrucción Biogeográfica

De acuerdo con nuestros resultados, el reciente surgimiento de Linoideae y la distribución disyunta de la subfamilia es producto de múltiples dispersiones a larga distancia, ocurriendo principalmente durante el Paleógeno, periodo donde comenzó a diversificarse el grupo. El Paleógeno se caracterizó por una serie de eventos con efectos importantes en ecosistemas globales, ya que éstos se vieron afectados por

diversos periodos glaciares e interglaciares (Renne *et al.* 2013; Schoene *et al.* 2014; Ogg *et al.* 2016). Las importantes variaciones en la temperatura permitieron la formación de conexiones entre masas continentales, como el puente transatlántico que favoreció el intercambio biótico entre Eurasia y América (Huber *et al.* 2000; Ogg *et al.* 2016). Particularmente durante el Eoceno medio, hace ~47 Ma, comenzó un enfriamiento en el hemisferio norte, que alcanzó una rápida disminución de temperatura hacia finales el Oligoceno (Bush *et al.* 2011; Zachos *et al.* 2001). Se cree que tal enfriamiento estuvo asociado a una importante acumulación de hielo polar sobre la Antártida y consecuentemente los niveles del mar bajaron a nivel mundial (Miller *et al.*, 1998). La disminución del nivel del mar permitió conexiones intermitentes entre Norteamérica y Europa a través de Groenlandia (Tiffney & Manchester, 2001; Morley, 2003; Bush *et al.* 2011). Lo anterior, concuerda con importantes eventos de diversificación dentro de Linoideae. Nuestros resultados son consistentes con que el origen y diversificación de la subfamilia Linoideae ocurrió durante el Eoceno medio en Eurasia, estos resultados están apoyados por los de McDill & Simpson (2011), Ruiz-Martín *et al.* (2018) y Maguilla *et al.* (2021), lo que sugiere que estas conexiones intermitentes permitieron la dispersión de las lináceas al continente americano.

Actualmente la mayoría de las especies de *Linum* s.l. se encuentra en el viejo mundo, particularmente en Asia, Europa y cuenca del Mediterráneo (Rogers 1982; McDill & Simpson 2011; Ruiz-Martín *et al.* 2018). Algunos taxones se han dispersado a diferentes áreas, tal como se concluye en el presente estudio. Nuestro análisis, resuelve cuatro eventos importantes de dispersión para los linos: 1) dentro de su misma área de diversificación (i.e. dentro de Asia); 2) colonizando África; 3) extendiéndose a la región constituida por Asia, Europa, Norteamérica y Cuenca del Mediterráneo, y 4) en dirección a la región integrada por Asia, Cuenca del Mediterráneo y Norteamérica. Tales dispersiones se vieron favorecidas por los eventos climáticos ocurridos durante el Eoceno – Oligoceno.

Uno de los grandes clados de *Linum* (nodo IV), diversificó durante el Oligoceno (32.16 Ma), recuperando como su área ancestral a la región ACD. La edad estimada para este clado sugiere que *Linum* s.l. parece haber diversificado inicialmente en ACD, durante el Oligoceno, en un periodo de bajas temperaturas que promovió el establecimiento de comunidades dominadas por otras especies herbáceas, particularmente gramíneas (Tiffney & Manchester 2001), como se ha reportado para las tribus Stipeae Dumort., Brachypodieae Harz, Melicaceae Link, (subfamilia Pooideae: Poaceae), (Jakob *et al.* 2007; Fan *et al.* 2009; Bouchenak-Khelladi *et al.* 2010; Arthan *et al.* 2021). De acuerdo con McDill *et al.* (2009), McDill & Simpson (2011) y Ruiz-Martín *et al.* (2018), tanto *Linum* como los géneros segregados, comúnmente se encuentran en comunidades dominadas por gramíneas y pequeñas herbáceas. Por su parte, la edad del segundo clado (nodo V, 24.49 Ma) coincide con el periodo de conexiones intermitentes entre Norteamérica y Europa (Tiffney & Manchester 2001; Bush *et al.* 2011) y con la colonización de los linos del continente americano, ya que este último se recupera como parte de su área ancestral más probable (ACF).

De acuerdo el presente estudio, el principal evento de radiación de los linos ocurrió hace ~16 Ma, durante el Mioceno. Según algunos autores (Zachos *et al.* 2001; Bush *et al.* 2011), desde finales del Oligoceno hasta el Mioceno, se registraron climas más cálidos a nivel global, aunque con algunos episodios fríos. El calentamiento favoreció la diversificación y expansión de bosques boreotropicales incluidos algunos elementos templados (Tiffney & Manchester 2001; Jaramillo *et al.* 2006), entre los cuales se pueden incluir especies de *Linum*. Asimismo, cabe señalar que algunos trabajos enfocados en estudiar la estructura de las semillas (Sorensen 1986; Kreitschitz *et al.* 2015; Yang *et al.* 2012), han descrito la formación de una cubierta mucilaginosa en semillas de *Linum* después de la hidratación, misma que les permite adherirse a los animales y facilita las dispersiones a larga distancia de plantas con esta característica.

El reciente surgimiento de *Hesperolinon* y *Sclerolinon* (~7 Ma) sugiere que el ancestro común de ambos proviene de un linio establecido en Norteamérica. Un hecho interesante es que actualmente ambos géneros se encuentran restringidos a la provincia biogeográfica de California, particularmente en California, Oregón y parte de Nevada, con afinidad a suelos poco fértiles (Rogers 1966; Schneider *et al.* 2016). De acuerdo con algunos autores, la provincia biogeográfica de California se caracteriza por un número notable de especies endémicas (Myers *et al.* 2000; Harrison *et al.* 2004).

La combinación de eventos geológicos y climatológicos han influido en la actual composición biológica (Maldonado *et al.* 2001), entre los cuales destacan la formación de las cordilleras sierra Nevada, Costera y Transversal, las cuales, se estima que surgen entre 2 y 5 Ma, definiendo así el valle central que se extiende por el interior de California (Huber 1981; Unruh 1991; Calsbeek *et al.* 2003; Harrison *et al.* 2004). La formación de las cordilleras es consistente con el periodo en que diversificaron los géneros *Hesperolinon* y *Sclerolinon*. De acuerdo con Schneider *et al.* (2016), tales eventos geológicos sumados con la meteorización subsiguiente expusieron nuevos hábitats y afloramientos serpenteantes que condujeron al aislamiento periódico de pequeñas poblaciones de *Hesperolinon*.

La reciente presencia de linos en el hemisferio sur (África y Sudamérica), podría ser el resultado de la última glaciación registrada durante el Pleistoceno (Svenning & Skov 2007; Bush *et al.* 2011). Lo anterior, permitió la dispersión de especies hacia los trópicos a través de Istmo de Panamá (Burnham & Graham 1999), entre las cuales se incluye a *Cliococca*, un género monotípico recientemente circunscrito de *Linum*, que recuperó como su área ancestral a Sudamérica, junto con algunas especies de *Linum* (secc. *Linopsis*.)

Finalmente, es posible concluir que el Eoceno fue la época más importante en la historia evolutiva de Linoideae, con el Mioceno como la época de las grandes radiaciones que dieron origen a los linajes actuales de la subfamilia. Por su parte la

región ACD representa el área de origen y de diversificación inicial de Linoideae. Debido a la reciente aparición del grupo se concluye que su actual configuración geográfica es el resultado de eventos paleoclimáticos y geológicos del Eoceno y Oligoceno.

CONCLUSIONES GENERALES

La presente investigación constituye una contribución a la filogenia e historia evolutiva de la subfamilia Linoideae, con particular énfasis en *Linum* y los géneros segregados, estos últimos no habían sido antes evaluados. A partir de secuencias disponibles en plataformas digitales y una revisión exhaustiva de literatura, fue posible incorporar gran representatividad del grupo, logrando así incluir alrededor del 50% de las especies que integran la subfamilia. Con lo anterior, la presente tesis representa el trabajo más integrador del grupo hasta el momento. En este sentido, abona a generar conocimiento para futuras consideraciones taxonómicas, ecológicas, económicas y agrícolas.

Los análisis aquí realizados con regiones de ADN nuclear (ITS) y de cloroplasto (*matK*, *ndhF* y *trnL-trnF*), confirman que el género *Linum* es parafilético. La posición filogenética de los géneros segregados no respalda su actual circunscripción. Por ello, se sugiere llevar a cabo una revisión profunda desde el enfoque de la taxonomía integrativa, donde se evalúen aspectos ecológicos, anatómicos, fitoquímicos, entre otros, que pudieran influir en la variación morfológica de las especies que lo integran o incluso realizar análisis moleculares más finos (p.ej. SNPs), que permitan detectar cambios que probablemente los marcadores convencionales no pueden y de esta manera contar con un mayor número de elementos que apoyen o replanteen tal circunscripción.

Hasta el momento no se habían explorado las relaciones filogenéticas de las especies silvestres con *L. usitatissimum*. Sin embargo, conocer la posición filogenética de especies silvestres, es útil para futuras aplicaciones en la agricultura. En este sentido *L. bienne* y *L. villarianum*, mostraron una estrecha relación con *L. usitatissimum*. Aunque es probable que dicha relación cambie al incluirse más especies en un análisis filogenético.

Nuestros resultados también permiten generar una hipótesis del origen de la subfamilia Linoideae en el Eoceno, en la región Asia+Europa+Cuenca del

Mediterráneo, misma en la que ocurrieron sus primeros eventos de diversificación. Por su parte *Linum* también se posiciona en Eoceno, pero con su origen en el continente asiático y desde donde se dispersó hacia África y Norteamérica. Debido al reciente origen del género *Linum*, la hipótesis que mejor explica la distribución disyunta actual del grupo, son las dispersiones a larga distancia a partir de puentes transatlánticos, seguidos de eventos de especiación dentro de la misma área, favorecidos por los cambios climáticos ocurridos durante esa época.

Hasta el momento no se habían reportado datos relacionados con el tiempo de divergencia de los géneros segregados, a excepción de *Hesperolinon*. Ante esto, nuestros resultados muestran que el origen de dichos géneros ocurrió entre el Plioceno y el Pleistoceno, principalmente en el continente americano y Europa. Sin embargo, los resultados mostrados en el Capítulo I sugieren una reevaluación taxonómica de estos géneros que permitan respaldar tal segregación, o en su defecto, sean considerados como parte de los linos. Si se llegase a corroborar este último planteamiento, *Linum* podría ser reconocido como un grupo monofilético.

Aunque el presente estudio integra gran parte de los taxones del género *Linum*, aún falta tener representadas en las filogenias cerca del 50% de las especies, lo que sin duda puede complementar la historia evolutiva del grupo. Finalmente, es fundamental enfocar esfuerzos en generar conocimiento de las especies silvestres del grupo, particularmente aquellas que se encuentran más emparentadas con la especie agrícola y las especies utilizadas en la medicina tradicional para futuras consideraciones. Lo anterior, denota que aún existen muchas preguntas que responder; el camino aún es vasto para llegar a un conocimiento integral en el estudio de las lináceas.

LITERATURA CITADA

- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19, 716-723, DOI: <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>.
- Allaby, R. G., Peterson, G. W., Merriwether, D. A., & Fu, Y. B. 2005. Evidence of the domestication history of flax (*Linum usitatissimum* L.) from genetic diversity of the *sad2* locus. *Theoretical and Applied Genetics*, 112, 58-65. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-005-0103-3>
- Alonso-Castro, J. A., Villarreal, M. L., Sálazar-Olivo, A. L., Gomez-Sanchez M., Dominguez F., Garcia-Carranca A. 2011. Mexican medicinal plants used for cancer treatment: Pharmacological phytochemical and ethnobotanical studies. *Journal of Ethnopharmacology* 133, 945-972. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.jep.2010.11.055>
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1-20. DOI: <http://doi.org/10.1111/boj.12385>.
- Arnedo, M. A., Macías-Hernández, N. E., & Dimitrov, D. 2007. Regreso al pasado: ¿Qué nos enseñan las filogenias moleculares sobre la diversificación de los organismos? http://sea-entomologia.org/gia/docs/jornadas_gia_viii.pdf (Consultado en febrero 2021).
- Arthan, W., Dunning, L. T., Besnard, G., Manzi, S., Kellogg, E. A., Hackel, J., Lehmann C. E. R., Mitchley J. & Vorontsova, M. S. 2021. Complex evolutionary history of two ecologically significant grass genera, *Themeda* and *Heteropogon* (Poaceae: Panicoideae: Andropogoneae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 196, 437-455. DOI: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab008>
- Babington, C.C. 1842. Description of a new genus of Lineae. *Transactions of the Linnean Society of London*. 19, 33–34.
- Bacon, C. D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B. T., Chakrabarty, P., & Antonelli, A. 2015. Biological evidence supports an early and a complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 6110–6115. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1423853112>
- Barrera-Robles, P. J., Burgos-Hernández, M., Ruíz-Acevedo, A. D., & Castillo-Campos, G. 2020. La familia Linaceae en México: estado actual y perspectivas. *Botanical Sciences*, 98, 560-572. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2550>

- Battistuzzi, F. U. 2015. Molecular Clock. *Encyclopedia of Astrobiology*, 1848.
- Beaulieu J. M., Tank D. C. & Donoghue M. J. 2013. A Southern Hemisphere origin for campanulid angiosperms, with traces of the break-up of Gondwana. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 80. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-80>
- Bentham, G. 1839. *Plantas Hartwegianas: Imprimis Mexicanas adjectis nonnullis Grahamianis enumerat novasque*. G. Pamplin, London, England.
- Bloedon, L. T., Balikai, S., Chittams, J., Cunnane, S. C., Berlin, J. A., Rader, D. J. & Szapary, P. O. 2008. Flaxseed and cardiovascular risk factors: results from a double blind, randomized, controlled clinical trial. *Journal of the American College of Nutrition*, 27, 65-74. DOI: <https://doi.org/10.1080/07315724.2008.10719676>
- Bolsheva, N. L., Melnikova, N. V., Kirov, I. V., Speranskaya, A. S., Krinitsina, A. A., Dmitriev, A. A., & Muravenko, O. V. 2017. Evolution of blue-flowered species of genus *Linum* based on high-throughput sequencing of ribosomal RNA genes. *BMC evolutionary biology*, 17, 23-36. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1105-x>
- Bouchenak-Khelladi, Y., Verboom, G. A., Savolainen, V., & Hodkinson, T. R. 2010. Biogeography of the grasses (Poaceae): a phylogenetic approach to reveal evolutionary history in geographical space and geological time. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 162, 543-557. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01041.x>
- Brewer, W. H., Watson, S., & Gray, A. 1876. *Botany of California Vol. 1*. Welch, Bigelow, & Co., University Press, Cambridge, MA.
- Burgos-Hernández, M. & Castillo-Campos, G. 2019. Contribución al conocimiento del género *Linum* (Linaceae) en Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana*, 3, 126. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1462>
- Bush, M., Flenley, J. & Gosling, W. 2011. Tropical rainforest responses to climatic change. *Springer Science & Business Media* pp 13-25. DOI 10.1007/978-3-642-05383-2
- Calsbeek, R., Thompson, J. N., & Richardson, J. E. 2003. Patterns of molecular evolution and diversification in a biodiversity hotspot: The California Floristic Province. *Molecular ecology*, 12, 1021-1029.
- Castro, J. C. M., García, Á. D., Mendoza, E. I. O. & Cabrera, S. I. L. 2016. Sistemática, de la nomenclatura binomial a la genómica. *Ciencia Nicolaita*. 68, 52-79.
- Cavagnetto, C. & Anadón, P. 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the eastern

- Ebro Basin, northeast Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92, 281-305. DOI: [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)00096-8](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)00096-8)
- Contreras, R. A. 2014. La sistemática: ruta histórica para conocer la biodiversidad. *Revista Digital Universitaria*. 15, 1-11.
- Contreras-Medina, R., Luna Vega, I., & Morrone, J. J. 2001. Conceptos biogeográficos. *Elementos: ciencia y cultura*. 8, 33-37.
- Christenhusz, M. J. M. & Chase, M. W. 2013. Biogeographical patterns of plants in the Neotropics – dispersal rather than plate tectonics is most explanatory. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171, 277–286. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01301.x>
- Chiang, T. Y., Chen, S. F., Kato, H., Hwang, C. C., Moore, S. J., Hsu, T. W. & Hung, K. H. 2014. Temperate origin and diversification via southward colonization in *Fatsia* (Araliaceae), an insular endemic genus of the West Pacific Rim. *Tree Genetics & Genomes*, 10, 1317-1330. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0763-8>
- Clayton, J. W., Soltis, P. S. & Soltis, D. E. 2009. Recent long-distance dispersal overshadows ancient biogeographical patterns in a pantropical angiosperm family (Simaroubaceae, Sapindales). *Systematic Biology*, 58, 395-410. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syp041>
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Vols. 1 & 2, Caracas, publicado por el autor.
- Cullis, J. O. 2011. Diagnosis and management of anaemia of chronic disease: current status. *British Journal of Haematology*, 154, 289-300. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2141.2011.08741.x>
- Cullis, C. 2011. *Linum*. En: C Kole, (ed.). Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources Oilseeds. *Springer*, New York. Pp. 177–189. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-14871-2_11
- Darwin, C. R. 1859. The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life, London, John Murray.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., & Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9, 772. DOI: <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Davis, C. C., Bell, C. D., Mathews, S. & Donoghue, M. J. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from Malpighiaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99, 6833-6837.

- Davis, C. C., Webb, C. O., Wurdack, K. J., Jaramillo, C. A. & Donoghue, M. J. 2005. Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *The American Naturalist*, 165, E36-65.
- De Luna, E., Guerrero, J. A. & Chew, T. T. 2005. Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética. *Hidrobiológica*. 15, 351-370.
- Denton, G. H., Heusser, C. J., Lowell, T. V., Moreno, P. I., Andersen, B. G., Heusser, L. E., Schlüchter, C. & Marchant, D. R. 1999. Interhemispheric Linkage of Paleoclimate During the Last Glaciation. *Geografiska Annaler*, 81, 107-153.
- Díaz, A. S., Rentería, L. F., Cortez, J. A. & Palacios, E. S. 2014. PCR: reacción en cadena de la polimerasa. *Herramientas moleculares aplicadas en ecología: aspectos teóricos y prácticos*. 53.
- Dressler, S. M. & Reppinger, C. B. 2014. Linaceae. En: Kubitzki, K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants vol. 11. Flowering Plants. Eudicots*. Springer. Berlin, Heidelberg. Pp. 237-246.
- Drummond A. J., Ho S. Y. W., Phillips M. J. & Rambaut A. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biol.* 4, e88.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32, 1792-1797. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>.
- Ellis, J. G., Lawrence, G. J., Luck, J. E., & Dodds, P. N. 1999. Identification of regions in alleles of the flax rust resistance gene L that determine differences in gene-for-gene specificity. *The plant cell*, 11, 495-506.
- Egorova, T. V. 1996. Genus *Linum*—Linaceae DC. ex S. F. Gray. In: Tsvelev N. N. (ed) *Flora Vostochnoi Evropy (East European Flora)*. Petersburg Publishing House “Mir i Semia” 9, 347-360.
- Erkens, R. H. J., Maas, J. W. & Couvreur, T. L. P. 2009. From Africa via Europe to South America: migrational route of a species-rich genus of Neotropical lowland rain forest trees (*Gutteria*, Annonaceae). *Journal of Biogeography*, 36, 2338-2352.
- Espinosa O. D., Morrone J. J., Llorente B. J. & Flores V. O. 2002. Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica. *UNAM*. Pp. 2-16.
- Fan, X., Sha, L. N., Yang, R. W., Zhang, H. Q., Kang, H. Y., Ding, C. B., Zhang L., Zheng Y.L., & Zhou, Y. H. 2009. Phylogeny and evolutionary history of *Leymus* (Triticeae; Poaceae) based on a single-copy nuclear gene encoding plastid acetyl-CoA carboxylase. *BMC Evolutionary Biology*, 9, 1-15. DOI: <https://doi.org/doi:10.1186/1471-2148-9-247>.

- Farris, J. S., Källersjö, M., Kluge, A. G., & Bult, C. 1995. Constructing a significance test for incongruence. *Systematic Biology*, 44, 570-572.
- Fu, Y-B., Peterson, G., Diederichsen, A. & Richards, K. W. 2002. RAPD analysis of genetic relationships of seven flax species in the genus *Linum* L. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 49, 253-259. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1015571700673>.
- Fu, Y. B., & Allaby, R. G. 2010. Phylogenetic network of *Linum* species as revealed by non-coding chloroplast DNA sequences. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 57, 667-677. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10722-009-9502-7>
- Frajman, B., Schönswetter, P., Weiss-Schneeweiss, H. & Oxelman, B. 2018. Origin and diversification of South American polyploid *Silene* sect. *Physolychnis* (Caryophyllaceae) in the Andes and Patagonia. *Frontiers in Genetics*, 9, 639. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00639>
- Germeraad, J. H., Hopping, C. A. & Muller, J. 1968. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas: A review. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 6, 270- 276.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774-786. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- González-Velasco, J. 2022. Taxonomía de la familia Linaceae en México. (Tesis de Maestría inédita). Posgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo.
- Gray, A. 1865. *Linum* sect. *Hesperolinon*. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 6, 521
- Haq, B. U., Hardenbol, J. A. N., & Vail, P. R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235, 1156-1167.
- Harrison, S., Safford, H., & Wakabayashi, J. 2004. Does the age of exposure of serpentine explain variation in endemic plant diversity in California? *International Geology Review*. 46, 235-242. DOI: <https://doi.org/10.2747/0020-6814.46.3.235>
- Hennig, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik, Berlin, Deutscher Zentralverlag.
- Heusser, C. J. 1990. Ice age vegetation and climate of subtropical Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80, 107-127.

- Ho, S. Y., Tong, K. J., Foster, C. S., Ritchie, A. M., Lo, N. & Crisp, M. D. 2015. Biogeographic calibrations for the molecular clock. *Biology letters*. 11, 20150194.
- Hooker, J. D. 1860. On the origin and distribution of species: introductory essay to the flora of Tasmania. *American Journal of Science and Arts*. 29, 1-25, 305-326.
- Huber NK 1981 Amount and timing of late Cenozoic uplift and tilt of the central Sierra Nevada, California Ñ evidence from the upper San Joaquin River basin. *US Geological Survey Professional Paper*, 1197, 1-28.
- Huber, B.T., Macleod, K. G. & Wing, S. L. 2000. Warm Climates in Earth History. Cambridge University Press. 137, 463 - 479.
- Jakob, S. S., Ihlow, A., & Blattner, F. R. 2007. Combined ecological niche modelling and molecular phylogeography revealed the evolutionary history of *Hordeum marinum* (Poaceae)—niche differentiation, loss of genetic diversity, and speciation in Mediterranean Quaternary refugia. *Molecular Ecology*, 16, 1713-1727. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03228.x>
- Jaramillo, C., Rueda, M. J., and Mora, G. 2006 Cenozoic plant diversity in the neotropics. *Science*, 311, 1893–1896.
- Jepson, W. L. 1936. A flora of California, vol. 2 California School Book Depository, San Francisco, California, USA.
- JSTOR. 2021. JSTOR Global Plants. <https://plants.jstor.org/collection/TYPSPE> (consultado en febrero 2021).
- Kellogg, E. A. 2009. The evolutionary history of Ehrhartoideae, Oryzeae, and *Oryza*. *Rice*, 2, 1-14.
- Kreitschitz, A., Kovalev, A., & Gorb, S. N. 2015. Slipping vs sticking: Water-dependent adhesive and frictional properties of *Linum usitatissimum* L. seed mucilaginous envelope and its biological significance. *Acta Biomaterialia*, 17, 152–159. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actbio.2015.01.042>
- Lamarck, J. B. 1791. Encyclopédie méthodique, Botanique 3. *Panckoucke*, Paris.
- Lautié E. Quintero R. Fliniaux M. A, Villarreal ML. 2008. Selection methodology with scoring system: application to mexican plants producing podophyllotoxin related lignans. *Journal of Ethnopharmacology* 120, 402-412. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jep.2008.09.014>
- León, H. E. & Carbajal, M. N. 2005. La Sistemática en México. *Elementos: Ciencia y Cultura*. 12, 13-19.

- Li, H. T., Yi, T. S., Gao, L. M., Ma, P. F., Zhang, T., Yang, J. B., Gitzendanner, M. A., Fritsch, P. W., Cai, J., Lou, Y., Wang, H., Van der Bank, M., Zhang, S. D., Wang, Q. F., Wang, J., Zhang, Z. R., Fu, C. N. Yang, J., Hollingsworth, P. M., Chase, M. W., Soltis, D. E., Soltis, P. S. & Li, D. Z. 2019. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants*. 5, 461-470.
- Linnaeus, C. 1735. *Systema Naturae*. Estocolmo, (ed.1).
- Linnaeus, C. 1753 *Linum*. *Species Plantarum* 1, 277.
- Luna-Vega, I. 2008. Aplicaciones de la biogeografía histórica a la distribución de las plantas mexicanas. *Revista mexicana de biodiversidad*. 79, 217–24.
- Magallón S. 2010. Using Fossils to Break Long Branches in Molecular Dating: A Comparison of Relaxed Clocks Applied to the Origin of Angiosperms, *Systematic Biology*, 59, 384 –399. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq027>
- Magallón, S. 2014. A review of the effect of relaxed clock method, long branches, genes, and calibrations in the estimation of angiosperm age. *Botanical Sciences*. 92, 1-22.
- Maguilla, E., Escudero, M., Ruíz-Martín, J., & Arroyo, J. 2021. Origin and diversification of flax and their relationship with heterostyly across the range. *Journal of Biogeography*, 48, 1994-2007.
- Maldonado, J. E., Vilà, C., & Wayne, R. K. 2001. Tripartite genetic subdivisions in the ornate shrew (*Sorex ornatus*). *Molecular Ecology*. 10, 127-147.
- Marshall, L. 1985. The Great American Biotic Interchange (F. Stehli & S. Webb Ed., pp. 49–85). Plenum Press.
- Marcos-Merino, J. M., Esteban Gallego, R., & Gómez Ochoa de Alda, J. 2017. Comprendiendo los relojes moleculares a través de la evolución de "El Quijote". *Enseñanza de las ciencias*, 3753 - 3758.
- Martínez, C. L. 2007. Reconstrucción de la historia de cambio de los caracteres. En L. Eguiarte, V. Souza and X. Aguirre, (Ed.): *Ecología molecular*, Pp. 87-152. Instituto Nacional de Ecología, México.
- Matthew, W. D. 1915, «Climate and evolution», *Annals of the New York Academy of Sciences*. 24, 171-416.
- Mayr, E 1946. History of the North American bird fauna. *Wilson Bulletin* 58, 3–41
- McDill, J., Repplinger, M., Simpson, B. B. & Kadereit, W. J. 2009. The phylogeny of *Linum* and Linaceae subfamily Linoideae, with implications for their systematics, biogeography, and evolution of heterostyly. *Systematic Botany*. 34, 386-405. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364409788606244>

- McDill, J. & Simpson, B. B. 2011. Molecular phylogenetics of Linaceae with complete generic sampling and data from two plastid genes. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 165, 64-83. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01096.x>
- Melnikova, N. V., Kudryavtseva, A. V., Zelenin, A. V., Lakunina, V. A., Yurkevich, O. Y., Speranskaya, A. S., & Snezhkina, A. V. 2014. Retrotransposon-based molecular markers for analysis of genetic diversity within the genus *Linum*. *BioMed Research International*. DOI: 10.1155/2014/231589
- Meulenkamp, J. E., & Sissingh, W. 2003. Tertiary palaeogeography and tectonostratigraphic evolution of the Northern and Southern Peri-Tethys platforms and the intermediate domains of the African-Eurasian convergent plate boundary zone. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 196, 209–228. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00319-5](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00319-5)
- Miller, K. G., Mountain, G. S., Browning, J. V., Kominz, M., Sugarman, P. J., Christie-Blick, N., Katz, M. E., and Wright, J. D. 1998. Cenozoic global sea level, sequences, and New Jersey Transect: Results from coastal and continental slope drilling. *Reviews of Geophysics*, 36, 569–601.
- Morley, R. J., Morley, H. P., and Restrepo-Pace, P. 2003 Unravelling the tectonically controlled stratigraphy of the West Natuna Basin by means of palaeo-derived Mid Tertiary climate changes. 29th IPA Proceedings Vol. 1
- Morrone, J. J. 2000. El lenguaje de la cladística, Universidad Nacional Autónoma de México, *Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial* 6-9.
- Morrone, J. 2002. El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. 61, 1-14.
- Morrone, J. J. 2013. Biogeografía evolutiva: un enfoque integrativo. In: Ruiz, R, M. Á. Puig-Samper & G. Zamudio eds. Darwinismo, biología y sociedad. Publisher: Ediciones Doce Calles Editors: 137-143 pp.
- Morrone, J. J. & Crisci, J. V. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual review of ecology and systematics*. 26, 373 - 401.
- Morrone, J. J., Organista Espinosa, D., & Llorente Bousquets, J. 1996. Manual de biogeografía histórica *UNAM*.
- Müller, J., Müller, K., Neinhuis, C. & Quandt, D. 2005. PhyDE-Phylogenetic Data Editor. Program distributed by the authors. <http://www.phyde.de> [Consultado en enero del 2021]
- Muravenko, O. V., Lemesh, V. A., Samatadze, T. E., Amosova, A. V., Grushetskaya, Z. E., Popov, K. V., Semenova, O. Y., Khotyuleva, L. V. & Zelenin, A. V. 2003. Genome comparisons with chromosomal and molecular markers for three

- closely related flax species and their hybrids. *Russian Journal of Genetics*. 39, 414-421. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1023309831454>
- Myers, N., Mittermayer, R. A., Mittermayer, C. G., da Fonseca, G. A. B., and Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities: *Nature*, 403, 853-858
- Ogg, J. G. Ogg, G. M. & Gradstein F. M. 2016. A Concise Geologic Time Scale. DOI: <http://doi.org/10.1016/B978-0-444-59467-9.00001-7>
- Oh, T.J., Gorman, M., & Cullis, C.A. 2000. RFLP and RAPD mapping in flax (*Linum usitatissimum*). *Theoretical and Applied Genetics*, 101, 590-593.
- Ockendon, D.J. & Walters S.M. 1968. Linaceae. In: Tutin, T.G. Heywood, V.H. Burges, N.A. Moore, D.M. Valentine, D.H. Walters, S.M. & Webb, D.A. (ed.). *Flora Europaea: Rosaceae to Umbelliferae* University of Cambridge Press. 2, 589 – 603.
- Ornduff, R. & Darwin. 1984. Darwin's Botany. *Taxon*. 33, 39-47. DOI: <https://doi.org/10.2307/1222027>
- Pengilly, N.L. 2003. Traditional food and medicinal uses of flaxseed. In: Muir, A. D., & Westcott, N. D. (eds). *Flax: the genus Linum*. Saskatchewan Canadá. pp. 252-267. ISBN: 0-2034-37500.
- Peña, C. 2011. Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología*. 18, 265-267.
- Planchon, J. E. 1847. Sur la famille des Linées. *The London Journal of Botany* 6, 588-603.
- Planchon, J. E. 1848. Sur la famille des Linées. *The London Journal of Botany* 7, 165-186, 473-501, 507-528.
- POWO, 2019. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (Consultado en mayo 2021).
- Punt, W. & Den Breejen, P. 1981. The Northwest European Pollen Flora, 27: Linaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 33, 75-115
- Quental, T. B., & Marshall, C. R. 2011. The molecular phylogenetic signature of clades in decline. *PloS one*, 6, e25780.
- Rambaut, A. 2012. FigTree v1.4. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>. [Consultado en mayo del 2021]
- Rambaut, A., & Drummond, A. 2016. TreeAnnotator v.2.4.3. <http://beast.community/treeannotator> (Consultado en mayo 2021).

- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67, 901. DOI: <http://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Raven, P. H. & Axelrod, D. I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61, 539-673.
- Ree, R. H., & Smith, S. A. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57, 4-14.
- Reiche, K. 1897. Linaceae. In: Engler, H. G. A. & Prantl K. A. E. (eds.) Die natürlichen Pflanzenfamilien vol. 3 Pp. 27-35. Leipzig: Engelmann.
- Renner, S. S. 2004a. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *International Journal of Plant Sciences*, 165, S23-S33.
- Renner, S. S. 2004b. Multiple Miocene Melastomataceae dispersal between Madagascar, Africa and India. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 1485-1494.
- Renne, P.R., Deino, A.L., Hilgen, F.J., Kuiper, K.F., Mark, D.F., Mitchell III, W.S., Morgan, L.E., Mundil, R., Smit, J., 2013. Time scales of critical events around the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science*, 339, 684–687.
- Rogers, C. M. 1963. Yellow flowered species of *Linum* in Eastern North America. *Brittonia*, 15, 97-122. DOI: <https://doi.org/10.2307/2805396>
- Rogers, C. M. 1964. Yellow-flowered *Linum* (Linaceae) in Texas. *Sida*, 1, 328-336.
- Rogers, C. M. 1966. *Sclerolinon*, a new genus in the Linaceae. *Madroño*, 18, 181-184.
- Rogers, C. M. 1968. Yellow-flowered species of *Linum* in Central America and western North America. *Brittonia*, 20, 107-135. DOI: <https://doi.org/10.2307/2805615>
- Rogers, C. M., & Mildner, R. 1971. The reevaluation of the genus *Cliococca* (Linaceae) of South America. *Rhodora*, 73, 560-565.
- Rogers, C. M. 1982. The systematics of *Linum* sect. *Linopsis* (Linaceae). *Plant Systematics and Evolution* 140, 225-234.
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres, Darling D. L., Höhna A. S., Larget B., Liu L., Suchard M. A., & Huelsenbeck J.P. 2012. MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Systematic Biology* 61, 539-542. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>

- Rosenbaum, G., Lister, G. S., & Duboz, C. 2002. Reconstruction of the tectonic evolution of the western Mediterranean since the Oligocene. *Journal of the Virtual Explorer*, 8, 107–130. DOI: <https://doi.org/10.3809/jvirtex.2002.00053>
- Roy, T., Chang, T. H., Lan, T. & Lindqvist, C. 2013. Phylogeny and biogeography of New World *Stachydeae* (Lamiaceae) with emphasis on the origin and diversification of Hawaiian and South American taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69, 218-238. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.05.023>
- Ruggiero, A. & Ezcurra, C. 2003. Regiones y transiciones biogeográficas: Complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, 141-154.
- Ruiz, B. P., Andivia, E., Archambeau, J., Astigarraga, J., Barrientos, R., Cruz A. V., Florencio M., Gómez D., Martínez B. L., Quiles P., Rohrer Z., Santos A. M. C., Velado E., Villén P. S. & Morales C. I. 2018. Ventajas de la estadística bayesiana frente a la frecuentista: ¿por qué nos resistimos a usarla? *Revista Ecosistemas*. 27, 136-139
- Ruiz-Martín, J. 2011. Algo que fascinó a Darwin: La evolución del polimorfismo floral en el género *Linum* (Linaceae). *Chronica Naturae*. 1, 46-54.
- Ruiz-Martín, J., Jiménez-Mejías, P., Martínez-Labarga, J. M. & Pérez-Barrales, R. 2015. *Linum flos-carmini* (Linaceae), a new species from northern Morocco. *Annales Botanici Fennici*. 52, 383-395. DOI: <https://doi.org/10.5735/085.052.0521>
- Ruiz-Martín, J., Santos-Gally, R., Escudero, M., Midgley, J. J., Pérez-Barrales, R., & Arroyo, J. 2018. Style polymorphism in *Linum* (Linaceae): a case of Mediterranean parallel evolution? *Plant Biology*. 20, 100-111. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12670>
- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. 1992. Linaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. 6, 1-22.
- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. 1994. Linaceae Gray. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. 5, 5-19.
- Sanderson, M. J. 1997. A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. *Molecular Biology Evolution*. 14, 1218–1231.
- Santos-Gally, R., Vargas, P., & Arroyo, J. 2012. Insights into Neogene Mediterranean biogeography based on phylogenetic relationships of mountain and lowland lineages of *Narcissus* (Amaryllidaceae). *Journal of Biogeography*, 39, 782–798. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.13652699.2011.02526.x>

- Sharsmith, H. K. 1961. The genus *Hesperolinon* (Linaceae). *University of California Publications in Botany*, 32, 235-314. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Schenk, J. J. 2016. Consequences of secondary calibrations on divergence time estimates. *PLoS one*. 11.
- Schneider, A. C., Freyman, W. A., Williams, C. M., Springer, Y. P., & Baldwin, B. G. 2016. Pleistocene radiation of the serpentine-adapted genus *Hesperolinon* and other divergence times in Linaceae (Malpighiales). *American Journal of Botany*, 103, 221-232. DOI: <http://doi.org/10.3732/ajb.1500379>
- Schoene, B., Samperton, K.M., Eddy, M.P., Keller, G., Adatte, T., Bowring, S.A., Khadri, S.F.R., Gertsch, B., 2014. U-Pb geochronology of the Deccan Traps and relation to the end-Cretaceous mass extinction. *Science* 347, 182–184. DOI: <http://dx.doi.org/10.1126/science.aaa0118>.
- Singh, K. K., Mridula, D., Rehal, J. & Barnwal, P. 2011. Flaxseed: a potential source of food, feed and fiber. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 51, 210-222. DOI: <https://doi.org/10.1080/10408390903537241>
- Simopoulos, A. P. 1999. Essential fatty acids in health and chronic disease. *The American Journal of Clinical Nutrition*. 70, 560-569. DOI: <https://doi.org/10.1093/ajcn/70.3.560s>.
- Simpson, G. G. 1950. «History of the fauna of Latin America», *American Scientist*. 38, 361-389.
- Small, J. K. 1907. Linaceae. *Flora of North America*, 25, 67-87.
- Sorensen, A. E. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 443–463. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.002303>
- Sosa, V. 2009. El árbol de la vida. *Revista Ciencia*. 60, 44-53.
- Suchard, M. A., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D. L., Drummond, A. J. & Rambaut, A. 2018. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus evolution*, 4, vey016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.05.023>
- Spielmeier, W., Green, A. G., Bittisnich, D., Mendham, N., & Lagudah, E. S. 1998. Identification of quantitative trait loci contributing to *Fusarium* wilt resistance on an AFLP linkage map of flax (*Linum usitatissimum*). *Theoretical and Applied Genetics*, 97, 633-641.

- Sringer Y. P. 2009. Do extreme environments provide a refuge from pathogens? A phylogenetic test using serpentine flax. *American Journal of Botany* 96, 2010-2021. DOI: <http://doi.org/10.3732/ajb.0900047>
- Swofford, D. L., Olsen, G. J., Waddell, P. J. & Hillis, D. M. 1996. Phylogenetic inference. En D. M. Hillis, C. Moritz, and B. Mable (ed.) *Molecular Systematics* Pp 407-425, Sinauer Associates.
- Swofford, D.L. 2020. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony version 4.0a168. Sinauer Associates, *Sunderland*. <http://paup.sc.fsu.edu>. [Consultado en junio del 2021]
- Svenning, J.-C. and Skov, F. 2007 Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation. *Ecology Letters*, 10, 866–866.
- Tamay de Dios, L., Ibarra, C., & Velasquillo, C. 2013. Fundamentos de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y de la PCR en tiempo real. *Investigación en discapacidad*. 2, 70-78.
- Tou, J. C. & Thompson, L. U. 1999. Exposure to flaxseed or its lignan component during different developmental stages influences rat mammary gland structures. *Carcinogenesis*. 20, 1831-1835. DOI: <https://doi.org/10.1093/carcin/20.9.1831>
- Touré, A. & Xu, X. M. 2010. Flaxseed lignans: source, biosynthesis, metabolism, antioxidant activity, bio-active components, and health benefits. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*. 9, 261-269. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1541-4337.2009.00105.x>
- Thorn, J. L., Kishino, H., & Painter, I. S. 1998. Estimating the rate of evolution of the rate of evolution. *Molecular Biology Evolution*. 15, 1647–1657.
- Thorne, R. F. 1972. Major Disjunctions in the Geographic Ranges of Seed Plants. *The Quarterly Review of Biology*, 47, 365-411.
- Tiffney BH, Manchester SR. 2001. The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the Northern Hemisphere Tertiary. *International Journal of Plant Sciences* 162, S3–S17
- Trelease, W. 1887. A revision of North American Linaceae. *Transactions of the Academy of Science of St. Louis*. 5, 7-20.
- Trelease, W. 1897. Linaceae. In A. Gray, *Synoptical Fl. N. Am.* 1, 344-349.
- TROPICOS. 2021. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> (consultado en febrero 2021).

- Unruh JR 1991 The uplift of the Sierra Nevada and implications for late Cenozoic epeirogeny in the western Cordillera. *Geological Society of America Bulletin*, 103, 1395 -1404.
- Van Hoeken-Klinkenberg, P. M. J. 1966. Maastrichtian Paleocene and Eocene pollen and spores from Nigeria. *Leidse Geologische Mededelingen*, 38, 37–44.
- Van Hooren, A. M. N., & Nooteboom, H. P. 1984. Linaceae and Ctenolophonaceae especially of Malesia, with notes on their demarcation and the relationships with Ixonanthaceae. *Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 29, 547-563.
- Villagrán, C. 2018. Biogeografía de los bosques subtropical-templados del sur de Sudamérica. Hipótesis históricas. *Magallania*, 46, 27-48. DOI: <http://doi.org/10.4067/S0718-22442018000100027>
- Wallace, A. R. 1876. The geographical distribution of animals, with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface, Londres, *Macmillan and Company*.
- Winkler, H. 1931. Linaceae. In: Engler, H.G.A. & Prantl K.A.E. (ed.). Die natürlichen Pflanzenfamilien 19^a. Engelmann. Leipzig, Germany. Pp. 82-130.
- Wurdack, K. J. & Davis, C. C. 2009. Malpighiales phylogenetics: gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. *American Journal of Botany*, 96, 1551-1570. DOI: <http://doi.org/10.3732/ajb.0800207>
- Xi, Z., Ruhfel, B. R. Schaefer, H., Amorim, A. M., Sugumaran, M., Wurdack, K. J., Endress, P. K., Matthews, M. L., Stevens, P. F., Mathews, S. & Davis, C. C. 2012. Phylogenomics and a posteriori data partitioning resolve the Cretaceous angiosperm radiation Malpighiales. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 17519-17524. DOI: <http://doi.org/10.1073/pnas.1205818109>.
- Yang, X., Baskin, J. M., Baskin, C. C., & Huang, Z. 2012. More than just a coating: Ecological importance, taxonomic occurrence and phylogenetic relationships of seed coat mucilage. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 434–442. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.09.002>
- Yu Y, Blair C, He XJ. 2020. RASP 4: Ancestral State Reconstruction Tool for Multiple Genes and Characters. *Molecular Biology and Evolution*, 37, 604-606. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msz257>
- Yuzepchuk, S. A. 1949. Genus *Linum*—Linaceae Dumort. *Flora SSSR (Flora of the Soviet Union)* 14, 84 – 146.
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.

Zerega, N. J., Clement, W. L., Datwyler, S. L. & Weiblen, G. D. 2005. Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37, 402-416.

Zohary, D. & Hopf, M. 2000. Domestication of plants in the Old World. Oxford University Press. Oxford, UK. 316 pp.

APÉNDICES

Cuadro A1. Lista de accesiones de las especies de Linaceae que se emplearon en el presente estudio. Los números color naranja pertenecen a McDill *et al* 2009, los verdes corresponden a McDill & Simpson 2011, morado a Schneider *et al* 2016, azul a Ruiz-Martín *et al* 2018 y rosa a Tokuoka *et al.* 2006.

Género	Especie	<i>ndhF</i>	<i>matK</i>	<i>trnL-trnF</i>	ITS
Subfamilia Hugonoideae					
<i>Hugonia</i>	<i>busseana</i>	FJ160773	HM544087	FJ160857	MK066674
Subfamilia Linoideae					
<i>Anisadenia</i>	<i>pubescens</i> A	FJ160772	HM544078	FJ160856	FJ169513
<i>Anisadenia</i>	<i>pubescens</i> B	MK090350		MK066784	MK066671
<i>Anisadenia</i>	<i>khasyana</i>		HM544077		
<i>Anisadenia</i>	<i>saxatilis</i>		HM544079		
<i>Cliococca</i>	<i>selaginoides</i> A	MK090351	HM544080	MK066785	KT453457
<i>Cliococca</i>	<i>selaginoides</i> B	FJ160774		FJ160858	MK066672
<i>Hesperolinon</i>	<i>adenophyllum</i>		FJ011121	FJ011277	KT453359
<i>Hesperolinon</i>	<i>bicarpellatum</i>		FJ011124	FJ011280	
<i>Hesperolinon</i>	<i>breweri</i>		FJ011131	FJ011287	
<i>Hesperolinon</i>	<i>californicum</i>		FJ011145	FJ011301	KT453387
<i>Hesperolinon</i>	<i>clevelandii</i>		HM544083	FJ011308	KT453392
<i>Hesperolinon</i>	<i>congestum</i>		FJ011158	FJ011314	KT453398
<i>Hesperolinon</i>	<i>didymocarpum</i>		FJ011163	FJ011319	KT453403
<i>Hesperolinon</i>	<i>disjunctum</i>		HM544084	KT453495	KT453413
<i>Hesperolinon</i>	<i>drymarioides</i>		HM544085	FJ011327	KT453419
<i>Hesperolinon</i>	<i>micranthum</i> A *	FJ160775	HM544086	KT453507	KT453440
<i>Hesperolinon</i>	<i>micranthum</i> B *	MK090352	HM544086	MK066786	MK066673
<i>Hesperolinon</i>	<i>sharsmithiae</i>		FJ011184	FJ011339	KT453446
<i>Hesperolinon</i>	<i>sperguLinum</i>		FJ011188	FJ011344	KT453451
<i>Hesperolinon</i>	<i>tehamense</i>		FJ011193	FJ011349	KT453456

<i>Radiola</i>	<i>linoides</i> A		FJ160815	HM544118	FJ160899	MK066777
<i>Radiola</i>	<i>linoides</i> B		MK090456	HM850983	MK066889	FJ169534
<i>Reinwardtia</i>	<i>indica</i> A		MK090457	AB048380	MK066890	MK066778
<i>Reinwardtia</i>	<i>indica</i> B		KX526972	HM544119	FJ160898	FJ169514
<i>Sclerolinon</i>	<i>digynum</i> A		FJ160787	HM544122	FJ160871	FJ169541
<i>Sclerolinon</i>	<i>digynum</i> B		MK090458	AB233792	MK06689	MK066779
<i>Tirpitzia</i>	<i>ovoidea</i>			HM544123		
<i>Tirpitzia</i>	<i>sinensis</i> A		MK090459	HM544124	MK066892	MK066780
<i>Tirpitzia</i>	<i>sinensis</i> B		FJ160816	FJ160855	FJ160900	FJ169515
Sección						
<i>Linum</i>	<i>acuticarpum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090354	MK098985	MK066788	MK066675
<i>Linum</i>	<i>adustum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090355	MK098986	MK066789	MK066676
<i>Linum</i>	<i>aethiopicum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090356	MK098987	MK066790	MK066677
<i>Linum</i>	<i>africanum</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160777	MK098988	FJ160861	MK066678
<i>Linum</i>	<i>album</i>	<i>Syllinum</i>	FJ160792	FJ160831	FJ160876	MK066679
<i>Linum</i>	<i>alpinum</i>	<i>Linum</i>	MK090359	MK098989	MK066793	MK066680
<i>Linum</i>	<i>arboreum</i>	<i>Syllinum</i>	FJ160793	HM544100	FJ160877	MK066681
<i>Linum</i>	<i>aretioides</i>	<i>Syllinum</i>	MK090361	MK098991	MK066795	MK066682
<i>Linum</i>	<i>aroanium</i>	<i>Linum</i>	MK098992	MK090362	MK066796	MK066683
<i>Linum</i>	<i>austriacum</i>	<i>Linum</i>	FJ160799	FJ160838	FJ160883	KY661907
<i>Linum</i>	<i>bienne</i>	<i>Linum</i>	FJ160797	HM544102	KT453509	KT453458
<i>Linum</i>	<i>brevistylum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090368	MK098997	MK066801	MK066689
<i>Linum</i>	<i>bungei</i>	<i>Linum</i>	MK090369	MK098998	MK066802	MK066690
<i>Linum</i>	<i>campanulatum</i>	<i>Syllinum</i>	MK090370	MK098999	MK066803	MK066691
<i>Linum</i>	<i>capitatum</i>	<i>Syllinum</i>	MK090337	MK099000	MK066804	MK066692
<i>Linum</i>	<i>cariense</i>	<i>Syllinum</i>	MK090372	MK099001	MK066805	MK066693
<i>Linum</i>	<i>catharticum</i>	<i>Cathartolinum</i>	FJ160796	HM544103	FJ160880	MK066694
<i>Linum</i>	<i>comptonii</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160778	HM544104	FJ160862	MK066695
<i>Linum</i>	<i>corymbiferum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090375	MK099004	MK066808	MK066696
<i>Linum</i>	<i>corymbulosum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090376	MK099005	MK066809	MK066697
<i>Linum</i>	<i>decumbens</i>	<i>Linum</i>	MK090377	MK099007	MK066811	MK066699

<i>Linum</i>	<i>densiflorum</i>	<i>Dasylinum</i>	MK090380	MK099009	MK066813	MK066701
<i>Linum</i>	<i>elegans</i>	<i>Syllinum</i>	MK090381	MK099010	MK066814	MK066702
<i>Linum</i>	<i>empetrifolium</i>	<i>Linum</i>	MK099012	MK090382	MK066915	MK066815
<i>Linum</i>	<i>esterhuysenae</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160779	MK099013	MK066817	MK066705
<i>Linum</i>	<i>flavum</i>	<i>Syllinum</i>	FJ160794	HM544105	FJ160878	MK066706
<i>Linum</i>	<i>flos-carmini</i>	<i>Linopsis</i>	MK090426	MK099043	MK066819	MK066747
<i>Linum</i>	<i>gallicum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090386	MK099015	MK066819	MK066707
<i>Linum</i>	<i>gracile</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160776	MK099016	FJ160860	MK066708
<i>Linum</i>	<i>grandiflorum</i>	<i>Linum</i>	FJ160798	KX783704	FJ160882	MK066709
<i>Linum</i>	<i>gyaricum</i>	<i>Syllinum</i>	MK090389	MK099017	MK066822	MK066710
<i>Linum</i>	<i>heterostylum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090390	MK099018	MK066823	MK066711
<i>Linum</i>	<i>hirsutum</i>	<i>Dasylinum</i>	FJ160788	HM544106	FJ160872	MK066712
<i>Linum</i>	<i>hirsutum</i> subsp. <i>spathulatum</i>	<i>Dasylinum</i>	MK099044	MK090427	MK066860	MK066748
<i>Linum</i>	<i>hologynum</i>	<i>Linum</i>	MK090392	MK099020	MK066825	MK077713
<i>Linum</i>	<i>hypericifolium</i>	<i>Dasylinum</i>	FJ160789	HM544107	FJ160873	MK066714
<i>Linum</i>	<i>kingii</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160780	FJ160823	FJ160864	MK066715
<i>Linum</i>	<i>lanuginosum</i>	<i>Linum</i>	MK090395	MK099022	MK066828	MK066716
<i>Linum</i>	<i>leonii</i>	<i>Linum</i>	MK090396	MK099023	MK066829	MK066717
<i>Linum</i>	<i>lewisii*</i>	<i>Linum</i>	FJ160800	FJ160839	KT453510	KT453459
<i>Linum</i>	<i>liburnicum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090398	MK099024	MK066831	MK066719
<i>Linum</i>	<i>littorale</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160781		FJ160865	MK066720
<i>Linum</i>	<i>macraei</i>	<i>Linopsis</i>	MK090400		MK066833	MK066721
<i>Linum</i>	<i>marginale</i>	<i>Linum</i>	FJ160804	FJ160843	FJ160888	MK066723
<i>Linum</i>	<i>maritimum</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160811	FJ160850	MK066835	MK066723
<i>Linum</i>	<i>meletonis</i>	<i>Linum</i>	MK090403	MK099025	MK066836	MK066724
<i>Linum</i>	<i>mucronatum</i>	<i>Sylinum</i>	KJ194521	MK099027	MK066838	MK066726
<i>Linum</i>	<i>mumbyanum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090406	MK099028	MK066839	MK066727
<i>Linum</i>	<i>narbonense</i>	<i>Linum</i>	MK090407	HM544109	MK066840	MK066728
<i>Linum</i>	<i>nervosum</i>	<i>Linum</i>	MK090408	HM544110	MK066841	MK066729
<i>Linum</i>	<i>numidicum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090410	MK099031	MK066843	MK066731

<i>Linum</i>	<i>nodiflorum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090410	FJ160834	MK066843	FJ169539
<i>Linum</i>	<i>obtusatum</i>	<i>Linum</i>	MK090411	MK099032	MK066844	MK066732
<i>Linum</i>	<i>oligophyllum</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160783	HM544111	FJ160867	MK066733
<i>Linum</i>	<i>olympicum</i>	<i>Dasylinum</i>	MK099034	MK090413	MK066846	MK066734
<i>Linum</i>	<i>pallescens</i>	<i>Linum</i>	FJ160801	FJ160840	FJ160885	MK066735
<i>Linum</i>	<i>perenne</i>	<i>Linum</i>	FJ160802	HQ593346	FJ160886	MK066736
<i>Linum</i>	<i>prostratum</i>	<i>Linopsis</i>		MK090416	MK066849	MK066737
<i>Linum</i>	<i>pubescens</i>	<i>Dasylinum</i>	FJ160790	FJ160829	FJ160874	MK066738
<i>Linum</i>	<i>pungens</i>	<i>Linopsis</i>	MK090420	MK099037	MK066853	MK066741
<i>Linum</i>	<i>punctatum</i>	<i>Linum</i>	MK090418	MK099035	MK066852	MK066740
<i>Linum</i>	<i>pynophyllum</i>	<i>Linum</i>	MK090421	MK099038	MK066854	MK066742
<i>Linum</i>	<i>quadrifolium</i>	<i>Linopsis</i>	MK090422	MK099039	MK066855	MK066743
<i>Linum</i>	<i>rupestre*</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160785	HM544113	FJ160869	KT453460
<i>Linum</i>	<i>seljukorum</i>	<i>Dasylinum</i>	MK090424	MK099041	MK066857	MK066745
<i>Linum</i>	<i>setaceum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090425	MK099042	MK066858	MK066746
<i>Linum</i>	<i>stelleroides</i>	<i>Linum</i>	FJ160805	MH660026	FJ160889	MK066749
<i>Linum</i>	<i>striatum</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160786	FJ160825	MK066863	MK066750
<i>Linum</i>	<i>strictum</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160806	MK099045	FJ160890	MK066751
<i>Linum</i>	<i>subasperifolium</i>	<i>Linopsis</i>	MK090431	MK099046	MK066864	MK066752
<i>Linum</i>	<i>suffruticosum</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160807	MK099048	MK066866	MK066753
<i>Linum</i>	<i>syriacum</i>	<i>Syllinum</i>	MK090434	MK099049	MK066867	MK066755
<i>Linum</i>	<i>tauricum</i>	<i>Syllinum</i>	MK090435	MK099050	MK066868	MK066756
<i>Linum</i>	<i>tenue</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160808	MK099053	FJ160892	MK066759
<i>Linum</i>	<i>tenuifolium</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160809	MK966947	FJ160893	MK066761
<i>Linum</i>	<i>thesioides</i>	<i>Linopsis</i>	MK090441	MK099056	MK066874	MK066762
<i>Linum</i>	<i>thunbergii</i>	<i>Linopsis</i>	MK090442	MK099057	MK066875	MK066763
<i>Linum</i>	<i>tommasinii</i>	<i>Linum</i>	MK090444	MK099059	MK066877	MK066765
<i>Linum</i>	<i>tmoleum</i>	<i>Linum</i>	MK090443	MK099058	MK066876	MK066764
<i>Linum</i>	<i>triflorum</i>	<i>Syllinum</i>	MK090445	MK099060	MK066878	MK066766
<i>Linum</i>	<i>trigynum</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160810	FJ160849	FJ160894	MK066767
<i>Linum</i>	<i>unguiculatum</i>	<i>Dasylinum</i>	MK090447	MK099061	MK066880	MK066768

<i>Linum</i>	<i>usitatissimum**</i>	<i>Linum</i>	FJ160803	MK099062	FJ160887	MK066769
<i>Linum</i>	<i>velutinum</i>	<i>Syllinum</i>	MK090449	MK099063	MK066882	MK066770
<i>Linum</i>	<i>volkensis</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160813	MK099067	FJ160897	MK066776
<i>Linum</i>	<i>villarianum</i>	<i>Linum</i>	MK090451	MK099064	MK066884	MK066772
<i>Linum</i>	<i>villosum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090452	MK099065	MK066885	MK066773
<i>Linum</i>	<i>vernale*</i>	<i>Linopsis</i>	FJ160812	FJ160851	FJ160896	MK066771
<i>Linum</i>	<i>virgatum</i>	<i>Linopsis</i>	MK090349	MK098984	MK066783	MK066670
<i>Linum</i>	<i>virgultorum</i>	<i>Linum</i>	MK090453	MK099066	MK066886	MK066774
<i>Linum</i>	<i>viscosum</i>	<i>Dasylinum</i>	FJ160791	FJ160830	FJ160875	MK066775

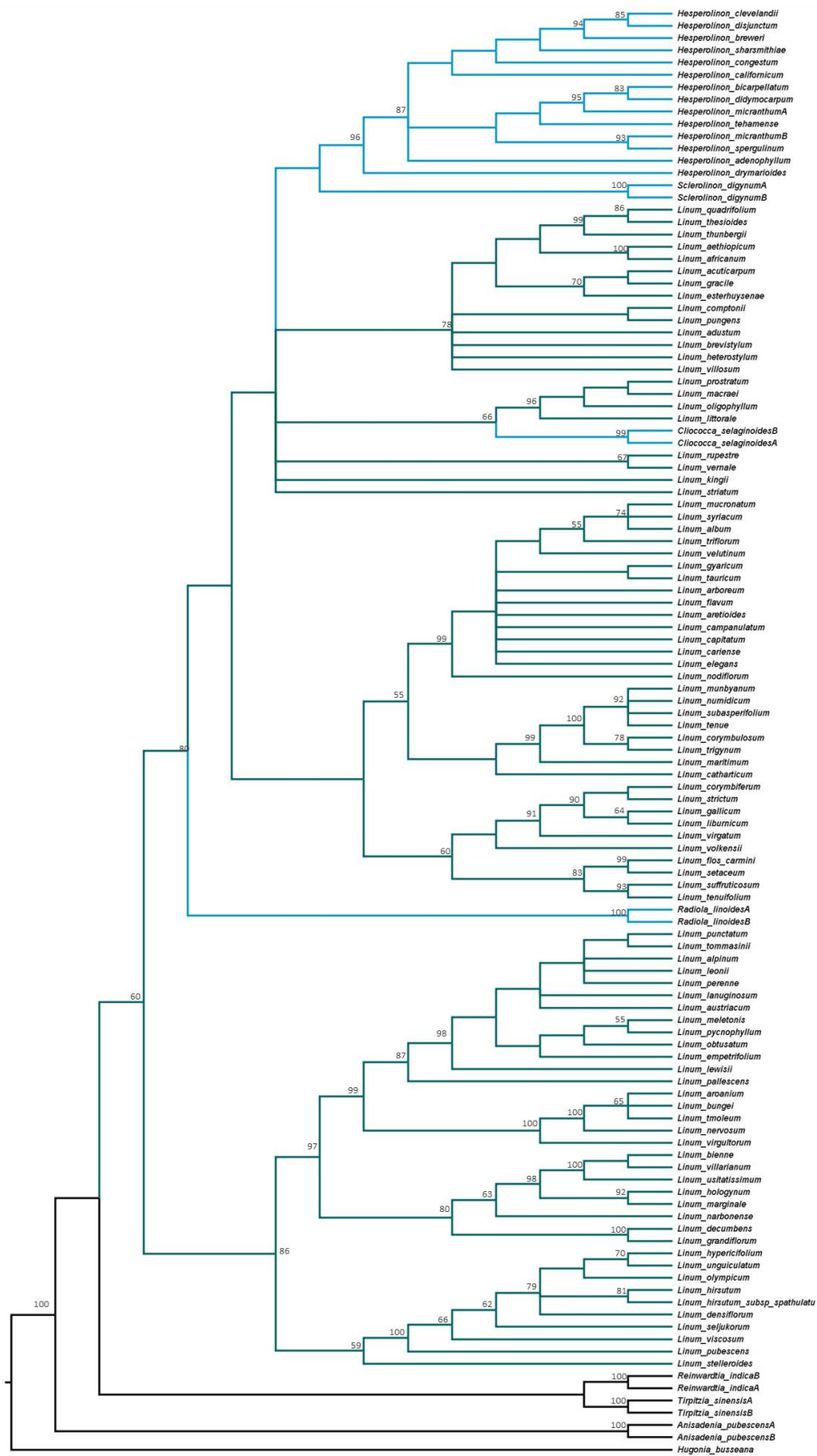


Figura A1. Árbol de Parsimonia del género *Linum* (Linoideae: Linaceae) basado en datos de ITS. En los nodos se encuentran los valores de Bootstrap (BS) $\geq 60\%$.

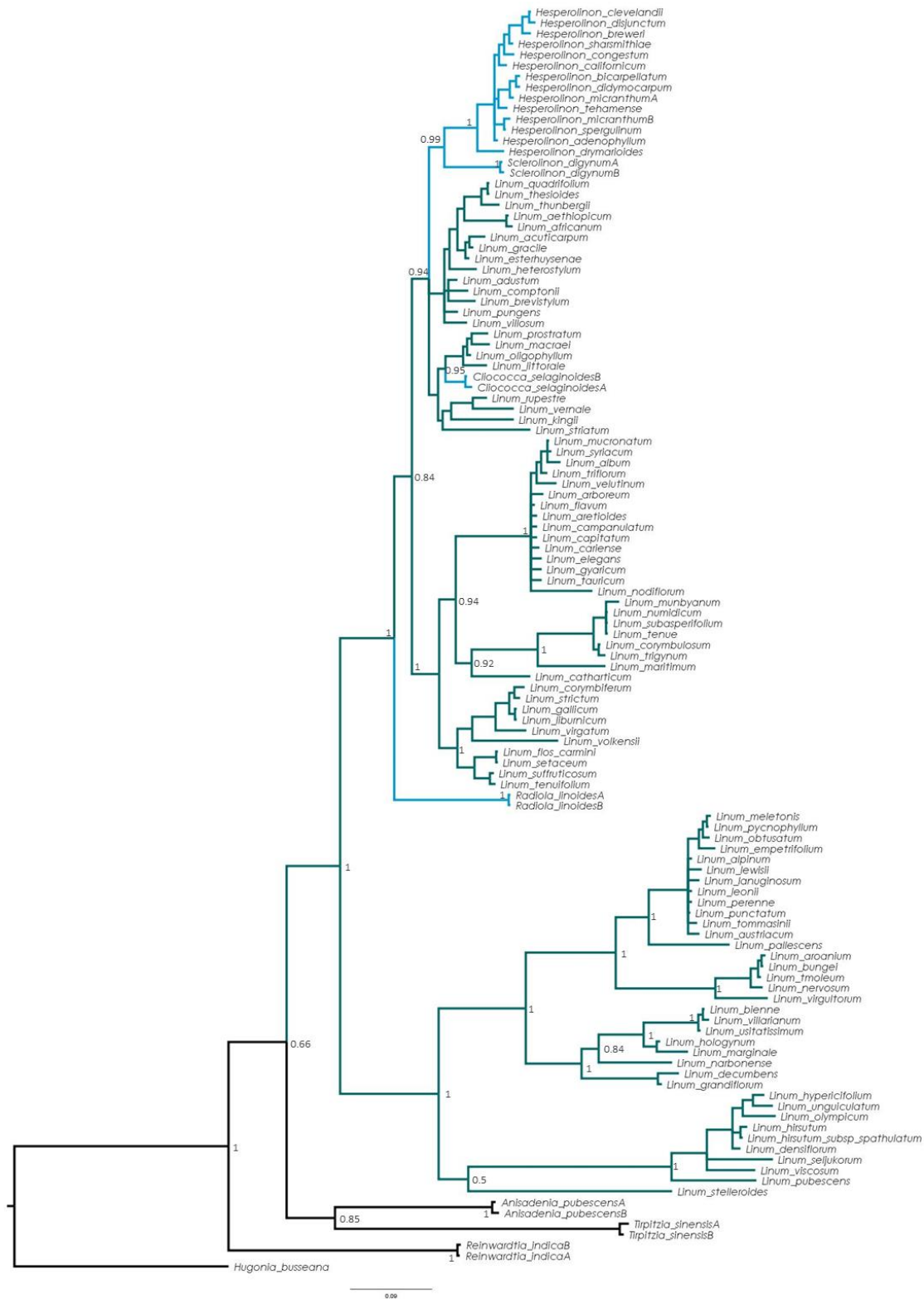


Figura A2. Árbol de Inferencia Bayesiana del género *Linum* (Linoideae: Linaceae) basado en datos de ITS. En los nodos se encuentran los valores de Probabilidades Posteriores (PP) ≥ 0.60 .

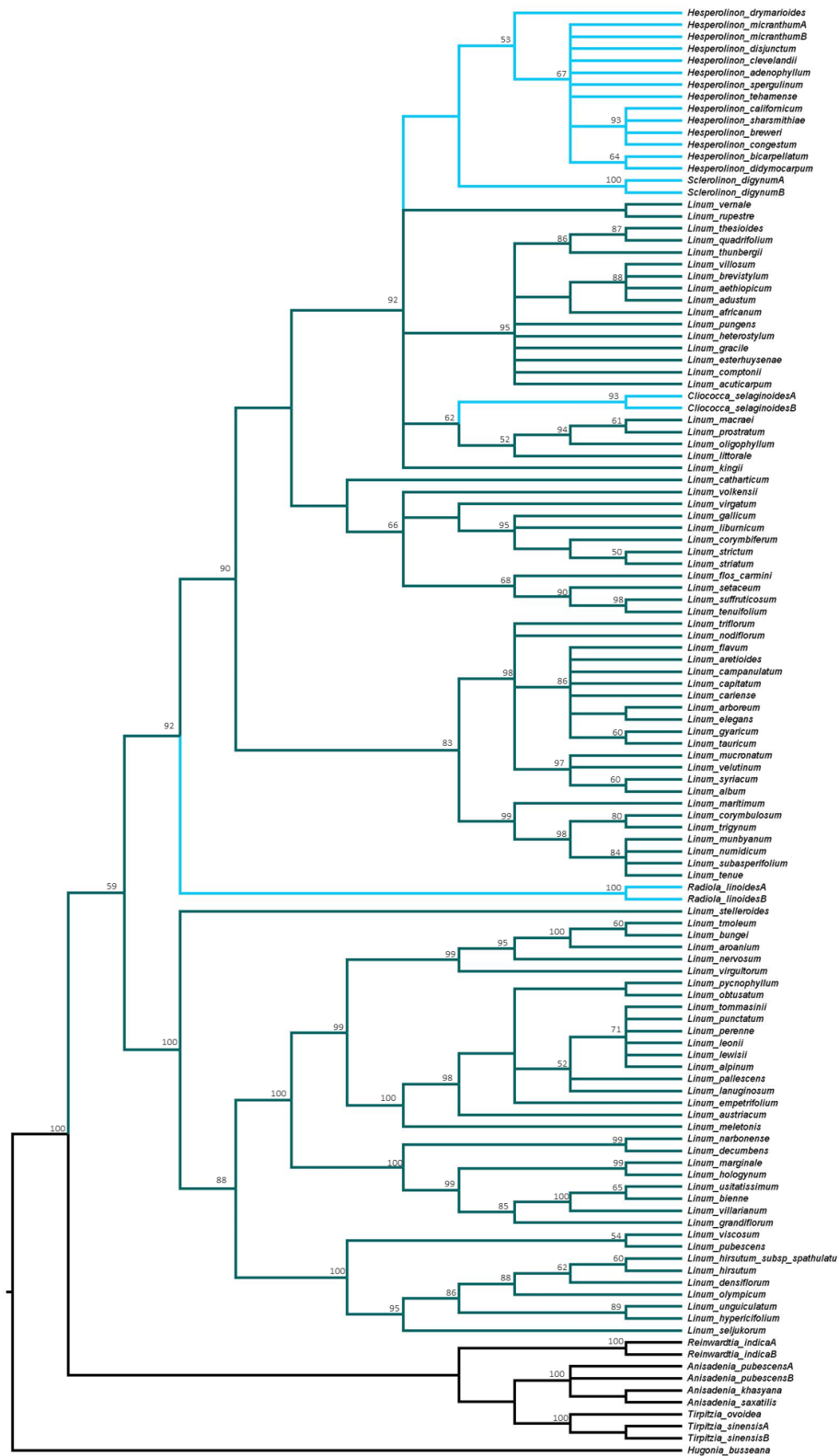


Figura A3. Árbol de Parsimonia del género *Linum* (Linoideae: Linaceae) basado en la combinación de datos de plastidios (ADNcp = *ndhF*, *matK*, *trnL-F*). En los nodos se encuentran los valores de Bootstrap (BS) $\geq 60\%$.

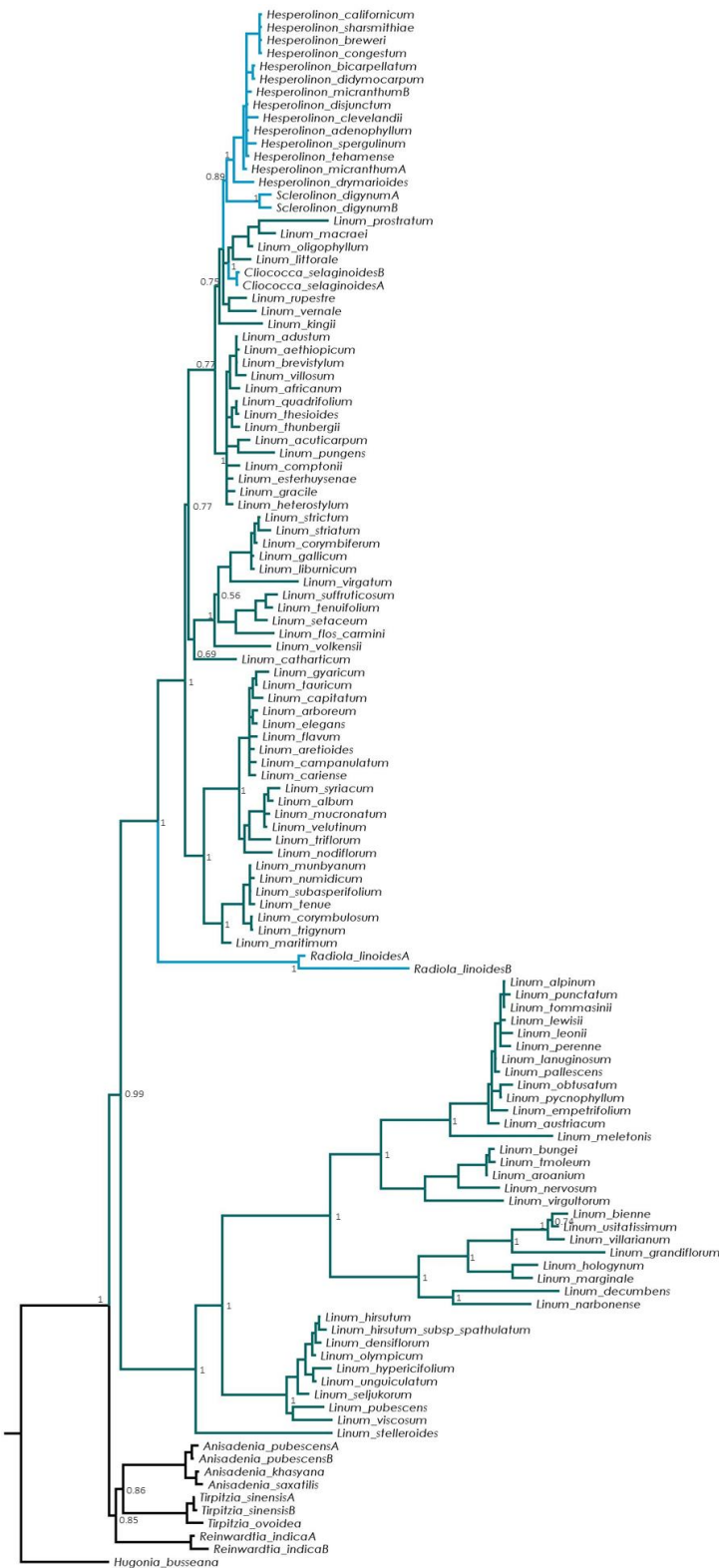


Figura A4. Árbol de Inferencia Bayesiana del género *Linum* (Linoideae: Linaceae) basado en la combinación de datos de plastidios (ADNcp = *ndhF*, *matK*, *trnL-F*). En los nodos se encuentran los valores de Probabilidades Posteriores (PP) ≥ 0.60 .

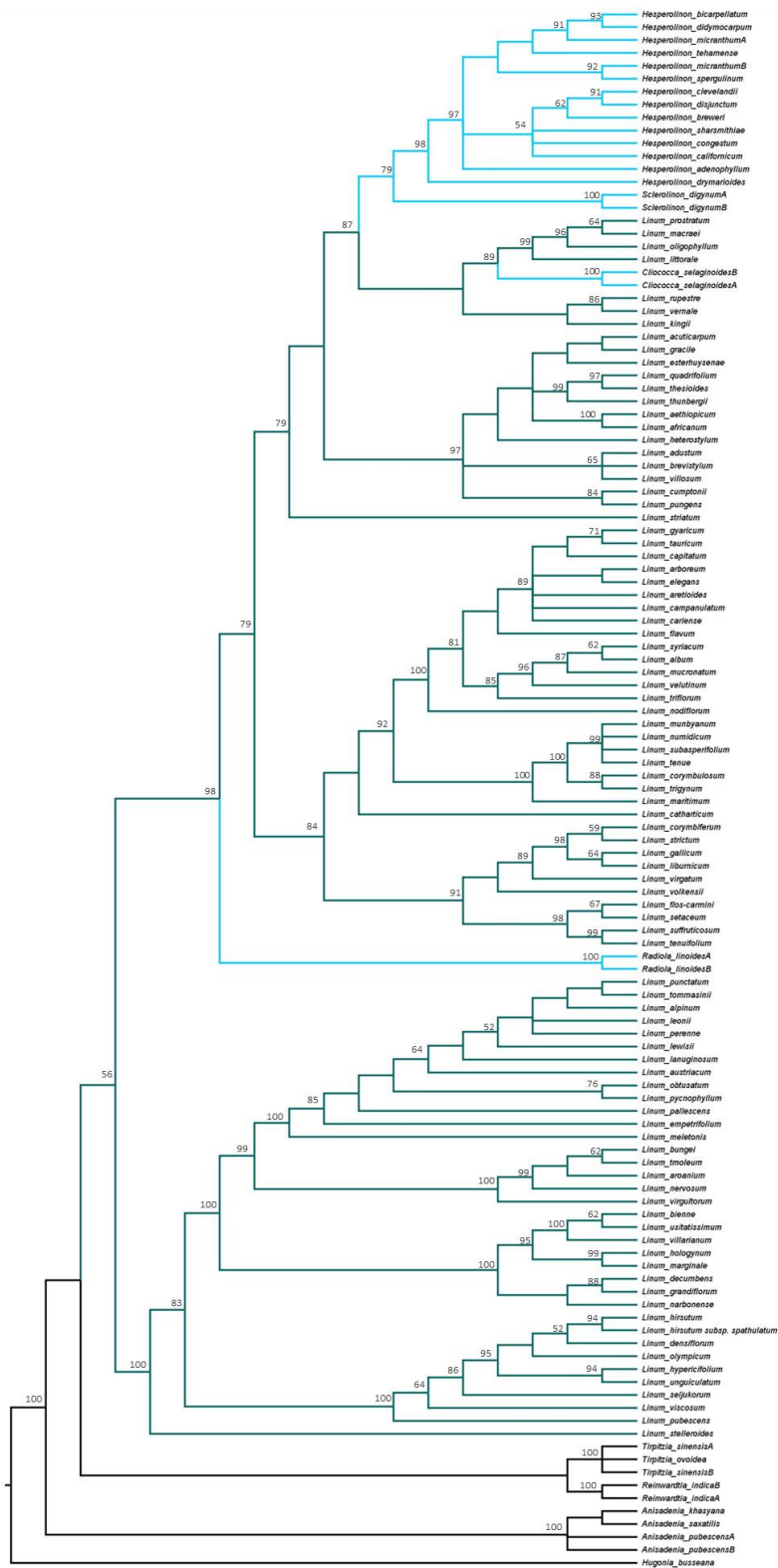


Figura A5. Árbol de Parsimonia del género *Linum* (Linoideae: Linaceae) basado en la combinación de datos de plastidios (ADNcp = *ndhF*, *matK*, *trnL-F*) e ITS. En los nodos se encuentran los valores de Bootstrap (BS) $\geq 60\%$.