



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

DIFERENCIACIÓN GENÉTICA INTRAESPECÍFICA DE  
VERTEBRADOS ASOCIADA CON HETEROGENEIDAD  
CLIMÁTICA, EN DOS REGIONES GEOGRÁFICAS.

T E S I S

Que para obtener el grado de

**Doctora en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación en Ecología)

P r e s e n t a

**Landy Leticia Cab Sulub**

La Paz, Baja California Sur, marzo de 2022.

## ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:00 horas del día 21 del mes de febrero del 2022, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**"Diferenciación genética intraespecífica de vertebrados asociada con heterogeneidad climática, en dos regiones geográficas"**

Presentada por la alumna:

**Landy Leticia Cab Sulub**

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN Ecología

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda  
Director de Tesis

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Pedro Peña Garcillán  
Co-Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Andrés Lira Noriega  
Co-Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dr. José Daniel Anadón  
Co-Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota  
Co-Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro,  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos

La Paz, Baja California Sur, a 17 de febrero de 2022

Los miembros del comité de tesis del (la) estudiante **Landy Leticia Cab Sulub** del Programa de Doctorado en Manejo, Uso y Preservación de Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo.Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio:  
Plagamme
- Filtros utilizados:  
Puntuación de similitud
- Porcentajes de similitud:  
Entre 0 – 9 % (bajo)  
Se muestra captura de pantalla



### Firmas del comité



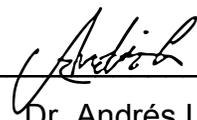
Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Director de Tesis



Dr. Pedro Peña Garcillán

Co-Tutor



Dr. Andrés Lira Noriega

Co-Tutor



Dr. José Daniel Anadón

Co-Tutor



Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota

Co-Tutor

## **Conformación de Comités**

### **Comité Tutorial**

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Director de Tesis

Dr. Pedro Peña Garcillán  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Tutor de Tesis

Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Tutor de Tesis

Dr. Andrés Lira Noriega  
Instituto de Ecología, A.C.  
Co-Tutor de Tesis

Dr. José Daniel Anadón Herrera  
Instituto Pirenaico de Ecología  
Co-Tutor de Tesis

### **Comité Revisor de Tesis**

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda  
Dr. Pedro Peña Garcillán  
Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota  
Dr. Andrés Lira Noriega  
Dr. José Daniel Anadón Herrera

### **Jurado de Examen**

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda  
Dr. Pedro Peña Garcillán  
Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota  
Dr. Andrés Lira Noriega  
Dr. José Daniel Anadón Herrera

### **Suplentes**

Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco  
Dra. Patricia Galina Tessaro

## Resumen

La diferenciación genética intraespecífica, sus causas, expresión geográfica y relación con la formación de nuevas especies, es un tema central en la ecología. Las causas que se han propuesto como responsables de la especiación han sido varias, desde la presencia de barreras físicas hasta el surgimiento de barreras ecológicas que limitan el intercambio genético entre poblaciones. En la península de Baja California (PBC) existe un patrón de diferenciación genética intraespecífica que separa la distribución geográfica de diferentes especies en dos linajes, un linaje en la mitad norte y el otro en la mitad sur. La causa generalmente aducida para explicar este patrón (geográfico y genético) ha sido la existencia de una barrera geográfica en el centro peninsular en forma de canal marino transpeninsular, aunque su evidencia empírica ha sido cuestionada. En la región del oeste de la Cordillera de los Andes (OCA) existe un patrón semejante, pero no ha experimentado eventos vicariantes. Por tanto, debe haber otros procesos capaces de mantener este patrón de diferenciación geográfica y genética. En la actualidad, la distribución de cada linaje se asocia a una zona climática específica y diferente de su contraparte, en algunos casos abarca toda la región (especies de la PBC) y en otros, solo una parte (especies de OCA). La estrecha relación entre la geografía climática y la distribución de los linajes intraespecíficos aunado a las oscilaciones climáticas del pasado nos plantea la pregunta (de investigación) de si la dinámica espacio-temporal de esta relación puede ser una clave para mantener el patrón de diferenciación genética actual. Como hipótesis se plantea que las condiciones climáticas en la geografía para cada linaje son diferentes al de su contraparte en dos escenarios climáticos: frío y cálido, lo que provoca que los nichos fundamentales existentes de los linajes sean diferentes. Se analiza esta hipótesis a través del concepto de nicho ecológico y la modelación del mismo. Los resultados ilustran un patrón de separación espacial de la distribución potencial para los linajes de la PBC y el OCA bajo dos escenarios climáticos (frío y cálido). Las comparaciones entre los nichos de linajes sugieren que la parte del nicho ecológico denominada nicho fundamental existente de un linaje es diferente al de su contraparte en especies de la PBC y OCA y que estas diferencias son reflejo de las diferencias en las condiciones climáticas del espacio geográfico. El presente estudio apunta a que la alternancia en las condiciones climáticas en el espacio-G en dos áreas peninsulares impulsó un desfase en la disponibilidad climática para los linajes. Es por ello que en el espacio ecológico, los nichos ecológicos no son idénticos, pero comparten información ecológica que los mantiene en un mismo nicho fundamental. La persistencia en secciones desiguales del nicho fundamental bajo ambientes fríos y cálidos impide el contacto entre los linajes, lo que deja huella en la separación genética entre poblaciones. Ello sería una explicación viable para la persistencia de la discontinuidad genética en ausencia de barreras geográficas entre poblaciones.

**Palabras clave:** áreas peninsulares, divergencia genética, nichos ecológicos, oeste de la Cordillera de los Andes, península de Baja California

ORCID: 0000-0003-3881-8206

---

Vo. Bo. Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Director de tesis

## Summary

Intraspecific genetic differentiation, including its causes, geographic expression, and relationship with the emergence of new species, is a central topic in ecology. Several causes have been proposed as drivers of speciation, from the presence of physical barriers to the emergence of ecological barriers that limit genetic exchange between populations. In the Baja California Peninsula (PBC), there is a pattern of intraspecific genetic differentiation that separates the geographic distribution of different species into two lineages, one in the northern half and the other in the southern half. Generally, the cause to explain this pattern (geographic and genetic) has been the existence of a geographic barrier located at the center of the peninsula in the form of a trans-peninsular marine channel, although its empirical evidence has been questioned. A similar pattern is observed in the western slope of the Andes (OCA), but with no vicarious events reported. Therefore, there should be other processes capable of maintaining this pattern of geographic and genetic differentiation. Currently, the distribution of each lineage is associated with a specific climatic zone that is different from its counterpart, in some cases covering the entire region (PBC species) and, in others, only part of it (OCA species). The close relationship between climatic geography and the distribution of intraspecific lineages, together with past climatic oscillations, raises the (research) question of whether the spatio-temporal dynamics of this relationship may be key to maintaining the current pattern of genetic differentiation. This paper hypothesizes that the climatic conditions in the territory inhabited by each lineage differ from those of its counterpart in two climatic scenarios — cold and warm —, fostering differences in the existing fundamental niches of the lineages. This hypothesis is analyzed through the concept of ecological niche and its modeling. The results illustrate a spatial separation pattern of the potential distribution for the PBC and OCA lineages under two climate scenarios (cold and warm). Comparisons between lineage niches suggest that the existing fundamental niche of a lineage differs from that of its counterpart in PBC and OCA species and that these divergences reflect the differences in the climatic conditions of the geographic space. The present study highlights that the alternation in the climatic conditions in the G-space in two peninsular areas promoted a lag between climatic availability for the lineages. Consequently, the ecological niches are not identical but still share ecological information that keeps them in the same fundamental niche. The persistence in unequal sections of the fundamental niche under cold and warm environments prevents the contact between lineages, which is evidenced in the genetic separation between populations. This would be a viable explanation for the persistence of genetic discontinuity in the absence of geographic barriers between populations.

**Keywords:** Baja California peninsula, ecological niches, genetic divergences, peninsular areas, western slope of the Andes

ORCID: 0000-0003-3881-8206

---

Vo. Bo. Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Director de Tesis

## Dedicatoria

A mi familia

En especial a:

Ricardo, Nicolás, Adrián, Melissa, Kelly, Nadia y Vianna

## **Agradecimientos**

Al CIBNOR por permitirme llevar a cabo los estudios de Posgrado.

Al CONACyT por la beca otorgada (337421) y apoyos complementarios.

A la Southwestern Association of Naturalists (SWAN) por el apoyo económico otorgado para asistir a la reunión anual.

Al IDRC y CIESAS por el apoyo económico otorgado.

Al Comité Tutorial por su orientación, consejos e ideas para mejorar este trabajo.

Al Dr. Sergio Ticul por compartir sus conocimientos y acompañarme en mi formación académica.

Al Dr. Pedro Peña por su paciencia y enseñanza durante mis estudios de posgrado.

Al personal del Departamento de Posgrado, en especial al Lic. Horacio Sandoval Gómez por su apoyo logístico en la sala de cómputo y a Tania Verónica Núñez Valdez, por su apoyo en control escolar.

A mi madre, por su amor y apoyo incondicional.

A Daniel por su amor, paciencia, compañía y apoyo a lo largo de esta etapa.

A Aly por su compañía, echarme porras (a su manera) y enseñarme el amor perruno.

A mis amigos de La Paz: Issac, Angélica, Izmene, Lili, Ernesto, Aldy, Yuri, Gaby, gracias por los momentos compartidos y hacer mi estancia más agradable.

A mis amigos de toda la vida: Yasmin, Mayra, Manuel, Yameli, Lidia, Alma, Melchor, que a pesar del tiempo y la distancia mantenemos una bonita amistad.

Y a todas las personas que han formado parte de mi vida, siempre llevaré parte de ustedes en mí.

*«Somos la combinación de las experiencias vividas».*

## Contenido

<b>Resumen</b> .....	<b>i</b>
<b>Summary</b> .....	<b>ii</b>
<b>Dedicatoria</b> .....	<b>iii</b>
<b>Agradecimientos</b> .....	<b>iv</b>
<b>Contenido</b> .....	<b>v</b>
<b>Lista de figuras</b> .....	<b>vii</b>
<b>Lista de tablas</b> .....	<b>x</b>
<b>Abreviaturas</b> .....	<b>xi</b>
<b>Glosario</b> .....	<b>xii</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
1.1 Áreas peninsulares como modelos de estudio de separación genética intraespecífica .	1
1.2 Espacio geográfico y espacio ecológico .....	8
1.3 Disposición latitudinal del clima en el espacio-G y variación climática en espacio-E en las áreas peninsulares .....	9
1.4 Oscilaciones climáticas durante el Pleistoceno .....	12
1.5 Preguntas de investigación .....	14
<b>2. ANTECEDENTES</b> .....	<b>16</b>
2.1 Península de Baja California: hipótesis del canal en el centro peninsular .....	16
2.2 Oeste de la Cordillera de los Andes: hipótesis de la variación climática del Pleistoceno .....	19
2.3 La variación climática del Pleistoceno en la península de Baja California: indicios para una hipótesis alternativa .....	20
<b>3. JUSTIFICACIÓN</b> .....	<b>23</b>
<b>4. HIPÓTESIS</b> .....	<b>24</b>
<b>5. OBJETIVOS</b> .....	<b>25</b>
5.1 Objetivo general .....	25
5.2 Objetivos particulares .....	25
<b>6. MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	<b>26</b>
6.1 Delimitación de áreas peninsulares .....	26
6.2 Selección de especies .....	26
6.3 Obtención de datos: registros de presencia .....	26
6.4 Distribución potencial en dos escenarios climáticos globales: frío (Último Máximo Glacial) y cálido (presente) .....	29
6.5 Componente A (variables abióticas).....	30
6.6 Componente M (accesibilidad).....	33
6.7 Calibración y evaluación de modelos .....	35
6.8 Proyección de modelos de nicho en el espacio-G.....	36
6.9 Comparación estadística de los nichos entre linajes y de su correspondencia con su separación genética .....	36
<b>7. RESULTADOS</b> .....	<b>41</b>
7.1 Distribución potencial para linajes de especies con separación genética en dos escenarios climáticos globales: frío y cálido .....	41
7.2 Distribución potencial para linajes de la península de Baja California (PBC) en condiciones climáticas cálidas (presente) .....	45

7.3 Distribución potencial para linajes de la península de Baja California (PBC) en condiciones climáticas frías (UMG)q .....	46
7.4 Distribución potencial para linajes del oeste de la Cordillera de los Andes (OCA) en condiciones climáticas cálidas (presente) .....	56
7.5 Distribución potencial para linajes del oeste de la Cordillera de los Andes en condiciones climáticas frías (UMG) .....	58
7.6 Comparación estadística de los nichos entre linajes y de su correspondencia con su separación genética.....	65
<b>8. DISCUSIÓN</b> .....	<b>73</b>
8.1 Variación climática en el espacio-G en un escenario climático frío (Último Máximo Glacial $\approx$ 21,000 años) y en un escenario climático cálido (presente = interglacial).....	74
8.2 Escenario climático cálido (presente) .....	75
8.3 Escenario climático frío (UMG).....	76
8.4 Variaciones climáticas en los nichos ecológicos en el espacio-E .....	79
<b>9. CONCLUSIONES</b> .....	<b>84</b>
<b>10. LITERATURA CITADA</b> .....	<b>85</b>
<b>11. ANEXOS</b> .....	<b>111</b>
Anexo A. Valores de altitud, temperatura y precipitación asociados a registros de presencia de vertebrados de la península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes .....	111
Anexo B. Correlaciones entre las 19 variables climáticas de WorldClim (Hijmans <i>et al.</i> , 2005).....	114
Anexo C. Componente M para la modelación de nicho ecológico de las especies de la península de Baja California y el oeste de la Cordillera de los Andes.....	115
Anexo D. Distribución conocida actual de especies de vertebrados con divergencias genéticas entre linajes de la península de Baja California y el oeste de la Cordillera de los Andes .....	116
Anexo E. Mobility-Oriented Parity (MOP).....	117
Anexo F. Resultados de las comparaciones estadísticas de los nichos entre linajes de vertebrados de la península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes .....	121
Anexo G. Evidencia de artículo publicado .....	135
Anexo H. Evidencia de artículo sometido .....	144

## Lista de figuras

<b>Figura 1.</b> Ecorregiones y agrupaciones climáticas del área peninsular de Baja California (Wiken <i>et al.</i> , 2011). A) En espacio geográfico. B) En espacio ecológico. Te: Mediterráneo. T: Tropical. A: Árido .....	10
<b>Figura 2.</b> Ecorregiones en el área peninsular oeste de la Cordillera de los Andes (Morrone, 2015). A) En espacio geográfico. B) En espacio ecológico... ..	11
<b>Figura 3.</b> Oscilaciones climáticas más recientes del Pleistoceno. Modificado de (Sousa-Martín, 2009).....	13
<b>Figura 4.</b> Ubicaciones hipotéticas para el canal en el centro peninsular (Helenes y Carreño, 1999; Dolby <i>et al.</i> , 2015) y ubicación geográfica de divergencias genéticas entre linajes de vertebrados en la península de Baja California. 1) San Ignacio. 2) San Francisco Borja.....	19
<b>Figura 5.</b> Esquema de la delimitación de tres hipótesis M para cada especie. Península de Baja California: <i>Ammospermophilus leucurus</i> . Oeste de la Cordillera de los Andes: <i>Abrothrix olivaceus</i> .....	34
<b>Figura 6.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Urosaurus nigricaudus</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> .....	51
<b>Figura 7.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Uta stansburiana</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> .....	51
<b>Figura 8.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Crotalus ruber</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	52
<b>Figura 9.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Campylorhynchus brunneicapillus</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	52
<b>Figura 10.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Auriparus flaviceps</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> .....	53
<b>Figura 11.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Ammospermophilus leucurus</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> .....	53
<b>Figura 12.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Otospermophilus beecheyi</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> .....	54
<b>Figura 13.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Dipodomys merriami</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> .....	54
<b>Figura 14.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Chaetodipus fallax</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> .....	55
<b>Figura 15.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Thomomys nigricans</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> .....	55

<b>Figura 16.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Lepus californicus</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	56
<b>Figura 17.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Liolaemus lemniscatus</i> en el espacio-G bajo dos escenarios (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	59
<b>Figura 18.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Liolaemus monticola</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	60
<b>Figura 19.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Liolaemus pictus</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	60
<b>Figura 20.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Liolaemus tenuis</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	61
<b>Figura 21.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Dromiciops gliroides</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	61
<b>Figura 22.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Abrothrix olivaceus</i> en el espacio-G bajo dos escenarios (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	62
<b>Figura 23.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Geoxus valdivianus</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	62
<b>Figura 24.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	63
<b>Figura 25.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Loxodontomys micropus</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	63
<b>Figura 26.</b> Distribución potencial para linajes norte y sur de <i>Leopardus guigna</i> en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: <i>Community Climate System Model</i> . MPI: <i>Max Planck Institute for Meteorology</i> . .....	64
<b>Figura 27.</b> Valores de los índices <i>D</i> (índice de Schoener) e <i>I</i> (distancia de Hellinger modificada) de las pruebas de similitud de entorno entre linajes norte y sur de vertebrados con diferenciación genética intraespecífica que habitan la península de Baja California y al oeste de la Cordillera de los Andes. ....	66
<b>Figura 28.</b> Valores de los índices <i>D</i> (: índice de Schoener) e <i>I</i> (distancia de Hellinger modificada) de las pruebas de identidad de nicho entre linajes norte y sur de vertebrados que habitan la península de Baja California y al oeste de la Cordillera de los Andes. ....	68
<b>Figura 29.</b> Valores de los índices <i>D</i> (: índice de Schoener) e <i>I</i> (distancia de Hellinger modificada) de las pruebas de similitud de nicho entre linajes norte y sur de vertebrados que habitan la península de Baja California y en el oeste de la Cordillera de los Andes. ....	70

**Figura 30.** Correlación de Pearson entre los valores de similitud ecológica y separación genética de linajes de vertebrados de la península de Baja California (PBC) y el oeste de la Cordillera de los Andes (OCA). ..... 72

## Lista de tablas

<b>Tabla 1.</b> Especies de la península de Baja California con separación genética en el centro peninsular.....	5
<b>Tabla 2.</b> Especies del oeste de la Cordillera de los Andes con separación genética intraespecífica. ....	7
<b>Tabla 3.</b> Especies de la península de Baja California (PBC) y del oeste de la Cordillera de los Andes (OCA) seleccionadas y número de registros de presencia. ....	28
<b>Tabla 4.</b> Variables climáticas utilizadas para caracterizar el nicho fundamental existente de vertebrados con diferenciación genética intraespecífica .....	32
<b>Tabla 5.</b> Píxeles con idoneidad climática para los linajes norte y sur de especies de la península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes bajo dos escenarios climáticos (frío = UMG y cálido = presente). AP: área peninsular. ....	42
<b>Tabla 6.</b> Subconjuntos de variables seleccionadas, parametrización óptima de MaxEnt y criterios de evaluación para los modelos de linajes norte (N), sur (S) y modelo general (MG) de especies de la península de Baja California y el oeste de la Cordillera de los Andes....	48
<b>Tabla 7.</b> Resultados de las pruebas de similitud de nicho (PSN) entre linajes norte y sur de vertebrados con diferenciación genética que habitan la península de Baja California (PBC) y al oeste de la Cordillera de los Andes (OCA). <i>D</i> : índice de Schoener. <i>I</i> : distancia de Hellinger modificada.....	71

**Abreviaturas**

CCSM: Community Climate System Model

CCP: canal del centro peninsular

Espacio-G: espacio geográfico

Espacio-E: espacio ecológico

Ma: millones de años

MCG: Modelos de Circulación Global

MNE: Modelos de nicho ecológico

MOP: Mobility Oriented Parity

MPI: Max Planck Institute for Meteorology

OCA: oeste de la Cordillera de los Andes

PBC: península de Baja California

PSE: prueba de similitud de entorno

PIN: prueba de identidad de nicho

PSN: prueba de similitud de nicho

UMG: Último Máximo Glacial

## Glosario

- Área peninsular: alargada y estrecha franja de tierra, delimitada externamente por barreras fisiográficas, dispuestas en orientación norte-sur, sin barreras fisiográficas de este a oeste en su interior que limiten la dispersión norte-sur para las especies de interés y con un fuerte gradiente climático entre sus extremos.
- Distribución potencial o idoneidad climática: espacio geográfico donde las condiciones climáticas son óptimas para los nichos fundamentales existentes de cada linaje.
- Espacio geográfico (espacio-G): distribución geográfica (p. ej., áreas de distribución de linajes) representada por la latitud y longitud.
- Espacio ecológico o ambiental (espacio-E): espacio multidimensional abstracto delimitado por valores máximos y mínimos de variables ambientales (Broennimann *et al.*, 2012).
- Hipótesis del canal del centro de la península: formación de un canal de inundación en el centro de la península de Baja California que habría conectado el Océano Pacífico con el Golfo de California (Upton y Murphy, 1997).
- Linaje: población o metapoblación cuyos miembros comparten un conjunto de características evolutivas (Cracraft, 1992; De Queiroz, 2007; Caponi, 2020).
- Nicho ecológico: conjunto de condiciones bióticas y abióticas en las que una especie puede sobrevivir, reproducirse y mantener los números de población viables (Hutchinson, 1957).
- Nicho ecológico fundamental (NF): conjunto de condiciones ambientales bajo las cuales una especie tiene la capacidad de mantener una población según sus tolerancias fisiológicas (Soberón y Peterson, 2011; 2020).
- Nicho ecológico fundamental existente (NE): subconjunto de condiciones ambientales dentro del nicho fundamental que existe en un determinado tiempo (Soberón y Peterson, 2011; 2020).
- Nicho ecológico realizado o efectivo: subconjunto del nicho fundamental existente donde las interacciones bióticas permiten la subsistencia de la especie (Soberón y Peterson, 2011; 2020).

## 1. INTRODUCCIÓN

La especiación es el proceso temporal por el que algunas poblaciones de una especie se diferencian genéticamente y alcanzan independencia evolutiva (Perfectti, 2003). Las causas que se han propuesto como responsables de la especiación han sido varias, desde la presencia de barreras físicas que limitan el intercambio genético entre poblaciones (Harrison y Winchester, 1998; Sánchez-Gullén, *et al.*, 2011) hasta el surgimiento de barreras ecológicas que limitan el flujo genético por disparidad ecológica (Nosil y Reimchen, 2005; Rundle y Nosil, 2005; Bolnick y Fitzpatrick, 2007; Rabosky *et al.*, 2007; Pyron y Burbrink, 2009; Schluter, 2009; Bank *et al.*, 2012; Shaner *et al.*, 2015; Pour *et al.*, 2017).

Las barreras que impiden el flujo genético pueden ser catalogadas como precigóticas o postcigóticas, según el momento en el que actúan (Perfectti, 2003; Servedio y Saetre, 2003; Fitzpatrick *et al.*, 2009; Tobar, 2019). Las barreras precigóticas son las que evitan el apareamiento de dos individuos por causas extrínsecas (p. ej., aislamiento por diferenciación de hábitat o recursos) o intrínsecas (p. ej., incompatibilidades fisiológicas entre los aparatos reproductivos) (Guéritaine *et al.*, 2003; Birkhead y Brillard, 2007; Bedolla-Guzmán *et al.*, 2021). Las barreras postcigóticas se refieren a la mortalidad de los cigotos, la inviabilidad o esterilidad de los híbridos (Coughlan y Matute, 2020).

Las barreras fisiográficas pueden funcionar como barreras precigóticas extrínsecas a través de un proceso de vicarianza. La vicarianza implica la división de un área geográfica ancestral de una especie en dos o más fragmentos por el surgimiento de barreras geológicas, fisiográficas o climáticas (p. ej., apertura de una nueva cuenca marina, levantamiento de una montaña, o barreras climáticas) (Hoberg y Brooks, 2010; Morrone, 2007; 2014; Mayr, 2013).

### 1.1 Áreas peninsulares como modelos de estudio de separación genética intraespecífica

Una península es un área terrestre rodeada por agua en todos sus lados, excepto uno que es el que la conecta a un área terrestre de extensión mayor (RAE, 2021). La península de Baja California ubicada al noroeste de México cuenta con longitud aproximada de 1,247 Km y ancho entre 40 a 320 Km y orientación sureste - noroeste (Riddle *et al.*, 2000a). La península de Baja California estaba conectada a la costa oeste del territorio continental de México,

pero se aisló por movimientos de las placas del Pacífico y de Norteamérica (Grismer, 2000; Mulcahy y Macey, 2009). A lo largo de su extensión se encuentran pequeñas cordilleras, con orientación noroeste, entre las que destacan las sierras de Juárez (1,700 msnm), San Pedro Mártir (3,096 msnm), de Calmalli (1,084 msnm), La Giganta (1,176 msnm) y La Laguna (2,090 msnm) (Torres *et al.*, 2016).

Como resultado de su posición geográfica, historia evolutiva y topografía, el clima en la península de Baja California se divide en tres principales provincias climáticas dispuestas latitudinalmente. En el norte de la península, el clima es mediterráneo; en el centro, es árido (considerado como zona de transición entre el norte y sur) y al sur, es tropical (Wiggins, 1980; Ezcurra, 2001; Garcillán *et al.*, 2010; González-Abraham *et al.*, 2010).

Las provincias climáticas ordenadas de manera latitudinal también se presentan en regiones del mundo que no son penínsulas *sensu stricto*, como en la franja occidental de la Cordillera de los Andes. Esta región tiene una longitud aproximada de 3,314 Km y ancho aproximado entre 100 a 350 Km y orientación norte - sur.

La zonificación climática en la región al oeste de la Cordillera de los Andes fue resultado de la orogénesis de los Andes (Crisci *et al.*, 1991, Morrone, 1994; 1996; Posadas *et al.*, 1997; Husson *et al.*, 2012). El levantamiento de los Andes modificó los patrones de precipitación, temperatura y dirección del viento entre el lado este y oeste de la Cordillera (Vuilleumier y Monasterio, 1986; Webb, 1991; Hoorn *et al.*, 2010; Husson *et al.*, 2012; Rohrmann *et al.*, 2016) y creó una zonificación altitudinal que actúa como barrera entre especies de ambas vertientes (Webb, 1991; Himes *et al.*, 2008; Zamora-Mazur y Parra, 2018).

La península de Baja California y el oeste de la Cordillera de los Andes comparten características singulares. Son extensas franjas de tierra, pero estrechas, dispuestas en orientación norte-sur, sin barreras fisiográficas que las atraviesen de este-oeste que limiten la dispersión de norte a sur de múltiples especies y con un fuerte gradiente climático entre sus extremos. Por lo que, se usa el término «área peninsular» para referir a ambas regiones.

La península de Baja California, situada en la costa de Norteamérica entre los 22° 50' N a 34° 19' N de latitud, es una región donde se ha registrado separación genética intraespecífica en diferentes especies de amplia distribución, como es el caso de plantas (Nason *et al.*, 2002; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003; Garrick *et al.*, 2009), invertebrados (Crews y Hedin, 2006; Garrick *et al.*, 2013) y vertebrados (Tabla 1) (Whorley *et al.*, 2004; Riddle y Hafner, 2006; Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013). El grado de separación genética intraespecífica registrada varía entre especies y oscila entre 0.3% y 8.2% (Whorley *et al.*, 2004; Douglas *et al.*, 2007; Rios y Álvarez-Castañeda, 2010; Álvarez-Castañeda y Lorenzo, 2017).

La separación genética intraespecífica en las especies de la península de Baja California se ubica geográficamente en el centro peninsular y divide a las especies en dos linajes: norte y sur. Un linaje se define como una población o metapoblación (conjunto de poblaciones) cuyos miembros comparten características evolutivas (Cracraft, 1992; De Queiroz, 2007; Caponi, 2020). El área de separación consiste en una estrecha franja donde se han detectado zonas de contacto, interdegradación genética y superposición geográfica de algunos haplotipos entre linajes, pero no existen registros de introgresión entre linajes de la misma especie (Lindell *et al.*, 2008; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009; Mantooth *et al.*, 2013; Álvarez-Castañeda y Lorenzo, 2017).

La estimación del tiempo de separación genética entre linajes varía de acuerdo a la especie, 13.2 a 4.7 millones de años (Ma) (*Pituophis melanoleucus*; Rodríguez-Robles y De Jesús-Escobar, 2000), 7 Ma (*Callisaurus draconoides*, *Homalonychus theologus* y *Urosaurus nigricaudus*; Lindell *et al.*, 2005; Crews y Hedin, 2006; Lindell *et al.*, 2008), 3 a 2 Ma (*Crotalus mitchelli*; Douglas *et al.*, 2007) ó 1 Ma (*Uta stansburiana*; Upton y Murphy, 1997). La estimación más reciente de separación genética entre linajes corresponde a *Thomomys nigricans*, entre 0.1 a 0.07 Ma (Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2007; 2013).

La franja costera en el Pacífico Sudamericano en el oeste de la Cordillera de los Andes (OCA), entre las latitudes -15° 6' S y -50° 9' S, es otra región donde también se ha encontrado un patrón de separación genética en plantas y vertebrados que divide a sus especies en dos

linajes, asociados a distribución norte y sur (Tabla 2) (Meynard *et al.*, 2002; Braun *et al.*, 2005; Palma *et al.*, 2005; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006; Torres-Pérez *et al.*, 2007; Himes *et al.*, 2008; Victoriano *et al.*, 2008; Cañón *et al.*, 2010; Lessa *et al.*, 2010; Mathiasen y Premoli, 2010; Segovia *et al.*, 2012; Napolitano *et al.*, 2014). El grado de separación genética entre linajes tiene un intervalo entre 0.6% y 11.0% (Palma *et al.*, 2005; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006; Himes *et al.*, 2008; Cañón *et al.*, 2010; Napolitano *et al.*, 2014).

Las especies con separación genética, principalmente las endémicas al oeste de los Andes, no se distribuyen en todo lo largo del área peninsular, sino lo hacen en zonas climáticas específicas (p. ej., *Liolaemus lemniscatus*, *L. monticola*, *L. pictus*, *L. tenuis*, *Dromiciops gliroides*) (Torres-Pérez *et al.*, 2007; Victoriano *et al.*, 2008). La separación genética intraespecífica se ubica geográficamente entre -37 ° S y -44 ° S de latitud y divide a cada especie en dos linajes: norte y sur. Entre linajes de *Liolaemus monticola* se ha registrado una zona de contacto secundario (Torres-Pérez *et al.*, 2007) y para *Dromiciops gliroides* se detectó intercambio genético en una zona al este de su distribución (Himes *et al.*, 2008). El tiempo de separación genética entre linajes se estima que pudo ocurrir durante el Pleistoceno (Palma *et al.*, 2005; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006; Lessa *et al.*, 2010).

**Tabla 1.** Especies de la península de Baja California con separación genética en el centro peninsular.

Clase	Familia	Especies	Referencia
Eudicotyledoneae	Cactaceae	<i>Lophocereus schottii</i>	Nason <i>et al.</i> , 2002
Eudicotyledoneae	Cactaceae	<i>Stenocereus gummosus</i>	Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003
Magnoliopsida	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia lomelii</i>	Garrick <i>et al.</i> , 2009
Insecta	Curculionidae	<i>Araptus attenuatus</i>	Garrick <i>et al.</i> , 2013
Arachnida	Homalonychidae	<i>Homalonychus theologus</i>	Crews y Hedin, 2006
Amphibia	Bufoidea	<i>Anaxyrus punctatus</i>	Riddle <i>et al.</i> , 2000a
Reptilia	Phrynosomatidae	<i>Urosaurus nigricaudus</i> <sup>E</sup>	Aguirre <i>et al.</i> , 1999; Lindell <i>et al.</i> , 2008
Reptilia	Phrynosomatidae	<i>Uta stansburiana</i>	Upton y Murphy, 1997; Riddle <i>et al.</i> , 2000a
Reptilia	Phrynosomatidae	<i>Callisaurus draconoides</i>	Lindell <i>et al.</i> , 2005
Reptilia	Colubridae	<i>Pituophis melanoleucus</i>	Rodríguez-Robles y De Jesús-Escobar, 2000
Reptilia	Viperidae	<i>Crotalus ruber</i> <sup>E</sup>	Douglas <i>et al.</i> , 2006; Harrington <i>et al.</i> , 2018
Reptilia	Viperidae	<i>Crotalus mitchellii</i>	Douglas <i>et al.</i> , 2007
Reptilia	Teiidae	<i>Aspidoscelis tigris</i>	Radtkey <i>et al.</i> , 1997
Aves	Mimidae	<i>Toxostoma lecontei</i>	Zink <i>et al.</i> , 1997; Riddle <i>et al.</i> , 2000a
Aves	Troglodytidae	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	Zink <i>et al.</i> , 2001
Aves	Remizidae	<i>Auriparus flaviceps</i>	Zink <i>et al.</i> , 2001
Mammalia	Sciuridae	<i>Ammospermophilus leucurus</i>	Whorley <i>et al.</i> , 2004; Álvarez-Castañeda, 2007
Mammalia	Sciuridae	<i>Otospermophilus beecheyi</i>	Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2011
Mammalia	Heteromyidae	<i>Dipodomys merriami</i>	Álvarez-Castañeda <i>et al.</i> , 2009

---

Mammalia	Heteromyidae	<i>Chaetodipus fallax</i> <sup>E</sup>	Rios y Álvarez-Castañeda, 2010
Mammalia	Geomyidae	<i>Thomomys nigricans</i> <sup>E</sup>	Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013
Mammalia	Leporidae	<i>Lepus californicus</i>	Álvarez-Castañeda y Lorenzo, 2017

---

E: endémica al área peninsular

**Tabla 2.** Especies del oeste de la Cordillera de los Andes con separación genética intraespecífica.

Clase	Familia	Especies	Referencia
Magnoliopsida	Cunoniaceae	<i>Eucryphia cordifolia</i> <sup>E</sup>	Segovia <i>et al.</i> , 2012
Magnoliopsida	Nothofagaceae	<i>Nothofagus pumilio</i>	Mathiasen y Premoli, 2010
Gymnospermae	Cupressaceae	<i>Fitzroya cupressoides</i> <sup>E</sup>	Allnutt <i>et al.</i> , 1999; Premoli <i>et al.</i> , 2000
Gymnospermae	Cupressaceae	<i>Austrocedrus chilensis</i> <sup>E</sup>	Pastorino y Gallo, 2002
Reptilia	Liolaemidae	<i>Liolaemus lemniscatus</i> <sup>E</sup>	Victoriano <i>et al.</i> , 2008
Reptilia	Liolaemidae	<i>Liolaemus monticola</i> <sup>E</sup>	Torres-Pérez <i>et al.</i> , 2007
Reptilia	Liolaemidae	<i>Liolaemus pictus</i> <sup>E</sup>	Victoriano <i>et al.</i> , 2008; Vidal <i>et al.</i> , 2009
Reptilia	Liolaemidae	<i>Liolaemus tenuis</i> <sup>E</sup>	Victoriano <i>et al.</i> , 2008
Mammalia	Microbiotheriidae	<i>Dromiciops gliroides</i> <sup>E</sup>	Himes <i>et al.</i> , 2008
Mammalia	Muridae	<i>Phyllotis darwini</i>	Gutiérrez-Tapia y Palma, 2016
Mammalia	Cricetidae	<i>Abrothrix olivaceus</i> <sup>E</sup>	Rodríguez-Serrano <i>et al.</i> , 2006; Lessa <i>et al.</i> , 2010
Mammalia	Cricetidae	<i>Abrothrix longipilis</i> <sup>E</sup>	Lessa <i>et al.</i> , 2010; Valdez <i>et al.</i> , 2020
Mammalia	Cricetidae	<i>Geoxus valdivianus</i> <sup>E</sup>	Lessa <i>et al.</i> , 2010
Mammalia	Cricetidae	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	Palma <i>et al.</i> , 2005
Mammalia	Cricetidae	<i>Loxodontomys micropus</i> <sup>E</sup>	Cañón <i>et al.</i> , 2010
Mammalia	Felidae	<i>Leopardus guigna</i> <sup>E</sup>	Napolitano <i>et al.</i> , 2014

E: endémica al área peninsular.

## 1.2 Espacio geográfico y espacio ecológico

Las especies interactúan con el ambiente a través de su distribución geográfica. La distribución geográfica (espacio-G), que se representa por la latitud y longitud, se puede caracterizar por su espacio ambiental o ecológico (espacio-E). El espacio-E es un espacio multidimensional abstracto que se delimita por valores máximos y mínimos de variables ambientales (Broennimann *et al.*, 2012). El espacio-G y espacio-E tienen una correspondencia que se ejemplifica por la «Dualidad de Hutchinson» (Hutchinson, 1957; Colwell y Rangel, 2009; Soberón *et al.*, 2017). Esto es, a cada punto en el espacio-G le corresponde un único valor en el espacio-E, pero lo contrario no siempre se cumple, debido a que puede haber dos puntos geográficos en el planeta que tengan el mismo valor de una variable ambiental (p. ej., temperatura) (Soberón y Nakamura, 2009; Soberón *et al.*, 2017). Los puntos cercanos en el espacio-G pueden tener valores lejanos en el espacio-E y viceversa.

La distribución de una especie representa un subconjunto del espacio ambiental total al que tiene acceso (Brown y Carnaval, 2019). Es por ello que cada distribución geográfica (espacio-G) se puede caracterizar por su espacio ambiental (espacio-E) a través de su nicho ecológico. El concepto de nicho ecológico de una especie es el conjunto de condiciones bióticas y abióticas en las que una especie puede sobrevivir, reproducirse y mantener los números de población viables (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957).

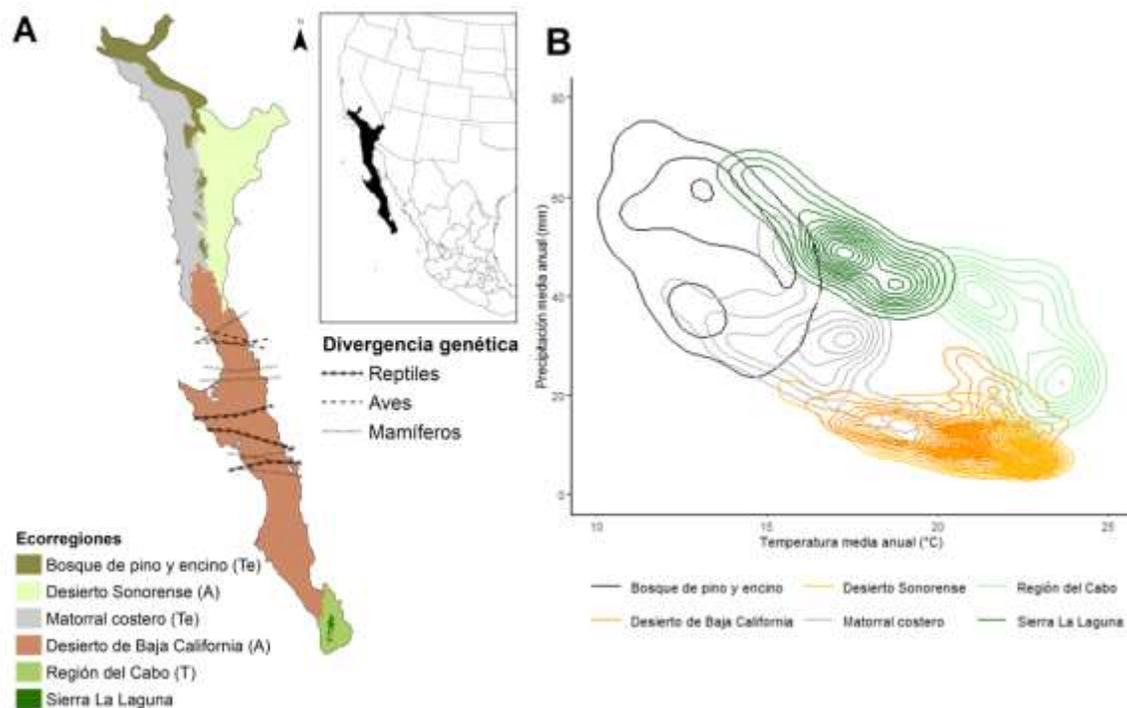
Existen tres variantes de nicho ecológico (Hutchinson, 1957; Soberón y Peterson, 2011): nicho ecológico fundamental, nicho ecológico fundamental existente y nicho ecológico realizado o efectivo. El nicho ecológico fundamental (nicho fundamental) es el conjunto de condiciones ambientales bajo las cuales una especie tiene la capacidad de mantener una población según sus tolerancias fisiológicas. El nicho ecológico fundamental existente (nicho fundamental existente) es el subconjunto de condiciones ambientales dentro del nicho fundamental que existe en un determinado tiempo. El nicho ecológico realizado o efectivo (nicho realizado) es un subconjunto del nicho fundamental existente donde las interacciones bióticas permiten la subsistencia de la especie (Soberón y Peterson, 2011; 2020).

### 1.3 Disposición latitudinal del clima en el espacio-G y variación climática en espacio-E en las áreas peninsulares

En la península de Baja California se identifican seis ecorregiones de norte a sur: Bosque de pino - encino, Desierto Sonorense, Matorral Costero, Desierto de Baja California, Región del Cabo y Sierra La Laguna (Fig. 1) (Wiken *et al.*, 2011). El clima mediterráneo está presente en las ecorregiones de Bosque de pino y encino y Matorral Costero. El clima árido se encuentra en el Desierto de Baja California y Desierto Sonorense. El clima tropical se asocia con la Región del Cabo y Sierra La Laguna (Fig. 1).

La precipitación a lo largo de la península de Baja California presenta un gradiente cuantitativo y estacionalidad. Los registros máximos de precipitación ocurren en el noroeste (de invierno-primavera) y en el extremos sur (de finales de verano - otoño), y los más bajos en el centro de la península, pero con proporción significativa entre estaciones (González-Abraham *et al.*, 2010). La diferencia en la estacionalidad de las precipitaciones el norte y sur de la península de Baja California (García y Mosiño, 1968; Salinas-Zavala *et al.*, 1998) provoca un desfase en la fenología de las especies vegetales de ambas partes. La mayor cantidad de lluvia en el norte se produce en el invierno, por lo que las plantas florecen en la primavera (Delgadillo, 1998). En el sur, las principales precipitaciones ocurren durante el verano y la floración tiene lugar de forma inmediata en la misma estación (León-de la Luz *et al.*, 1996).

El Desierto de Baja California es considerado una región transicional donde los atributos climáticos del norte y sur y del este y oeste se entrecruzan y conforman una zona con propiedades climáticas combinadas. Los cambios climáticos en la región de transición tienen como consecuencia que en esta zona varias especies con afinidad mediterránea tengan su límite austral (p. ej., *Fouquieria splendens*, *Chaetodipus fallax*, *Peromyscus fraterculus*) (Riddle *et al.*, 2000b; González-Abraham *et al.*, 2010; Munguía-Vega *et al.*, 2011; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010) y las de afinidad árido - tropical, su límite boreal (p. ej., *Stenocereus gummosus*, *Geothlypis beldingi*, *Hylocharis xantusii*, *Peromyscus eva*). Las especies con separación genética intraespecífica también presentan la separación entre linajes en esta región (Douglas *et al.*, 2006; Lindell *et al.*, 2008; Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013).



**Figura 1.** Ecorregiones y agrupaciones climáticas del área peninsular de Baja California (Wiken *et al.*, 2011). A) En espacio geográfico. B) En espacio ecológico. Te: Mediterráneo. T: Tropical. A: Árido.

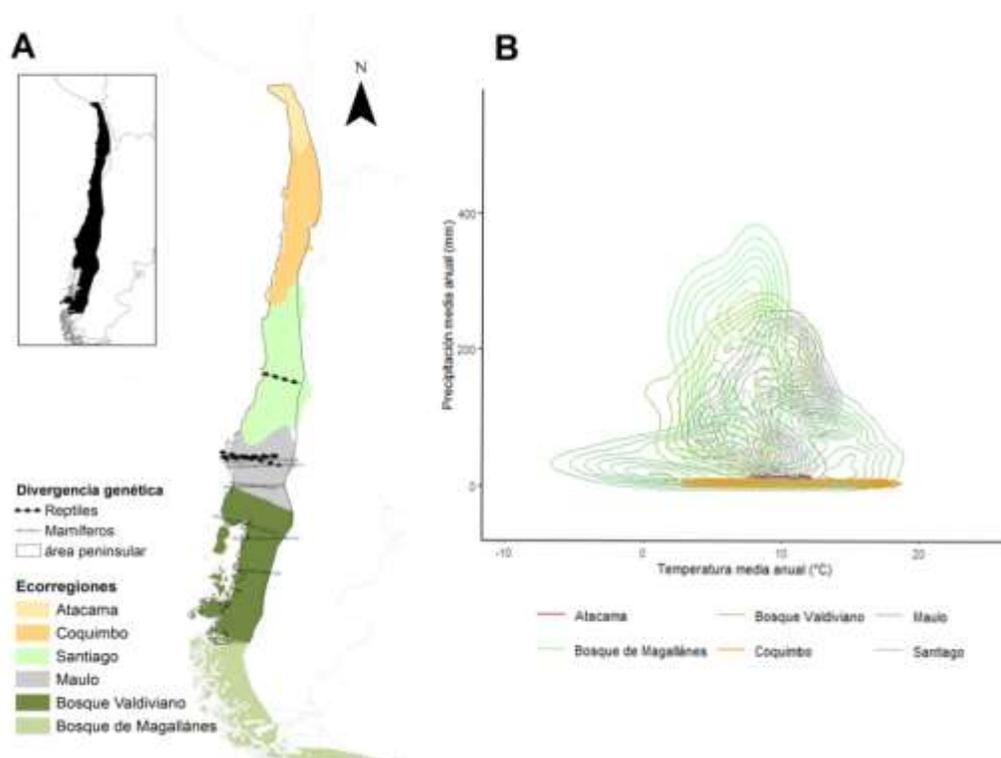
El área al oeste de la Cordillera de los Andes se divide en seis ecorregiones de norte a sur: Atacama, Coquimbo, Santiago, Maule, Bosque Valdiviano y Bosque de Magallanes (Fig. 2) (Escalante, 2009; Morrone, 2015). La disposición climática latitudinal en el espacio-G permite diferenciar tres grandes regiones: el norte árido (Atacama y Coquimbo), el centro transicional semiárido (Santiago y Maule) y el sur templado - polar (Bosque Valdiviano y Bosque de Magallanes). La región de Atacama exhibe una variabilidad extrema en la cantidad total de precipitación: períodos cortos de lluvia que se alternan con sequías prolongadas, que persisten hasta 10 años (Vidal *et al.*, 2009; Sarricolea *et al.*, 2016).

Las ecorregiones centrales, Santiago y Maule, son consideradas zonas de transición entre la región árida del norte y la templada - polar del sur (Teneb *et al.*, 2004; Zamora-Manzur *et al.*, 2011). La región de Santiago contiene vegetación de pastizales secos en la costa y *Sclerophyllous* de hoja perenne en las colinas cercanas a la Cordillera de los Andes. En la región de Maule el

clima es mediterráneo con vegetación dominado por árboles caducifolios de invierno (Veblen *et al.*, 2015; Montecinos *et al.*, 2016).

En la región del sur, el Bosque Valdiviano es templado e higromórfico con clima húmedo y frío lluvioso y dominado por densos bosques lluviosos templados perennifolios y bosques norte - patagónicos. La altitud de Los Andes apenas supera los 2,000 msnm. En el Bosque de Magallanes, en el extremo más austral, el clima es principalmente polar (Sarricolea *et al.*, 2016).

Especies de reptiles y anfibios encuentran el límite en su distribución en la zona de transición climática (correspondiente a las ecorregiones de Santiago y Maule). La separación genética entre linajes de múltiples especies de plantas, reptiles y mamíferos se ubica geográficamente en la zona de transición (Tabla 2) (Meynard *et al.*, 2002; Braun *et al.*, 2005; Palma *et al.*, 2005; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006; Torres-Pérez *et al.*, 2007; Himes *et al.*, 2008; Victoriano *et al.*, 2008; Napolitano *et al.*, 2014).



**Figura 2.** Ecorregiones en el área peninsular en el oeste de la Cordillera de los Andes (Morrone, 2015). A) En espacio geográfico. B) En espacio ecológico.

#### 1.4 Oscilaciones climáticas durante el Pleistoceno

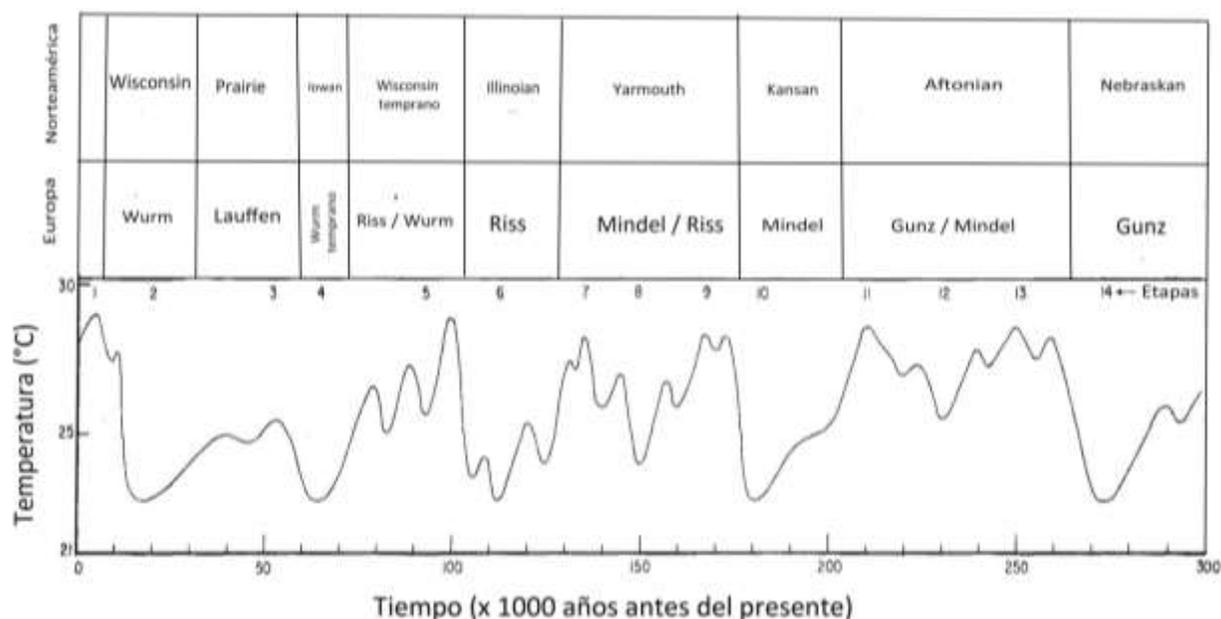
El clima global durante el Periodo Cuaternario, particularmente en la Época del Pleistoceno (2.5 Ma a 11,500 años), se caracterizó por oscilaciones climáticas que derivaron en la alternancia de periodos glaciales (70,000 a 90,000 años de duración) con sus correspondientes periodos interglaciares (10,000 a 30,000 años; Fig. 3) (Sousa-Martín, 2009). El periodo glacial más reciente, conocido como Wisconsin, comenzó hace aproximadamente 115,000 años y alcanzó su mayor extensión en el Último Máximo Glacial (UMG  $\approx$  21,000 años) (Sousa-Martín, 2009).

Durante el UMG, la posición de la corriente en chorro polar de Norteamérica se desplazó 10 ° al sur y trajo condiciones más húmedas al suroeste de los Estados Unidos y al noroeste de México. El nivel del mar descendió hasta aproximadamente 120 metros y la temperatura entre 5° C a 10° C. Esto ocasionó la modificación de ambientes disponibles y permitió que especies que actualmente se encuentran en zonas boreales avanzaran hacia zonas australes, otras que permanecieran en refugios o en el peor de los casos enfrentaran a procesos de extinción (Ferusquía-Villafranca y Torres-Roldán, 1980; (Harrison, 2004; Willis *et al.*, 2004; Ehlers *et al.*, 2011; Harrison y Glasser, 2011; Yao *et al.*, 2021). Los refugios se refieren a las áreas geográficas donde las especies permanecieron durante etapas glaciales (Haffner, 1969; Tribsch y Schönswetter, 2003).

La parte central de la península de Baja California, durante el UMG, posiblemente experimentó el clima mediterráneo actual del sur de California y el norte de Baja California (Whitlock, 1990; Van Devender y Heine, 2004). Esto permitió que las especies asociadas al clima mediterráneo se extendieran al menos unos 400 km al sur de su distribución actual (Metcalfe, 2006), lo que desplazó a las especies de ambiente desértico, que habitan actualmente en el centro peninsular, una distancia equivalente hacia el sur (Van Devender y Heine, 2004). El extremo sur de la península ha sido propuesto como refugio pleistocénico para las especies que habitan ambientes desérticos y cálidos (Graham *et al.*, 2014; González-Trujillo *et al.*, 2016).

En el hemisferio sur, durante la etapa glacial grandes capas de hielo se extendieron a lo largo de la Cordillera de los Andes (Rabassa *et al.*, 2000). Al norte de la latitud  $-30^{\circ}$ , los glaciares se limitaron a zonas montañosas de los Andes, por arriba de los 6,000 msnm. En la parte central (entre  $-30^{\circ}$  S a  $-40^{\circ}$  S), los glaciares se extendieron desde los 500 msnm hasta los 4,000 msnm (Solbrig, 1976). En el sur ( $-40^{\circ}$  S a  $-55^{\circ}$  S), los glaciares se presentaron desde el nivel del mar hasta los 1,800 msnm (Hollin, 1981; Harrison y Glasser, 2011). Los bloques de hielo durante el UMG forzaron a las poblaciones a migrar hacia el norte o permanecer en refugios (Premoli *et al.*, 2000; Victoriano *et al.*, 2008; Lessa *et al.*, 2010; Valdez *et al.*, 2020). El área central del OCA que corresponde a la ecorregión Maulo ha sido sugerida como un refugio para especies de reptiles y mamíferos (Premoli *et al.* 2000; Napolitano *et al.*, 2014).

El aumento de la radiación solar, la disminución de albedo, los cambios en la circulación de vientos y el incremento de dióxido de carbono provocaron el retroceso o desaparición de los casquetes de hielo del UMG alrededor de los 19,000 años (Uriarte, 2003; Clack, 2009). Tras el aumento de la temperatura y retroceso de glaciares, el periodo interglacial más reciente (Holoceno) inició hace aproximadamente 11,500 años (Uriarte, 2003).



**Figura 3.** Oscilaciones climáticas más recientes del Pleistoceno. Modificado de (Sousa-Martín, 2009).

### 1.5 Preguntas de investigación

La separación genética entre linajes de las especies de la península de Baja California ha sido atribuida a la existencia de una barrera geográfica en forma de canal en el centro peninsular. Sin embargo, su evidencia empírica ha sido cuestionada y el tiempo transcurrido desde la supuesta desaparición del canal habría sido suficiente para permitir el reencuentro geográfico de las poblaciones neutralizar la separación genética entre ellas. Pero la separación genética intraespecífica se ha mantenido. En el oeste de la Cordillera de los Andes, la separación genética en múltiples especies se ha relacionado con los cambios climáticos ocurridos en el Pleistoceno. Por ello, se plantea si el mantenimiento de la separación genética entre linajes de las especies de la península de Baja California puede deberse a las condiciones climáticas, al igual que en el oeste de la Cordillera de los Andes.

Es decir, si los cambios en la correspondencia entre el espacio ecológico (espacio-E) y el geográfico (espacio-G) pueden provocar separación espacial (ruptura) en la distribución geográfica que ocupa una especie (cripto - vicarianza) y sustentar la diferenciación genética intraespecífica. La respuesta tentativa a esta pregunta, la hipótesis, es que las variaciones climáticas, asociadas a las oscilaciones climáticas (glacial - interglacial) del Pleistoceno, modificaron la correspondencia entre el espacio-E y el espacio-G y fragmentaron la distribución geográfica de diversas especies. Si esta hipótesis es cierta, se espera que la distribución geográfica de los nichos fundamentales existentes de los linajes norte y sur estuviera separada geográficamente bajo los diferentes periodos climáticos, glaciales e interglaciales, o dicho de otro modo periodos fríos y cálidos. En este trabajo se usa el Último Máximo Glacial para representar un periodo frío y el escenario presente para un periodo cálido.

Se plantea una segunda pregunta, que es cómo durante el periodo cálido, como el presente, la separación genética entre linajes se mantiene a pesar de estar conectadas geográficamente. La hipótesis es que los nichos entre los linajes de cada especie no son equivalentes y existe baja similitud ecológica para los mismos linajes que se corresponde con el grado de divergencia genética entre ambos. Si esta hipótesis es cierta, esperaríamos encontrar diferencias entre los

nichos e los linajes de una misma especie y la correspondencia entre valores bajos de similitud ecológica con altos grados de divergencia genética entre linajes de una misma especie.

La primera hipótesis se puede poner a prueba a través de la modelación de nicho ecológico. Es importante indicar que los nichos se caracterizan en el espacio-E y luego se proyectan al espacio-G (Soberón *et al.*, 2017) donde se analiza la distribución potencial o idoneidad climática. La distribución potencial o idoneidad climática corresponde al espacio geográfico donde las condiciones climáticas son óptimas para los nichos fundamentales existentes de cada linaje. La segunda hipótesis se explora a través de tres pruebas estadísticas de comparación ecológica en el espacio-E. 1) Las pruebas de similitud de entorno se utilizan para medir cuan diferentes son las condiciones climáticas entre los nichos fundamentales existentes de dos linajes. 2) Las de identidad de nicho, se utilizan para estimar si los nichos realizados son idénticos o disímiles. 3) Las pruebas de similitud de nicho permiten inferir si los nichos realizados son más similares o diferentes de lo esperado por el azar, dado las condiciones climáticas que tienen disponibles (Warren *et al.*, 2008; Broennimann *et al.*, 2012).

## 2. ANTECEDENTES

La diferenciación genética de múltiples especies de la península de Baja California se ha explicado de forma diferente al patrón similar observado en las especies del oeste de la Cordillera de los Andes. En la península de Baja California, la huella genética se ha atribuido, sin evidencia geológica empírica, a los efectos de una barrera geográfica en forma de un canal en el centro peninsular (CCP), que partió el área de distribución de múltiples especies (Upton y Murphy, 1997). En el oeste de la Cordillera de los Andes la misma huella genética se ha imputado, sin embargo, a eventos climáticos ocurridos durante el Pleistoceno, cuando las especies enfrentaron procesos de contracción y expansión de sus poblaciones asociadas a cambios en el clima (Himes *et al.*, 2008; Victoriano *et al.*, 2008; Cañón *et al.*, 2010; Napolitano *et al.*, 2014).

### 2.1 Península de Baja California: hipótesis del canal en el centro peninsular (CCP)

En la península de Baja California, la hipótesis del canal medio peninsular se desarrolló originalmente como explicación a la separación genética entre los linajes norte y sur de *Uta stansburiana* (Upton y Murphy, 1997). La hipótesis sugiere que durante el Pleistoceno se formó un canal marino temporal en la parte media de la península que actuó como una barrera geográfica y aisló a las poblaciones de los extremos de la península.

La datación del canal del centro peninsular ha sido variable. Inicialmente, se estimó en un millón de años (Ma), con datos genealógicos de la separación entre los linajes de *Uta stansburiana* (Upton y Murphy, 1997). Posteriormente, los análisis genealógicos entre linajes de *Callisaurus draconoides* junto con datos estratigráficos sugieren que ocurrió hace menos 7 Ma (Lindell *et al.*, 2005). Los patrones entre linajes de *Homalonychus theologus* y *Urosaurus nigricaudus* fueron concordantes con estas estimaciones (Crews y Hedin, 2006; Lindell *et al.*, 2008). Sin embargo, otros autores proponen dataciones distintas a las anteriores, (13.2-4.7 Ma, Rodríguez-Robles y De Jesús-Escobar, 2000; 3-2 Ma, Douglas *et al.*, 2007).

El canal del centro peninsular que conectaría el Océano Pacífico con el Golfo de California se ha ubicado, con base en estudios topográficos, en dos zonas potenciales (Fig. 4). La primera se localiza a través del pueblo de San Ignacio, dividiéndose posteriormente en dos trazos, cada uno

por un flanco del complejo volcánico de Las Tres Vírgenes (Helenes y Carreño, 1999). La segunda, se ubica en el área de Agua Armada, al norte de San Francisco Borja, con dos desembocaduras en el Golfo de California (Fig. 4) (Dolby *et al.*, 2015). Las dos ubicaciones hipotéticas del canal en el centro de la península (Fig. 4) se encuentran en altitudes que varían de 0 a 350-500 msnm.

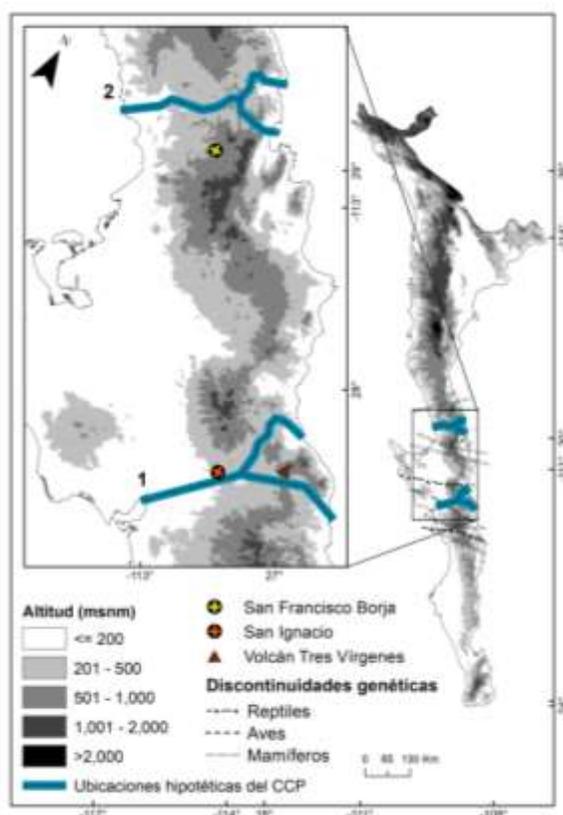
La topografía de la península hace un millón de años era esencialmente la misma que la actual, todas las cadenas montañosas habían alcanzado su altitud actual y existía una conexión terrestre a lo largo de la península (Grismer, 2002). Por tanto, para que un canal cruzara cualquier parte del centro de la península hace un millón de años o menos, el nivel del mar tendría que haberse elevado al menos 350 m por encima de su nivel actual (Grismer, 2002). Esto también habría inundado otras regiones de menor altitud como el istmo de La Paz, donde la máxima altitud son 181 msnm (Grismer, 2002; SRTM, 2013). No existe evidencia geológica de un incremento en el nivel del mar de esta magnitud durante el del Pleistoceno medio o tardío.

La ruta propuesta a través del pueblo de San Ignacio (Fig. 4) desemboca cerca de tres sistemas volcánicos: Aguajito (cuya formación se data en aproximadamente 1.18 Ma), Reforma Calderas (1.2 Ma) y el complejo Volcánico Tres Vírgenes (CVTV; 0.3 Ma) que está constituido por tres estratovolcanes: El Viejo, El Azufre y La Virgen (Avellán *et al.*, 2019). El complejo Volcánico Tres Vírgenes inició hace 0.3 Ma, con la formación del volcán El Viejo, cuya actividad volcánica termina entre 0.254 a 0.173 Ma. Tras un periodo de reposo de cientos o miles de años, la actividad volcánica se reanudó a un kilómetro al suroeste de El Viejo, lo que originó al volcán El Azufre, con actividad hasta aproximadamente 0.128 Ma. Tras otro periodo de reposo de aproximadamente 0.016 Ma, el magmatismo se reanuda hace 0.112 Ma a lo largo de la fisura del Cimarrón, lo que da origen al estratovolcán La Virgen, cuya actividad se prolongó hasta hace 0.022 Ma, con su principal erupción pliniana hace alrededor de 0.031 Ma (Schmitt *et al.*, 2010; Avellán *et al.*, 2019).

Se han considerado que las erupciones volcánicas que formaron el complejo Volcánico Tres Vírgenes cerraron el canal del centro peninsular y restablecieron la conectividad terrestre entre el norte y sur de la península (Garduño-Monroy *et al.*, 1993; Helenes y Carreño, 1999). Pero las

dataciones de la formación del complejo Volcánico Tres Vírgenes y las principales erupciones son bastante recientes y no coinciden con las estimaciones temporales de separación genética entre linajes de *Pituophis melanoleucus*, *Crotalus mitchelli*, *Callisaurus draconoides* (Rodríguez-Robles and De Jesús-Escobar, 2000; Douglas *et al.*, 2007; Lindell *et al.*, 2008). Aunque sí con la separación de los linajes de especies de reciente expansión en la península, como *Thomomys nigricans* y *Crotalus ruber* (Álvarez-Castañeda y Patton; 2004; Douglas *et al.*, 2006; Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013; Martínez-Noguez *et al.*, 2020).

La hipótesis del canal del centro peninsular ha sido citada de manera recurrente como la explicación de las divergencias genéticas de múltiples especies (Lindell *et al.*, 2005; Crews y Hedin, 2006; Lindell *et al.*, 2008), sin embargo tiene varios puntos débiles (Aguirre *et al.*, 1995; Brusca *et al.*, 2005; Hafner y Riddle, 2005; Lindell *et al.*, 2006; Dolby *et al.*, 2015). Primero, los tiempos considerados para la formación del canal provienen de la estimación de la separación genealógica entre poblaciones y de aproximaciones estratigráficas en puntos específicos del centro peninsular. Es decir, se usa información genética para inferir el tiempo de un proceso geológico. Segundo, los datos genéticos que se relacionaron con la apertura del canal muestran un intervalo temporal bastante amplio, que va de 13.2 Ma a 1 Ma. Tercero, los datos no tienen ningún soporte geológico que permitan una datación del evento en ningún punto temporal. Cuarto, los especímenes geográficamente cercanos a la zona de la separación genética muestran valores altos de divergencia (hasta 8.2%). Si se considera la estimación mínima del cierre del canal a un millón de años, implica que habría pasado el suficiente tiempo posterior al cierre de la barrera para que los linajes presenten un proceso de interdigitación de haplotipos y la pérdida o difusión de su separación genética. Pero la separación genética sigue presente, muy definida y acotada geográficamente (Rios y Álvarez-Castañeda, 2010; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2011). Quinto, la hipótesis del canal medio peninsular podría explicar la interrupción de flujo migratorio entre las especies de dispersión terrestre. Sin embargo, diferentes especies como aves, insectos voladores y algunas plantas (en referencia al polen) que se dispersan aéreamente y podrían haber traspasado el canal, también presentan la discontinuidad genética.



**Figura 4.** Ubicaciones hipotéticas para el canal en el centro peninsular (Helenes y Carreño, 1999; Dolby *et al.*, 2015) y ubicación geográfica de divergencias genéticas entre linajes de vertebrados en la península de Baja California. 1) San Ignacio. 2) San Francisco Borja.

## 2.2 Oeste de la Cordillera de los Andes: hipótesis de la variación climática del Pleistoceno

La explicación propuesta para la diferenciación genética en el oeste de la Cordillera de los Andes es diferente a la considerada para el mismo fenómeno en la península de Baja California. En esta región se ha explicado la diferenciación genética de múltiples especies a través de eventos climáticos ocurridos durante el Pleistoceno, cuando las poblaciones contrajeron y expandieron sus áreas de distribución (Himes *et al.*, 2008; Victoriano *et al.*, 2008; Cañón *et al.*, 2010; Napolitano *et al.*, 2014). Solamente en el caso de *Liolaemus monticola* se sugiere que su separación surgió por barreras físicas (Torres-Pérez *et al.*, 2007). Todos los demás casos se asocian a eventos climáticos que afectaron su distribución durante el Periodo Cuaternario. Análisis genéticos revelan su permanencia en refugios durante las etapas frías (glaciales) y expansión de su distribución en las etapas cálidas (interglaciales) (Torres-Pérez *et al.*, 2007; Himes *et al.*, 2008).

Excluyendo la Antártida, América del Sur es la única tierra del hemisferio sur que se extiende significativamente más allá de los  $-40^{\circ}$  S. Es por ello que grandes capas de hielo se extendieron en la región austral de los Andes durante la época glacial (Rabassa *et al.*, 2000). La presencia de los glaciares forzaron la contracción hacia el norte de la biota y posteriores episodios de colonización hacia el sur durante los periodos interglaciales (Lessa *et al.*, 2010). Se sugiere también que muchas especies que habitan las partes de mayor altitud de la región patagónica chilena fueron desplazadas hacia la costa entre los  $-38^{\circ}$  S y  $-43^{\circ}$  S (Premoli *et al.*, 2000; Villagrán, 2001).

### **2.3 La variación climática del Pleistoceno en la península de Baja California: indicios para una hipótesis alternativa**

Trabajos filogenéticos y filogeográficos en los que no coincidieron los tiempos de divergencia entre linajes y las estimaciones temporales previas del CCP han cuestionado la idea de que la separación genética en múltiples especies sea el resultado del canal del centro peninsular (Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013; González-Trujillo *et al.*, 2016; Harrington *et al.*, 2018). Por esta razón se ha sugerido que otros mecanismos como el cambio climático del Pleistoceno, selección de hábitat y gradientes ecológicos en el centro de la península pueden haber influido en la configuración y estructuración genética de las poblaciones (Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016; Harrington *et al.*, 2018).

El modelo sobre los cambios climáticos del Pleistoceno sugiere que se produjeron extinciones locales, fragmentación, aislamiento y reordenamientos en la distribución de especies (Stevens *et al.*, 2003; Harrison, 2004; Jiménez-Moreno y Suc, 2007; Costeur y Legendere, 2008; Ehlers *et al.*, 2011; Holmgren *et al.*, 2014; Harrison y Glasser, 2011; Lu *et al.*, 2020; Yao *et al.*, 2021) durante los ciclos glaciales (70,000 a 90,000 años de duración) e interglaciales (10,000 a 30,000 años) (Sousa-Martín, 2009). Esto se refleja en los patrones de expansión - contracción de la distribución de diferentes especies (Whorley *et al.*, 2004; González-Trujillo *et al.*, 2016; Harrington *et al.*, 2018).

El periodo glacial más reciente alcanzó su mayor extensión durante el Último Máximo Glacial (UMG; hace 21,000 años). El enfriamiento durante el UMG no se produjo de manera uniforme, sino que existieron períodos en los que se agudizó el frío (estadales) y en los períodos

interestadiales se suavizó. En condiciones de frío, las especies que actualmente se encuentran en zonas boreales se extendieron hacia zonas australes, otras se restringieron hacia refugios o en el peor de los casos enfrentaron procesos de extinción (Ferusquía-Villafranca y Torres-Roldán, 1980).

En la península de Baja California la vegetación durante las glaciaciones fue significativamente distinta de lo que observamos actualmente (Whitlock, 1990; Van Devender y Heine, 2004). El cambio en las condiciones climáticas está apoyado por datos de núcleos de sedimentos de la zona de Laguna Chapala y Laguna Seca en el centro - norte de la península. El análisis de los núcleos registran una variación de condiciones de alta humedad a mayor aridez durante el Holoceno temprano a medio (Metcalf, 2006; Roy *et al.*, 2010). Los mismos núcleos revelan un proceso de desertificación reciente asociado a un aumento de temperatura, lo que permitió a las especies de hábitos desérticos extenderse hacia el norte.

La expansión reciente de las especies de características tropical hacia el norte (Nason *et al.*, 2002; Álvarez-Castañeda y Rios, 2011; Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014) y hacia el sur (Garrick *et al.*, 2009; Álvarez-Castañeda y Lorenzo, 2017) se confirmó con datos genéticos. Las especies con expansión hacia el norte son consideradas de origen evolutivo reciente y asociadas a ambientes desérticos como *Chaetodipus spinatus*, *C. arenarius* y *Peromyscus eva* (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010; Álvarez-Castañeda y Rios, 2011; Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014). Y, las especies de distribución restringida a la península de Baja California (endémicas) que no presentan ninguna huella genética de divergencia entre poblaciones del norte y del sur son escasas (Zink *et al.*, 2000; Jaeger *et al.*, 2005; Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014).

En la península de Baja California se descartó la influencia del clima sobre la estructuración genética de las especies porque las especies con separación genética se distribuyen a lo largo de la península y se encuentran en diferentes hábitats que podrían amortiguar los cambios abruptos (Upton y Murphy, 1997). Otros autores propusieron que las oscilaciones climáticas del Pleistoceno (a partir de 2.5 Ma) no coincidieron con las fechas de separación genética entre linajes de algunas especies (Lindell *et al.*, 2006). También se ha aducido que el efecto del clima produciría rupturas a lo largo de la península y no concentradas en la región central (Lindell *et*

*al.*, 2006). Estas se basan en la percepción del clima solamente en el espacio-G y no consideran las variaciones climáticas que pudieran existir en el espacio-E.

La península de Baja California y el oeste de la Cordillera de los Andes comparten varias características y un patrón de separación genética de las especies que habitan cada región. La causa de este patrón ha sido explicada desde diferente perspectiva en cada región. En una de ellas, se asume la presencia de barreras físicas y en otra, se reconoce el efecto de los cambios climáticos pasados. Ante esta discrepancia de explicaciones, se estudia el patrón en ambas regiones peninsulares con el fin de poner a prueba el papel de la variación geográfica de las condiciones climáticas sobre la distribución intraespecífica de especies y su impacto en la estructuración de los linajes de las especies.

### 3. JUSTIFICACIÓN

Una barrera geográfica puede suponer aislamiento geográfico para unas especies pero no para otras, en función de la capacidad de dispersión (Halas *et al.*, 2005). Las barreras climáticas pueden actuar sobre múltiples especies sin importar el tipo de dispersión (Irwin, 2002; Stevens *et al.*, 2003; Tews *et al.*, 2004; Bolnick y Fitzpatrick, 2007; Costeur y Legendere, 2008; Hughes y Eastwood, 2006; Antonelli y Sanmartín, 2011; Pour *et al.*, 2017; Schield *et al.*, 2017; 2018). La separación genética entre linajes de múltiples especies en la península de Baja California y en el oeste de la Cordillera de los Andes se ha explicado por barreras geográficas y barreras climáticas, respectivamente.

La barrera geográfica hipotética de la península de Baja California no ha sido convincente para explicar la separación genética de todas las especies que han registrado estructura intraespecífica y no justifica que la divergencia genética se mantenga a pesar de su posible desaparición. Por otro lado, las barreras climáticas asociadas a periodos glaciales en el oeste de la Cordillera de los Andes y que dieron origen a la estructura genética intraespecífica de varias especies han desaparecido, pero la separación genética también se mantiene. Por lo que la presente investigación busca explicar el mantenimiento actual de la separación genética intraespecífica en las dos áreas peninsulares.

En la actualidad, en la península de Baja California y en el oeste de la Cordillera de los Andes existe heterogeneidad latitudinal climática y los linajes de cada especie se distribuyen en una zona climática diferente al de su contraparte. Por ello resulta de especial interés estudiar si las variaciones climáticas en la geografía pueden representar una barrera climática entre los nichos ecológicos de dos linajes que se relacione con el grado de aislamiento genético. La barrera climática entre los nichos ecológicos de los linajes permitiría reconocer la relevancia de la heterogeneidad ambiental dentro del contexto de diversificación de especies o especiación.

#### **4. HIPÓTESIS**

Las condiciones climáticas en el espacio-G para cada linaje son diferentes al de su contraparte en escenarios climáticos frío (Último Máximo Glacial  $\approx$  21,000 años) y cálido (presente), lo que provoca que los nichos fundamentales existentes en el espacio-E sean diferentes. En la actualidad, la diferencia entre los nichos realizados de los linajes de una misma especie se corresponde con el grado de separación genética entre los mismos.

## **5. OBJETIVOS**

### **5.1 Objetivo general**

Analizar si las condiciones climáticas en el espacio-G en un escenario climático frío (UMG) y un escenario climático cálido (presente) mantienen separada la distribución potencial para cada linaje de especies con diferenciación genética y si la separación en el espacio-G conduce a que los nichos ecológicos asociados a los mismos linajes (espacio-E) sean desiguales.

### **5.2 Objetivos particulares**

1. Evaluar si existe superposición geográfica de la idoneidad climática para los linajes de una misma especie en dos escenarios climáticos (frío  $\approx$  UMG y cálido = presente).
2. Analizar estadísticamente, en el espacio-E, si los nichos asociados a linajes norte y sur de una misma especie son diferentes y si el grado de similitud ecológica entre los linajes se corresponde con el grado de divergencia genética.

## **6. MATERIAL Y MÉTODOS**

### **6.1 Delimitación de áreas peninsulares**

Las áreas peninsulares se delimitaron de acuerdo a límites biogeográficos y climáticos (Fig. 1-2; Wiken *et al.*, 2011; Morrone, 2015). El área peninsular del hemisferio norte se ubica entre los 22° 50' N a 34° 19' N de latitud e incluye a la península de Baja California y una pequeña porción del suroeste de California (EE.UU.). El Río Colorado es una importante barrera física para la diversificación de especies de la región (Patton *et al.*, 2007; Camargo y Álvarez-Castañeda, 2020), por lo que las áreas al este del mismo se descartaron. El área peninsular del hemisferio sur se ubica entre los -17° 20' S a -48° 23' S de latitud, incluye la zona al oeste de la Cordillera de los Andes con altitudes por debajo de los 3,500 msnm. En sentido estricto la hipótesis del trabajo se centra en zonas geográficas continentales, por lo tanto, no se incluyen las islas.

### **6.2 Selección de especies**

Las especies de vertebrados con diferenciación genética se seleccionaron con base en los siguientes criterios: 1) respaldo filogenético que divida la distribución geográfica de la especie en dos linajes; 2) especies con distribución en al menos dos zonas climáticas diferentes en alguna de las áreas evaluadas, 3) especies con al menos 15 registros de presencia para cada linaje disponibles en bases de datos de alguna colección científica. En total 21 especies cumplieron con los criterios establecidos y se usaron como modelos de estudio, 11 especies de ellas en la península de Baja California y 10 en el oeste de la Cordillera de los Andes (Tabla 3).

Las divergencias genéticas entre linajes se han reportado en plantas, invertebrados y vertebrados (Tabla 3). Pero, los análisis del presente estudio se limitaron al grupo de vertebrados debido a que muestra una mayor relación con variables climáticas a macroescala como la precipitación y temperatura (Li *et al.*, 2015).

### **6.3 Obtención de datos: registros de presencia**

Los registros de presencia para las 21 especies se obtuvieron de trabajos filogenéticos (Upton y Murphy, 1997; Zink *et al.*, 2001; Palma *et al.*, 2005; Douglas *et al.*, 2006; Álvarez-Castañeda, 2007; Torres-Pérez *et al.*, 2007; Himes *et al.*, 2008; Lindell *et al.*, 2008; Victoriano *et al.*, 2008; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009; Cañón *et al.*, 2010; Lessa *et al.*, 2010; Rios y Álvarez-Castañeda,

2010; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2011; Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013; Napolitano *et al.*, 2014; Álvarez-Castañeda y Lorenzo, 2017; Harrington *et al.*, 2018) y se complementaron con datos de colecciones científicas disponibles del portal de VertNet (<http://vertnet.org/>). Para especies de mamíferos de la península de Baja California se añadieron los registros de la Colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB). Los registros se obtuvieron durante el 2018.

**Tabla 3.** Especies de la península de Baja California (PBC) y del oeste de la Cordillera de los Andes (OCA) seleccionadas y número de registros de presencia.

Área peninsular	Especies	Divergencia genética (%)	Tiempo estimado de la separación entre linajes (Ma)	Registros por especie	Registros por linaje	
					N	S
PBC	<i>Urosaurus nigricaudus</i>	4.54	7.10	265	97	168
	<i>Uta stansburiana</i>	ND	1.00	414	295	119
	<i>Crotalus ruber</i>	0.30	0.47 - 0.45	206	116	90
	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	6.00	ND	202	105	97
	<i>Auriparus flaviceps</i>	5.00	ND	76	27	49
	<i>Ammospermophilus leucurus</i>	3.70	ND	180	106	74
	<i>Otospermophilus beecheyi</i>	7.02	ND	165	138	27
	<i>Dipodomys merriami</i>	6.07	ND	364	236	128
	<i>Chaetodipus fallax</i>	3.90	ND	204	180	24
	<i>Thomomys nigricans</i>	4.50	0.16 - 0.007	128	28	100
	<i>Lepus californicus</i>	0.30 - 0.50	ND	195	141	54
OCA	<i>Liolaemus lemniscatus</i>	ND	P	143	94	49
	<i>Liolaemus monticola</i>	10.80	ND	89	68	21
	<i>Liolaemus pictus</i>	ND	P	296	23	273
	<i>Liolaemus tenuis</i>	ND	P	195	125	70
	<i>Dromiciops gliroides</i>	11.00	ND	120	37	83
	<i>Abrothrix olivaceus</i>	4.00	P	118	79	39
	<i>Geoxus valdivianus</i>	10.00	ND	130	109	21
	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	0.90 - 1.30	P	287	94	193
	<i>Loxodontomys micropus</i>	1.13 - 1.50	P	150	107	43
	<i>Leopardus guigna</i>	ND	ND	49	24	25
<b>Total</b>				<b>3,976</b>	<b>2,030</b>	<b>1,701</b>

ND: Sin datos. P: Durante el Pleistoceno. N: linaje norte. S: linaje sur.

#### **6.4 Distribución potencial en dos escenarios climáticos globales: frío (Último Máximo Glacial) y cálido (presente)**

La distribución potencial para el nicho fundamental existente de cada linaje de una especie se exploró bajo dos escenarios climáticos distintos, frío y cálido. Se modeló el nicho ecológico de cada linaje y se proyectó en el espacio geográfico bajo las condiciones climáticas de frío y cálido. Para las condiciones de frío se tomaron como referencia los datos del Último Máximo Glacial ( $\approx$  21,000 años) y para el cálido, las del presente. Se esperaba encontrar una separación espacial en la distribución potencial de dos linajes de una misma especie bajo las dos condiciones climáticas, lo que sugeriría que en las oscilaciones climáticas durante el Pleistoceno la idoneidad climática para cada linaje se mantuvo separada geográficamente de la de su contraparte. Los datos de las condiciones climáticas se utilizaron para modelar el nicho ecológico de la especie y de los linajes, es decir, con y sin considerar la separación genética *a priori*.

La distribución potencial de un linaje se infiere de la caracterizaron en el espacio-E de su nicho fundamental existente que se proyecta al espacio-G, donde se analiza las zonas que contienen las condiciones climáticas óptimas para la existencia del linaje, es decir, la distribución potencial o idoneidad climática (Elith *et al.*, 2011; Soberón *et al.*, 2017; Araújo *et al.*, 2019). La distribución potencial de cada linaje de cada especie se obtiene a través del modelado de nicho ecológico. El modelado de nicho ecológico identifica condiciones ambientales adecuadas para una especie (o linaje) al asociar lugares de presencia con variables ambientales (Peterson *et al.*, 2011).

Los nichos de las poblaciones pueden presentar variaciones dentro del nicho de la especie, por lo que considerar el nivel de especie como unidad de estudio en un aspecto ecológico no siempre es lo más acertado (Bocedi *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2018; Brown y Carnaval, 2019). Los modelos de nicho ecológico (MNE) se realizaron por linaje para capturar la información ambiental de cada uno que permite observar similitudes o disimilitudes (Graham *et al.*, 2004; Pearman *et al.*, 2010; Banta *et al.*, 2012; Serra-Varela *et al.*, 2015; Maguire *et al.*, 2018; Smith *et al.*, 2018). Los modelos por linaje se contrastaron al realizar un modelo general (para cada especie) para revisar la idoneidad climática sin considerar la separación genética entre linajes. Los MNE se caracterizaron en el espacio-E, que utiliza las condiciones climáticas del presente y

se proyectaron en el espacio-G bajo condiciones climáticas frías (escenario del Último Máximo Glacial:  $\approx 21,000$  años) y condiciones climáticas cálidas (presente = interglacial).

El primer paso en el desarrollo de los modelos de nicho es considerar el tipo de datos e información ambiental con los que se cuenta y decidir la configuración del diagrama BAM (Soberón y Peterson, 2005). El diagrama BAM es un modelo representativo en el espacio-G de los nichos de las especies (espacio-E) determinado por tres componentes: «B» se refiere a los factores bióticos vinculados con la supervivencia de una especie, por ejemplo, competidores, depredadores y mutualistas; 2) «A» se refiere a las variables abióticas que permite la presencia de la especie y equivale al nicho fundamental existente; y 3) «M» se refiere a los sitios que han sido accesible a la dispersión de la especie desde su origen histórico, es decir, representa las oportunidades y limitaciones de los movimientos de la especie. La delimitación del componente M es de suma importancia, ya que puede influir en la variabilidad de los resultados (Barve *et al.*, 2011; Soberón *et al.*, 2017). El presente estudio se centra en la influencia de las condiciones ambientales sobre las poblaciones de vertebrados, por tanto, se utiliza información de los componentes A y M.

### **6.5 Componente A (variables abióticas)**

Las variables climáticas derivadas de la precipitación y temperatura obtenidas de la base de datos de WorldClim versión 2.1 se utilizaron para crear los modelos de nicho (Tabla 4; <https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>) (Fick y Hijmans, 2017). WorldClim tiene disponibles 19 capas climáticas para diferentes periodos temporales que representan escenarios climáticos distintos. En el escenario con condiciones climáticas frías se usaron las capas climáticas correspondientes al periodo temporal del Último Máximo Glacial (UMG  $\approx 21,000$  años). En el escenario con condiciones climáticas cálidas se usaron las capas climáticas que corresponden a los últimos 50 años (Hijmans *et al.*, 2005).

WorldClim tiene para los escenarios no actuales diferentes Modelos de Circulación Global (MCG) que brindan diferentes versiones del clima (Hijmans *et al.*, 2005; Varela *et al.*, 2015). Para el escenario frío (UMG) se utilizó el modelo *Community Climate System Model* (CCSM; Collins *et al.*, 2006) y el modelo del *Max Planck Institute für Meteorologie* (MPI; Giorgetta *et al.*, 2013).

Los dos Modelos de Circulación Global CCSM y MPI se eligieron porque muestran mayor similitud entre ellos respecto a los otros escenarios climáticos disponibles para el escenario frío (Guevara *et al.*, 2018).

Las 19 capas climáticas de WorldClim fueron creadas con información de promedios mensuales del clima compilados de estaciones meteorológicas de numerosas fuentes globales, regionales, nacionales y locales, principalmente para el período 1950 - 2000 (Tabla 4; Hijmans *et al.*, 2005). Las capas climáticas se crearon a través de interpolación de los datos compilados y el algoritmo «*thin-plate smoothing spline*» en ANUSPLIN (Hutchinson, 2004). Las capas tienen una resolución espacial de 30 minutos de arco que equivale a aproximadamente  $0.86 \text{ km}^2$  en el ecuador y disminuye a otras latitudes, pero se denomina comúnmente resolución de «1 km» (Hijmans *et al.*, 2005).

Las 19 variables presentan correlaciones, por lo que se seleccionaron subconjuntos de variables para cada linaje que permitan probar la configuración óptima de MaxEnt (Anexo B; Feng *et al.*, 2019). Dos subconjuntos de variables para cada linaje y para el modelo general se obtuvieron de manera independiente (Tabla 5). El primer subconjunto se seleccionó con base en: 1) el valor de correlación entre las variables; 2) el aporte que tuviera en el modelo; 3) las preferencias climáticas de la especie.

Primero se creó una matriz con los valores de correlación de Pearson entre todas las variables con la función «cor» en R (R Core Team, 2020). Segundo, entre pares de variables con valores de  $r^2 > 0.80$  (considerado como altas) (Dormann *et al.*, 2013) se seleccionó la variable con mayor aporte al modelo, según pruebas de Jackknife. Tercero, las variables preseleccionadas fueron cotejadas con información biológica de cada especie para verificar las preferencias climáticas de la especie. El segundo subconjunto de variables se escogió de acuerdo a los valores de correlación y colinealidad entre variables a través del paquete «usdm» en R (Naimi *et al.*, 2014; R Core Team, 2020).

**Tabla 4.** Variables climáticas utilizadas para caracterizar el nicho fundamental existente de vertebrados con diferenciación genética intraespecífica.

Variable	Descripción
Bio 01	Temperatura media anual
Bio 02	Intervalo medio diurno
Bio 03	Isotermalidad
Bio 04	Temperatura estacional
Bio 05	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio 06	Temperatura mínima del mes más frío
Bio 07	Intervalo de temperatura anual
Bio 08	Temperatura media del trimestre más seco
Bio 09	Temperatura media del trimestre más cálido
Bio 10	Temperatura media del trimestre más cálido
Bio 11	Temperatura media del trimestre más frío
Bio 12	Precipitación media anual
Bio 13	Precipitación del mes más húmedo
Bio 14	Precipitación del mes más seco
Bio 15	Precipitación estacional
Bio 16	Precipitación del trimestre más húmedo
Bio 17	Precipitación del trimestre más seco
Bio 18	Precipitación del trimestre más frío
Bio 19	Precipitación del trimestre más frío

## **6.6 Componente M (accesibilidad)**

El componente M hace referencia a definir un área en el espacio-G al que ha tenido acceso una especie (o linaje). En este trabajo, el componente M se analizó bajo tres hipótesis para cada una de las 21 especies (Tabla 3): 1) modelación de nicho sin diferenciación genética intraespecífica (modelo general); 2) modelación de nicho de linaje norte; y 3) modelación de nicho de linaje sur.

Como escenario de partida se obtuvo la distribución conocida de cada especie (Anexo D). En el caso de las especies con amplia distribución extrapeninsular (en especial en la PBC) solamente se consideró el área de su distribución presente en el interior del área peninsular. La distribución conocida de cada especie se obtuvo de trabajos filogenéticos en complemento con información del portal del IUCN (<https://www.iucnredlist.org/>) (Anexo D).

### **1. Componente M para modelos de nicho sin hipótesis filogenética (modelo general)**

#### **1a. Península de Baja California**

Las especies seleccionadas (Tabla 3) se distribuyen en toda la extensión latitudinal de la PBC, por lo que se infiere que toda el área peninsular de PBC ha sido accesible para tales especies. El componente M también considera la accesibilidad para una especie que se ajusta mediante una zona de influencia que toma en cuenta la capacidad de dispersión de cada especie (Barve *et al.*, 2011). Por tanto, el componente M para especies de PBC equivale al área peninsular con una zona de influencia («buffer») del 20% al 30% de su extensión hacia la zona de California en Estados Unidos, según la especie y sus respectivas características de dispersión (Fig. 4; Anexo C).

#### **1b. Oeste de la Cordillera de los Andes**

Las especies con distribución al oeste de la Cordillera de los Andes no se encuentran a todo lo largo del área peninsular, por lo que se usa la distribución conocida de cada especie como escenario de partida para definir el componente M del modelo general. El área de distribución de cada especie se creó con una zona de influencia alrededor de la misma, equivalente entre el 20% y 30% de su extensión (Fig. 4; Anexo C).

## **2. Componente M para modelos de nicho de linajes norte**

### **2a. Península de Baja California**

La distribución conocida de cada especie se dividió de acuerdo a los límites en el espacio-G que le corresponden a los linajes norte y sur, registrados en la bibliografía. A la distribución del linaje norte se le adicionó una zona de influencia en los extremos norte y sur equivalente del 20% al 30% de su distribución, según las características de dispersión de cada especie (Fig. 4).

### **2b. Oeste de la Cordillera de los Andes**

La distribución conocida de cada especie se dividió de acuerdo a los límites en el espacio-G que le corresponden a los linajes norte y sur, registrados en la bibliografía. Al área correspondiente al linaje norte se añadió una zona de influencia equivalente del 20% al 30% de su distribución, según las características de dispersión de cada especie (Fig. 4; Anexo C).

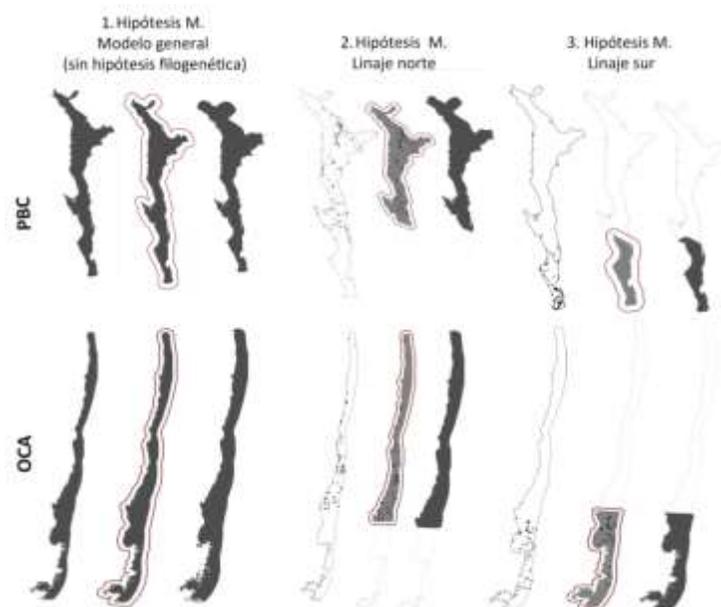
## **3. Componente M para modelos de nicho de linajes sur**

### **3a. Península de Baja California**

La distribución conocida de cada linaje sur se definió con los registros de presencia. A la distribución se adicionó una zona de influencia en el extremo norte equivalente del 20% al 30% de su distribución, según las características de dispersión de cada especie (Fig. 4; Anexo C).

### **3b. Oeste de la Cordillera de los Andes**

La hipótesis M para linajes sur se definió de la misma manera que su contraparte.



**Figura 5.** Esquema de la delimitación de tres hipótesis M para cada especie. Península de Baja California: *Ammospermophilus leucurus*. Oeste de la Cordillera de los Andes: *Abrothrix olivaceus*.

En la modelación de nicho es importante evitar sesgos espaciales (Boria *et al.*, 2014), efectos del muestro en el espacio geográfico (espacio-G) y equiparar información ambiental de los nichos ecológicos en el espacio ecológico (espacio-E; Varela *et al.*, 2013; Boria *et al.*, 2014). Los registros recopilados de las 21 especies de vertebrados examinadas se filtraron bajo tres criterios: 1) remoción de registros duplicados, 2) supresión de aquellos registros con información incompleta que no permitiera corroborar la georreferenciación; 3) se estableció 1 km como distancia mínima entre un registro y otro. Los filtros fueron realizados en Excel, ArcGIS y en el software R con el paquete «ecospat», respectivamente (Di Cola *et al.*, 2017; R Core Team, 2020). Los registros resultantes se dividieron para cada linaje filogenético. Los registros de presencia se subdividieron con el método estructurado geográficamente en conjuntos de 75% para la calibración y 25% para la evaluación del modelo (Radosavljevic y Anderson, 2014).

### 6.7 Calibración y evaluación de modelos

Los modelos se construyeron en el software MaxEnt (Máxima entropía; [https://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/)). MaxEnt realiza estimaciones del nicho basado en registros de presencia e información ambiental (Phillips *et al.*, 2006). La calibración óptima de MaxEnt se obtuvo al examinar subconjuntos de diferentes variables y

evaluar el sobreajuste de los modelos. Los dos subconjuntos de variables, previamente seleccionadas en la sección 6.3.1, se examinaron por medio de funciones matemáticas que aplican MaxEnt a cada variable («*feature class*»): lineal («L»), cuadrática («Q»), producto («P»), umbral («T») y bisagra («H») y se eligió el subconjunto con mayor aporte al modelo. El sobreajuste de los modelos se evaluó con diferentes medidas de penalización («multiplicador de regularización»). En total se calibraron 1,219 modelos en el paquete «kuenm» en R (Cobos *et al.*, 2019).

Los 1,219 modelos calibrados se evaluaron por medio de la significancia, rendimiento y complejidad para elegir la configuración óptima de MaxEnt. La significancia del modelo se midió por los valores de ROC parcial. Los modelos con mejor rendimiento fueron aquellos que obtuvieron una tasa de omisión menor al 10% (OR, por sus siglas en inglés; Peterson *et al.*, 2011). La complejidad se consideró admisible en modelos con valores de AIC («*Akaike Information Criterion*») menores a 2 (AIC mínimo y  $\Delta AIC = 0$ ).

## 6.8 Proyección de modelos de nicho en el espacio-G

La configuración óptima de MaxEnt se utilizó para crear los modelos finales y proyecciones al espacio-G bajo dos escenarios climáticos: frío (UMG:  $\approx 21,000$  años) y cálido (presente). Los modelos en el espacio-G se convirtieron de tipo continuo a binario. La conversión se realizó con el fin de apreciar de manera explícita las zonas con idoneidad climática para cada linaje. El criterio utilizado tomó como umbral de corte el primer decil («*10 percentile threshold*»; Araújo y Peterson, 2012; Escalante *et al.*, 2013), la tasa de omisión y el área de predicción del modelo.

En las proyecciones al escenario climático frío se aplicó la métrica «*Mobility Oriented Parity*» (MOP) que identifica áreas con condiciones no análogas entre la región de calibración y la de proyección (Elith *et al.*, 2010). La Mobility Oriented Parity estima las distancias euclidianas entre las regiones de calibración y proyección en espacios ambientales multivariados para identificar y excluir valores que están fuera del intervalo ambiental de la región de calibración. Esta prueba se realizó en el paquete «ntbox» en R (Elith *et al.*, 2010; Owens *et al.*, 2013; Osorio-Olvera *et al.*, 2018).

## 6.9 Comparación estadística de los nichos entre linajes y de su correspondencia con su separación genética

Se exploró si los nichos fundamentales existentes y los realizados de los linajes norte y sur de una especie son diferentes y si las diferencias se corresponden con los grados de separación genética entre los mismos. Las pruebas estadísticas utilizadas para probar esta hipótesis fueron la prueba de similitud de entorno, prueba de identidad de nicho y prueba de similitud de nicho. Se esperaba encontrar separación entre los nichos fundamentales existentes, que los nichos realizados no sean idénticos; y valores de similitud entre los nichos realizados de los linajes norte y sur de una misma especie cercanos a 0. El valor de similitud ecológica se esperaba que corresponda con el grado de divergencia genética entre linajes, es decir, a menor similitud entre nichos mayor grado de divergencia genética. La relación entre poca similitud y mayor diferenciación genética sugeriría que la separación genética actual puede mantenerse por las diferencias en los nichos de los linajes.

Las métricas que cuantifican y comparan los nichos de los linajes se basan en los índices  $D$  e  $I$ . El índice  $D$  de Schoener (1968; ecuación 1) asume la probabilidad de distribución sobre un espacio geográfico, donde  $p_{X,i}$  (o  $p_{Y,i}$ ) representa la probabilidad asignada a un modelo para la especie «X» (o «Y») en el pixel ( $i$ ). Esto hasta cierto punto puede tener alguna interpretación biológica, debido a que refleja el uso o no del hábitat por parte de la especie (Warren *et al.*, 2008; 2018). El índice  $H$  (Van der Vaart, 1998; ecuación 2) no conlleva supuestos biológicos, lo que hace más factible su uso para comparaciones entre MNE donde solamente se utiliza información ambiental.

El índice  $D$  tiene un intervalo de 0 (diferentes) a 1 (idénticos) y el índice  $H$  de 0 (diferentes) a 2 (idénticos). Warren *et al.* (2008) ajustaron el índice  $H$  para hacer comparaciones de resultados entre ambos índices ( $D$  y  $H$ ) y propusieron una estadística de similitud (ecuación 3) que tiene un intervalo de 0 (diferentes) a 1 (idénticos), conocida como índice  $I$  o distancia de Hellinger modificada (Warren *et al.*, 2008).

$$D(p_X p_Y) = 1 - \frac{1}{2} \sum_i |p_{X,i} - p_{Y,i}| \quad (1)$$

$$H(p_X p_Y) = \sqrt{\sum_i (\sqrt{p_{X,i}} - \sqrt{p_{Y,i}})^2} \quad (2)$$

$$I(p_X p_Y) = 1 - \frac{1}{2} H(p_X, p_Y) \quad (3)$$

Se realizaron tres pruebas estadísticas para comparar los nichos de los linajes norte y sur de las especies seleccionadas de las áreas de la península de Baja California y del área al oeste de la Cordillera de los Andes (Tabla 3). Las pruebas de similitud de entorno (PSE), de identidad de nicho (PIN) y de similitud de nicho (PSN) se utilizaron porque cada una estima las comparaciones ecológicas en diferente variante del nicho ecológico. La prueba de similitud de entorno cuestiona si el modelo de nicho ecológico (MNE) de un linaje predice mejor de lo esperado por el azar el MNE de otro linaje e incorpora las diferencias ambientales circundantes a los registros de presencia (Warren *et al.*, 2008), por lo que la variante del nicho que compara se acerca a lo que se define como nicho ecológico fundamental existe. Las pruebas de identidad de nicho (PIN) y de similitud de nicho (PSN) realizan las comparaciones con base en las características ambientales asociados a los registros de presencia (Broennimann *et al.*, 2012), por lo que la variante del nicho que compara se acerca a lo que se define como nicho ecológico realizado o efectivo. La PIN aporta información que permite inferir si los nichos de los linajes han sufrido alguna alteración. La PSN indica cuan similar es el nicho de un linaje con un nicho simulado al azar.

### 6.9.1 Prueba de similitud de entorno (PSE)

La prueba de similitud de entorno se calcula en función de la idoneidad de climática para los nichos fundamentales existentes proyectados en el espacio-G. La prueba de similitud de entorno cuestiona si los modelos de nicho (MNE) de poblaciones con distribuciones parcial o totalmente no sobrepuestas son más diferentes entre sí de lo esperado por azar ( $H_0$  = similitud de entorno; Warren *et al.*, 2008). En este contexto, indica si el MNE del linaje norte predice mejor que el azar un modelo de nicho para el linaje sur y viceversa.

La prueba de similitud de entorno compara la similitud real de los MNE creados para los linajes norte y sur con la similitud obtenida de los modelos generados de puntos al azar de su contraparte. Es decir, compara los índices  $D$  e  $I$  de los modelos de nicho elaborados con los

registros del linaje norte frente los índices  $D$  e  $I$  extraídos de los modelos de nicho generados del linaje sur. La prueba se repite en dirección opuesta y compara los valores  $D$  e  $I$  del linaje sur con los valores  $D$  e  $I$  del MNE obtenido de puntos elegidos al azar del área de estudio del linaje norte (Warren *et al.*, 2008).

La prueba de similitud de entorno se realizó en el paquete «ENMTools 1.0» (Warren *et al.*, 2021) en el programa R (R Core Team, 2020). Se implementaron 100 réplicas para la construcción de un modelo nulo. La hipótesis nula se rechaza cuando los valores  $D$  o  $I$  caen por debajo del 5° percentil en la distribución aleatoria de los valores de similitud (Glor y Warren, 2010).

Los resultados esperados de la implementación de la prueba de similitud de entorno son aquellos que permitan rechazar la hipótesis nula (similitud de entorno). El rechazo de la hipótesis nula sugeriría que las condiciones climáticas donde habita cada linaje son más diferentes de lo esperado por el azar. La obtención de valores cercanos a 0 para los índices  $D$  e  $I$  reflejaría que los MNE para cada linaje son diferentes y que un linaje no predice mejor que al azar el modelo de nicho de su contraparte. Esto apuntaría que los nichos fundamentales existentes son diferentes y apoyaría a la hipótesis del trabajo.

### **6.9.2 Prueba de identidad de nicho (PIN)**

La prueba de identidad de nicho determina si los nichos realizados de dos especies en dos áreas geográficas son equivalentes o idénticos cuando se reasignan de manera aleatoria los registros de ambas especies entre las dos áreas. Primero, los registros se reagrupan y se dividen aleatoriamente en dos conjuntos de datos, el número de registros es igual al de los conjuntos de los datos originales. Segundo, los índices  $D$  e  $I$  son calculados.

La prueba de identidad de nicho se realizó para corroborar la disparidad entre los nichos realizados de los linajes norte y sur. El resultado esperado es la no equivalencia entre los nichos realizados, lo que sugeriría que cada linaje se encuentra en partes diferentes del nicho fundamental y apoyaría a la hipótesis del trabajo.

### 6.9.3 Prueba de similitud de nicho (PSN).

La prueba de similitud de nicho examina si la superposición entre los nichos realizados de dos especies es diferente de la superposición entre el nicho observado de una especie contra la simulación de un nicho seleccionado al azar dentro de la distribución de la otra especie (Broennimann *et al.*, 2012). Con esta prueba se examinó si la superposición entre los nichos realizados de los linajes norte y sur es diferente de la superposición entre el nicho realizado del linaje norte contra un nicho simulado dentro del área del linaje sur y viceversa.

Las pruebas de PIN y PSN se implementaron en el paquete «ecospat» en R (Di Cola *et al.*, 2017; R Core Team, 2020). En ambas pruebas se realizaron 100 repeticiones para construir la distribución de los valores  $D$  e  $I$  simulados. En la PIN, si los valores observados para  $D$  e  $I$  caen dentro de la densidad del 95% de los valores simulados la hipótesis nula de la equivalencia de nicho no puede rechazarse. Una PSN con una superposición observada superior al 95% de los valores simulados se interpreta como que la especie ocupa entornos en las dos áreas que son más similares entre sí de lo esperado por el azar (Broennimann *et al.*, 2012).

La prueba de similitud de nicho se realizó para determinar cuan parecidos son los nichos realizados de los linajes norte y sur. Los valores para los índices  $D$  e  $I$  son entre 0 a 1. Los resultados para los índices  $D$  e  $I$  se espera que sean correspondientes al grado de separación genética entre linajes de diferentes especies. A menor similitud de los índices mayor diferenciación genética. Entonces, se podría sugerir que la separación genética puede estar correlacionada con las diferencias ecológicas entre linajes. Para ello, se realizaron pruebas de correlación de Pearson entre los valores de similitud ecológica y los valores de separación genética entre linajes de cada especie.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Distribución potencial para linajes de especies con separación genética en dos escenarios climáticos globales: frío y cálido

La superposición entre las distribuciones potenciales para los linajes norte y sur de las especies de la península de Baja California y el oeste de la Cordillera de los Andes se examinó mediante el conteo de los píxeles con idoneidad climática (Tabla 5). Se considera superposición mínima cuando el número de píxeles con idoneidad climática para ambos linajes es menor al 20% del total de los píxeles para un solo linaje (norte o sur); superposición limitada cuando el número de píxeles con idoneidad climática para ambos linajes cae entre el 21% al 40% del total de los píxeles para un solo linaje (norte o sur); superposición moderada cuando el número de píxeles con idoneidad climática para ambos linajes cae entre el 41% al 60% del total de los píxeles para un solo linaje (norte o sur); superposición alta cuando el número de píxeles con idoneidad climática para ambos linajes cae entre el 61% al 80% del total de los píxeles para un solo linaje (norte o sur); y superposición máxima cuando el número de píxeles con idoneidad climática para ambos linajes cae entre el 81% al 100% del total de los píxeles para un solo linaje (norte o sur).

En condiciones climáticas cálidas (presente), las distribuciones potenciales de diez (de once) linajes norte de las especies de la península de Baja California mostraron superposición mínima en relación con las distribuciones potenciales de sus respectivos linajes sur (Tabla 5). Nueve (de once) linajes sur de especies de la península de Baja California mostraron superposición mínima en relación con las distribuciones potenciales de sus respectivos linajes norte (Tabla 5). El modelo general (sin divisiones filogenéticas) apoyó los resultados de los modelos de nicho por cada uno de los linajes. En el oeste de la Cordillera de los Andes, las distribuciones potenciales de seis (de diez) linajes norte mostraron superposición limitada en relación con las distribuciones potenciales de sus respectivos linajes sur (Tabla 5). Cuatro (de diez) linajes sur mostraron superposición limitada en relación con las distribuciones potenciales de sus respectivos linajes norte.

En condiciones climáticas frías (Último Máximo Glacial), la superposición entre las distribuciones potenciales de los linajes norte y sur de la península de Baja California fue mínima para todas las

especies (Tabla 5). La distribución potencial para los linajes norte cubrió la mayor parte del área peninsular y para los linajes sur se contrajo a la región austral de la península. La superposición entre las distribuciones potenciales de los linajes norte y sur del oeste de la Cordillera de los Andes varió entre mínima, limitada y moderada, según el modelo de circulación global (CCSM y MPI). La distribución potencial para linajes norte y sur se concentró en las regiones del centro y norte, con excepción de dos especies.

**Tabla 5.** Pixeles con idoneidad climática para los linajes norte y sur de especies de la península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes bajo dos escenarios climáticos (frío = UMG y cálido = presente). AP: área peninsular.

Área peninsular	Especie	Escenario climático	Número de pixeles con idoneidad climática			Porcentaje de superposición entre linajes	
			norte	sur	ambos	N (%)*	S (%)**
PBC	UN	Presente	82,231	25,470	9	0.01	0.04
		UMG-ccsm	12,828	4,124	2,573	20.06	62.39
		UMG-mpi	14,066	2,511	1,718	12.21	68.42
	US	Presente	86,152	47,238	11,474	13.32	24.29
		UMG-ccsm	12,147	1,735	1,256	10.34	72.39
		UMG-mpi	10,143	1,818	1,083	10.68	59.57
	CR	Presente	72,756	22077	308	0.42	1.40
		UMG-ccsm	9,683	1352	262	2.71	19.38
		UMG-mpi	8,242	2901	489	5.93	16.86
	CB	Presente	76,805	35,504	5,146	6.70	14.49
		UMG-ccsm	13,479	3,470	1,454	10.79	41.90
		UMG-mpi	8,605	5,524	2,463	28.62	44.59
	AF	Presente	61,127	65,722	5,570	9.11	8.48
		UMG-ccsm	6,502	79	79	1.22	100.00
		UMG-mpi	4,923	465	353	7.17	75.91
	AL	Presente	159,547	26,415	1,329	0.83	5.03
		UMG-ccsm	5,096	801	34	0.67	4.24
		UMG-mpi	4,739	1,895	1,093	23.06	57.68
	OB	Presente	59,892	126928	5142	8.59	4.05
		UMG-ccsm	15,622	2566	1175	7.52	45.79
		UMG-mpi	12,223	3088	742	6.07	24.03
DM	Presente	110,655	32,933	255	0.23	0.77	
	UMG-ccsm	7,402	3	3	0.04	100.00	
	UMG-mpi	3,750	28	28	0.75	100.00	
CF	Presente	76,094	53,028	21542	28.31	40.62	
	UMG-ccsm	7,906	4,594	448	5.67	9.75	

OCA		UMG-mpi	13,486	961	795	5.90	82.73
	TN	Presente	52,915	26,963	0	0.00	0.00
		UMG-ccsm	9,270	4,866	740	7.98	15.21
		UMG-mpi	8,100	2,309	1082	13.36	46.86
	LC	Presente	141,848	38,408	4265	3.01	11.10
		UMG-ccsm	10,547	32	31	0.29	96.88
		UMG-mpi	12,516	93	61	0.49	65.59
	LLE	Presente	111,385	41,329	31555	28.33	76.35
		UMG-ccsm	11,178	22,913	6572	58.79	28.68
		UMG-mpi	10,956	23,582	6905	63.02	29.28
	LMO	Presente	43,434	43,770	15248	35.11	34.84
		UMG-ccsm	8,876	4,749	1840	20.73	38.74
		UMG-mpi	6,620	5,511	2454	37.07	44.53
	LPI	Presente	108,178	179,761	47537	43.94	26.44
		UMG-ccsm	16,709	18,736	893	5.34	4.77
		UMG-mpi	19,891	16,739	1666	8.38	9.95
	LTE	Presente	93,193	67,633	25332	27.18	37.46
		UMG-ccsm	12,317	19,692	5526	44.86	28.06
		UMG-mpi	16,865	23,745	11232	66.60	47.30
	DG	Presente	72,976	121,080	52430	71.85	43.30
		UMG-ccsm	8,137	4,526	1270	15.61	28.06
		UMG-mpi	6,142	6,503	1618	26.34	24.88
	AO	Presente	112,813	88,730	10304	9.13	11.61
		UMG-ccsm	4,296	15,141	2088	48.60	13.79
		UMG-mpi	2,953	10,044	1089	36.88	10.84
	GV	Presente	140,756	128,237	52069	36.99	40.60
		UMG-ccsm	6,864	6,581	655	9.54	9.95
		UMG-mpi	5,277	9,576	1107	20.98	11.56
	OL	Presente	182,092	201,068	51750	28.42	25.74
		UMG-ccsm	3,206	10,167	1471	45.88	14.47
	UMG-mpi	4,003	7,820	1574	39.32	20.13	
LMI	Presente	260,392	94,271	78859	30.28	83.65	
	UMG-ccsm	9,704	19,431	4375	45.08	22.52	
	UMG-mpi	9,677	21,838	5159	53.31	23.62	
LG	Presente	113,048	155,428	9226	8.16	5.94	
	UMG-ccsm	4,337	7,390	1534	35.37	20.76	
	UMG-mpi	5,390	6,159	2025	37.57	32.88	

\*Porcentaje de pixeles de la distribución potencial del linaje norte que se superponen con la distribución potencial del linaje sur. \*\*Porcentaje de pixeles de la distribución potencial del linaje sur que se superponen con la distribución potencial del linaje norte. UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*, LLE: *Liolaemus lemniscatus*, LMO: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus pictus*, LTE: *Liolaemus tenuis*, DG: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, LMI: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.

Las comparaciones estadísticas entre los nichos de los linajes en todas las especies de la península de Baja California y en siete de diez del oeste de la Cordillera de los Andes sugieren que las condiciones climáticas en el espacio-G para cada linaje son más diferentes de lo esperado al azar.

Las pruebas de identidad de nicho indicaron que los nichos entre los linajes no son equivalentes. Las pruebas de similitud de nicho apuntan a que los nichos de los linajes de una misma especie no son más diferentes de lo esperado al azar dado la disponibilidad diferencial de los ambientes en el espacio-G.

Los valores de similitud de los índices  $D$  e  $I$  en la península de Baja California ( $D = 0.063$  a  $0.291$ ,  $I = 0.101$  a  $0.394$ ) fueron inferiores a los valores de similitud en las comparaciones de los linajes del oeste de la Cordillera de los Andes ( $D = 0.071$  a  $0.581$ ,  $I = 0.107$  a  $0.674$ ). En la mayoría de las especies de la península de Baja California y del oeste de la Cordillera de los Andes, 18 de 21, la similitud mostrada por los índices  $D$  e  $I$  fue inferior al 0.5.

Los resultados de la distribución potencial y de la comparación entre los nichos de linajes de especies con separación genética sugieren que en la península de Baja California: 1) la idoneidad climática para cada linaje se encuentra en regiones diferentes de la península bajo dos escenarios climáticos (frío  $\approx$  Último Máximo Glacial y cálido = interglacial); 2) los linajes norte se asocian con ambientes más fríos, por lo que en los periodos fríos su distribución potencial incrementa; y 3) los linajes sur se asocian a climas más cálidos, por lo que en escenarios fríos su distribución potencial se contrae. En cambio, en el oeste de la Cordillera de los Andes: 4) la distribución potencial para los linajes se entremezcla en el escenario climático cálido; 5) la distribución potencial en el escenario climático frío para los linajes se concentra en la región central y en el norte del área peninsular. Finalmente, en ambas regiones: 6) los nichos fundamentales existentes de un linaje es diferente al de su contraparte en especies de la PBC y OCA; y 7) las diferencias en el espacio-E entre los nichos son reflejo de las diferencias en las condiciones climáticas del espacio-G.

Los resultados apoyan la hipótesis del trabajo que sugiere que bajo diferentes escenarios climáticos los linajes permanecen separados debido a que las condiciones climáticas en el espacio-G son diferentes y provocan la desigualdad de los nichos fundamentales existentes de los linajes. A continuación se detallan los resultados en la distribución potencial para linajes y comparaciones estadísticas entre los nichos de linajes de especies con separación genética en la PBC y OCA.

## **7.2 Distribución potencial para linajes de la península de Baja California (PBC) en condiciones climáticas cálidas (presente)**

Los modelos de nicho con la configuración óptima de MaxEnt para cada linaje fueron estadísticamente mejores que los ajustes de expectativas nulas. Los modelos obtuvieron buen rendimiento (OR), significancia (ROC parcial) y valores aceptables de complejidad (AIC y delta.AIC) (Tabla 6).

Las distribuciones predichas basadas en los modelos de nicho ecológico (MNE) para linajes norte y sur de reptiles (*U. nigricans*, *U. stansburiana* y *C. ruber*) coincidieron con los registros de presencia (Fig. 6-8). La distribución potencial para *U. nigricaudus*, obtenida del modelo general (sin división de linajes), predice dos porciones aisladas de la península donde la especie puede encontrar las condiciones climáticas para su subsistencia (Fig. 6). La distribución potencial del modelo general para *U. stansburiana* muestra un área continua (Fig. 7). La distribución potencial del modelo general para *C. ruber* se encuentra en parches aislados (Fig. 8).

La distribución potencial para los linajes de las aves (*C. brunneicapillus* y *A. flaviceps*) se encuentran en superposición. En los modelos generales de las aves la distribución potencial es similar al creado para cada linaje (Fig. 9-10).

Las distribuciones predichas por modelos de nicho para mamíferos (*A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami*, *C. fallax*, *T. nigricans* y *L. californicus*) fueron consistentes con los registros (Fig. 11 - 16). La distribución potencial para los linajes de *A. leucurus* se observan en zonas distintas del área peninsular, pero próximas geográficamente. El modelo general sugiere que gran parte del

área de estudio contiene condiciones climáticas idóneas para la especie (Fig. 11). Las áreas con idoneidad climática para linajes de *O. beecheyi* se superponen geográficamente en la zona de transición climática de la península de Baja California. El modelo general difirió y las áreas con condiciones climáticas idóneas se encuentran aisladas (Fig. 12).

Las distribuciones potenciales para los linajes de *D. merriami* se encuentran en regiones distintas. El modelo general sugiere que gran parte del área de estudio contiene condiciones climáticas idóneas para ambos linajes (Fig. 13). Las distribuciones predichas para cada linaje de *C. fallax* se superponen, pero en el modelo general la distribución potencial para cada linaje está aislada al de su contraparte (Fig. 14).

Las distribuciones potenciales para los linajes de *T. nigricans* se encuentra en áreas continuas y levemente superpuestas (Fig. 15). La distribución potencial obtenida del modelo general se encuentra en diferentes parches aislados (Fig. 15). Las distribuciones predichas para *L. californicus* muestran condiciones climáticas idóneas para cada linaje en regiones diferentes con ligera superposición (Fig. 16).

### **7.3 Distribución potencial para linajes de la península de Baja California (PBC) en condiciones climáticas frías (UMG)**

La distribución potencial en condiciones globales frías fue diferente entre los linajes norte y sur. Gran parte de la península presenta condiciones climáticas idóneas para linajes del norte península. Pocas regiones, restringidas principalmente a la parte sur, mostraron condiciones climáticas idóneas para linajes del sur (Fig. 6 - 16).

Las distribuciones predichas para los linajes norte de reptiles (*U. nigricaudus*, *U. stansburiana* y *C. ruber*) abarcaron gran parte del área peninsular, pero lo opuesto para los linajes del sur. Estas predicciones se obtuvieron con los dos modelos de circulación global (MCG) probados (*Community Climate System Model (CCSM)* y *Max Planck Institute for Meteorology (MPI)*). La distribución potencial para linajes del sur muestra una porción al norte de la península con

idoneidad climática, pero la prueba *Mobility Oriented Parity* (MOP) sugiere que esas áreas presentan condiciones no análogas con las áreas de calibración (Fig. 6-8; Anexo E).

La distribución potencial de los linajes de *C. brunneicapillus* muestra gran parte de la península con condiciones climáticas idóneas para ambos linajes. Sin embargo, se aprecia mayor superposición en estas áreas en el modelo de circulación global CCSM que en el MPI (Fig. 9). La distribución potencial para el linaje sur del ave *A. flaviceps* no mostró áreas con condiciones climáticas idóneas en el modelo de circulación global CCSM, en el MPI se aprecian escasos píxeles de condiciones idóneas en la parte sur de la península (Fig. 10).

Las distribuciones potenciales en el escenario con clima frío para *A. leucurus*, *D. merriami* y *L. californicus* mostraron resultados similares. Gran parte de la península con idoneidad climática para linajes del norte, pero pocos píxeles o ninguno con idoneidad climática para los linajes del sur en los dos modelos de circulación globales probados (Fig. 11, 13, 16). La distribución predicha para linajes de *O. beecheyi* sugiere una gran parte de la región con condiciones climáticas idóneas para ambos linajes en los dos modelos de circulación global (CCSM y MPI) (Fig. 12).

La distribución potencial en el escenario con clima frío para *C. fallax* no coincide para los modelos de circulación global probados. El modelo de circulación global CCSM sugiere áreas con condiciones climáticas idóneas para cada linaje en zonas diferentes de la península. El MPI muestra un área de gran extensión con condiciones climáticas idóneas para el linaje norte en comparación con el del sur, además de estar parcialmente superpuestas (Fig. 14). La distribución predicha para *Thomomys nigricans* también fue diferente entre modelos de circulación global. El CCSM muestra gran parte de la península con condiciones climáticas idóneas para el linaje norte, pocas áreas para el linaje sur y superposición entre ellas. El MPI sugiere áreas con condiciones climáticas idóneas para ambos linajes, algunos píxeles en los extremos norte y sur de la península exclusivos para el linaje sur (Fig. 15).

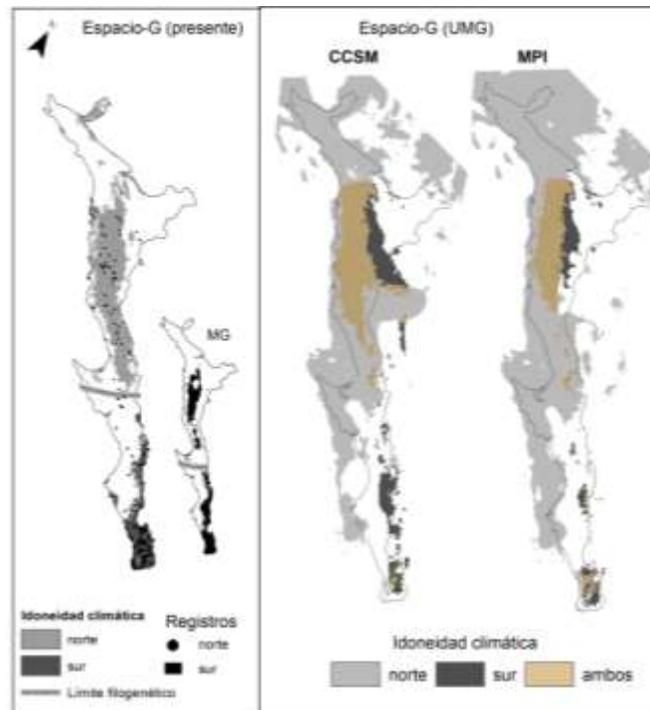
**Tabla 6.** Subconjuntos de variables seleccionadas, parametrización óptima de MaxEnt y criterios de evaluación para los modelos de linajes norte (N), sur (S) y modelo general (MG) de especies de la península de Baja California y el oeste de la Cordillera de los Andes.

Área	Especies	Modelo	Subconjunto de variables (Bio)*	FC	RM	AUC	OR	AIC	Delta.AIC
peninsular	<i>Urosaurus nigricaudus</i>	N	05, 08, 19, 06, 01, 18, 4, 15	LQ	1.0	0.819	0.333	1319.905	0.000
		S	13, 17, 15, 02, 06, 03, 19, 05	Q	2.0	0.853	0.066	3079.312	0.000
		MG	15, 01, 02, 12, 03, 14, 04	QH	3.0	0.806	0.040	4570.167	0.000
	<i>Uta stansburiana</i>	N	16, 03, 14, 4, 5, 12	LP	1.0	0.778	0.063	7243.154	0.000
		S	01, 11, 09, 02, 13, 04, 07, 18	QP	0.9	0.781	0.038	2741.715	0.000
		MG	01, 18, 05, 12, 04, 15	QT	2.0	0.883	0.037	10164.441	0.000
	<i>Crotalus ruber</i>	N	16, 03, 18, 19, 15, 13, 07, 02	LP	0.7	0.848	0.333	2623.545	1.283
		S	11, 16, 08, 17, 04	QH	3.0	0.867	0.000	701.559	0.000
		MG	18, 01, 04, 12, 07, 05, 03, 14, 17	LQPTH	2.0	0.838	0.037	4816.128	0.000
	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	N	13, 10, 02, 08	LQ	1.0	0.803	0.000	1179.564	0.000
		S	09, 01, 12, 06, 07, 02, 17	QP	0.1	0.821	0.038	2097.996	0.000
		MG	01, 09, 15, 03, 17, 04, 02, 14, 12, 05	T	3.0	0.884	0.027	3446.826	0.000
	<i>Auriparus flaviceps</i>	N	18, 03, 13, 02, 12, 16	LPT	2.0	0.777	0.166	646.848	0.000
		S	09, 01, 08, 13, 16, 02	LQP	0.3	0.762	0.000	1168.349	0.000
		MG	18, 11, 3, 09, 05, 07, 18	PH	3.0	0.887	0.050	1921.546	0.000
	<i>Ammospermophilus leucurus</i>	N	11, 02, 07, 12, 15, 13	LP	3.0	0.779	0.037	2467.086	0.000
		S	02, 01, 03, 06, 08, 04, 12	Q	0.5	0.775	0.000	1534.554	0.000
		MG	06, 01, 18, 02, 13	TH	3.0	0.782	0.002	4228.911	0.000
	<i>Otospermophilus beecheyi</i>	N	06, 19, 16, 07, 15, 14, 13	P	0.7	0.891	0.166	586.804	0.000
		S	05, 04, 09, 13	LQ	2.0	0.778	0.000	349.907	0.000
		MG	19, 13, 11, 01, 14, 07	LQ	0.2	0.866	0.000	1006.253	0.000
	<i>Dipodomys merriami</i>	N	06, 07, 03, 05, 17, 02, 04	LP	1.0	0.818	0.044	5231.113	0.000
		S	09, 06, 10, 08, 19, 07	TH	4.0	0.775	0.068	2417.587	0.000

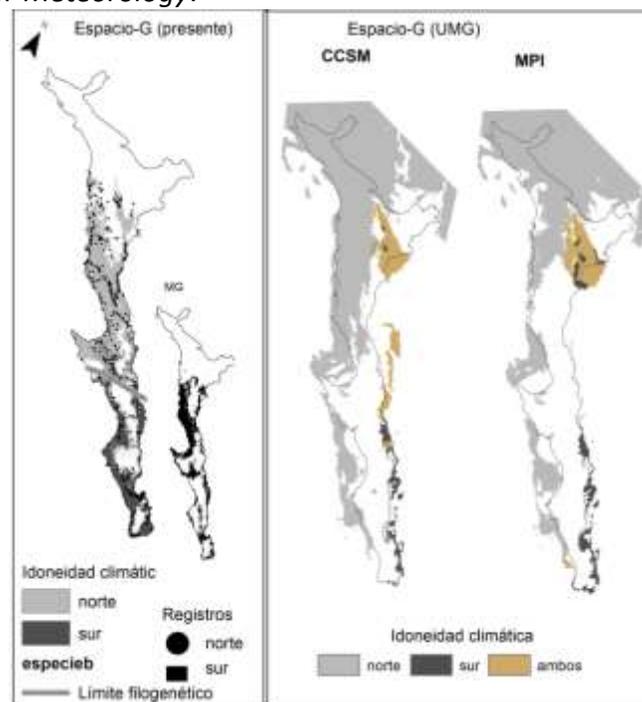
OCA	<i>Chaetodipus fallax</i>	MG	01, 19, 12, 04, 08, 15, 02	LPTH	2.0	0.863	0.047	8049.414	0.000
		N	06, 19, 03, 09, 14, 02, 15	PT	2.0	0.836	0.029	2860.109	0.000
		S	18, 03, 01, 16, 11, 02, 15, 14	P	1.0	0.877	0.000	587.064	0.000
	<i>Thomomys nigricans</i>	MG	02, 18, 10, 19, 5, 11, 07, 02, 03	T	2.0	0.736	0.050	3641.072	0.000
		N	08, 03, 19, 09, 04, 17	T	2.0	0.870	0.000	2308.737	0.000
		S	02, 03, 08, 02, 8, 5, 14, 04	T	2.0	0.785	0.026	3400.520	0.000
	<i>Lepus californicus</i>	MG	11, 16, 18, 05, 01, 15, 07, 03, 14	QH	5.0	0.859	0.046	6128.368	0.000
		N	09, 03, 19, 02, 07, 18, 13	QH	2.0	0.786	0.000	425.206	0.000
		S	19, 11, 09, 08, 07, 03, 12, 17	P	0.8	0.884	0.000	799.094	0.000
	<i>Liolaemus lemniscatus</i>	MG	01, 02, 06, 03, 13, 15, 04	QTH	3.0	0.811	0.035	2673.750	0.000
		N	13, 02, 03, 15, 09, 08, 04	LQT	2.0	0.826	0.096	2089.000	0.198
		S	16, 06, 07, 15, 03, 05	PTH	2.0	0.897	0.082	1010.000	0.714
	<i>Liolaemus monticola</i>	MG	12, 10, 02, 03, 07	LQPT	2.0	0.770	0.027	3389.200	0.000
		N	19, 02, 14, 04, 03	LPT	1.0	0.841	0.015	1316.000	0.000
		S	14, 16, 07, 04, 06	LQT	0.7	0.931	0.095	449.000	0.000
	<i>Liolaemus pictus</i>	MG	14, 02, 19, 03, 11	LQP	4.0	0.924	0.050	1665.879	0.000
		N	03, 05, 07, 17, 13, 11	LQ	0.7	0.739	0.077	288.08.000	0.000
		S	04, 06, 05, 04, 13, 03	LQP	0.9	0.751	0.099	6376.000	0.000
	<i>Liolaemus tenuis</i>	MG	15, 03, 01, 05, 07, 11, 13	QTH	3.0	0.773	0.043	6604.972	0.004
		N	02, 13, 03, 04, 06, 09	PT	2.0	0.783	0.096	2838.000	0.000
S		02, 03, 15, 09, 07	LPH	2.0	0.814	0.100	1507.000	0.000	
<i>Dromiciops gliroides</i>	MG	19, 02, 06, 03, 07, 05	T	4.0	0.738	0.020	4655.988	0.000	
	N	06, 03, 15, 02, 13	LH	2.0	0.729	0.081	838.000	0.000	
	S	05, 09, 04, 15, 03, 13, 14	LPT	1.0	0.814	0.000	1845.000	0.000	
<i>Abrothrix olivaceus</i>	MG	05, 04, 17, 03, 13, 18	PT	2.0	0.736	0.034	2825.223	0.000	
	N	03, 15, 04, 08, 09, 02, 18, 05	LQTH	1.0	0.864	0.089	1908.000	0.022	
	S	13, 10, 15, 04, 03	L	0.1	0.771	0.077	918.000	0.000	

<i>Geoxus valdivianus</i>	MG	11, 15, 08, 02, 07	LQ	0.1	0.871	0.015	1401.000	0.000
	N	15, 09, 04, 03, 13 14, 02	P	4.0	0.804	0.055	2544.000	0.000
	S	06, 18, 03, 15	PT	1.0	0.814	0.048	490.000	0.000
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	MG	13, 09, 04, 11, 08, 02	LP	0.8	0.811	0.046	4211.000	0.000
	N	08, 06, 09, 19, 05, 07, 03	TH	2.0	0.779	0.096	2284.000	0.000
<i>Loxodontomys micropus</i>	S	05, 11, 15, 13, 04, 03, 18	LH	2.0	0.788	0.098	4673.000	0.000
	MG	06, 16, 02, 05, 03	PTH	2.0	0.727	0.041	7325.545	0.000
	N	15, 14, 09, 03, 13, 04	LPH	2.0	0.830	0.094	2565.000	0.000
<i>Leopardus guigna</i>	S	06, 07, 14, 15, 01, 09, 03	QTH	0.9	0.924	0.093	964.000	0.000
	MG	12, 03, 07, 15, 04, 19	LP	0.1	0.841	0.080	841.000	0.000
	N	04, 02, 13, 09, 03, 15	LH	2.0	0.786	0.000	167.000	0.000
	S	09, 14, 07, 16, 06	QT	1.0	0.926	0.080	580.000	0.000
	MG	14, 03, 19, 05, 08, 02	LQ	0.3	0.806	0.000	791.218	0.000

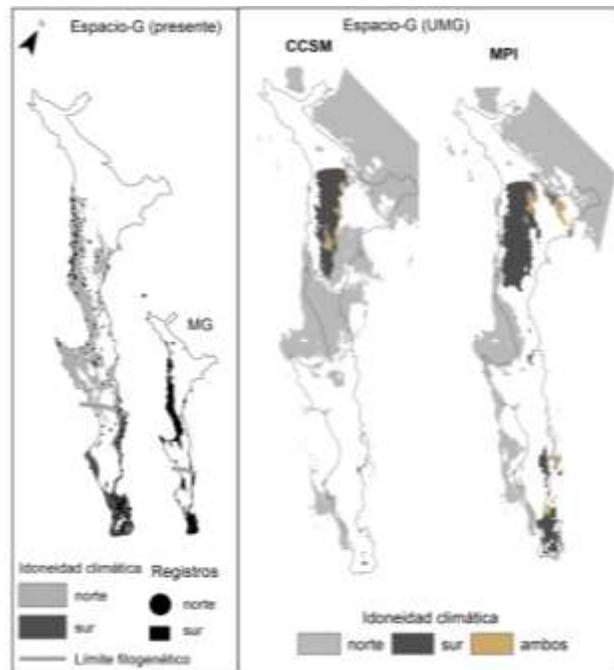
Temperatura media anual (bio01), intervalo medio diario (bio02), isoterma (bio03), temperatura estacional (bio04), temperatura máxima del mes más cálido (bio05), temperatura mínima del mes más frío (bio06), intervalo de temperatura anual (bio07), temperatura media del trimestre más seco (bio08), temperatura media del trimestre más seco (bio09), temperatura media del trimestre más cálido (bio10), temperatura media del trimestre más frío (bio11), precipitación media anual (bio12), precipitación del mes más húmedo (bio13), precipitación del mes más seco (bio14), precipitación estacional (bio15), precipitación del trimestre más húmedo (bio16), precipitación del trimestre más seco (bio17), precipitación del trimestre más cálido (bio18) y precipitación del trimestre más frío (bio19). FC: Feature Class. RM: Regularization multiplier. AUC: Área bajo la curva. OM: Omission rate. AIC: Akaike Information Criterion. \*de izquierda a derecha representa el orden de contribución a los modelos, de mayor a menor. Área sombreada representa el subconjunto de variables 1. Área no sombreada representa el subconjunto de variables 2.



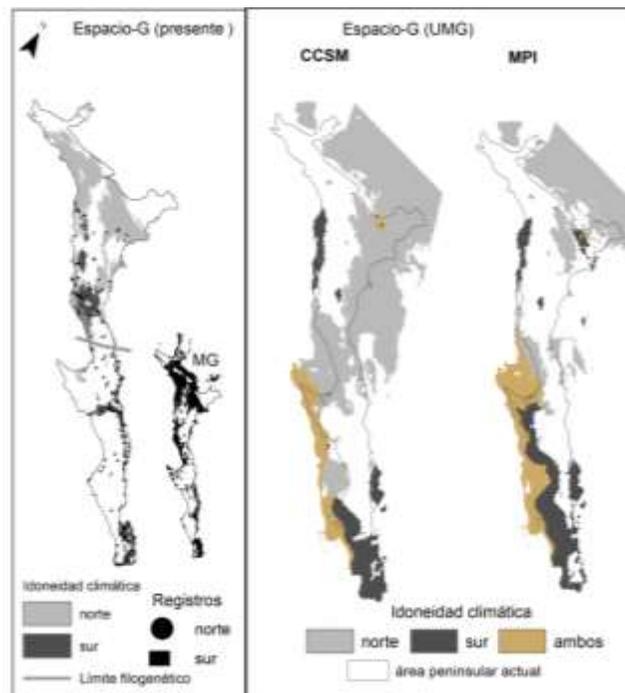
**Figura 6.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Urosaurus nigricaudus* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



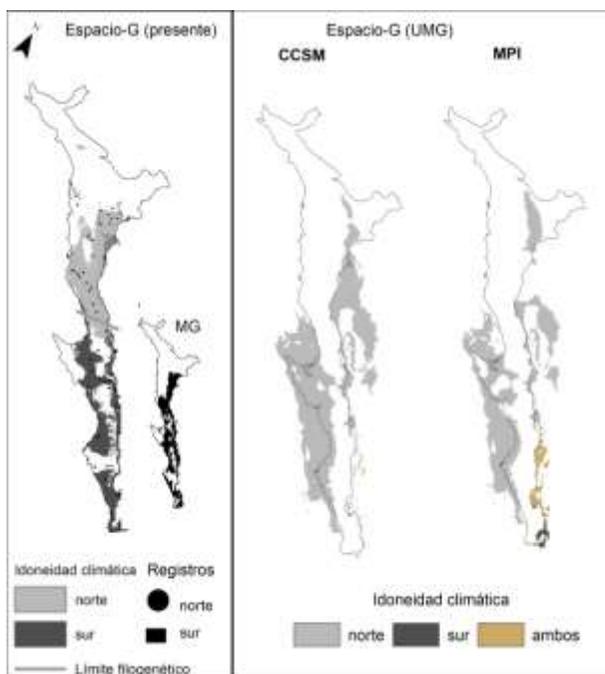
**Figura 7.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Uta stansburiana* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



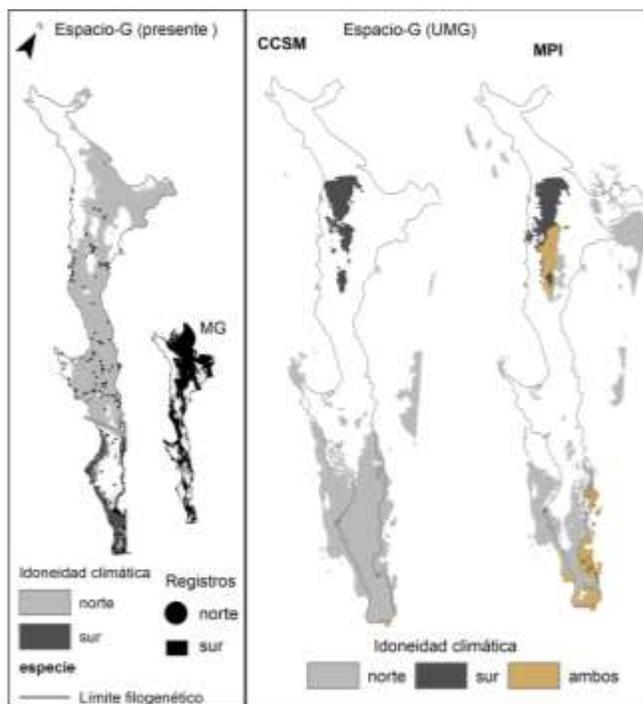
**Figura 8.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Crotalus ruber* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



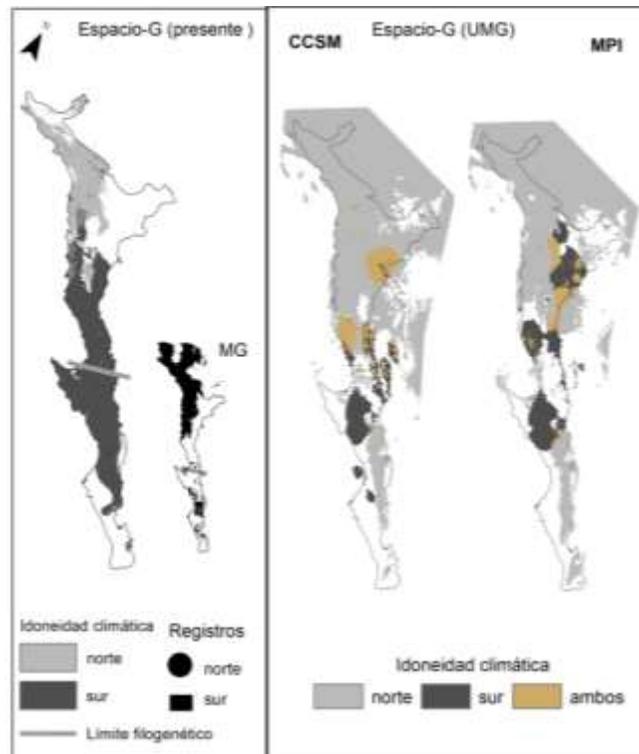
**Figura 9.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Campylorhynchus brunneicapillus* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



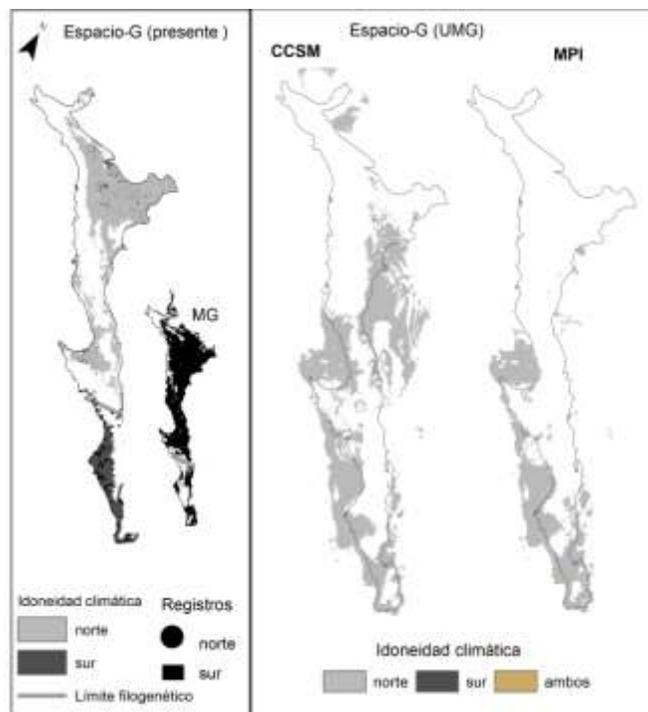
**Figura 10.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Auriparus flaviceps* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



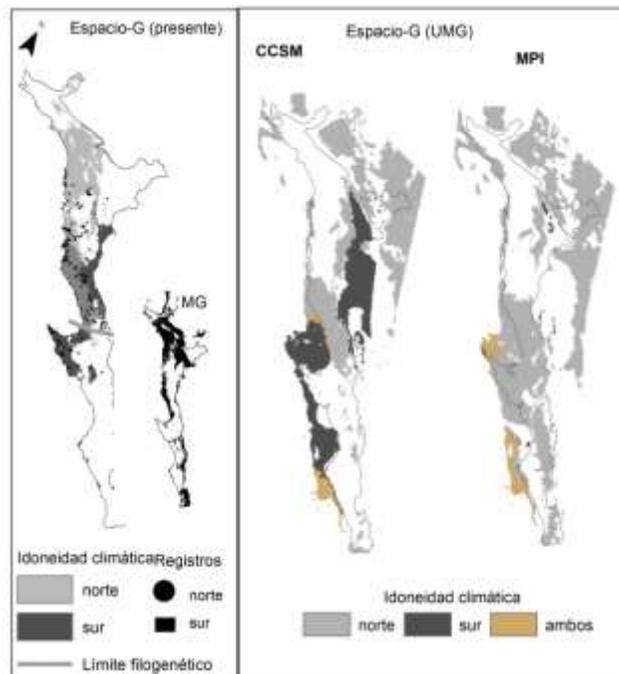
**Figura 11.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Ammospermophilus leucurus* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



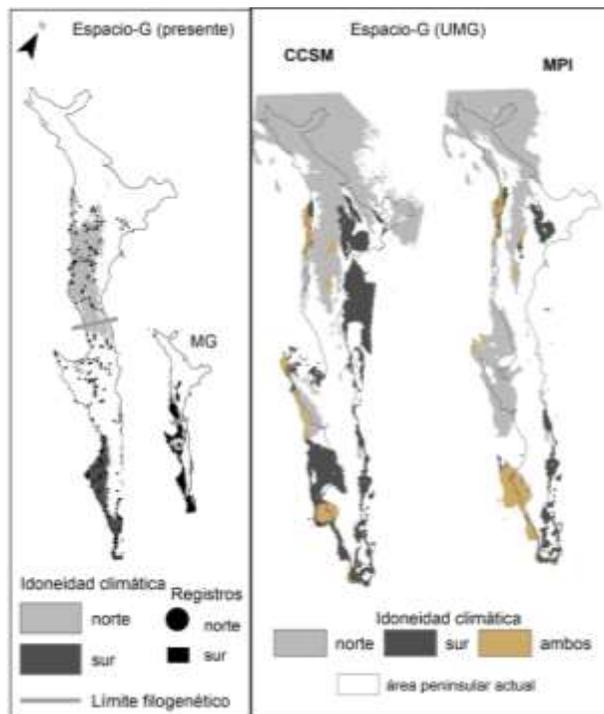
**Figura 12.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Otospermophilus beecheyi* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



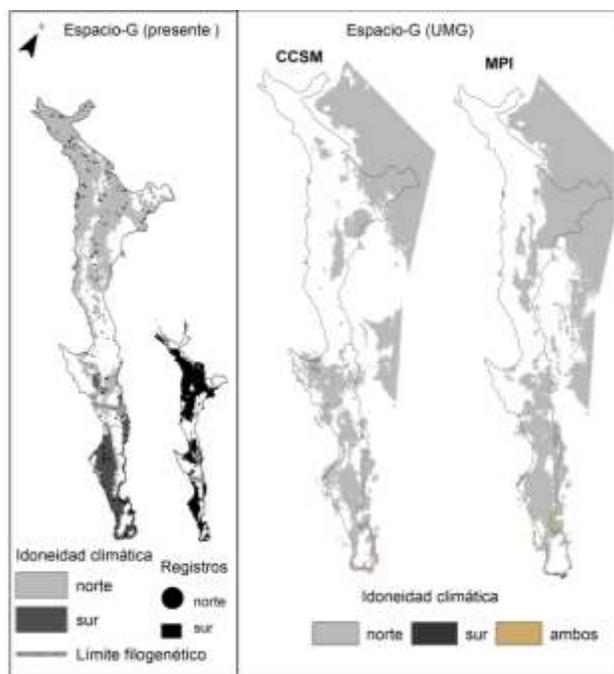
**Figura 13.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Dipodomys merriami* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



**Figura 14.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Chaetodipus fallax* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



**Figura 15.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Thomomys nigricans* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



**Figura 16.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Lepus californicus* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.

#### 7.4 Distribución potencial para linajes del oeste de la Cordillera de los Andes (OCA) en condiciones climáticas cálidas (presente)

El modelo de nicho con la configuración óptima de MaxEnt para cada linaje fue estadísticamente mejor que la expectativa basada en el modelo nulo, obtuvieron buen rendimiento (OR), significancia (ROC parcial) y valores aceptables de complejidad (AIC y delta.AIC; Tabla 6). Los subconjuntos de variables seleccionadas difirieron entre linajes de cada especie, pero predominaron las derivadas de la temperatura.

Las distribuciones predichas basadas en MNE para linajes de reptiles (*Liolaemus lemniscatus*, *L. monticola*, *L. pictus* y *L. tenuis*) fueron consistentes con los registros de presencia (Fig. 17 - 20). Las distribuciones potenciales para los linajes de *L. lemniscatus* se superponen parcialmente. La distribución potencial en el modelo general coincide con la distribución potencial de cada linaje (Fig. 17). En los modelos para linajes norte y sur de *L. monticola* se aprecian condiciones climáticas idóneas en regiones opuestas a sus respectivas distribuciones conocidas. Las áreas predichas en el modelo general son concordantes con las predicciones para cada linaje, pero

también sugiere idoneidad climática para la especie en el área norte y en una franja hacia el sur del OCA (Fig. 18).

Las distribuciones potenciales para los linajes de *L. pictus* se superponen parcialmente. La distribución predicha en el modelo general coincide con la distribución potencial de los linajes, pero también se observan áreas con condiciones climáticas idóneas en la zona norte del OCA (Fig. 19). La distribución predicha para el linaje norte de *L. tenuis* fue concordante con sus registros de presencia. El modelo para el linaje sur sugiere condiciones climáticas idóneas concentradas en el sureste de la distribución conocida de *L. tenuis*. El modelo general para *L. tenuis* coincide con las distribuciones predichas para cada linaje (Fig. 20).

Las distribuciones potenciales para los linajes de *D. gliroides* se encuentran superpuestas parcialmente. La distribución predicha en el modelo general se encuentra en el área de la distribución conocida de la especie y en la parte norte del OCA (Fig. 21). La distribución potencial para el linaje norte de *A. olivaceus* se encontró a lo largo de la distribución conocida de la especie y para el linaje sur se concentró en la parte central de la misma. El modelo general mostró áreas con condiciones climáticas idóneas para *A. olivaceus* al centro y parte norte del OCA (Fig. 22). Los modelos por linajes de *G. valdivianus* muestran idoneidad climática para el linaje norte en la zona centro - oriente de su distribución conocida y para el linaje sur, en cambio, en el centro – occidente de la misma. El modelo general coincidió, pero también sugiere que el extremo norte del OCA reúne idoneidad climática para la especie (Fig. 23).

Las distribuciones potenciales para los linajes de *O. longicaudatus* se superponen parcialmente. Estos resultados fueron concordantes con la distribución potencial del modelo general (Fig. 24).

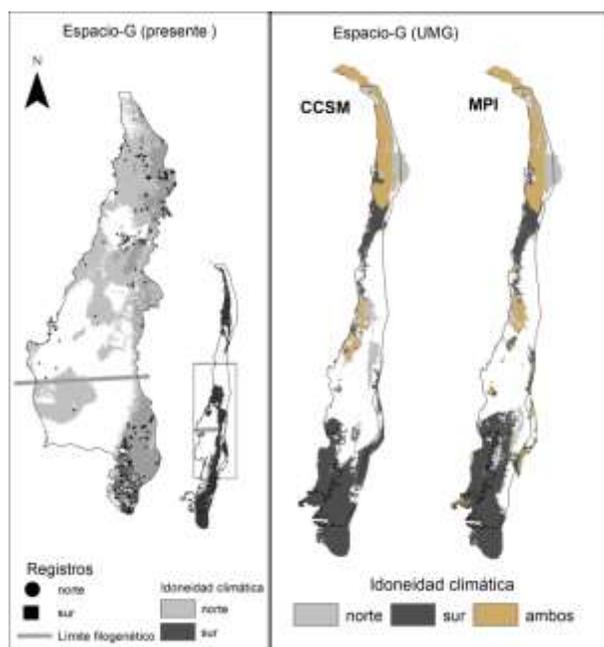
La distribución predicha para el linaje norte de *L. micropus* concuerda con los registros de presencia para este linaje, en cambio, para el linaje sur la distribución predicha se concentró hacia el norte de sus respectivos registros de presencia (Fig. 25). Las distribuciones predichas para los linajes de *L. guigna* fueron coherentes con sus respectivos registros. La distribución potencial del modelo general sugiere condiciones climáticas idóneas en la zona central hacia la región sur (Fig. 26).

### 7.5 Distribución potencial para linajes del oeste de la Cordillera de los Andes en condiciones climáticas frías (UMG)

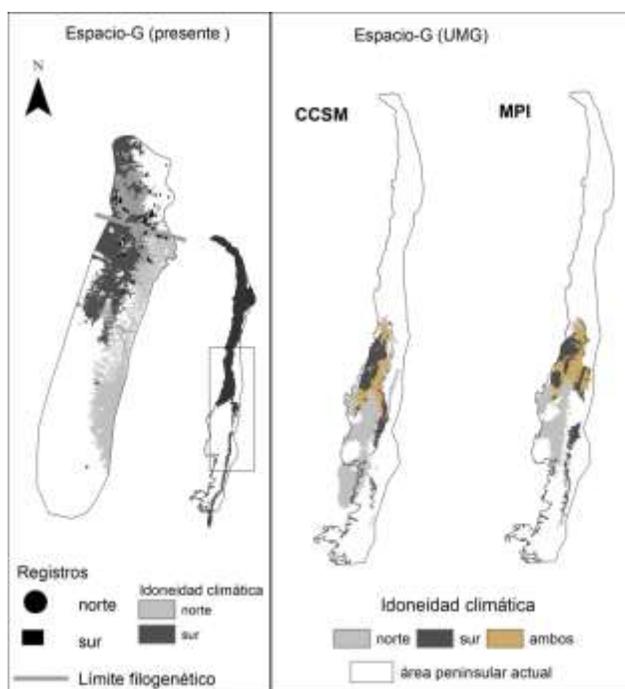
Las predicciones de los linajes en condiciones globales frías fueron marcadamente diferentes entre especies. Se detectaron dos zonas donde las condiciones climáticas idóneas para los nichos existentes de los mamíferos pudieron mantenerse durante etapas frías globales y fueron la parte norte y la región central del OCA. Las distribuciones potenciales en el escenario con clima frío (UMG) para los linajes norte de *L. lemniscatus* y *L. tenuis* se encontraron en la parte centro y norte del OCA, en tanto que para los linajes sur sus distribuciones potenciales se concentraron en la parte sur y norte del OCA (Fig. 17, 20). Las distribuciones predichas para *L. monticola* muestra que ambos linajes pudieron permanecer en el área central de la OCA, pero la idoneidad climática para el linaje norte se extendió en un área menor que para el linaje sur, ambos modelos de circulación global (CCSM y MPI) fueron consistentes (Fig. 18). Las distribuciones predichas para *L. pictus* sugieren que la región central fue climáticamente favorable para el linaje sur y la zona norte y sur posiblemente fue favorable para el linaje norte (Fig. 19).

Las distribuciones potenciales en el escenario con clima frío para los linajes de todos los mamíferos (*Dromiciops gliroides*, *Abrothrix olivaceus*, *Geoxus valdivianus*, *Oligoryzomys longicaudatus* y *Leopardus guigna*), excepto el linaje sur de *L. micropus*, sugieren condiciones idóneas en áreas limitadas. La distribución predicha para el linaje norte de *D. gliroides* sugiere que la disponibilidad climática se encontró en algunas partes del centro - este y norte en OCA y para el linaje sur en la zona central (Fig. 21). Las distribuciones predichas para *A. olivaceus* sugieren condiciones climáticas idóneas para el linaje norte en la parte noroeste y para el linaje sur, en la zona central del OCA (Fig. 22). La distribución potencial para *G. valdivianus* sugieren que la idoneidad climática para el linaje norte se restringió en el zona suroeste del OCA y para el linaje sur, en un área central hacia la costa (Fig. 23). La distribución potencial para los linajes de *O. longicaudatus* se encuentran cercanos geográficamente, pero no superpuestos (Fig. 24). La distribución predicha para el linaje norte de *L. micropus* se encontró en pocas zonas del centro del OCA y la del linaje sur, en la misma zona, pero con mayor extensión. Los dos modelos de circulación global (CCSM y MPI) coincidieron en las predicciones para *L. micropus* (Fig. 25). El

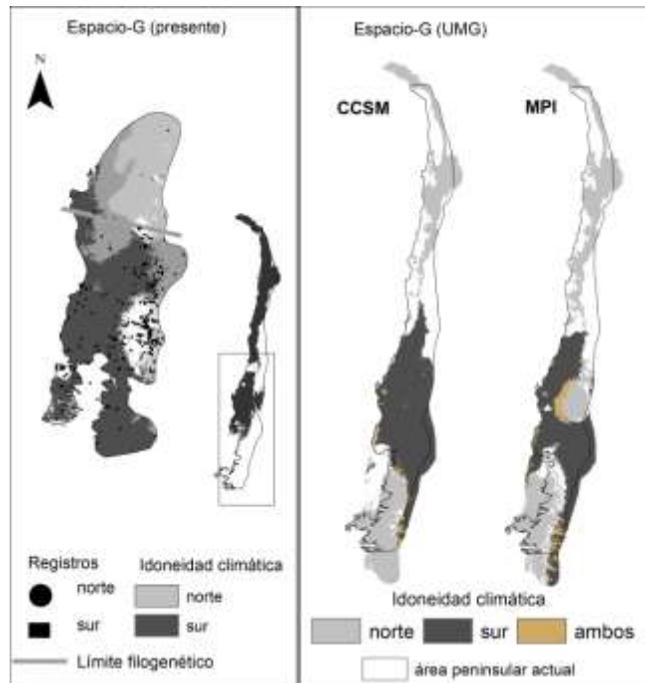
área central del OCA también mostró idoneidad climática para linajes norte y sur de *L. guigna* en los dos modelos de circulación global, pero con superposición limitada (Fig. 26).



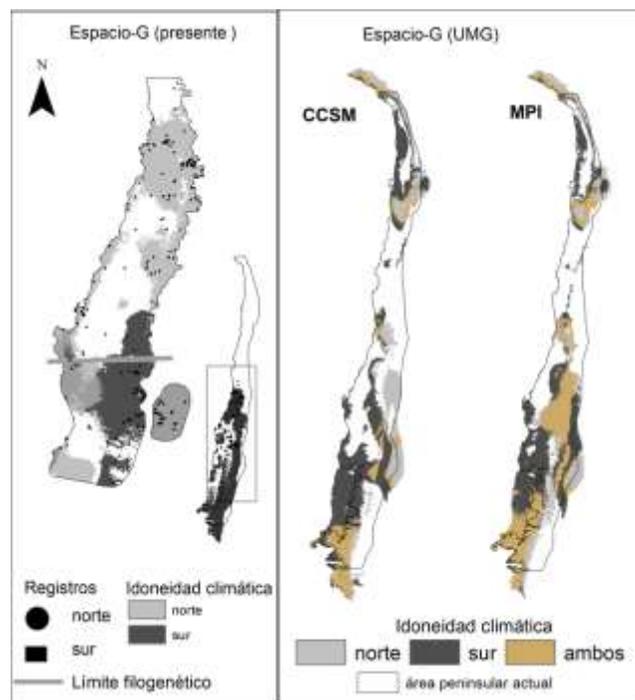
**Figura 17.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Liolaemus lemniscatus* en el espacio-G bajo dos escenarios (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



**Figura 18.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Liolaemus monticola* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.

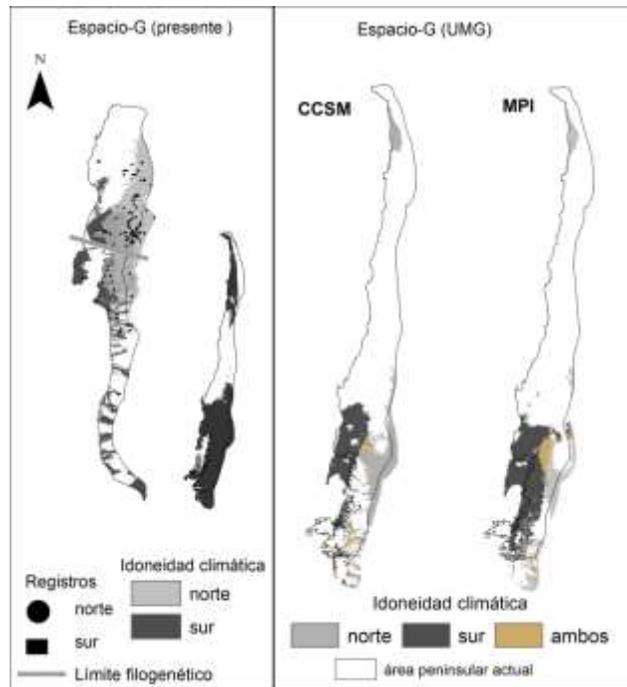


**Figura 19.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Liolaemus pictus* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.

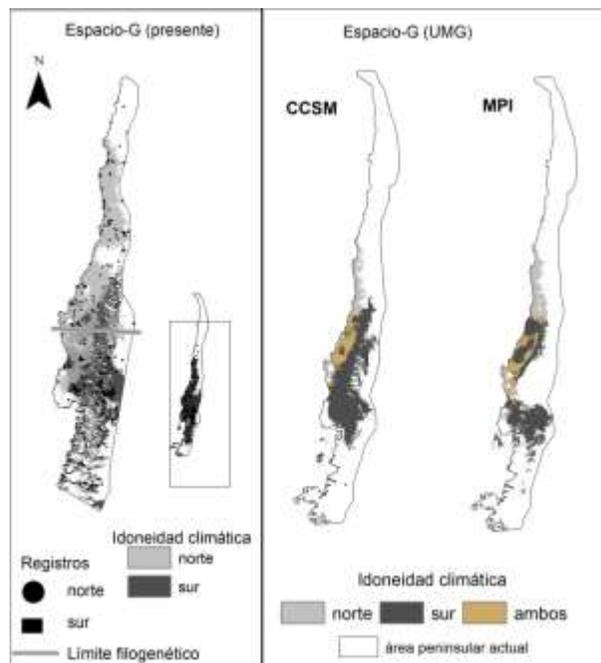


**Figura 20.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Liolaemus tenuis* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.

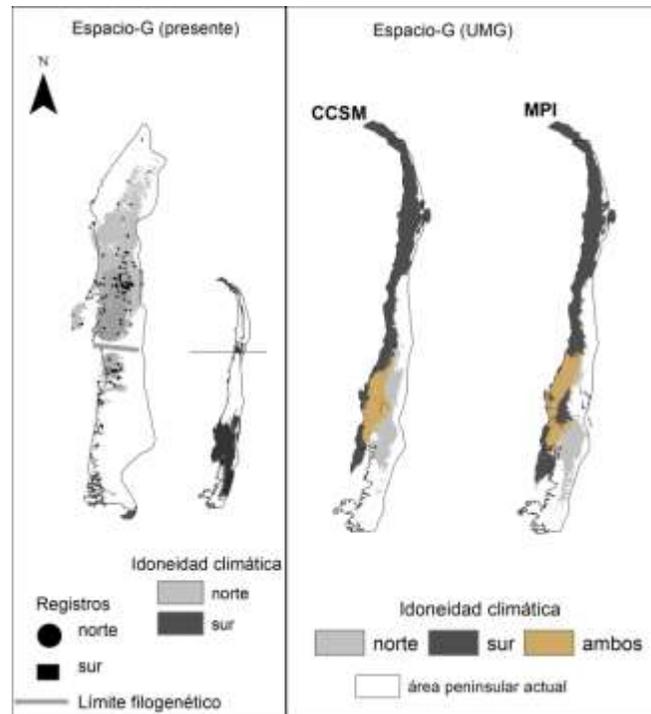




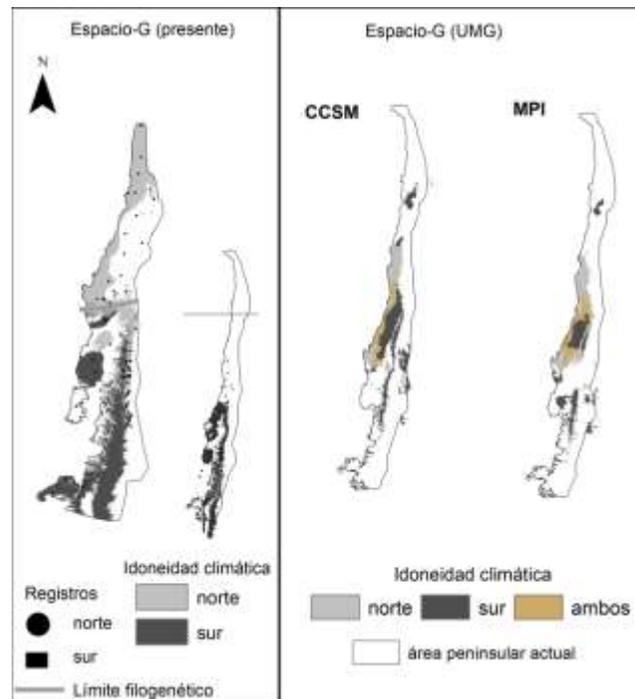
**Figura 23.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Geoxus valdivianus* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



**Figura 24.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Oligoryzomys longicaudatus* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



**Figura 25.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Loxodontomys micropus* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.



**Figura 26.** Distribución potencial para linajes norte y sur de *Leopardus guigna* en el espacio-G bajo dos escenarios climáticos (cálido y frío). CCSM: *Community Climate System Model*. MPI: *Max Planck Institute for Meteorology*.

## 7.6 Comparación estadística entre los nichos de linajes y de su correspondencia con su separación genética

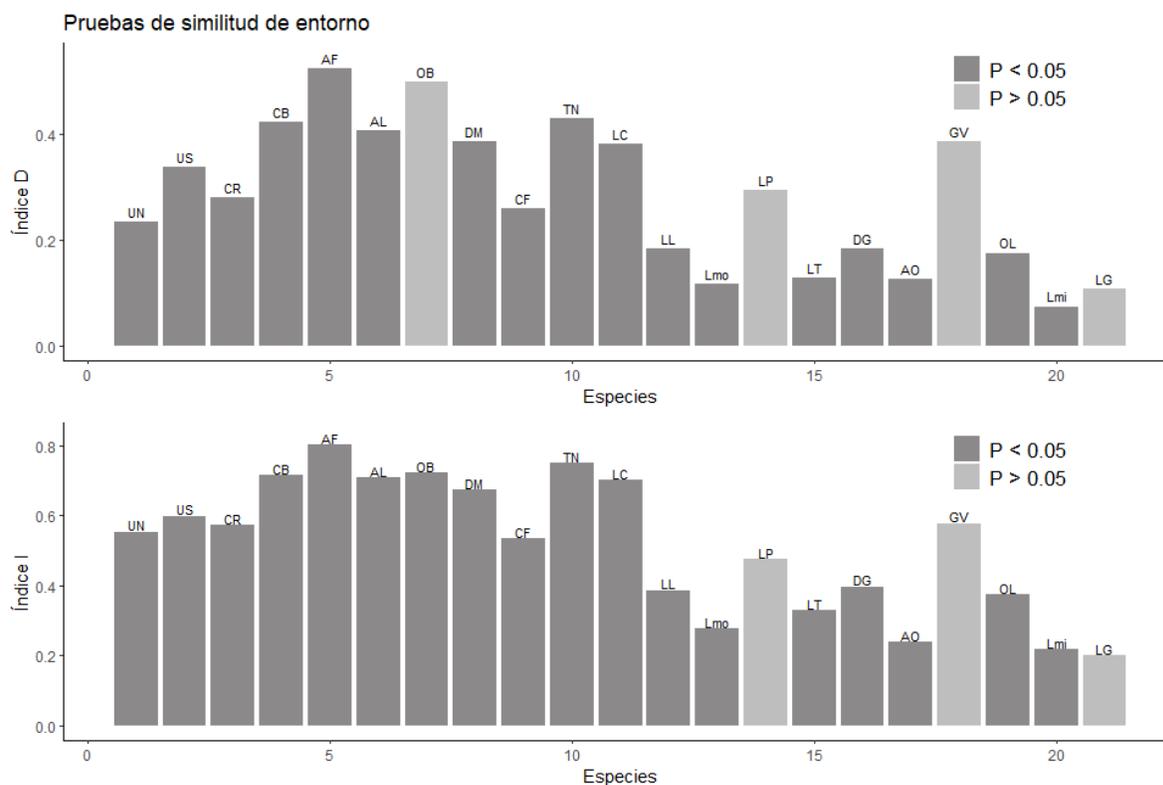
### 7.6.1 Prueba de similitud de entorno (PSE)

Los índices  $D$  e  $I$  mostraron valores significativos ( $P < 0.05$ ) para las pruebas de similitud de entorno entre linajes que habitan la península de Baja California. La hipótesis nula (similitud de entorno) fue rechazada para todas las comparaciones, con excepción del índice  $D$  para *O. beecheyi* (Fig. 27; Anexo F). Los índices  $D$  e  $I$  mostraron valores significativos ( $P < 0.05$ ) en las pruebas de similitud de entorno para siete de diez comparaciones entre linajes de especies con distribución al oeste de la Cordillera de los Andes (Fig. 27; Anexo F). La hipótesis nula (similitud de entorno) no fue rechazada para las comparaciones de *L. pictus*, *G. valdivianus* y *L. guigna* (Fig. 27; Anexo F).

El rechazo de la hipótesis nula de la prueba de similitud de entorno indica que las condiciones climáticas donde habita cada linaje son más diferentes de lo esperado al azar ( $P < 0.05$ ), es decir, cada linaje se encuentra en entornos particulares que difieren de los de su contraparte. Esto apunta que los nichos fundamentales existentes son diferentes y apoya la hipótesis del trabajo.

Las pruebas de similitud de entorno, en especies de la PBC, arrojaron valores más cercanos a 0 para los índices  $D$  e  $I$  en las comparaciones entre los linajes de *Urosaurus nigricaudus* ( $D = 0.233$ ) y los linajes de *Chaetodipus fallax* ( $I = 0.534$ ). Los valores más cercanos a 0 para los índices  $D$  e  $I$ , en especies del OCA, correspondieron a *Loxodontomys micropus* ( $D = 0.074$ ) y *Leopardus guigna* ( $I = 0.200$ ), respectivamente. Los valores más cercanos a 0 indican que la diferenciación entre los MNE de los linajes son los más altos (Fig. 25; Anexo F).

Los valores más cercanos a 1 para los índices  $D$  e  $I$  (donde 1 representa MNE idénticos) corresponden al ave *Auriparus flaviceps* en la PBC y al roedor *Geoxus valdivianus* en el OCA (Fig. 27; Anexo F). Estos valores sugieren que la diferenciación entre los MNE de los linajes es la más baja.



**Figura 27.** Valores de los índices  $D$  (índice de Schoener) e  $I$  (distancia de Hellinger modificada) de las pruebas de similitud de entorno entre linajes norte y sur de vertebrados con diferenciación genética intraespecífica que habitan la península de Baja California y al oeste de la Cordillera de los Andes.

UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*, LL: *Liolaemus lemniscatus*, LMO: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus pictus*, LTI: *Liolaemus tenuis*, DG: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, LMI: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.

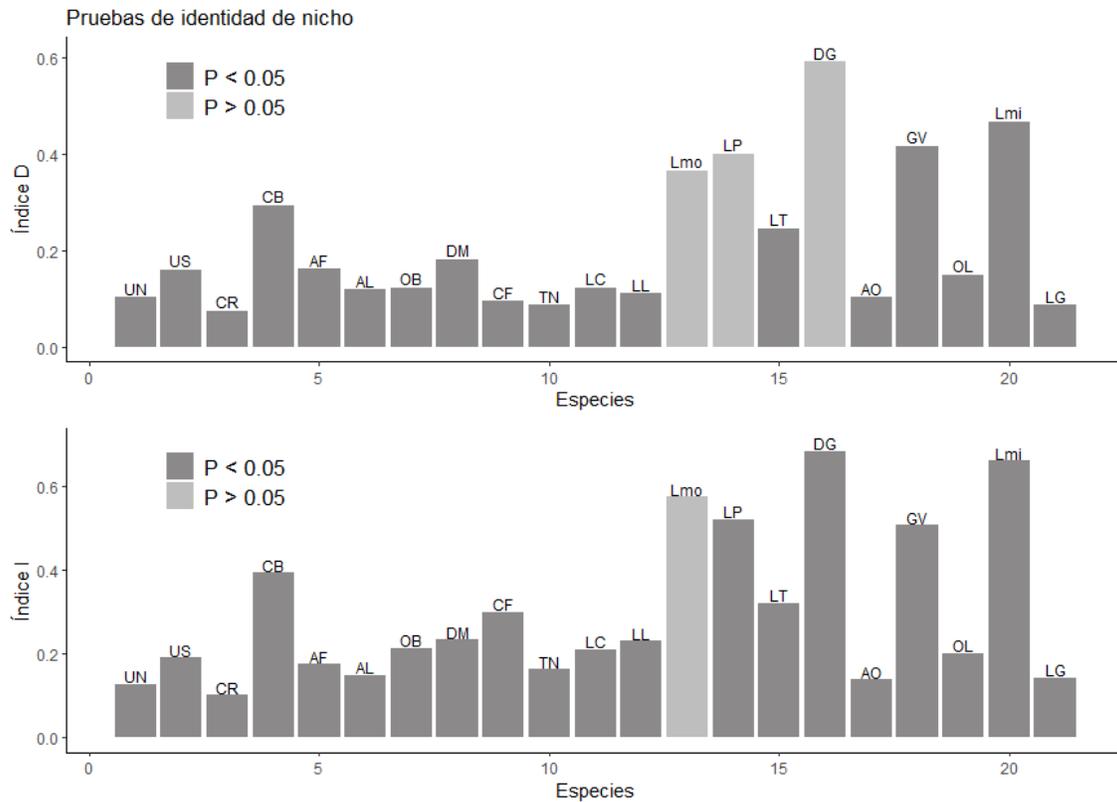
### 7.6.2 Prueba de identidad de nicho (PIN)

Los índices  $D$  e  $I$  mostraron valores significativos ( $P < 0.05$ ) para las pruebas de identidad de nicho entre linajes que habitan la península de Baja California. La hipótesis nula fue rechazada para todas las comparaciones (Fig. 28; Anexo F). En especies del oeste de la Cordillera de los Andes, el índice  $D$  mostró valores significativos ( $P < 0.05$ ) en las pruebas de identidad de nicho para siete de diez comparaciones, por lo tanto la hipótesis nula (nichos iguales entre linajes) fue rechazada para todas las comparaciones, con excepción de *L. monticola*, *L. pictus* y *D. gliroides* (Fig. 28; Anexo F). El índice  $I$  mostró valores significativos ( $P < 0.05$ ) para nueve de diez comparaciones, por lo tanto la hipótesis nula (nichos iguales entre linajes) fue rechazada para todas las comparaciones, con excepción de *L. monticola* (Fig. 28; Anexo F).

El rechazo de la hipótesis nula de la prueba de identidad de nicho indica que los nichos realizados de los linajes son más diferentes de lo esperado por azar ( $P < 0.05$ ). Esto indica que cada linaje se encuentra en partes diferentes del nicho fundamental y apoya la hipótesis del trabajo.

El valor más cercano a 0 para el índice  $D$  en las pruebas de identidad de nicho de especies de la PBC correspondió a la comparación de los linajes de *C. ruber* ( $D = 0.233$ ) y en el OCA a la de los linajes de *L. guigna* ( $D = 0.087$ ). El valor más cercano a 0 para el índice  $I$  en las pruebas de identidad de nicho de especies de la PBC correspondió a la comparación de los linajes de *C. ruber* ( $I = 0.101$ ) y a la de los linajes de *A. olivaceus* ( $I = 0.138$ ), en especies del OCA. Los valores más cercanos a 0 en los índices  $D$  e  $I$  indican que los nichos realizados de los linajes son los más diferentes del conjunto de especies (Fig. 28; Anexo F).

Los valores obtenidos para los índices  $D$  e  $I$  entre el conjunto de especies de la península de Baja California fueron inferiores a los resultantes de las especies del oeste de la Cordillera de los Andes. Esto sugiere que los nichos de los linajes de la PBC son más diferentes entre sí que los nichos realizados de los linajes del OCA.



**Figura 28.** Valores de los índices  $D$  (: índice de Schoener) e  $I$  (distancia de Hellinger modificada) de las pruebas de identidad de nicho entre linajes norte y sur de vertebrados que habitan la península de Baja California y al oeste de la Cordillera de los Andes.  $D$ : índice de Schoener.  $I$ : distancia de Hellinger modificada.

UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*, LLE: *Liolaemus lemniscatus*, Lmo: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus pictus*, LTE: *Liolaemus tenuis*, DGN: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, Lmi: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.

### 7.6.3 Prueba de similitud de nicho (PSN)

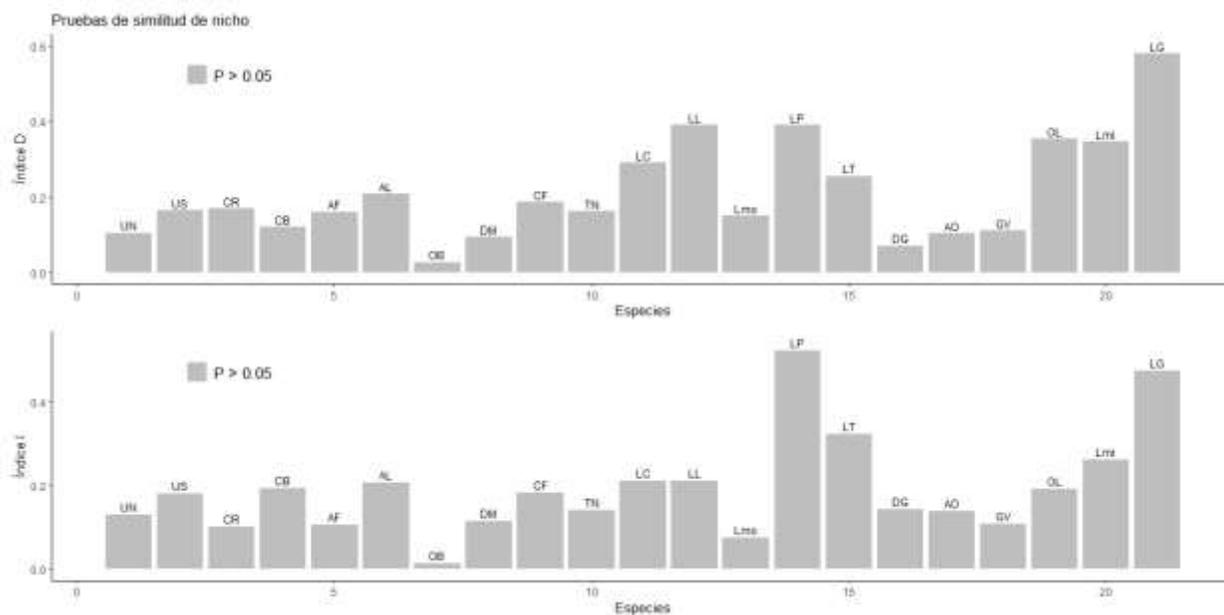
Los índices  $D$  e  $I$  mostraron valores no significativos ( $P < 0.05$ ) para las pruebas de similitud de nicho entre linajes que habitan la península de Baja California y el oeste de la Cordillera de los Andes. La hipótesis nula (similitud de nicho) no fue rechazada para todas las comparaciones (Fig. 29; Tabla 7). El no rechazo de la hipótesis nula de la prueba de similitud de nicho apunta que los nichos de los linajes no son más diferentes de lo esperado por azar ( $P < 0.05$ ) dadas las condiciones climáticas diferentes en las que habita cada linaje. Esto indica que el grado de similitud entre los nichos de los linajes es el reflejo de la diferencia en las condiciones climáticas en el espacio-G.

El valor más cercano a 0 para el índice  $D$  en las pruebas de similitud de nicho de especies de la PBC correspondió a la comparación entre los nichos de los linajes de *O. beecheyi* ( $D = 0.027$ ) y, en especies del OCA, a la comparación de los linajes de *D. gliroides* ( $D = 0.071$ ) (Tabla 7). El valor más cercano a 0 para el índice  $I$  en las pruebas de similitud de nicho en especies de la PBC correspondió a la comparación de los linajes de *O. beecheyi* ( $I=0.034$ ) y a la comparación de los linajes de *L. monticola* ( $I=0.075$ ) entre las especies del OCA. Los valores más cercanos a 0 en los índices  $D$  e  $I$  indican que los nichos realizados de los linajes son los menos similares del conjunto de especies (Fig. 29; Tabla 7).

El índice  $D$  tiene valores de similitud de nichos entre 0.027 a 0.581 (Tabla 7). Los valores más cercanos a 0 para las especies de la PBC y OCA presentan una correlación negativa moderada con las divergencias genéticas ( $r = -0.674$ ; Dormann *et al.*, 2013; Fig. 30). Entre las áreas peninsulares la correlación entre el valor bajo de similitud y el grado de separación genética fue mayor en especies del oeste de la Cordillera ( $r = -0.808$ ; Fig. 30).

El índice  $I$  tiene valores de similitud de nichos entre 0.034 a 0.474 (Tabla 7). Los valores de similitud más cercanos a 0 para las especies de la PBC y OCA presentan una correlación negativa moderada con las divergencias genéticas ( $r = -0.524$ ; Fig. 30). La correlación entre valores de similitud y separación genética fue mayor entre especies del OCA ( $r = -0.809$ ) que lo observado en especies de la PBC ( $r = -0.403$ ) (Fig. 30).

Los valores obtenidos para los índices  $D$  e  $I$  estuvieron por debajo del 0.5 de similitud en 18 del total de 21 especies de la península de Baja California y del oeste de la Cordillera de los Andes. Los valores cercanos a 0 en el índice  $D$  en mamíferos de la península de Baja California, se correspondieron con altos valores de divergencia genética (Fig. 30), por lo que hay una tendencia que apoya la hipótesis de trabajo que sugiere que las divergencias genéticas pueden estar correlacionadas con las diferencias entre los nichos en el espacio-E.



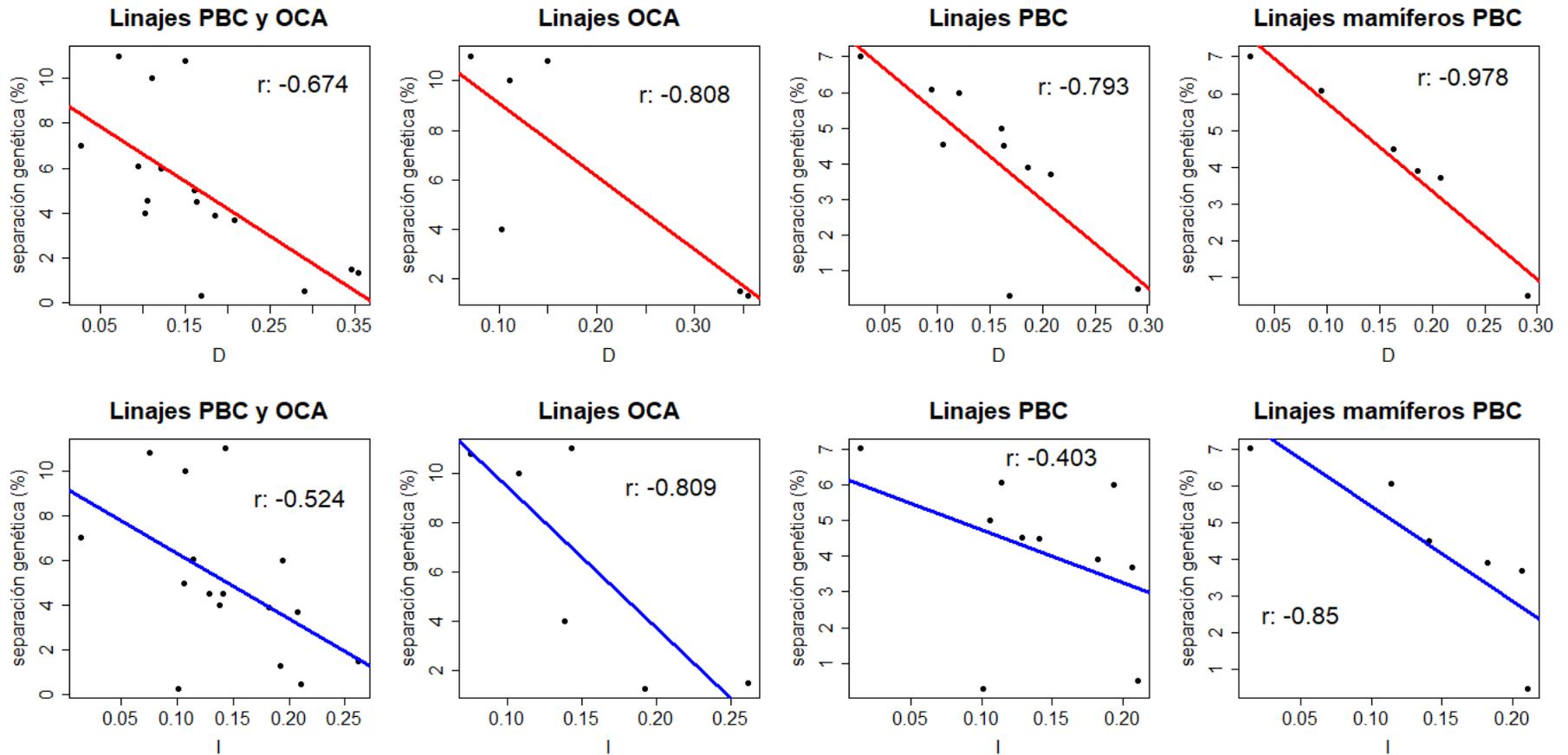
**Figura 29.** Valores de los índices  $D$  (: índice de Schoener) e  $I$  (distancia de Hellinger modificada) de las pruebas de similitud de nicho entre linajes norte y sur de vertebrados que habitan la península de Baja California y en el oeste de la Cordillera de los Andes.  $D$ : índice de Schoener.  $I$ : distancia de Hellinger modificada.

UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*, LLE: *Liolaemus lemniscatus*, Lmo: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus pictus*, LTE: *Liolaemus tenuis*, DGN: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, Lmi: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.

**Tabla 7.** Resultados de las pruebas de similitud de nicho (PSN) entre linajes norte y sur de vertebrados con diferenciación genética que habitan la península de Baja California (PBC) y al oeste de la Cordillera de los Andes (OCA). *D*: índice de Schoener. *I*: distancia de Hellinger modificada.

Área peninsular	Especies	PSN				Divergencia genética (%)
		<i>D</i>	Valor <i>P</i>	<i>I</i>	Valor <i>P</i>	
PBC	<i>U. nigricaudus</i>	0.105	0.871	0.129	0.554	4.540
	<i>U. stansburiana</i>	0.164	0.772	0.181	0.970	ND
	<i>C. ruber</i>	0.169	0.594	0.101	0.514	0.300
	<i>C. brunneicapillus</i>	0.121	0.495	0.194	0.534	6.000
	<i>A. flaviceps</i>	0.161	0.455	0.106	0.574	5.000
	<i>A. leucurus</i>	0.208	0.455	0.207	0.574	3.700
	<i>O. beecheyi</i>	0.027	0.455	0.034	0.547	7.020
	<i>D. merriami</i>	0.094	0.653	0.114	0.831	6.070
	<i>C. fallax</i>	0.186	0.277	0.182	0.217	3.900
	<i>T. nigricans</i>	0.163	0.891	0.141	0.871	4.500
	<i>L. californicus</i>	0.291	0.277	0.211	0.356	0.300 - 0.500
OCA	<i>L. lemniscatus</i>	0.391	0.613	0.211	0.574	ND
	<i>L. monticola</i>	0.150	0.138	0.075	0.158	10.800
	<i>L. pictus</i>	0.391	0.217	0.521	0.316	ND
	<i>L. tenuis</i>	0.256	0.356	0.322	0.435	ND
	<i>D. gliroides</i>	0.071	0.099	0.143	0.198	11.000
	<i>A. olivaceus</i>	0.103	0.574	0.138	0.673	4.000
	<i>G. valdivianus</i>	0.111	0.118	0.107	0.198	10.000
	<i>O. longicaudatus</i>	0.355	0.811	0.192	0.653	0.900 - 1.300
	<i>L. micropus</i>	0.347	0.237	0.262	0.217	1.130 - 1.500
	<i>L. guigna</i>	0.581	0.257	0.474	0.277	ND

ND: sin datos



**Figura 30.** Correlación de Pearson entre los valores de similitud ecológica y separación genética de linajes de vertebrados de la península de Baja California (PBC) y el oeste de la Cordillera de los Andes (OCA).

## 8. DISCUSIÓN

En el presente estudio se analiza si las condiciones climáticas en el espacio-G para cada linaje son diferentes al de su contraparte bajo dos escenarios climáticos (frío  $\approx$  Último Máximo Glacial y cálido = interglacial) y si esto conduce a que los nichos fundamentales existentes en el espacio-E sean diferentes. La diferencia en el espacio-G y espacio-E se utilizan para inferir si la separación genética entre linajes se mantiene por consecuencia de la separación ambiental.

Los principales resultados sugieren que: en la península de Baja California 1) la idoneidad climática para cada linaje se encuentra en regiones diferentes de la de su contraparte bajo los dos escenarios climáticos (frío  $\approx$  Último Máximo Glacial y cálido = interglacial); 2) los linajes del norte se asocian con ambientes más fríos, por lo que en los periodos fríos la distribución potencial incrementa; 3) los linajes sur se asocian a climas más cálidos, por lo que en escenarios fríos la distribución potencial se contrae. En el oeste de la Cordillera de los Andes; 4) la distribución potencial para los linajes se entremezcla en el escenario climático cálido; 5) la región central y en el norte del área peninsular se concentran las condiciones climáticas idóneas durante el escenario climático frío para los linajes norte y sur; 6) los nichos fundamentales existentes entre linajes no son equivalentes en especies de la PBC y OCA; 7) las diferencias en el espacio-E entre los nichos son reflejo de las diferencias en las condiciones climáticas del espacio-G; 8) la baja similitud entre los nichos de linajes de especies se corresponde con el alto grado de separación genética entre los mismos linajes.

El desarrollo del trabajo investiga las posibles causas del mantenimiento de la separación genética intraespecífica en múltiples especies en dos áreas peninsulares (península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes). Lo que se deriva de la contrastante explicación para las divergencias genéticas entre linajes de cada una de las áreas peninsulares. En la península de Baja California la explicación a las divergencias genéticas se atribuye a una barrera física hipotética, con diferentes cuestionamientos. En el oeste de la Cordillera de los Andes, la explicación se atribuye a barreras climáticas. Sin embargo, en ningún de los dos casos se ha propuesto algún mecanismo que mantenga la separación genética después del reencuentro geográfico entre los linajes.

La barrera física propuesta en la península de Baja California, hipótesis del canal medio peninsular, puede explicar la interrupción de flujo migratorio entre las especies de dispersión terrestre. Pero una vez que desaparece, no explicaría el por qué a pesar que ha pasado tiempo suficiente, la separación genética entre poblaciones de dispersión terrestre y aérea (como es el caso de aves, insectos voladores y algunas plantas, en las que el polen se dispersa por el aire o que son polinizadas por murciélagos, insectos o aves) no ha desaparecido.

Las principales inconsistencias a la hipótesis del canal medio peninsular son: 1) las aproximaciones temporales de su existencia provienen de la separación genealógica entre poblaciones y de aproximaciones estratigráficas en puntos específicos del centro peninsular, es decir, se usa información genética para calcular tiempo de un proceso geológico; 2) los tiempos estimados con base en datos moleculares de la apertura del canal muestran una brecha temporal bastante amplia (de 13.2 Ma a 1 Ma) y no hay datos geológicos que permitan una datación del evento en ningún punto temporal; 3) los especímenes geográficamente cercanos a la divergencia genética muestran valores altos de divergencia (hasta 8.2%). Si se considera la estimación mínima del cierre del canal a un millón de años habría pasado suficiente tiempo para que los linajes presenten un proceso de interdigitación de haplotipos y la pérdida o difusión de separación genética. Pero la separación genética sigue presente, muy definida y acotada geográficamente (Rios y Álvarez-Castañeda, 2010; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2011).

Aunque no existe evidencia geológica del canal del centro de la península hace un millón de años, no se desestima su posible existencia en tiempos mucho más lejanos incluso puede haber estado en otra posición geográfica. Sin embargo, la existencia o no del canal en el centro peninsular no responde al cuestionamiento del mecanismo que actualmente mantiene la separación genética en múltiples especies.

### **8.1 Variación climática en el espacio-G en un escenario climático frío (Último Máximo Glacial ≈ 21,000 años) y en un escenario climático cálido (presente = interglacial)**

Los resultados ilustran un patrón geográfico de expansión-contracción de la distribución potencial de los linajes de la PBC y OCA según las condiciones climáticas globales (frío ≈ Último Máximo Glacial y cálido = interglacial). El patrón de expansión-contracción en la distribución de

especies se ha descrito para múltiples especies alrededor del mundo y hace referencia a que durante las etapas frías (glaciales) del Pleistoceno las distribuciones de especies se contrajeron y en etapas cálidas (interglaciales) se ampliaron (Harrison, 2004; Hewitt, 2004; Harrison y Glasser, 2011; Lu *et al.*, 2020; Yao *et al.*, 2021).

La alternancia de periodos fríos (glaciales) y cálidos (interglaciales) durante el Pleistoceno ha sido relevante en la evolución y extinción de numerosas especies (Stevens *et al.*, 2003; Jiménez-Moreno y Suc, 2007; Costeur y Legendere, 2008; Holmgren *et al.*, 2014). Por ejemplo, la extinción regional (en Europa) de los mamíferos *Mammuthus primigenius* y *Rangifer tarandus* se ha relacionado con el aumento de la temperatura durante la última transición climática del Pleistoceno, UMG al Holoceno (Stivirins *et al.*, 2016). Las variaciones climáticas del Cuaternario también se han relacionado con la reducción del tamaño poblacional efectivo en aves (Nadachowska-Brzyska *et al.*, 2015) y el surgimiento de diferenciación genética intraespecífica de especies de plantas y vertebrados (Pastorino y Gallo, 2002; Cabanne *et al.*, 2007; Segovia *et al.*, 2012; Lessa *et al.*, 2010).

## **8.2 Escenario climático cálido (presente)**

Las distribuciones potenciales para los linajes norte y sur de la península de Baja California mostraron superposición mínima en la mayoría de las especies. La superposición se localiza en el área de transición climática entre los extremos. En la región de transición climática se entremezclan las condiciones climáticas de las planicies del Desierto El Vizcaíno, el sur del Desierto Central, la Sierra La Giganta y la Costa Central del Golfo al este (González-Abraham *et al.*, 2010). Esto permite que en la región central de la península se presenten las condiciones climáticas del norte y sur y muchas especies encuentran el límite de su distribución (Álvarez-Castañeda y Patton, 1999; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2008; Grismer, 2002; Mellink, 2002; Riemann y Ezcurra, 2005).

Las distribuciones potenciales para los linajes norte y sur de la mayoría de las especies del oeste de la Cordillera de los Andes mostraron superposición mínima o limitada; en algunos casos moderada y alta (Tabla 5). La superposición mínima y limitada (*Liolaemus lemniscatus*, *L.*

*monticola*, *L. tenuis*, *Abrothrix olivaceus*, *Geoxus valdivianus*, *Oligoryzomys longicaudatus*, *Loxodontomys micropus* y *Leopardus guigna*) se localiza, al igual que en la PBC, en un área considerada de transición climática.

El área de transición del OCA contiene un mosaico heterogéneo de vegetación. El principal tipo de vegetación en la costa y colinas cercanas a la Cordillera de los Andes son los pastizales secos, dominado por *Sclerophyllous* de hoja perenne, y al sur se encuentra el bosque, dominado por árboles caducifolios de invierno (Veblen *et al.*, 2015; Montecinos *et al.*, 2016). La zona de transición climática es reconocida por su alta riqueza de especies (Cavieres *et al.*, 2001; 2004; Palma, 2007; Garreaud, 2009) y límite biogeográfico de la herpetofauna de la región. Los anfibios se distribuyen principalmente desde los -38° S hacia el sur, mientras que los reptiles, principalmente lo hacen desde los -38 ° S hacia el norte (Vidal *et al.*, 2009).

Las zonas de transición son áreas que permiten la coexistencia de diferentes especies debido a la alta heterogeneidad ambiental que presentan (Ferro y Morrone, 2014; Segev *et al.*, 2017). Las propiedades diferentes de una zona de transición respecto a las de las regiones adyacentes pueden amplificar o atenuar algunos procesos del ecosistema como la productividad, la disponibilidad y dinámica de los recursos, de tal forma que magnifique la respuesta biótica a la dinámica climática (Gosz, 1992; Fjeldså *et al.*, 2012).

La conjunción entre ambientes en las zonas de transición climática de la PBC y OCA crea un área con alta heterogeneidad climática que permite la coexistencia de diferentes especies con nichos ecológicos no necesariamente equivalentes (Sexton *et al.*, 2014; Wang, 2013), por tanto las poblaciones pueden estar geográficamente cerca, pero no necesariamente en superposición ecológica.

### **8.3 Escenario climático frío (UMG)**

Las distribuciones potenciales para vertebrados en el escenario climático frío (Último Máximo Glacial; UMG) mostraron patrones diferentes de expansión-contracción entre las áreas peninsulares. La distribución potencial de la mayoría de los linajes norte de especies de la PBC se expandió en gran parte del área peninsular, pero la distribución potencial para los

respectivos linajes sur se contrajo hacia la región austral (Fig. 6 - 16). Este patrón no fue análogo para los linajes examinados de las especies del OCA. Donde la distribución potencial de la mayoría de los linajes norte y sur se contrajo hacia la región central, entre latitudes  $-28^{\circ}$  S a  $-38^{\circ}$  S, y hacia el norte del área peninsular (Fig. 17 - 26).

En la península de Baja California, los linajes sur de *Auriparus flaviceps*, *Ammospermophilus leucurus*, *Dipodomys merriami* y *Lepus californicus* obtuvieron la menor cantidad de pixeles con idoneidad climática, es decir, la mayor contracción en sus respectivas distribuciones potenciales (Tabla 5). Por el contrario, los linajes sur de *Chaetodipus fallax* y *Otospermophilus beecheyi* obtuvieron la mayor cantidad de pixeles con idoneidad climática, es decir, la menor contracción en sus respectivas distribuciones potenciales. Además, se encontró que los entornos de los registros de presencia para los linajes de *O. beecheyi* son más similares de lo esperado por el azar (Fig. 27). Los resultados para *O. beecheyi* se interpretan como baja diferenciación ecológica entre sus linajes.

La ardilla *O. beecheyi* es una especie de características de ambientes méxicos (Smith *et al.*, 2016) y su distribución actual en la península se compone de diferentes parches (Anexo D). Durante el UMG, las condiciones del centro de la península fueron menos áridas, lo que permitió el avance de vegetación méxica (Whitlock, 1990; Van Devender y Heine, 2004). Por lo que se especula que el cambio en el clima y vegetación permitieron que las poblaciones de *O. beecheyi* alcanzaran su máxima distribución hacia el sur y tras el restablecimiento del clima las poblaciones se restringieron a lugares con mayor afinidad méxica como oasis y zonas más altas de las Sierras (Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2011).

Los cambios climáticos del pasado condujeron a que la región mediterránea del sur de California y el norte de Baja California se extendiera al menos unos 400 km al sur de su distribución actual (Metcalf, 2006) lo que permitió el avance hacia el sur de especies asociadas (Van Devender y Heine, 2004). Esto desplazó el ambiente desértico, característico actualmente del centro peninsular, una distancia equivalente hacia el sur. Dado que, la porción terrestre de la península es finita las especies no pudieron avanzar hacia zonas más australes como en otras regiones continentales. El extremo sur de la península concentró condiciones climáticas desérticas, por lo

que se considera como «refugio pleistocénico» para especies de características de ambientes desérticos (Jezkova *et al.*, 2009; Graham *et al.*, 2014; González-Trujillo *et al.*, 2016).

En el escenario climático frío (Último Máximo Glacial) del oeste de la Cordillera de los Andes, la distribución potencial para los linajes se concentró en las regiones del centro y norte, con excepción de dos especies. Estos resultados son coherentes con el patrón observado en la distribución de especies del género *Liolaemus* y *Nothofagus* donde la formación de los glaciares en la región austral de la Cordillera de los Andes empujó hacia la costa y hacia el norte sus respectivas distribuciones (entre  $-38^{\circ}$  S y  $-43^{\circ}$  S) (Premoli *et al.*, 2000; Rabassa *et al.*, 2000; Villagrán, 2001; Lessa *et al.*, 2010).

En la región central del OCA (entre los  $-38^{\circ}$  S a  $-42^{\circ}$  S) se han propuesto dos refugios pleistocénicos para el género *Liolaemus* (Victoriano *et al.*, 2008). El primero, se encuentra en bajas altitudes a lo largo de la costa y el segundo en altitudes superiores hacia las faldas de la Cordillera de los Andes (Premoli *et al.*, 2000; Victoriano *et al.*, 2008). Estos refugios coinciden con la distribución potencial obtenida para *Liolaemus monticola*, *Geoxus valdivianus* y *Dromiciops gliroides*, por lo que se propone considerar los refugios también para las especies antes mencionadas.

La distribución potencial para los linajes de las especies estudiadas de la PBC y OCA mostró un patrón de expansión y contracción. Sin embargo, en la PBC el avance y retroceso sigue una tendencia latitudinal (N – S) mientras que en el OCA, una longitudinal (O – E). Esta diferencia se puede explicar mediante dos razonamientos. Primero, las variaciones climáticas durante el UMG no fueron iguales entre el hemisferio norte y el sur (Blunier *et al.*, 1998). En la PBC, el impacto de las variaciones climáticas se reflejó en el aumento de humedad y desplazamiento hacia el sur del clima mediterráneo. En el OCA, al ser un territorio de mayor extensión latitudinal, alcanza a extenderse en regiones más australes, por lo que las variaciones climáticas fueron más extremas y permitieron la formación y avance de glaciares (Rabassa *et al.*, 2000). Segundo, las especies del OCA se asocian a valores de temperatura más fríos que las especies desérticas de la PBC (Anexo A). Las capas utilizadas para representar el clima frío (durante el UMG) en el OCA muestran valores de temperatura que incluye el intervalo de temperatura asociado a las

especies del OCA. Es por ello, que se especula que la distribución de las especies del OCA pudo desplazarse en menor medida respecto a los desplazamientos latitudinales de la PBC. Sin embargo, el avance de los glaciares en el OCA dividió la distribución de las especies de forma longitudinal.

Los resultados de las distribuciones potenciales en la península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes apoyan la hipótesis de que las poblaciones de las especies estudiadas fueron afectadas por las variaciones climáticas del Pleistoceno. La disponibilidad de capas climáticas del UMG y Holoceno permitió probar la hipótesis del trabajo solamente bajo dos escenarios climáticos del Cuaternario. Sin embargo, datos históricos del clima sugieren que la última alternancia del clima frío a cálido, representada por el Último Máximo Glacial (UMG:  $\approx 21,000$  años) y el Holoceno (presente), son similares a alternancias climáticas más antiguas (Uriarte, 2003).

#### **8.4 Variaciones climáticas en los nichos ecológicos en el espacio-E**

Las comparaciones estadísticas entre los nichos de los linajes de una misma especie apuntan a que las condiciones climáticas en el espacio-G son más diferentes de lo esperado por el azar. La diferencia de las condiciones climáticas en el espacio-G se refleja en la no equivalencia de nichos de los linajes de una misma especie.

Las pruebas de similitud de entorno (PSE), que comparan los entornos entre dos poblaciones (Warren *et al.*, 2008), rechazaron la hipótesis nula de similitud de entorno entre linajes (Fig. 27; Anexo F; con excepción de *O. beecheyi*, *L. pictus*, *G. valdivianus* y *L. guigna*). El rechazo de la hipótesis nula sugiere que los linajes pueden ocupar entornos más diferentes de lo esperado por el azar. Las pruebas de identidad de nicho (PIN) sustentan la idea de que los nichos de las especies analizadas no son equivalentes (con excepción de *L. monticola*, *L. pictus* y *D. gliroides*). La no equivalencia entre los nichos de los linajes implica que existe alguna variación en el espacio ecológico que comúnmente se interpreta como divergencia de nicho (tendencia a no retener características ecológicas ancestrales) (Nosil, 2012; Ikeda *et al.*, 2016; Rodrigues *et al.*, 2016; Berriozabal-Islas *et al.*, 2018; Engler *et al.*, 2021; Koma *et al.*, 2021).

En los casos de *O. beecheyi*, *L. pictus*, *G. valdivianus* y *L. guigna*, las pruebas de similitud de entorno apuntan a que los nichos de sus linajes ocupan entornos más similares de lo esperado por el azar. La no diferenciación entre los nichos se interpreta como conservadurismo de nicho (tendencia a retener características ecológicas ancestrales) (Wiens, 2004; Wellenreuther *et al.*, 2012; Tocchio *et al.*, 2015).

La divergencia o conservación del nicho ecológico de una especie es tema de debate continuo, con dos tendencias. La primera argumenta que la heterogeneidad ambiental y adaptación local deberían conducir a una evolución de nicho frecuente y rápida, porque permite que una especie se adecue a ambientes hostiles (Holt *et al.*, 2004; Hendry, 2009; Sexton *et al.*, 2009; Guisan *et al.*, 2014; Pomara *et al.*, 2014). La segunda propone que las especies son incapaces de adaptarse a nuevas condiciones ambientales en escalas temporales cortas y medianas ( $10^5$  a  $10^7$  años), por lo que es un factor clave en el aislamiento inicial de las poblaciones y la creación de nuevos linajes (Peterson *et al.*, 1999; Wiens, 2004; Cooper *et al.*, 2011; Peterson, 2011). Aunque no hay certeza sobre los tiempos de divergencia o conservación de los nichos, lo cierto es que cada cambio en el nicho se acumula y gradualmente tienden a diversificarse (FitzGerald, 2017).

Los tiempos de separación genética entre linajes se estiman entre, los más recientes entre 1 Ma a 0.1 Ma, mientras que los más antiguos entre 7 Ma a 2.5 Ma (Holt *et al.*, 2000; Lindell *et al.*, 2005; Palma *et al.*, 2005; Crews y Hedin, 2006; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006; Lindell *et al.*, 2008; Lessa *et al.*, 2010; Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2007; 2013). Las variaciones climáticas de los últimos 2.5 Ma posiblemente impulsaron el aislamiento geográfico entre las poblaciones de reciente separación genética, lo que se especula que pudo originar que los nichos experimenten diferentes condiciones ecológicas y selección ecológica hacia direcciones opuestas.

En trabajos ecológicos donde se comparan los nichos de diferentes especies y se obtienen resultados de no identidad de nicho y no similitud de entorno se ha proclamado la divergencia entre los nichos, p. ej., especies con invasiones recientes (Medley, 2010; Atwater y Barney, 2021) y especies hermanas con rupturas filogenéticas y fenotípicas (Cicero y Koo, 2012; Wogan y Richmond, 2015; Sesink-Clee *et al.*, 2015). Sin embargo, la divergencia de nicho implica que

una especie o población cambie las características ecológicas ancestrales (Pearman *et al.*, 2008; Nosil, 2012). Las características ecológicas ancestrales son muy difíciles de medir con las herramientas estadísticas que comúnmente se utilizan para cuantificar y comparar nichos (Warren *et al.*, 2008, Broennimann *et al.*, 2012; Qiao *et al.*, 2016; 2017; Brown y Carnaval, 2019).

Por otro lado, el conservadurismo de nicho se alcanza mediante la no modificación de los tres factores del diagrama BAM (biótico, abiótico, movimiento) (Soberón y Peterson, 2005; Olalla-Tárraga *et al.*, 2011). Las áreas peninsulares de la península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes han permanecido fisiográficamente estables en tiempos evolutivos cortos ( $\approx 1$  millón de años), pero los factores abióticos, y posiblemente también los bióticos, no han sido constantes (Ferusquía-Villafranca y Torres-Roldán, 1980; Whitlock, 1990; Van Devender y Heine, 2004; Victoriano *et al.*, 2008). Por ello, los resultados apuntan hacia la tendencia del cambio entre los nichos de los linajes de las especies estudiadas.

En regiones con heterogeneidad climática cualquier fuerza (p. ej., selección estabilizadora, deriva genética) que promueva la retención de las características ecológicas ancestrales (p. ej., conservadurismo de nicho) puede en realidad aumentar la divergencia del nicho debido a que incrementa la adaptación a ambientes locales que se asemeja más al nicho ancestral (Pyron *et al.*, 2014; Zuquim *et al.*, 2014; Segev y Foitzik, 2019; Maximiano *et al.*, 2020). Es decir, los nichos de las poblaciones se limitarán hacia «secciones diferentes», según les convenga, y la «parte del nicho» que no se requiera se perderá (Pyron *et al.*, 2014). Por lo tanto, el conservadurismo de nicho puede llevar a las poblaciones a adaptarse a condiciones climáticas diferentes y a lo que en última instancia son nichos ecológicos divergentes (Wiens y Graham, 2005; Kozak y Wiens, 2006; Warren *et al.*, 2008; Wiens *et al.*, 2010; Pyron *et al.*, 2014).

Por último, las correlaciones entre la separación genética y la similitud ecológica se obtuvo mostraron un patrón de asociación negativa, lo que sugiere que a menor similitud ecológica mayor separación genética. Sin embargo, este resultado se obtuvo con un número de muestra limitado. Si bien se encontró una tendencia hacia la asociación negativa entre las dos variables

no se indica que la separación ecológica promueva la diferenciación genética o viceversa. Para ello, sería necesario obtener mayor número de muestras.

Las pruebas de cuantificación y comparación de nicho son herramientas valiosas para probar hipótesis con posibles interpretaciones biológicas. Sin embargo, es importante y necesario tener en cuenta que son pruebas que representan modelos teóricos de una realidad biológica, además de las limitaciones estadísticas que conllevan. Comúnmente, se realizan con solamente con información de registros de presencia, es decir, comparan los nichos realizados observados, que no necesariamente representa la gama completa de condiciones ambientales adecuadas, lo que da como resultado un sesgo en la superposición de nichos medidos (Broennimann *et al.*, 2012).

En resumen, en ocasiones la discontinuidad genética entre poblaciones no tiene un mecanismo evidente en la geografía que la mantenga (Soltis *et al.*, 1997; Gibbs *et al.*, 2001; Bond *et al.*, 2001; Puerto *et al.*, 2001). La disposición latitudinal de las «áreas peninsulares» permite la existencia de gradientes climáticos que pueden producir poblaciones adaptadas a ambientes locales con intervalos de tolerancia ligeramente diferentes (Grismer y Greene, 2002; Labra *et al.*, 2009; Soberón y Peterson, 2011; Pelletier y Carmstens, 2018).

Una estructuración de nicho debido a gradientes climáticos proporciona el escenario para que se desarrolle una adaptación local (Ribeiro *et al.*, 2011) y si la dispersión y el tamaño de la población son bajos (Irwin, 2001a; 2001b; 2002) o si la selección favorece diferentes haplotipos en diferentes ambientes (Irwin, 2012) las rupturas filogenéticas pueden surgir o profundizarse en ausencia de barreras físicas al flujo de genes (Irwin, 2002; 2005; Cheviron y Brumfield, 2009; Ribeiro *et al.*, 2011; Spottiswoode *et al.*, 2011; Giarla *et al.*, 2018; Canizzo *et al.*, 2019) que en ocasiones pueda propiciar la disincronía floral, termofiliación, segregación de nicho, disponibilidad de alimento y temporadas reproductivas diferenciales entre poblaciones de una especie (Sinervo y Zamudio, 2001; Whorley *et al.*, 2007; Alaniz-García, 2008; Bedolla-Guzmán *et al.*, 2021; Freudiger *et al.*, 2021; Pérez-Delgadillo *et al.*, 2021).

Se ha expuesto que las variaciones climáticas ocurridas en el pasado, en especial las oscilaciones climáticas del Pleistoceno, son una explicación plausible al mantenimiento actual de las rupturas filogenéticas entre linajes de la península de Baja California como lo son en el oeste de la Cordillera de los Andes. Las condiciones climáticas novedosas durante ciclos glaciales e interglaciales posibilitaron la contracción y expansión de las poblaciones con interrupciones al flujo genético. La separación temporal entre poblaciones originó discrepancias en los nichos realizados de las poblaciones. Sin embargo, las poblaciones resguardan el mismo nicho fundamental.

## 9. CONCLUSIONES

Las condiciones climáticas en el escenario climático cálido (presente) para 15 de 21 linajes norte son diferentes al de su contraparte, por lo que las respectivas superposiciones entre las distribuciones potenciales son mínimas. Las condiciones climáticas en el escenario climático frío (Último Máximo Glacial  $\approx$  21,000 años) de la península de Baja California muestran expansión de la distribución potencial para los linajes norte y contracción para los linajes sur. Las distribuciones potenciales para los linajes norte y sur del oeste de la Cordillera de los Andes muestran contracción en el escenario climático frío.

Las pruebas estadísticas de comparación de nichos apuntan a que los linajes pueden encontrar ambientes climáticamente adecuados dentro del área de su contraparte, pero se mantienen en sitios climáticamente diferentes, es decir, en secciones no idénticas del nicho fundamental. La heterogeneidad climática actual del espacio-G provoca poca similitud ecológica entre los linajes de 18 de las 21 especies estudiadas.

El grado de similitud ecológica entre los nichos realizados de los linajes de seis especies de mamíferos de la península de Baja California muestra asociación negativa con el grado de separación genética. Es decir, a menor similitud ecológica, mayor diferenciación genética.

Los resultados y análisis del presente estudio apuntan a que la alternancia en las condiciones climáticas en el espacio-G en dos áreas peninsulares impulsó un desfase en la disponibilidad climática para los linajes. Es por ello que en el espacio ecológico, los nichos realizados no son idénticos, pero comparten información ecológica que los mantiene en un mismo nicho fundamental. La persistencia en secciones desiguales del nicho fundamental bajo ambientes fríos y cálidos impide el contacto entre los linajes, lo que deja huella en la separación genética entre poblaciones. Ello sería una explicación viable para la persistencia de la discontinuidad genética en ausencia de barreras geográficas entre poblaciones.

## 10. LITERATURA CITADA

Aguirre, J.C., Balart, E.F. y Martínez, J.A. (1995). Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 5(1-2): 57-78.

Aguirre, L.G., Morafka, D.J. y Murphy, R.W. (1999). The peninsular archipelago of Baja California: A thousand kilometers of tree lizard genetics. *Herpetologica*, 55(3): 369-381.

Alaniz-García, J. (2008). Actualización de las fichas de información para los reptiles incluidos en la Norma Oficial Mexicana -059-SEMANARNET-2001 para Baja California. Universidad Autónoma de Baja California. Facultad de Ciencias. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No.CK013. México D.F.

Allnutt, T.R., Newton, A.C., Lara, A., Premoli, A., Armesto, J.J., Vergara, R. y Gardner, M. (1999). Genetic variation in *Fitzroya cupressoides* (alerce), a threatened South American conifer. *Molecular Ecology*, 8(6): 975–987. doi: 10.1046/j.1365-294x.1999.00650.x.

Álvarez-Castañeda, S.T. y Patton, J.L. (1999). Mamíferos del noroeste de México. La Paz, Baja California Sur. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México.

Álvarez-Castañeda, S.T. y Patton, J.L. (2004). Geographic genetic architecture of pocket gopher (*Thomomys bottae*) populations in Baja California, Mexico. *Molecular Ecology*, 13:2287–2301. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02243.x.

Álvarez-Castañeda, S.T. (2007). Systematics of the antelope ground squirrel (*Ammospermophilus*) from islands adjacent to the Baja California peninsula. *Journal of Mammalogy*, 88(5): 1160-1169. doi: 10.1644/06-MAMM-A-065R3.1.

Álvarez-Castañeda, S.T., Rios, E., Cortés-Calva, P., González-Ruiz, N. y Suárez-Gracida, C.G. (2008). Mamíferos de las Reservas de El Valle de los Cirios y El Vizcaíno. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. – Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. La Paz, Baja California Sur, México.

Álvarez-Castañeda, S.T., Lidicker Jr., W.Z. y Rios, E. (2009). Revision of the *Dipodomys merriami* complex in the Baja California Peninsula, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 90(4): 992-1008. doi: 10.1644/07-MAMM-A-398.1.

Álvarez-Castañeda, S.T., P. Cortés-Calva, F.X. González-Cózatl, D. Rojas e I. Leyva. (2010). Comparison of distribution and habitat characteristics between an endemic and a wide-ranging cryptic species of *Peromyscus* on the Baja California peninsula. *Western North American Naturalist*, 70(3): 323-333. doi: 10.3398/064.070.0305.

Álvarez-Castañeda, S.T. y Rios, E. (2011). Revision of *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161(1): 213-228. doi: 10.1111/j.1096-3642.2009.00630.x.

Álvarez-Castañeda, S.T. y Cortés-Calva, P. (2011). Genetic evaluation of the Baja California rock squirrel *Otospermophilus atricapillus* (Rodentia: Sciuridae). *Zootaxa*, 3138: 35-51. doi: 10.11646/zootaxa.3138.1.2.

Álvarez-Castañeda, S.T. y Murphy, R.W. (2014). The endemic insular and peninsular species *Chaetodipus spinatus* (Mammalia, Heteromyidae) breaks patterns for Baja California. *Plos One*, 9(12): e116146. doi: 10.1371/journal.pone.0116146.

Álvarez-Castañeda, S.T. y Lorenzo, C. (2017). Phylogeography and phylogeny of *Lepus californicus* (Lagomorpha: Leporidae) from Baja California Peninsula and adjacent islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 121(1): 15-27. doi: 10.1093/biolinnean/blw019.

Antonelli, A. y Sanmartín, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, 60: 403–414. doi: 10.1002/tax.602010.

Araújo, M.B. y Peterson, A.T. (2012). Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93(7): 1527-1539. doi: 10.2307/23225219.

Araújo, M.B., Anderson, R.P., Barbosa, A.M., Beale, C.B., Dormann, C.F., Early, R., Garcia, R.A., Guisan, A., Maiorano, L., Naimi, B., O'Hara, R.B., Zimmermann, N.E. y Rahbek, C. (2019). Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances*, 5:eaat4858. doi: 10.1126/sciadv.aat4858.

Atwater, D.Z. y Barney, J.N. (2021). Climatic niche shifts in 815 introduced plant species affect their predicted distributions. *Global Ecology and Biogeography*, 1-14. doi: 10.1111/geb.13342.

Avellán, D.R., Macías, J.L., Arce, J L., Saucedo-Girón, R., Garduño-Monroy, V. H., Jiménez-Haro, A., Sosa-Ceballos, G., Cisneros, G., Bernal, J.P., Layer, P.W., García-Sánchez, L., Reyes-Agustín, G., Rangel, E., Navarrete, J.A. y López-Loera, H. (2019). Geology of the late Pleistocene Tres Vírgenes Volcanic Complex, Baja California Sur (México). *Journal of Maps*, 15(2): 227-237. doi: 10.1080/17445647.2019.1576552.

Bank, C., Bürger, R. y Hermisson, J. (2012). The limits to parapatric speciation: Dobzhansky–Muller incompatibilities in a Continent–Island model. *Genetics*, 191(3): 845–863. doi: 10.1534/genetics.111.137513.

Banta, J.A. Ehrenreich, I.M., Gerard, S., Chou, L., Wilczek, A., Schmitt, J., Kover, P.X. y Purugganan, M.D. (2012). Climate envelope modelling reveals intraspecific relationships among flowering phenology, niche breadth and potential range size in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology Letters*, 15(8): 769-777. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01796.x.

Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S.P., Peterson, A.T., Soberón, J. y Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11): 1810-1819.

Bedolla-Guzmán, Y., Masello, J.F., Aguirre-Muñoz, A., Lavaniegos, B.E. y Voigt, C.C., Gómez-Gutiérrez, J., Sánchez-Velasco, L., Robinson, C.J. y Quillfeldt, P. (2021) Year-round niche segregation of three sympatric *Hydrobates* storm-petrels from Baja California Peninsula, Mexico, Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 664: 207-225. doi: 10.3354/meps13645.

Berriozabal-Islas, C., Rodrigues, J.F.M., Ramírez-Bautista, A., Becerra-López, J.L. y Nieto-Montes de Oca, A. (2018). Effect of climate change in lizards of the genus *Xenosaurus* (Xenosauridae) based on projected changes in climatic suitability and climatic niche conservatism. *Ecology and Evolution*, 8(14): 6860-6871. doi: 10.1002/ece3.4200.

Birkhead, T.R y Brillard, J.P. (2007). Reproductive isolation in birds: postcopulatory prezygotic barriers. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(5): 266–272. doi: 10.1016/j.tree.2007.02.004.

Blunier, T., Chappellaz, J., Schwander, J., Dällenbach, A., Stauffer, B., Stocker, T.F., Raynaud, D., Jouzel, J., Clausen, H.B., Hammer, C.U. y Johnsen, S. (1998). Asynchrony of Antarctic and Greenland climate change during the last glacial period. *Nature*, 394(6695): 739-743. doi: 10.1038/29447.

Bocedi, G., Atkins, K.E. Liao, J., Henry, R.C., Travis, J.M.J. y Hellmann, J.J. (2013). Effects of local adaptation and interspecific competition on species' responses to climate change. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297: 83-97. doi: 10.1111/nyas.12211.

Bolnick, D.I. y Fitzpatrick, B.M. (2007). Sympatric speciation: models and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 459-487. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095804.

Bond, J.E., Hedin, M.C., Ramirez, M.G. y Opell, B.D. (2001). Deep molecular divergence in the absence of morphological and ecological change in the Californian coastal dune endemic trapdoor spider *Aptostichus simus*. *Molecular Ecology*, 10: 899–910. doi: 10.1046/j.1365-294X.2001.01233.x.

Boria, R.A., Olson, L.E., Goodman, S.M. y Anderson, R.P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, 275: 73-77. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012.

Braun, J.K., Ronald, A., Bussche, V.D., Morton, P.K. y Mares, M.A. (2005). Phylogenetic and biogeographic relationships of mouse opossums *Thylamys* (Didelphiomorpha, Didelphidae) in southern south America. *Journal of Mammalogy*, 86: 147-159. doi: 10.1644/1545-1542(2005)086<0147:PABROM>2.0.CO;2.

Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman, P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M.J., Randin, C., Zimmermann, N.E., Graham, C.H. y Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 481-497. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x.

Brown, J.L. y Carnaval, A.C. (2019). A tale of two niches: methods, concepts and evolution. *Frontiers of Biogeography*, 11:e44158. Doi: 10.21425/F5FBG44158.

Brusca, R.C., Findley, L.T., Hastings, P.A., Hendrickx, M.E., Torre, J. y Van der Heiden, A.M. (2005). Macrofaunal diversity in the Gulf of California. En: *Biodiversity, Ecosystems and Conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press, Oxford, pp. 179–103

Cabanne, G.S., Santos, F.R. y Miyaki, C.Y. (2007). Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(1): 73–84. doi: 10.1111/j.1095-8312.2007.00775.x.

Camargo, I. y Álvarez-Castañeda, S.T. (2020). A new species and three subspecies of the desert shrew (*Notiosorex*) from the Baja California peninsula and California. *Journal of Mammalogy*, 101(3): 872-886. doi: 10.1093/jmammal/gyaa045.

Cañón, C., D'Elía, G., Pardiñas, U.F.J. y Lessa, E.P. (2010). Phylogeography of *Loxodontomys micropus* with comments on the alpha taxonomy of *Loxodontomys* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy*, 91(6): 1449-1458. doi: 10.1644/10-MAMM-A-027.1.

Canizzo, S.J., Nix, S.K., Whaling, I.C. y Griffen, B.D. (2019). Individual morphology and habitat structure alter social interactions in a range-shifting species. *Diversity*, 11: 1-14. doi: 10.3390/d11010006.

Caponi, G. (2020). El concepto evolucionario de linaje. *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia*, 20(41): 11-39. doi: 10.18270/rcfc.v20i41.3380.

Cavieres, L. A., Mihoc, M., Marticorena, A., Marticorena, C., Matthei, O. y Squeo, F.A. (2001). Determinación de áreas prioritarias para la conservación: análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en la flora de la IV Región de Coquimbo. En: *Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo*. Ediciones Universidad de la Serena, Chile, pp. 159-170

Cavieres, L.A., Mihoc, M., Marticorena, A., Marticorena, C., Baeza, C.M. y Arroyo, M.T.K. (2004). Flora vascular de la Cordillera de la Costa en la Región del Bio-bío: riqueza de especies, géneros, familias y endemismos. En: *Historia, Biodiversidad y Ecología de los Bosques Costeros de Chile*. Editorial Universitaria, Chile, pp. 245-252

Cheviron, Z.A. y Brumfield, R.T. (2009). Migration-selection balance and local adaptation of mitochondrial haplotypes in rufous-collared sparrows (*Zonotrichia capensis*) along an elevational gradient. *Evolution*, 63(6): 1593–1605. doi: 10.1111/j.1558-5646.2009.00644.x.

Cicero, C. y Koo, M.S. (2012). The role of niche divergence and phenotypic adaptation in promoting lineage diversification in the Sage Sparrow (*Artemisospiza belli*, Aves: Emberizidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 107: 332–354. doi: 10.1111/j.1095-8312.2012.01942.x.

Clark-Tapia, R. y Molina-Freaner, F. (2003). The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran Desert. *Heredity*, 90(6): 443-450. doi: 10.1038/sj.hdy.6800252.

Cobos, M.E., Peterson, A.T., Barve, N. y Osorio-Olvera, L. (2019). Kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7:e6281. doi: 10.7717/peerj.6281.

Collins, W.D., Bitz, C.M., Blackmon, M.L., Bonan, G.B., Bretherton, C.S., Carton, J.A., Chang, P., Doney, S.C., Hack, J.J., Henderson, T.B., Kiehl, J.T., Large, W.G., McKenna, D.S., Santer, B.D. y Smith, R.D. (2006). The Community Climate System Model Version 3 (CCSM3). *Journal of Climate*, 19(11): 2122–2143. doi: 10.1175/jcli3761.1.

Colwell, R. K. y Rangel, T.F. (2009). Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 19651–19658. doi: 10.1073/pnas.090165010.

Cooper, N., Freckleton, R.P. y Jetz, W. (2011). Phylogenetic conservatism of environmental niches in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278: 2384–2391. doi: 10.1098/rspb.2010.2207.

Coughlan, J.M., y Matute, D.R. (2020). The importance of intrinsic postzygotic barriers throughout the speciation process. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*, 375 (1806), 20190533.

Costeur, L. y Legendre, S. (2008). Mammalian communities document a latitudinal environmental gradient during the Miocene Climatic Optimum in Western Europe. *Palaios*, 23(5): 280-288. doi: 10.2110/palo.2006.p06-092r.

Cracraft, J. (1992). Species concept and speciation analysis. En: *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*. Cambridge: MIT Press, pp. 93-120

Crews, S.C. y Hedin, M. (2006). Studies of morphological and molecular phylogenetic divergence in spiders (Araneae: *Homalonychus*) from the American Southwest, including divergence along the Baja California Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(2): 470-487. doi: 10.1016/j.ympev.2005.11.010.

Crisci, J.V., Cigliano, M.M., Morrone, J.J. y Roig-Juñent, S. (1991). Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology*, 40(2): 152-171. doi: 10.2307/2992254.

Delgadillo, J. (1998). *Florística y Ecología del norte de Baja California*. México. Universidad Autónoma de Baja California. México.

De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56(6): 879-886. doi: 10.1080/10635150701701083.

Di Cola, V., Broennimann, O., Petitpierre, B., Randin, C., Engler, R., Dubuis, A., D'Amen, M., Pellissier, L., Pottier, J., Pio, D.O., Salamin, N., Breiner, F., Mateo, R.G., Hordijk, W. y Guisan, A. (2017). Ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, 40(6): 774–787. doi: 10.1111/ecog.02671.

Dolby, G.A., Bennett, S.E.K., Lira-Noriega, A., Wilder, B.T. y Munguía-Vega, A. (2015). Assessing the geological and climatic forcing of biodiversity and evolution surrounding the Gulf of California. *Journal of the Southwest*, 57(2): 391-455. doi: 10.1353/jsw.2015.0005.

Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C.M., Carl, G., Carré, G., Diekötter, T., García-Márquez, J.R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C.J. Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D. y Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36: 27-46. doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x.

Douglas, M.E., Douglas, M.R., Schuett, G.W. y Porras, L.W. (2006). Evolution of rattlesnakes (Viperidae; *Crotalus*) in the warm deserts of western North America shaped by Neogene vicariance and Quaternary climate change. *Molecular Ecology*, 15(11): 3353-3374. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03007.x.

Douglas, M.E., Douglas, M.R., Schuett, G.W., Porras, L.W. y Thomason, B.L. (2007). Genealogical concordance between mitochondrial and nuclear DNAs supports species recognition of the Panamint rattlesnake (*Crotalus mitchellii stephensi*). *Copeia*, 4: 920-932. doi: 10.1643/0045-8511(2007)7[920:GCBMAN]2.0.CO;2.

Ehlers, J., Ehlers, J., Gibbard, P.L. y Hughes, P.D. (2011). *Quaternary Glaciations Extent and Chronology*. Elsevier.

Elith J., Kearney, M. y Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4): 330-34. doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x.

Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E. y Yates, C.J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43–57. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x.

Engler, J.O., Lawrie, Y., Cabral, J.S., Lens, L. y Martínez-Meyer, E. (2021). Niche evolution reveals disparate signatures of speciation in the “great speciator” (white-eyes, Aves: *Zosterops*). *Journal of Biogeography*, 48(8): 1981–1993. doi:10.1111/jbi.14128

Escalante, T. (2009) Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80: 551–560. doi: 10.22201/ib.20078706e.2009.002.627.

Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Linaje, M., Illoldi-Rangel, P. y González-López, R. (2013). Identification of areas of endemism from species distribution models: Threshold selection and

Nearctic mammals. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 16:5-17. doi: 10.1016/S1405-888X(13)72073-4.

Ezcurra, E. (2001). Desert and sea. En: *The Gulf of California. A World Apart*. Agrupación Sierra Madre, México, pp. 37–61

Feng, X., Park, D.S., Liang, Y., Pandey, R. y Papeş, M. (2019). Collinearity in ecological niche modeling: Confusions and challenges. *Ecology and Evolution*, 9(18): 10365-10376. doi: 10.1002/ece3.5555.

Ferusquía-Villafranca, I. y Torres-Roldán, V. (1980). El registro de mamíferos terrestres del mesozoico y cenozoico de Baja California. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 4: 56-62.

Ferro, I. y Morrone, J.J. (2014). Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(1): 1-12. doi: 10.1111/bij.12333.

Fick, S.E. y Hijmans, R.J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12): 4302-4315. doi: 10.1002/joc.5086.

FitzGerald, A.M. (2017). Division within the North American boreal forest: Ecological niche divergence between the Bicknell's Thrush (*Catharus bicknelli*) and Gray-cheeked Thrush (*C. minimus*). *Ecology and Evolution*, 7(14): 5285-5295. doi: 10.1002/ece3.3080.

Fitzpatrick, B.M., Fordyce, J.A. y Gavrilets, S. (2009). Pattern, process and geographic modes of speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(11): 2342-2347. doi: 10.1111/j.1420-9101.2009.01833.x.

Fjeldså, J., Bowie, R.C.K. y Rahbek, C. (2012). The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 43: 249–265. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102710-145113.

Freudiger, A., Josi, D., Thünken, T., Herder, F., Flury, J.M., Marques, D.A., Taborsky, M. y Frommen, J.G. (2021). Ecological variation drives morphological differentiation in a highly social vertebrate. *Functional Ecology*, 00: 1-16. doi: 10.1111/1365-2435.13857.

García, E. y Mosiño, P. (1968). Los climas de Baja California. En: *Comité Nacional Mexicano para el Decenio Hidrológico Internacional. Memoria 1966-1967*. Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 29-57

Garcillán, P.P., González-Abraham C.E. y Ezcurra, E. (2010). The cartographers of life: two centuries of mapping the nature history of Baja California. *Journal of the Southwest*, 52(1): 1-40. doi: 10.2307/2792020.

Garduño-Monroy, V.H., Vargas-Ledezma, H. y Campos-Enriquez, J.O. (1993). Preliminary geologic studies of Sierra El Aguajito (Baja California, Mexico): a resurgent-type caldera. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 59(1-2): 47-58. doi: 10.1016/0377-0273(93)90077-5.

Garreaud, R.D. (2009). The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences*, 22: 3-11. doi: 10.5194/adgeo-22-3-2009.

Garrick, R.C., Nason, J.D., Meadows, C.A. y Dyer, R.J. (2009). Not just vicariance: phylogeography of a Sonoran Desert euphorbia indicates a major role of range expansion along the Baja peninsula. *Molecular Ecology*, 18(9): 1916-1931. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04148.x.

Garrick, R.C., Nason, J.D., Fernández-Manjarrés, J.F. y Dyer, R.J. (2013). Ecological coassociations influence species responses to past climatic change: an example from a Sonoran Desert bark beetle. *Molecular Ecology*, 22(12): 3345-3361. doi: 10.1111/mec.12318.

Giarla, T.C., Maher, S.P., Achmadi, A.S., Moore, M.K., Swanson, M.T., Rowe, K.C. y Esselstyn, J.A. (2018). Isolation by marine barriers and climate explain areas of endemism in an island rodent. *Journal of Biogeography*, 45: 2053–2066. doi: 10.1111/jbi.13392.

Gibbs, H.L., Dawson, R.J.G. y Hobson, K.A. (2001). Limited differentiation in microsatellite DNA variation among northern populations of the yellow warbler: evidence for male-biased gene flow? *Molecular Ecology*, 9(12): 2137–2147. doi: 10.1046/j.1365-294X.2000.01136.x.

Giorgetta, M.A., Jungclaus, J., Reick, C.H., Legutke, S., Bader, J., Böttinger, Brovkin, V., Crueger, T., Esch, M., Fieg, K., Glushak, K., Gayler, V., Haak, H., Hollweg, H.D., Ilyina, T., Kinne, S., Kornblueh, L., Matei, D., Mauritsen, T., Mikolajewicz, U., Mueller, W., Notz, D., Pithan, F., Raddatz, T., Rast, S., Redler, R., Roeckner, E., Schmidt, H., Schnur, R., Segschneider, J., Six, K.D., Stockhause, M., Timmreck, C., Wegner, J., Widmann, H., Wieners, K., Claussen, M., Marotzke, J. y Stevens, B. (2013). Climate and carbon cycle changes from 1850 to 2100 in MPI-ESM simulations for the Coupled Model Intercomparison Project phase 5. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 5(3): 572–597. doi: 10.1002/jame.20038.

Glor, R.E. y Warren, D. (2010). Testing ecological explanations for biogeographic boundaries. *Evolution*, 65(3): 673-83. doi: 10.1111/j.1558-5646.2010.01177.x.

González-Abraham, C.E., Garcillán, P.P. y Ezcurra, E. (2010). Ecorregiones de la península de Baja California: una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 87: 69-82. doi: 10.17129/botsoci.302.

González-Trujillo, R., M.M. Correa-Ramírez, E. Ruiz-Sanchez, E. Méndez-Salinas, M.L. Jiménez y F.J. García-De León. (2016). Pleistocene refugia and their effects on the phylogeography and genetic structure of the Wolf spider *Pardosa sierra* (Araneae: Lycosidae) on the Baja California Peninsula. *Journal of Arachnology*, 44: 367-379. doi: 10.1636/R15-84.1.

Gosz, J.R. (1992). Ecological functions in a biome transition zone: translating local responses to broad-scale dynamics. En: *Landscape Boundaries*. Springer, New York, pp. 55-75

Graham, C.H., Ron, S.R., Santos, J.C., Schneider, C.J. y Moritz, C. (2004). Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58: 1781–1793. doi: 10.1554/03-274.

Graham, M.R., Bryson, R.W. y Riddle, B.R. (2014). Late Pleistocene to Holocene distributional stasis in scorpions along the Baja California peninsula. *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(2): 450–461. doi: 10.1111/bij.12216.

Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, 4: 427-433. doi: 10.2307/4072271.

Grismer, L.L. (2000). Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: A synthesis of molecules and historical geology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(26): 14017-14018. doi: 10.1073/pnas.260509697.

Grismer, L.L. y Greene, H. (2002). *Amphibians and Reptiles of Baja California Including its Pacific Islands and the Islands in the Sea of Cortés*. University of California Press. Berkeley, California.

Grismer, L.L. (2002). A re-evaluation of the evidence for a mid-Pleistocene mid-peninsular seaway in Baja California: a reply to Riddle *et al.* *Herpetological Review*, 33(1): 15-16.

Guéritaine, G., Bonavent, J.F. y Darmency, H. (2003). Variation of prezygotic barriers in the interspecific hybridization between oilseed rape and wild radish. *Euphytica*, 130(3): 349-353. doi: 10.1023/a:1023021122374.

Guevara, L., Morrone, J.J. y León-Paniagua, L. (2018). Spatial variability in species' potential distributions during the Last Glacial Maximum under different Global Circulation Models: relevance in evolutionary biology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57(1): 113-126. doi: 10.1111/jzs.12238.

Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C. y Kueffer, C. (2014). Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(5): 260-269. doi: 10.1016/j.tree.2014.02.009.

Gutiérrez-Flores, C., García-De León, F.J., León-de la Luz, J.L. y Cota-Sánchez, J.H. (2016). Microsatellite genetic diversity and mating systems in the columnar cactus *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 22: 1–10. doi: 10.1016/j.ppees.2016.06.003.

Gutiérrez-Tapia, P. y Palma, R.E. (2016). Integrating phylogeography and species distribution models: cryptic distributional responses to past climate change in an endemic rodent from the central Chile hotspot. *Diversity and Distributions*, 22(6): 638-650.

Haffner, J. (1969). Speciation in Amazonian Forest Birds: Most species probably originated in forest refuges during dry climatic periods. *Science*, 165(3889): 131-137. doi: 10.1126/science.165.3889.131.

Hafner D.J. y Riddle, B.R. (2005). Mammalian phylogeography and evolutionary history of northern Mexico's deserts. En: *Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press, New York, pp. 225-256

Halas, D., Zamparo, D. y Brooks, D.R. (2005). A historical biogeographical protocol for studying biotic diversification by taxon pulses. *Journal of Biogeography*, 32(2): 249-260. doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01147.x.

Harrington, S.M., Hollingsworth, B.D., Higham, T.E. y Reeder, T.W. (2018). Pleistocene climatic fluctuations drive isolation and secondary contact in the red diamond rattlesnake (*Crotalus ruber*) in Baja California. *Journal of Biogeography*, 45(1): 64-75. doi: 10.1111/jbi.13114.

Harrison, S. y Winchester, V. (1998). Historical fluctuations of the Gualas and Reicher glaciers, north Patagonian Icefield, Chile. *The Holocene*, 8(4): 481-485. doi: 10.1191/095968398672334459.

Harrison, S. (2004). The Pleistocene glaciations of Chile. *Developments in Quaternary Sciences*, 2: 89-103. doi: 10.1016/S1571-0866(04)80115-5.

Harrison, S. y Glasser, N.F. (2011). The Pleistocene glaciations of Chile. En: *Quaternary Glaciations - Extent and Chronology. A Closer Look*. Elsevier, Great Britain, pp. 739-756

Helenes, J. y Carreño, A.L. (1999). Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics. *Journal of South American Earth Sciences*, 12(6): 589-605. doi: 10.1016/S0895-9811(99)00042-5.

Hendry, A.P. (2009). Ecological Speciation! Or the lack thereof? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66: 1383–1398. doi: 10.1139/F09-074.

Hewitt, G.M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1442): 183-195. doi: 10.1098/rstb.2003.1388.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal Climatology*, 25: 1965-1978. doi: 10.1002/joc.1276.

Himes, C.M.T., Gallardo, M.H., y Kenagy, G.J. (2008). Historical biogeography and post-glacial recolonization of South American temperate rain forest by the relictual marsupial *Dromiciops gliroides*. *Journal of Biogeography*, 35(8): 1415-1424. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.01895.x.

Hoberg, E.P. y Brooks, D.R. (2010). Beyond vicariance: integrating taxon pulses, ecological fitting, and oscillation in evolution and historical biogeography. En: *The Biogeography of host-Parasite Interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp. 7-20

Hollin, J. (1981). Late Wisconsin-Weichselian mountain glaciers and small ice caps. En: *The Last Great Ice Sheets*. Wiley, Nueva York, pp. 176-206

Holmgren, C.A., Betancourt, J.L., Peñalba, M.C., Delgadillo, J., Zuravnsky, K., Hunter, K.L., Rylander, K y Weiss, J.L. (2014). Evidence against a Pleistocene desert refugium in the Lower Colorado River Basin. *Journal of Biogeography*, 41(9): 1769-1780. doi: 10.1111/jbi.12337.

Holt, J.W., Holt, E.W. y Stock, J.M. (2000). An age constraint on Gulf of California rifting from the Santa Rosalia basin, Baja California Sur, Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 112(4): 540-549. doi: 10.1130/0016-7606(2000)112<0540:AACOGO>2.3.CO;2.

Holt, R.D., Barfield, M. y Gomulkiewicz, R. (2004). Temporal variation can facilitate niche evolution in harsh sink environments. *The American Naturalist*, 164(2): 187-200. doi: 10.1086/422343.

Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. y Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006): 927–931. doi: 10.1126/science.1194585.

Hughes, C. y Eastwood, R. (2006). Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 10334–10339. doi: 10.1073/pnas.0601928103.

Husson, L., Conrad, C.P., y Faccenna, C. (2012). Plate motions, Andean orogeny, and volcanism above the South Atlantic convection cell. *Earth and Planetary Science Letters*, 317: 126–135. doi: 10.1016/j.epsl.2011.11.040.

Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415–427.

Hutchinson, M.F. (2004). Anusplin version 4.3 user guide. Centre for Resource and Environmental Studies. The Australian National University, Canberra, Australia.

Ikeda, D. H., Max, T.L., Allan, Gerard, A.J., Lau, M.K., Shuster, S.M. y Whitham, T.G. (2016). Genetically informed ecological niche models improve climate change predictions. *Global Change Biology*, 23: 164-176. doi:10.1111/gcb.13470.

Irwin, D.E., Bensch, S. y Price, T.D. (2001a). Speciation in a ring. *Nature*, 409(6818): 333–337. doi: 10.1038/35053059.

Irwin, D.E., Irwin, J.H. y Price, T.D. (2001b). Ring species as bridges between microevolution and speciation. *Genetica*, 112/113: 223–243. doi: 10.1007/978-94-010-0585-2\_14.

Irwin, D.E. 2002. Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow. *Evolution*, 56(12): 2383–2394. doi: 10.1554/0014-3820(2002)056[2383:PBWGBT]2.0.CO;2.

Irwin, D.E., Bensch, S., Irwin, J.H. y Price, T.D. (2005). Speciation by distance in a ring species. *Science*, 307(5708): 414-416.

Irwin, D.E. (2012). Local adaptation along smooth ecological gradients causes phylogeographic breaks and phenotypic clustering. *The American Naturalist*, 180(1): 35–49. doi: 10.1086/666002.

Jácome-Flores, M.E., Blazquez, M.C., Sosa, V.J., y Maya, Y. (2015). Type of soil and temperature range explain the preferred habitat and current distribution of the endemic lizard *Aspidoscelis hyperythra* in southern Baja California peninsula. *Journal of Arid Environments*, 113: 126–133. doi: 10.1016/j.jaridenv.2014.10.00.

Jaeger, J.R., Riddle, B.R. y Bradford, D.F. (2005). Cryptic Neogene vicariance and Quaternary dispersal of the redspotted toad (*Bufo punctatus*): insights on the evolution of North American warm desert biotas. *Molecular Ecology*, 14:3033–3048. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02645.x.

Jezkova, T., Jaeger, J.R., Marshall, Z.L. y Riddle, B.R. (2009). Pleistocene impacts on the phylogeography of the desert pocket mouse (*Chaetodipus penicillatus*). *Journal of Mammalogy*, 90: 306–320. doi: 10.1644/08-MAMM-A-243.1.

Jiménez-Moreno, G. y Suc, J.P. (2007). Middle Miocene latitudinal climatic gradient in Western Europe: evidence from pollen records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253(1-2): 208-225. doi: 10.1016/j.palaeo.2007.03.040.

Koma, Z., Grootes, M.W., Meijer, C.W., Nattino, F., Seijmonsbergen, A.C., Sierdsema, H., Foopen, R. y Kissling, W.D. (2021). Niche separation of wetland birds revealed from airborne laser scanning. *Ecography*, 44(6): 907–918. doi: 10.1111/ecog.05371.

Kozak, K.H. y Wiens, J.J. (2006). Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution*, 60: 2604–2621. doi: 10.1111/j.0014-3820.2006.tb01893.x.

Labra, A., Pienaar, J. y Hansen, T.F. (2009). Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *The American Naturalist*, 174(2): 204– 220. doi: 10.1086/600088.

Lessa, E.P., D'Elía, G. y Pardiñas, U.F.J. (2010). Genetic footprints of late Quaternary climate change the diversity of Patagonian-Fuegian rodents. *Molecular Ecology*, 19(15): 3031-3037. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04734.x.

León-de la Luz, J.L., Benet, R.C. y Estrada, M.C. (1996). Fenología floral de una comunidad árido-tropical de Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*, (35): 45-64. doi: 10.21829/abm35.1996.956.

Li, Y., Li, X., Sandel, B., Blank, D., Liu, Z., Liu, X. y Yan, S. (2015). Climate and topography explain range sizes of terrestrial vertebrates. *Nature Climate Change*, 6(5): 498–502. doi: 10.1038/nclimate2895.

Lindell, J., Méndez-de la Cruz, F.R. y Murphy, R.W. (2005). Deep genealogical history without population differentiation: discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36(3): 682-694. doi: 10.1016/j.ympev.2005.04.031.

Lindell, J., Ngo, A. y Murphy, R.W. (2006). Deep genealogies and the mid-peninsular seaway of Baja California. *Journal of Biogeography*, 33(8): 1327-1331. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01532.x.

Lindell, J., Méndez-de La Cruz, F.R. y Murphy, R.W. (2008). Deep biogeographical history and cytonuclear discordance in the black-tailed brush lizard (*Urosaurus nigricaudus*) of Baja California. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94(1): 89-104. doi: 10.1111/j.1095-8312.2008.00976.x.

Lu, R.S., Chen, Y., Tamaki, I., Sakaguchi, S., Ding, Y.Q., Takahashi, D., Li, P., Isaji, Y., Chen, J. y Qiu, Y.X. (2020). Pre-Quaternary diversification and glacial demographic expansions of *Cardiocrinum* (Liliaceae) in temperate forest biomes of sino-japanese floristic region. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 143: 106693. doi: 10.1016/j.ympev.2019.106693.

Maguire, K.C., SHinneman, D.J., Potter, K.M. y Hipkins, V.D. (2018). Intraspecific niche models for ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) suggest potential variability in population-level response to climate change. *Systematic Biology*, 67: 965-978. doi: 10.1093/sysbio/syy017.

Mantooth, S.J., Hafner, D.J., Bryson Jr, R.W. y Riddle, B.R. (2013). Phylogeographic diversification of antelope squirrels (*Ammospermophilus*) across North American deserts. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109(4): 949-967. doi: 10.1111/bij.12084.

Martínez-Noguez, J.J., Leon De la Luz, J.L., Delgadillo Rodríguez, J. y García-De León, F.J. (2020). Phylogeography and genetic structure of an iconic tree of the Sonoran Desert, the Cirio (*Fouquieria columnaris*), based on chloroplast DNA. *Biological Journal of the Linnean Society*, 130(3): 433-446. doi: 10.1093/biolinnean/blaa065.

Mathiasen, P. y Premoli, A.C. (2010). Out in the cold: genetic variation of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) provides evidence for latitudinally distinct evolutionary histories in austral South America. *Molecular Ecology*, 19(2): 371-385. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04456.x.

Maximiano, M.F.D.A., d'Horta, F.M., Tuomisto, H., Zuquim, G., Van doninck, J. y Ribas, C.C. (2020). The relative role of rivers, environmental heterogeneity and species traits in driving compositional changes in southeastern Amazonian bird assemblages. *Biotropica*, 52(5): 946-962. doi: 10.1111/btp.12793.

Mayr, E. (2013). *Animal Species and Evolution*. 3<sup>a</sup> ed. Harvard University Press, EE.UU. doi: 10.4159/harvard.9780674865327.

Medley, K.A. (2010). Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1): 122-133. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00497.x.

Mellink, E. (2002). El límite sur de la región mediterránea de Baja California, con base en sus tetrápodos endémicos. *Acta Zoológica Mexicana*, (85): 11-23.

Metcalf, S.E. (2006). Late Quaternary environments of the northern deserts and central transvolcanic belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93: 258-273. doi: 10.3417/0026-6493(2006)93[258:LQEOTN]2.0.CO;2.

Meynard, A.P., Palma, R.E. y Rivera-Milla, E. (2002). Phylogeographic relationships of the Chilean llacas of the genus *Thylamys* (Marsupialia, Didelphidae) based on sequences of the cytochrome *b* mitochondrial gene. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(2): 299-306.

Montecinos, S., Gutiérrez, J.R., López-Cortés, F. y López, D. (2016). Climatic characteristics of the semi-arid Coquimbo Region in Chile. *Journal of Arid Environments*, 126: 7-11. doi: 10.1016/j.jaridenv.2015.09.018.

Morrone, J.J. (1994). Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 4(6): 188-194. doi: 10.2307/2997650.

Morrone, J.J. (1996). The biogeographical Andean subregion: a proposal exemplified by arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). *Neotropica*, 42: 103-114.

Morrone, U. (2007). Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80(4): 509-520. doi: 10.4067/S0716-078X2007000400011.

Morrone, J.J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1): 1-110. doi: 10.11646/zootaxa.3782.1.1.

Morrone, J.J. (2015). Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa*, 3936(2): 207-236. doi: 10.11646/zootaxa.3936.2.3.

Mulcahy, D.G. y Macey, J.R. (2009). Vicariance and dispersal form a ring distribution in nightsnakes around the Gulf of California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(2): 537-546. doi: 10.1016/j.ympev.2009.05.037

Munguia-Vega, A., Rodríguez-Estrella, R., Blanco, G., y Laiolo, P. (2011). Microsatellite loci for assessing genetic diversity and population structure of the endemic Belding's yellowthroat *Geothlypis beldingi* from the Baja California Peninsula. *Conservation Genetics Resources*, 3(3): 433-435. doi: 10.1007/s12686-010-9373-4.

Nadachowska-Brzyska, K., Li, C., Smeds, L., Zhang, G. y Ellegren, H. (2015). Temporal dynamics of avian populations during Pleistocene revealed by whole-genome sequences. *Current Biology*, 25(10): 1375-1380. doi: 10.1016/j.cub.2015.03.047.

Naimi, B., Hamm, N.A., Groen, T.A., Skidmore, A.K. y Toxopeus, A.G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, 37(2): 191-203. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x.

Nason, J.D., Hamrick, J.L. y Fleming, T.H. (2002). Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution*, 56(11): 2214-2226. doi: 10.1554/0014-3820(2002)056[2214:HVPCE]2.0.CO;2.

Napolitano, C., O'Brien, S. y Hoelzel, R. (2014). Phylogeography and population history of *Leopardus guigna*, the smallest American felid. *Conservation Genetics*, 15(3): 631-653. doi: 10.1007/s10592-014-0566-3.

Nosil, P. y Reimchen, T.E. (2005). Ecological opportunity and levels of morphological variance with freshwater stickleback populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(3): 297-308. doi: 10.1111/j.1095-8312.2005.00517.x.

Nosil, P. (2012). *Ecological Speciation*. Oxford University Press, Oxford.

Olalla-Tárraga, M.Á., McInnes, L., Bini, L.M., Diniz-Filho, J.A., Fritz, S.A., Hawkins, B.A., Hortal, J., Orme, C.D.L., Rahbek, C., Rodríguez, M.A. y Purvis, A. (2011). Climatic niche conservatism and the evolutionary dynamics in species range boundaries: global congruence across mammals and amphibians. *Journal of Biogeography*, 38(12): 2237-2247. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02570.x.

Osorio-Olvera, L., Barve, V., Barve, N., Soberón, J. y Falconi, M. (2018). Ntbox: from getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment. R package version 0.2.5.4.

Owens, H.L., Campbell, L., Loonatik-Dornak, L.R., Saupe, E.E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C.M., Myers, C.E. y Peterson, A.T. (2013). Constraints on interpretation

of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263: 10-18. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011.

Palma, R.E., Rivera-Milla, E., Salazar-Bravo, J., Torres-Pérez, F., Pardiñas, U.F.J., Marquet, P.A., Spotorno, A.E., Meynard, A.P. y Yates, T.L. (2005). Phylogeography of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in temperate South America. *Journal of Mammalogy*, 86: 191-200. doi: 10.1644/1545-1542(2005)086<0191:POOLRS>2.0.CO;2.

Palma, R.E. (2007). Estado actual de la mastozoología en Chile. *Mastozoología Neotropical*, 14: 5-9.

Pastorino, M.J. y Gallo, L.A. (2002). Quaternary evolutionary history of *Austrocedrus chilensis*, a cypress native to the Andean-Patagonian forest. *Journal of Biogeography*, 29(9): 1167–1178. doi: 10.1046/j.1365-2699.2002.00731.x.

Patton, J.L., Huckaby, D.G. y Álvarez-Castañeda, S.T. (2007). *The evolutionary history and a systematic revision of wood rats of the Neotoma lepida group*. University of California Publications, California.

Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O. y Randin, C.F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 149–158. doi: 10.1016/j.tree.2007.11.005.

Pearman, P.B., D'Amen, M., Graham, C.H., Thuiller, W. y Zimmermann, N.E. (2010). Within-taxon niche structure: niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. *Ecography*, 33(6): 990-1003. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06443.x.

Pelletier, T.A., y Carstens, B.C. (2018). Geographical range size and latitude predict population genetic structure in a global survey. *Biology Letters*, 14(1): 20170566. doi: 10.1098/rsbl.2017.0566.

Pérez-Delgadillo, A.G., Lara-Resendiz, R.A., Valdez-Villavicencio, J.H., Arenas-Moreno, D.M., Domínguez-Guerrero, S.F., Galina-Tessaro, P. y Méndez-de la Cruz, F.R. (2021). Thermal ecology of thermophilic lizard *Callisaurus draconoides* through a latitudinal gradient. *Journal of Arid Environments*, 195: 104634. doi: 10.1016/j.jaridenv.2021.104634.

Perfectti, F. (2003). Especiación: modos y mecanismos. En: *Evolución la Base de la Biología*. Granada: Proyecto sur de Ediciones, pp. 307-321

Peterson, A.T., Soberón, J. y Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265–1267. doi: 10.1126/science.285.5431.1265.

Peterson, A.T. (2011) Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38: 817–827. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x.

Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Bastos-Araújo, M. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Phillips, S.J., Anderson, R.P. y Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026.

Pomara, L.Y., Ruokolainen, K. y Young, K.R. (2014). Avian species composition across the Amazon River: the roles of dispersal limitation and environmental heterogeneity. *Journal of Biogeography*, 41(4): 784-796. doi: 10.1111/jbi.12247.

Posadas, P., Estévez, J.M. y Morrone, J.J. (1997). Distributional patterns and endemism areas of vascular plants in the Andean subregión. *Fontqueria*, 48: 1-10.

Pour, M.K., Bandehbahman, S., Gras, R. y Cristescu, M.E. (2017). An individual-based modeling approach to investigate sympatric speciation via specialized Resource usage. *Open Journal of Ecology*, 7: 222-269. doi: 10.4236/oje.2017.73017.

Premoli, A.C., Kitzberger, T. y Veblen T.T. (2000). Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides*. *Journal of Biogeography*, 27: 251–260. doi: jstor.org/stable/2656257.

Puerto, G., da Graça Salomão, M, Theakston, R.D.G., Thorpe, R.S., Warrell, D.A y Wüster, W. (2001). Combining mitochondrial DNA sequences and morphological data to infer species boundaries: phylogeography of lanceheaded pitvipers in the Brazilian Atlantic forest, and the status of *Bothrops pradoi* (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 14(4): 527–538. doi: 10.1046/j.1420-9101.2001.00313.x.

Pyron, A.R. y Burbrink, F.T. (2009). Lineage diversification in a widespread species: roles for niche divergence and conservatism in the common kingsnake, *Lampropeltis getula*. *Molecular Ecology*, 18(16): 3443-3457. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04292.x.

Pyron, R.A., Costa, G.C., Patten, M.A. y Burbrink, F.T. (2014). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4): 1248-1262. doi: 10.1111/brv.12154.

Qiao, H., Peterson, A.T., Campbell, L.P., Soberón, J., Liqiang, Li. y Escobar, L.E. (2016). NicheA: creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios. *Ecography*, 39(8): 805-8013. doi: 10.1111/ecog.01961.

Qiao, H., Peterson, A.T., Ji, L. y Hu, J. (2017). Using data from related species to overcome spatial sampling bias and associated limitations in ecological niche modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(12): 1804-1812. doi: 10.1111/2041-210X.12832.

R Core Team. (2020). R: a language and environment for statistical computing. <https://www.R-project.org/>

Rabassa, J., Coronato, A., Bujalesky, G., Salemme, M., Roig, C., Meglioli, A., Heusser, C.J., Gordillo, S., Roig, F., Borrromei, A.M. y Quattrocchio, M. (2000). Quaternary of Tierra del Fuego, southernmost South America: an updated review. *Quaternary International*, 68: 217–240. doi: 10.1016/S1040-6182(00)00046-X.

Rabosky, D.L., Donnellan, S.C. Talaba, A.L. y Lovette, J. (2007). Exceptional among-lineage variation in diversification rates during the radiation of Australia's most diverse vertebrate clade. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1628): 2915–2923. doi: 10.1098/rspb.2007.0924.

Radosavljevic, A., y Anderson, R.P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4): 629–643. doi: 10.1111/jbi.12227.

Radtkey, R.R., Fallon, S.M. y Case, T.J. (1997). Character displacement in some *Cnemidophorus* lizards revisited: A phylogenetic analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(18): 9740–9745. doi: 10.1073/pnas.94.18.9740.

Real Academia Española (RAE). (2021). *Diccionario de la lengua española*, 23.ª ed., [versión 23.5 en línea]. Disponible en: <https://dle.rae.es> [consulta: 05 de febrero del 2022].

Ribeiro, Â.M., Lloyd, P. y Bowie, R.C.K. (2011). A tight balance between natural selection and gene flow in a southern African arid-zone endemic bird. *Evolution*, 65(12): 3499–3514. doi: 10.1111/j.1558-5646.2011.01397.x.

Riddle, B.R., Hafner, D.J., Alexander, L.F. y Jaeger, J.R. (2000a). Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California peninsular desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(26): 14438–14443. doi: 10.1073/pnas.250413397.

Riddle, B.R., David, J.H. y Alexander, L.F. (2000b). Phylogeography and systematics of the *Peromyscus eremicus* species group and the historical biogeography of North American warm regional deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17: 145–160. doi: 10.1006/mpev.2000.0841.

Riddle, B.R. y Hafner, D.J. (2006). Phylogeography in historical biogeography: investigating the biogeographic histories of populations, species, and young biotas. En: *Biogeography in a Changing World*. CRC Press. New York, pp. 161–176

Riemann, H. y Ezcurra, E. (2005). Plant endemism and natural protected areas in the peninsula of Baja California, Mexico. *Biological Conservation*, 122(1): 141–150. doi: 10.1016/j.biocon.2004.07.008.

Rios, E. y Álvarez-Castañeda, S.T. (2010). Phylogeography and systematics of the San Diego pocket mouse (*Chaetodipus fallax*). *Journal of Mammalogy*, 91(2): 293-301. doi: 10.1644/09-MAMM-A-135.

Rodrigues, J.F.M., Coelho, M.T.P. y Diniz-Filho, J.A.F. (2016). Exploring intraspecific climatic niche conservatism to better understand species invasion: the case of *Trachemys dorbigni* (Testudines, Emydidae). *Hydrobiologia*, 779(1): 127-134. doi: 10.1007/s10750-016-2805-8.

Rodríguez-Robles, J.A. y De Jesús-Escobar, J.M. (2000). Molecular systematics of New World gopher, bull, and pinesnakes (*Pituophis*: Colubridae), a transcontinental species complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14: 35– 50. doi: 10.1006/mpev.1999.0698.

Rodríguez-Serrano, E., Cancino, R.A. y Palma, R.E. (2006). Molecular phylogeography of *Abrothrix olivaceus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Chile. *Journal of Mammalogy*, 87(5): 971-980. doi: 10.1644/05-MAMM-A-393R2.1.

Rohrman, A., Sachse, D., Mulch, A., Pingel, H., Tofelde, S., Alonso, R.N. y Strecker, M. R. (2016). Miocene orographic uplift forces rapid hydrological change in the southern central Andes. *Scientific Reports*, 6: 35678. doi: 10.1038/srep35678.

Roy, P. D., Caballero, M., Lozano, R., Pi, T., Israde, I., y Morton, O. (2010). Geochemical record of late Quaternary paleoclimate from lacustrine sediments of paleo-lake San Felipe, western Sonoran Desert, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 29: 586–596. doi: 10.1016/j.jsames.2009.11.009.

Rundle, H.D. y Nosil, P. (2005). Ecological speciation. *Ecology Letters*, 8: 336-352. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00715.x.

Salinas-Zavala, C.A., Lluch-Belda, D., Hernández-Vázquez, S. y Lluch-Cota, D.B. (1998). La aridez en el noroeste de México. Un análisis de su variabilidad espacial y temporal. *Atmosfera*, 11: 29-44.

Sánchez-Guillén, R.A., Wellenreuther, M. y Cordero Rivera, A. (2011). Strong asymmetry in the relative strengths of prezygotic and postzygotic barriers between two damselfly sister species. *Evolution*, 66(3): 690–707. doi: 10.1111/j.1558-5646.2011.01469.x.

Sarricolea, P., Herrera-Ossandon, M. y Meseguer-Ruiz, Ó. (2016). Climatic regionalisation of continental Chile. *Journal of Maps*, 13(2): 66-73. doi: 10.1080/17445647.2016.1259592.

Schild, D.R., Adams, R.H., Card, D.C., Perry, B.W., Pasquesi, G.M., Jezkova, T., Portik, D.M., Andrew, A.L., Spencer, C.L., Sanchez, E.E., Fujita, M.K., Mackessy, S.P. y Castoe, T.A. (2017). Insight into the roles of selection in speciation from genomic patterns of divergence and introgression in secondary contact in venomous rattlesnakes. *Ecology and Evolution*, 7(11): 3951-3966. doi: 10.1002/ece3.2996.

Schild, D.R., Adams, R.H., Card, D.C., Corbin, A.B., Jezkova, T., Hales, N.R., Meik, J.M., Perry, B.W., Spencer, C.L., Smith, L.L., García, G.C., Bouzid, N.M., Strickland, J.L., Parkinson, C.L., Borja, M., Castañeda-Gaytán, G., Bryson, R.W. Jr, Flores-Villela, O.A., Mackessy, S.P. y Castoe, T.A. (2018). Cryptic genetic diversity, population structure, and gene flow in the Mojave Rattlesnake (*Crotalus scutulatus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127: 669–681. doi: 10.1016/j.ympev.2018.06.013.

Schluter, D. (2009). Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*, 323: 737–741. doi: 10.1126/science.1160006.

Schmitt, A.K., Stockli, D.F., Niedermann, S., Lovera, O.M. y Hausback, B.P. (2010). Eruption ages of Las Tres Vírgenes volcano (Baja California): a tale of two helium isotopes. *Quaternary Geochronology*, 5(5): 503-511. doi: 10.1016/j.quageo.2010.02.004.

Schoener, T.W. (1968). The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49: 704–726. doi: 10.2307/1935534.

Segev, U., Burkert, L., Feldmeyer, B. y Foitzik, S. (2017). Pace-of-life in a social insect: behavioral syndromes in ants shift along a climatic gradient. *Behavioral Ecology*, 28: 1149–1159. doi: 10.1093/beheco/arx079.

Segev, U. y Foitzik, S. (2019). Ant personalities and behavioral plasticity along a climatic gradient. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(6): 1-11. doi: 10.1007/s00265-019-2690-z.

Segovia, R.A., Pérez, M.F. y Hinojosa, L.F. (2012). Genetic evidence for glacial refugia of the temperate tree *Eucryphia cordifolia* (Cunoniaceae) in southern South America. *American Journal of Botany*, 99(1): 121-129. doi: 10.3732/ajb.1100013.

Serra-Varela, M.J., Grivet, D., Vincenot, L., Broennimann, O., Jiménez, J.G. y Zimmermann, N.E. (2015). Does phylogeographical structure relate to climatic niche divergence? A test using maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Global Ecology and Biogeography*, 24: 1302-1313. doi: 10.1111/geb.12369.

Servedio, M.R. y Saetre, G.P. (2003). Speciation as a positive feedback loop between postzygotic and prezygotic barriers to gene flow. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1523): 1473–1479. doi: 10.1098/rspb.2003.2391.

Sesink-Clee, P.R., Abwe, E.E., Ambahe, R., Anthony, N.M., Fotso, R., Locatelli, S., Maisesl, F., Mitchell, M.W., Morgan, B.J., Pokempner, A.A. y Gonder, M.K. (2015). Chimpanzee population structure in Cameroon and Nigeria is associated with habitat variation that may be lost under climate change. *BMC Evolutionary Biology*, 15: 1–13. doi: 10.1186/s12862-014-0275-z.

Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L. y Rice, K.J. (2009). Evolution and ecology of species range limits. *Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 415–436. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317.

Sexton, J.P., Hangartner, S.B. y Hoffman, A.A. (2014). Genetic isolation by environment or distance: which pattern of gene flow is most common? *Evolution*, 68: 1–15. doi: 10.1111/evo.12258.

Shaner, P.J.L., Tsao, T.H., Lin, R.C., Liang, W., Yeh, C.F., Yang, X.J., Lei, F.M., Yang, C.C., Hung, L.M., Hsu, Y.C. y Li, S.H. (2015). Climate niche differentiation between two passerines despite ongoing gene flow. *Journal of Animal Ecology*, 84(3): 829-839. doi: 10.1111/1365-2656.12331.

Sinervo, B. y K. Zamudio. (2001). The evolution of alternative reproductive strategies: fitness differential, heritability, and genetic correlation between the sexes. *Journal of Heredity*, 92(2): 198-205. doi: 10.1093/jhered/92.2.198.

Smith, J.E., Long, D.J., Russell, I.D., Newcomb, K.L. y Muñoz, V.D. (2016). *Otospermophilus beecheyi* (Rodentia: Sciuridae). *Mammalian Species*, 48(939): 91-108. doi: 10.1093/mspecies/sew010.

Smith, A.B., Godsoe, W., Rodríguez-Sánchez, F., Wang, H.H. y Warren, D. (2018). Niche estimation above and below the species level. *Trends in Ecology and Evolution*, 34(3): 260-273. doi: 10.1016/j.tree.2018.10.012.

Soberón, J. y Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(2): 19644-19650. doi: 10.1073/pnas.0901637106.

Soberón, J. y Peterson, A.T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niche and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10. doi: 10.17161/bi.v2i0.4.

Soberón, J. y Peterson, A.T. (2011). Ecological niche shifts and environmental space anisotropy: a cautionary note. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1348-1355. doi: 10.22201/IB.20078706E.2011.4.761.

Soberón, J. y Peterson, A.T. (2020). What is the shape of the fundamental Grinnellian niche? *Theoretical Ecology*, 13(1), 105-115. doi: 10.1007/s12080-019-0432-5.

Soberón, J., Osorio-Olvera, L. y Peterson, A.T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelos de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 437-441. doi: 10.1016/j.rmb.2017.03.011.

Solbrig, O.T. (1974). The Origin and Floristic Affinities of the South American Temperate Desert and Semidesert Regions. En: *Evolution of desert biota*. University of Texas press, Austin, pp. 7-50

Soltis, D.E., Gitzendanner, M.A., Strenge, D.D. y Soltis, P.S. (1997). Chloroplast DNA intraspecific phylogeography of plants from the Pacific Northwest of North America. *Plant Systematics and Evolution*, 206: 353–373. doi: 10.1007/BF00987957.

Sousa-Martín, A. (2009). Evolución del clima de la Tierra. En: *Cambios climáticos y efectos ambientales*. Universidad Internacional de Andalucía, España, pp. 20-32

Spottiswoode, C.N., Stryjewski, K.F., Quader, S., Colebrook-Robjent, J.F.R. y Sorenson, M.D. (2011). Ancient host specificity within a single species of brood parasitic bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(43): 17738–17742. doi: 10.1073/pnas.1109630108.

Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) (2013). Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) Global. Distributed by OpenTopography. doi: 10.5069/G9445JDF. Disponible en: <https://www2.jpl.nasa.gov/srtm/> [consulta: 15 mayo 2020].

Stevens, R.D., Cox, S.B., Strauss, R.E. y Willig, M.R. (2003). Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, 6(12): 1099-1108. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00541.x.

Stivirins, N., Soininen, J., Amon, L., Fontana, S.L., Gryguc, G., Heikkilä, M., Heiri, O., Kisieliene, D., Reitalu, T., Stančikaitė, M., veski, M. y Seppä, H. (2016). Biotic turnover rates during the Pleistocene-Holocene transition. *Quaternary Science Reviews*, 151: 100-110. doi: 10.1016/j.quascirev.2016.09.008.

Teneb, E.A., Cavieres, L.A., Parra, M.J. y Marticorena, A. (2004). Patrones geográficos de distribución de árboles y arbustos en la zona de transición climática mediterráneo-templada de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77(1): 51-71. doi: 10.4067/S0716-078X2004000100006.

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. y Jelsten F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79–92. doi: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x.

Tobar, O.B. (2019). El origen de nuevas especies. *Revista Anales*, 1(377): 147-159.

Torres-Pérez, F., Lamborot, M., Boric-Bargetto, D., Hernández, C.E., Ortiz, J.C. y Palma, R.E. (2007). Phylogeography of a mountain lizard species: an ancient fragmentation process mediated by riverine barriers in the *Liolaemus monticola* complex (Sauria: Liolaemidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45(1): 72-81. doi: 10.1111/j.1439-0469.2006.00392.x.

Torres, C.R., Lanz, E.E. y Larios, S.I. (2016). Effect of wind direction and orography on flow structures at Baja California Coast: A numerical approach. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, 295: 48-61. doi: 10.1016/j.cam.2015.02.039.

Tocchio, L.J., Gurgel-Gonçalves, R., Escobar, L.E., y Peterson, A.T. (2015). Niche similarities among white-eared opossums (Mammalia, Didelphidae): Is ecological niche modelling relevant to setting species limits? *Zoologica Scripta*, 44(1): 1–10. doi: 10.1111/zsc.12082.

- Tribsch, A. y Schönswetter, P. (2003). Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeo-environmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon*, 52(3): 477-497. doi: 10.2307/3647447.
- Trujano-Álvarez, A.L. y Álvarez-Castañeda, S.T. (2007). Taxonomic revision of *Thomomys bottae* in Baja California Sur lowlands. *Journal of Mammalogy*, 88(2): 343–350. doi: 10.1644/05-MAMM-A-291R3.1.
- Trujano-Álvarez, A.L. y Álvarez-Castañeda, S.T. (2013). Phylogenetic structure among pocket gopher populations, genus *Thomomys* (Rodentia: Geomyidae), on the Baja California Peninsula. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168(4): 873-891. doi: 10.1111/zoj.12042.
- Upton, D.E. y Murphy, R.W. (1997). Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) based on mtDNA sequences: support for a midpeninsular seaway in Baja California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8(1): 104-113. doi: 10.1006/mpev.1996.0392.
- Uriarte, A. (2003). *Historia del Clima de la Tierra*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco.
- Valdez, L., Quiroga-Carmona, M. y D'Elía, G. (2020). Genetic variation of the Chilean endemic long-haired mouse *Abrothrix longipilis* (Rodentia, Supramyomorpha, Cricetidae) in a geographical and environmental context. *PeerJ*, 8: e9517. doi: 10.7717/peerj.9517.
- Van der Vaart, A.W. (1998). *Asymptotic statistics*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, United Kingdom.
- Van Devender, T.R. y Heine, K. 2004. Late Quaternary glaciation in Mexico. En: *Quaternary Glaciations—Extent and Chronology, Part III. South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica*. Elsevier, Amsterdam, pp. 30-40
- Varela, S., Anderson, R.P., García-Valdés, G. y Fernández-González, F. (2013). Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37(11): 1084-1091. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x.
- Varela, S., Lima-Ribeiro, M.S., Diniz-Filho, J.A.F. y Storch, D. (2015). Differential effects of temperature change and human impact on European late quaternary mammalian extinctions. *Global Change Biology*, 21(4): 1475-1481. doi: 10.1111/gcb.12763.
- Veblen, T.T., Young, K.R. y Orme, A.R. (2015). *The Physical Geography of South America*. Oxford University Press, United Kingdom.
- Victoriano, P.F., Ortiz, J.C., Benavides, E., Adams, B.J. y Sites Jr., J.W. (2008). Comparative phylogeography of codistributed species of Chilean *Liolaemus* (Squamata: Tropicuridae) from the central-southern Andean range. *Molecular Ecology*, 17(10): 2397-2416. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03741.x.

Vidal, M.A., Soto, E.R. y Veloso, A. (2009). Biogeography of Chilean herpetofauna: distributional patterns of species richness and endemism. *Amphibia-Reptilia*, 30(2): 151-171. doi: 10.1163/156853809788201108.

Villagrán, C. (2001). Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de la Costa central-sur: la hipótesis glacial de Darwin. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74: 793–803.

Vuilleumier, F. y Monasterio, M. (1986). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, New York.

Wang, I.J. (2013). Examining the full effects of landscape heterogeneity on spatial genetic variation: a multiple matrix regression approach for quantifying geographic and ecological isolation. *Evolution*, 16(12): 3403–3411. doi: 10.1111/evo.12134.

Warren, D.L., Glor, R.E. y Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11): 2868–2883. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x.

Warren, D.L., Beaumont, L., Dinnage, R. y Baumgartner, J. (2018). New methods for measuring ENM breadth and overlap in environmental space. *Ecography*. doi: 10.1111/ecog.03900.

Warren, D.L., Matzke, N.J., Cardillo, M., Baumgartner, J.B., Beaumont, L.J., Turelli, M., Glor, R.E., Huron, N.A., Simões, M., Iglesias, T.L., Piquet, J.C. y Dinnage, R. (2021). ENMTools 1.0: an R package for comparative ecological biogeography. *Ecography*, 44(4): 504–511. doi: 10.1111/ecog.05485.

Webb, S.D. (1991). Ecogeography of the Great American interchange. *Paleobiology*, 17(3): 66-280. doi: 10.1017/S0094837300010605.

Wellenreuther, M., Larson, K.W. y Svensson, E.I. (2012). Climatic niche divergence or conservatism? Environmental niches and range limits in ecologically similar damselflies. *Ecology*, 93(6): 1353–1366. doi:10.1890/11-1181.1.

Whitlock, C. (1990). *Packrat middens: the last 40,000 years of biotic change*. University of Arizona Press, Tucson.

Whorley, J.R., Álvarez-Castañeda, S.T. y Kenagy, G.J. (2004). Genetic structure of desert ground squirrels over a 20-degree-latitude transect from Oregon through the Baja California peninsula. *Molecular Ecology*, 13(9): 2709-2720. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02257.x.

Whorley, J.R. y Kenagy, G.J. (2007). Variation in reproductive patterns of antelope ground squirrels, *Ammospermophilus leucurus*, from Oregon to Baja California. *Journal of Mammalogy*, 88(6): 1404–1411. doi: 10.1644/06-MAMM-A-382R.1.

Wiens, J.J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58(1): 193-197. doi: 10.1111/j.0014-3820.2004.tb01586.x.

Wiens, J.J. y Graham, C.H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36: 519-539. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431.

Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Davies, T.J., Grytnes, J.A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M. y Stephens, P.R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13:1310-1324. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x.

Wiggins, I.L. (1980). *Flora of Baja California*. Stanford University Press.

Wiken, E., Nava, F.J. y Griffith, G. (2011). *North American Terrestrial Ecoregions—Level III*. Commission for Environmental Cooperation, Montreal, Canada.

Willis, K.J., Bennett, K.D., Walker, D. y Hewitt, G.M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 359: 183-195. doi: 10.1098/rstb.2003.1388.

Wogan, G.O.U. y Richmond, J.Q. (2015). Niche divergence builds the case for ecological speciation in skinks of the *Plestiodon skiltonianus* species complex. *Ecology and Evolution*, 5: 4683–4695. doi: 10.1002/ece3.1610.

Yao, H., Zhang, Y., Wang, Z., Liu, G., Ran, Q., Zhang, Z., Guo, K., Yang, A., Wang, N. y Wang, P. (2021). Inter-glacial isolation caused divergence of cold-adapted species: the case of the snow partridge. *Current Zoology*. doi: 10.1093/cz/zoab075.

Zamora-Manzur, C., Parra, L.E. y Castillo, E.J. (2011). Patrones de distribución de los geométridos de la Región del Biobío, Chile: Una aproximación para su conservación. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(4): 465-480. doi: 10.4067/S0716-078X2011000400001.

Zamora-Manzur, C. y Parra, L.E. (2018). About biogeographic patterns of Geometridae in Chile. *Spixiana*, 41(1): 120.

Zink, R.M., Blackwell, R. y Rojas-Soto, O. (1997). Species limits on the Le Conte's Thrasher. *The Condor*, 99: 132-138. doi: 10.2307/1370231.

Zink, R.M., Barrowclough, G.F., Atwood, J.L., Blackwell-Rago, R.C. (2000). Genetics, taxonomy, and conservation of the threatened California Gnatcatcher. *Conservation Biology*, 14: 1394–1405. doi: 10.1046/j.1523-1739.2000.99082.x

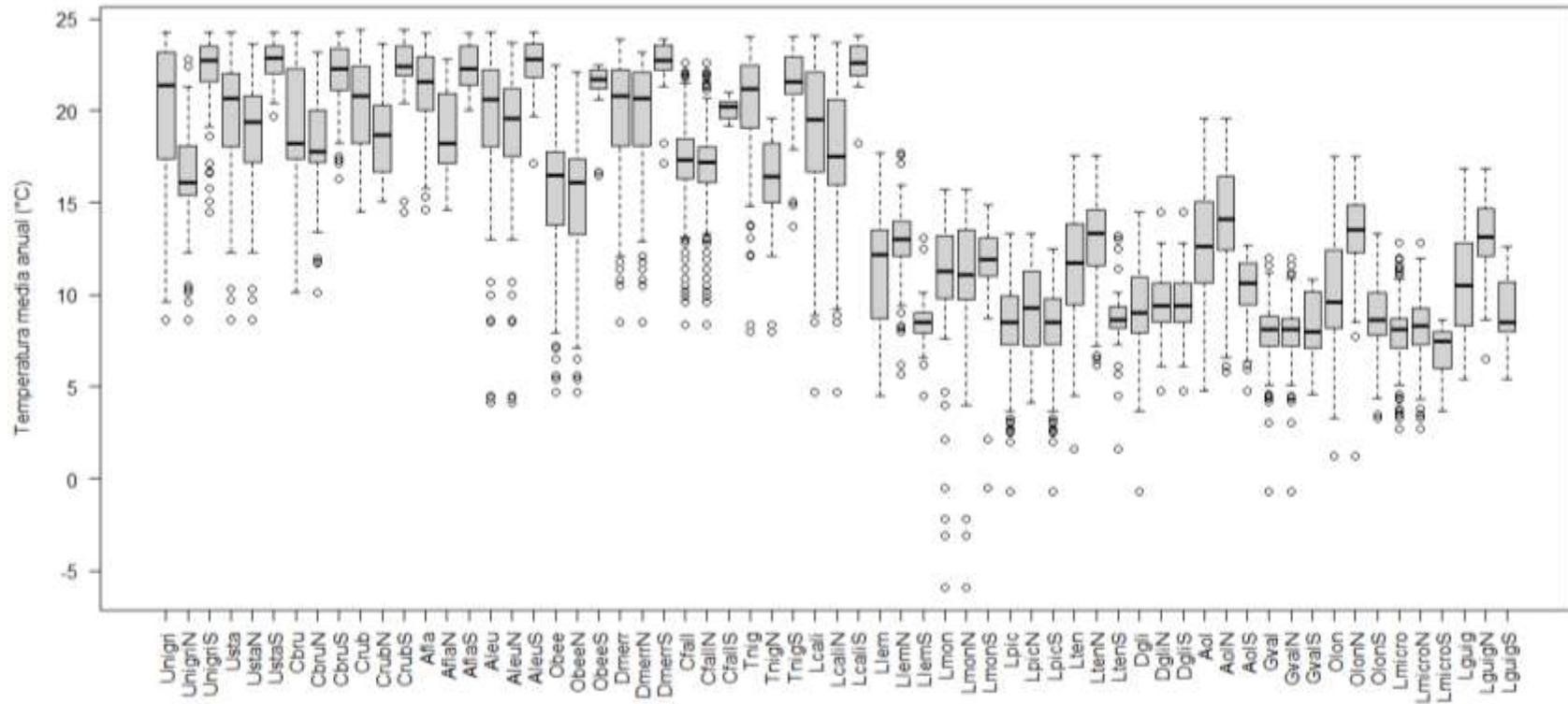
Zink, R.M., Kessen, A.E., Line, T.V. y Blackwell-Rago, R.C. (2001). Comparative phylogeography of some aridland bird species. *The Condor*, 103: 1-10. doi: 10.1650/0010-5422(2001)103[0001:CPOSAB]2.0.CO;2.

Zuquim, G., Tuomisto, H., Jones, M.M., Prado, J., Figueiredo, F.O.G., Moulatlet, G.M., Costa, F.R.C., Quesada, C.A. y Emilio, T. (2014). Predicting environmental gradients with fern species composition in Brazilian Amazonia. *Journal Vegetacion Science*, 25: 1195–1207. doi: 10.1111/jvs.12174.

## 11. ANEXOS

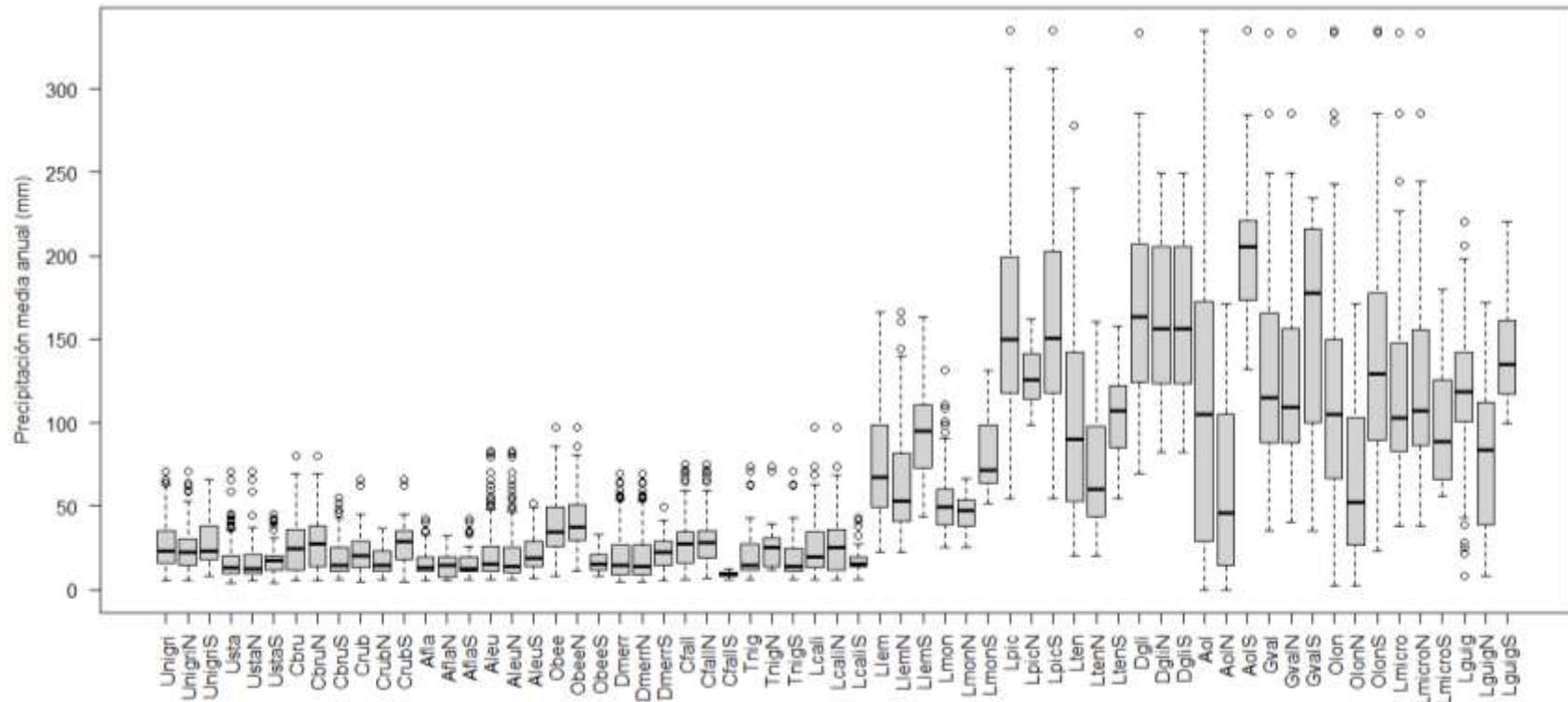
**Anexo A.** Valores de altitud, temperatura y precipitación asociados a registros de presencia de vertebrados de la península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes.

Área peninsular	Especies	Altitud (msnm)		Temperatura (° C)		Precipitación (mm)	
		Mín.	Máy.	Mín	Máy.	Mín	Máy.
PBC	<i>U. nigricaudus</i>	-10	2,177	8.6	24.3	5.5	70.7
	<i>U. stansburiana</i>	-10	2,406	8.6	24.3	4.4	70.8
	<i>C. ruber</i>	-4	1,857	14.5	24.4	4.7	65.9
	<i>C. brunneicapillus</i>	-10	1,776	10.1	24.3	5.3	80.2
	<i>A. flaviceps</i>	-1	1,057	14.6	24.2	5.3	42.2
	<i>A. leucurus</i>	-14	3,020	4.1	24.3	6.0	82.8
	<i>O. beecheyi</i>	10	2,738	4.7	22.5	8.5	97.6
	<i>D. merriami</i>	-11	2,102	8.5	23.9	5.1	69.5
	<i>C. fallax</i>	1	2,079	8.4	22.6	6.1	75.3
	<i>T. nigricans</i>	0	2,514	8.0	24.0	6.1	73.5
	<i>L. californicus</i>	-17	2,659	4.7	24.1	5.9	97.6
OCA	<i>L. lemniscatus</i>	9	2,446	4.5	17.7	22.7	166.3
	<i>L. monticola</i>	337	4,748	-0.5	15.7	25.5	131.7
	<i>L. pictus</i>	0	2,291	-0.7	13.3	54.8	334.9
	<i>L. tenuis</i>	0	2,498	1.6	17.6	20.4	278.2
	<i>D. gliroides</i>	0	2,291	-0.7	14.5	69.3	333.4
	<i>A. olivaceus</i>	12	2,496	4.8	19.6	0.0	334.9
	<i>G. valdivianus</i>	5	2,291	-0.7	12.0	35.7	333.4
	<i>O. longicaudatus</i>	7	3,671	1.2	17.5	2.9	334.9
	<i>L. micropus</i>	5	3,025	2.7	12.8	38.4	333.4
	<i>L. guigna</i>	6	2,088	5.4	16.9	8.5	220.3



**Figura I.** Valores de temperatura media anual (BIO01) asociados a registros de presencia (nicho realizado o efectivo) de vertebrados con diferenciación genética intraespecífica en la península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes.

Unig: *Urosaurus nigricaudus*, Usta: *Uta stansburiana*, Crub: *Crotalus ruber*, Cbru: *C. brunneicapillus*, Afla: *Auriparus flaviceps*, Aleu: *Ammospermophilus leucurus*, Obee: *Otospermophilus beecheyi*, Dmerr: *Dipodomys merriami*, Cfall: *Chaetodipus fallax*, Tnig: *Thomomys nigricans*, Lcali: *Lepus californicus*, Llem: *Liolaemus lemniscatus*, Lmon: *Liolaemus monticola*, Lpic: *Liolaemus pictus*, Lten: *Liolaemus tenuis*, Dgli: *Dromiciops gliroides*, Aol: *Abrothrix olivaceus*, Gval: *Geoxus valdivianus*, Lmicro: *Loxodontomys micropus*, Olon: *Oligoryzomys longicaudatus*, Lguig: *Leopardus guigna*. N: Linaje norte. S: Linaje sur.

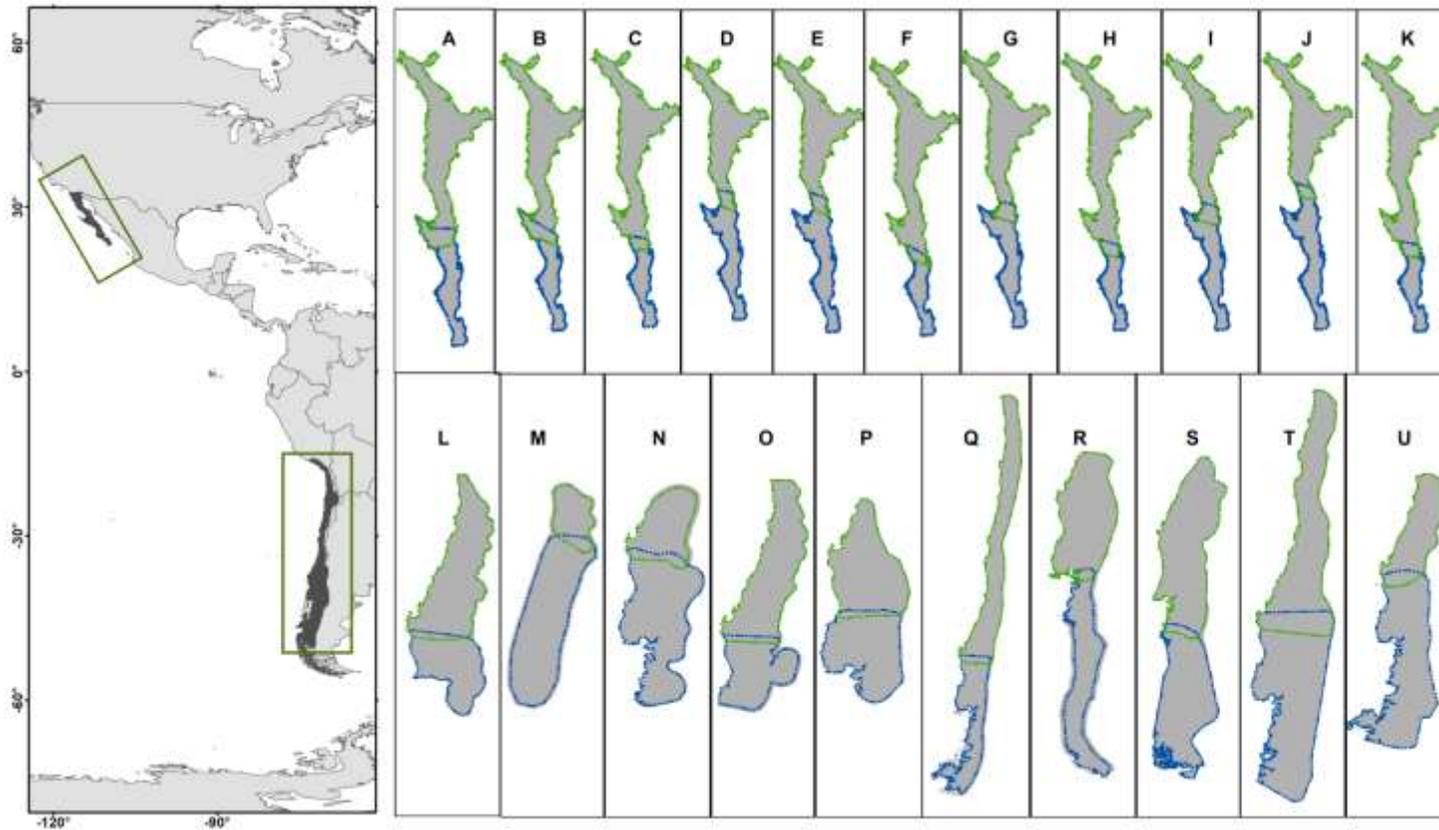


**Figura II.** Valores de precipitación media anual (BIO12) asociados a registros de presencia (nicho realizado observado) de vertebrados con diferenciación genética intraespecífica en la península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes.

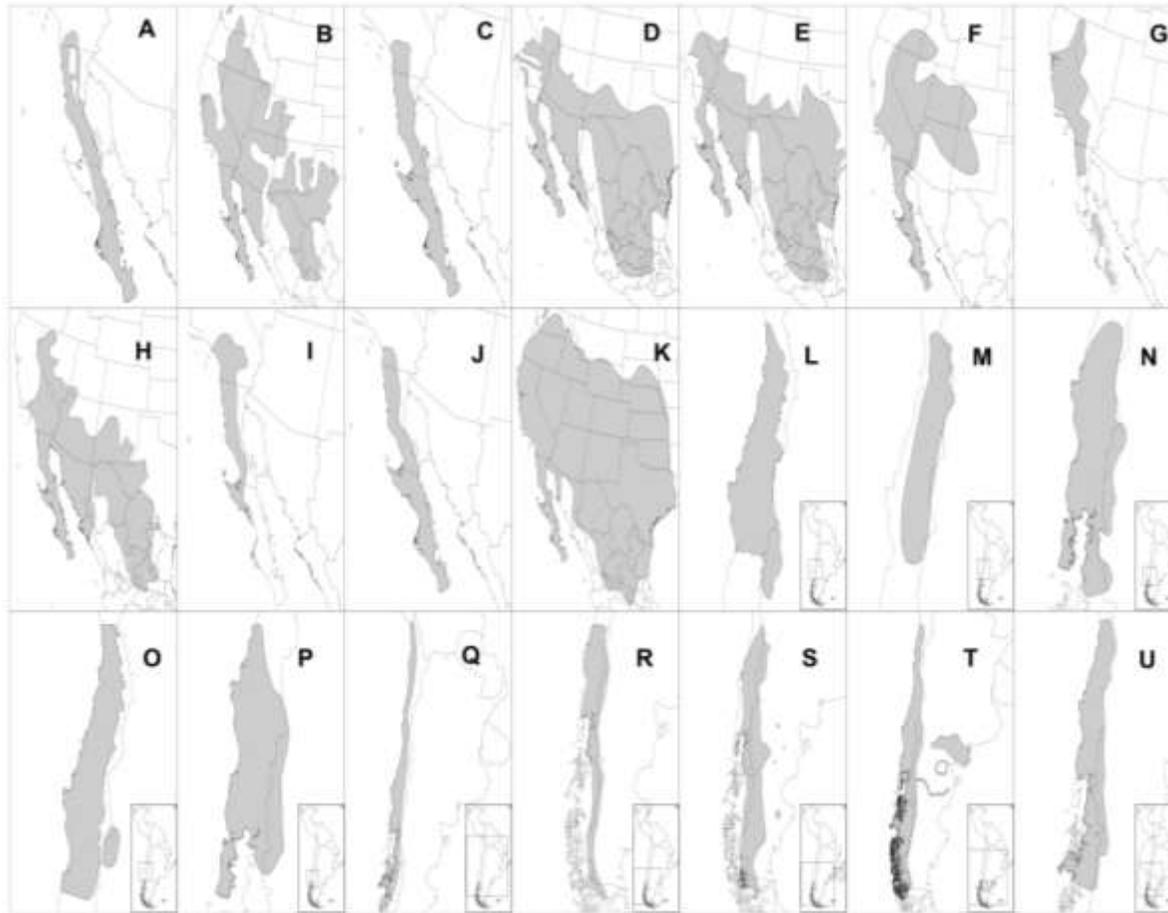
Unig: *Urosaurus nigricaudus*, Usta: *Uta stansburiana*, Crub: *Crotalus ruber*, Cbru: *C. brunneicapillus*, Afla: *Auriparus flaviceps*, Aleu: *Ammospermophilus leucurus*, Obee: *Otospermophilus beecheyi*, Dmerr: *Dipodomys merriami*, Cfall: *Chaetodipus fallax*, Tnig: *Thomomys nigricans*, Lcali: *Lepus californicus*, Llem: *Liolaemus lemniscatus*, Lmon: *Liolaemus monticola*, Lpic: *Liolaemus pictus*, Lten: *Liolaemus tenuis*, Dgli: *Dromiciops gliroides*, Aol: *Abrothrix olivaceus*, Gval: *Geoxus valdivianus*, Lmicro: *Loxodontomys micropus*, Olon: *Oligoryzomys longicaudatus*, Lguig: *Leopardus guigna*. N: Linaje norte. S: Linaje sur.



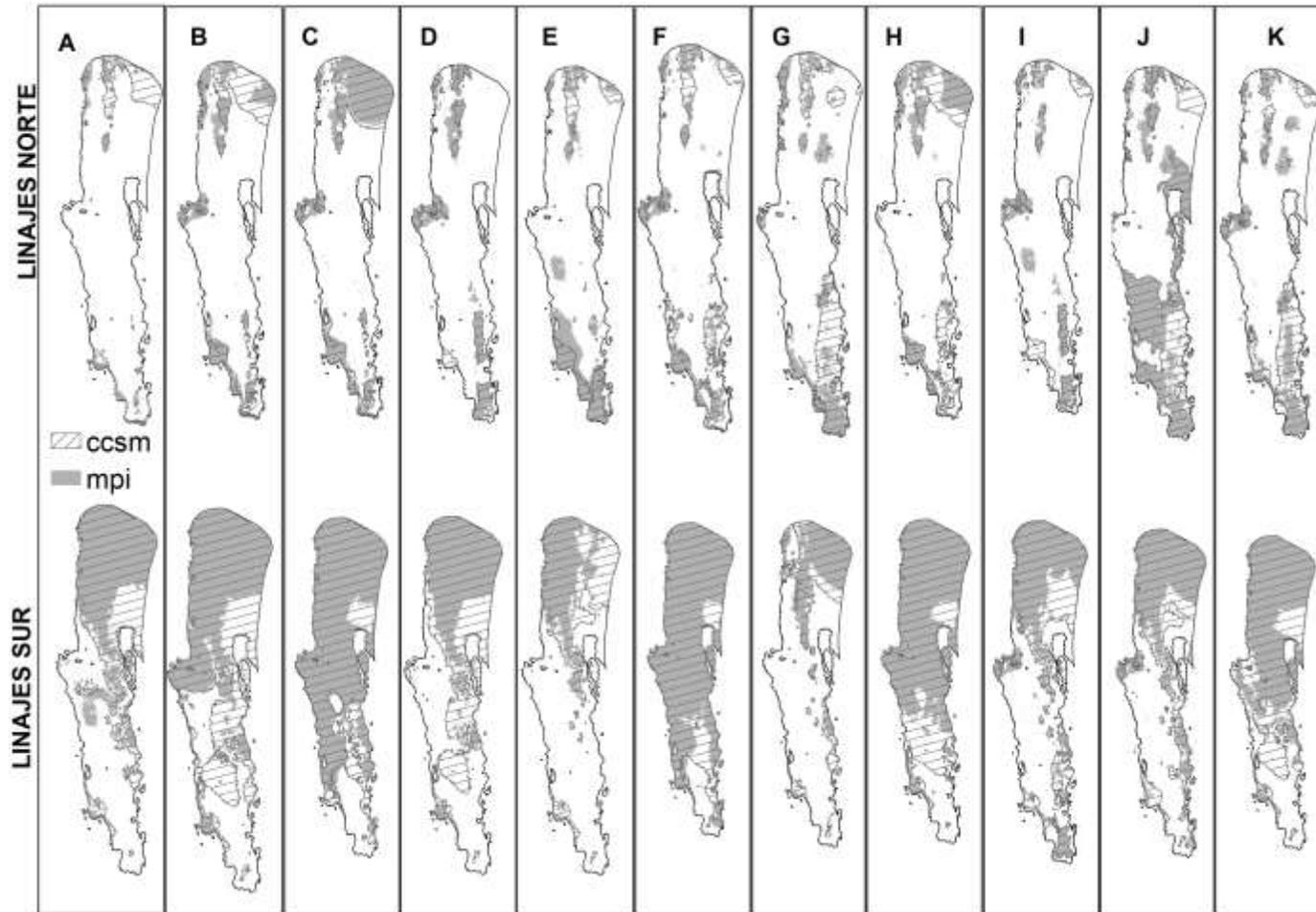
**Anexo C.** Componente M para la modelación de nicho ecológico de las especies de la península de Baja California y el oeste de la Cordillera de los Andes: A: *Urosaurus nigricaudus*, B: *Uta stansburiana*, C: *Crotalus ruber*, D: *C. brunneicapillus*, E: *Auriparus flaviceps*, F: *Ammospermophilus leucurus*, G: *Otospermophilus beecheyi*, H: *Dipodomys merriami*, I: *Chaetodipus fallax*, J: *Thomomys nigricans*, K: *Lepus californicus*, L: *Liolaemus lemniscatus*, M: *Liolaemus monticola*, N: *Liolaemus pictus*, O: *Liolaemus tenuis*, P: *Dromiciops gliroides*, Q: *Abrothrix olivaceus*, R: *Geoxus valdivianus*, S: *Loxodontomys micropus*, T: *Oligoryzomys longicaudatus*, U: *Leopardus guigna*. Componente M para el linaje norte en verde. Componente M para el linaje sur en azul. Componente M para el modelo general en gris.



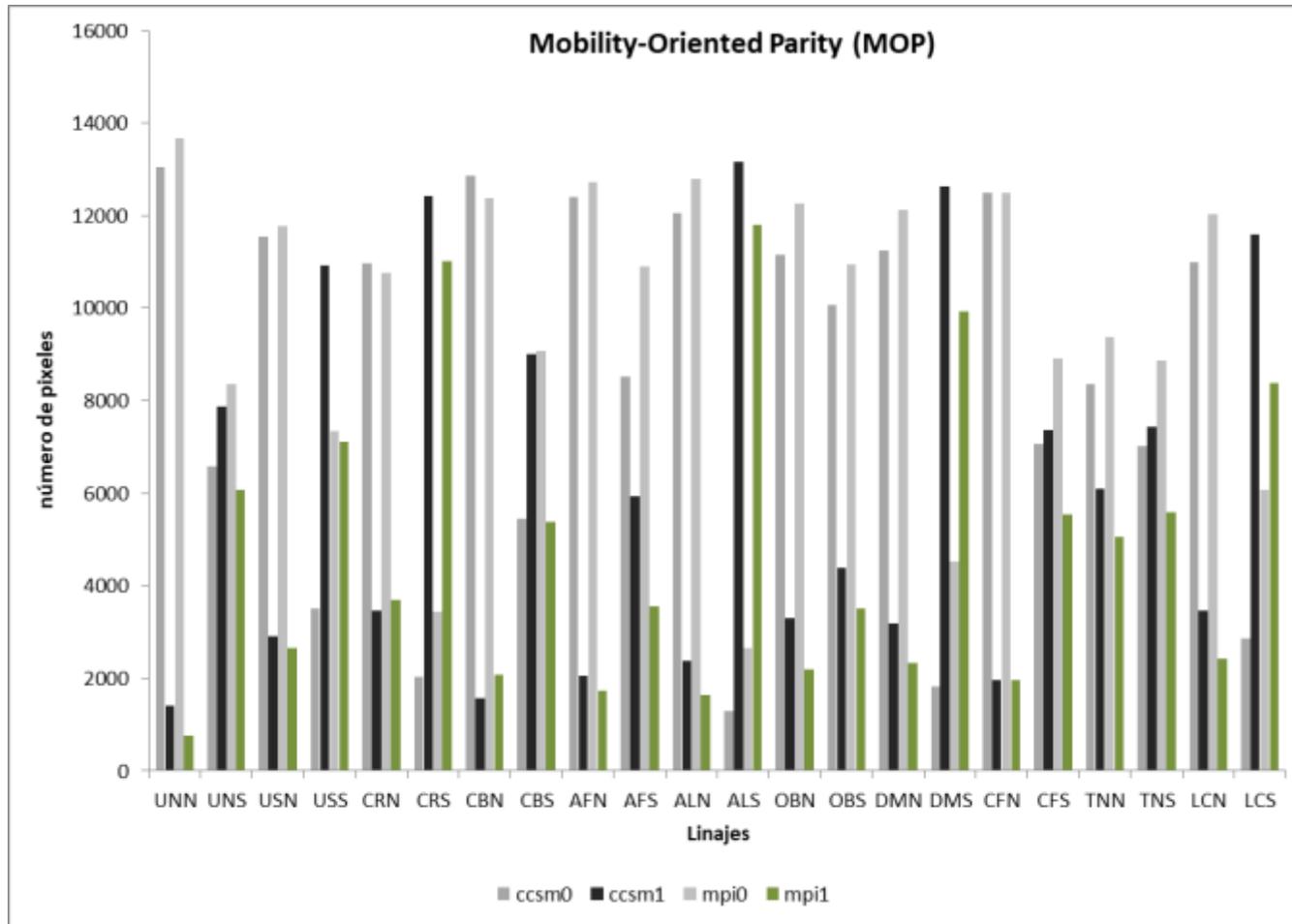
**Anexo D.** Distribución conocida actual de especies de vertebrados con divergencias genéticas entre linajes de la península de Baja California y el oeste de la Cordillera de los Andes: A: *Urosaurus nigricaudus*, B: *Uta stansburiana*, C: *Crotalus ruber*, D: *C. brunneicapillus*, E: *Auriparus flaviceps*, F: *Ammospermophilus leucurus*, G: *Otospermophilus beecheyi*, H: *Dipodomys merriami*, I: *Chaetodipus fallax*, J: *Thomomys nigricans*, K: *Lepus californicus*, L: *Liolaemus lemniscatus*, M: *Liolaemus monticola*, N: *Liolaemus pictus*, O: *Liolaemus tenuis*, P: *Dromiciops gliroides*, Q: *Abrothrix olivaceus*, R: *Geoxus valdivianus*, S: *Loxodontomys micropus*, T: *Oligoryzomys longicaudatus*, U: *Leopardus guigna*.



## Anexo E. Mobility-Oriented Parity (MOP).

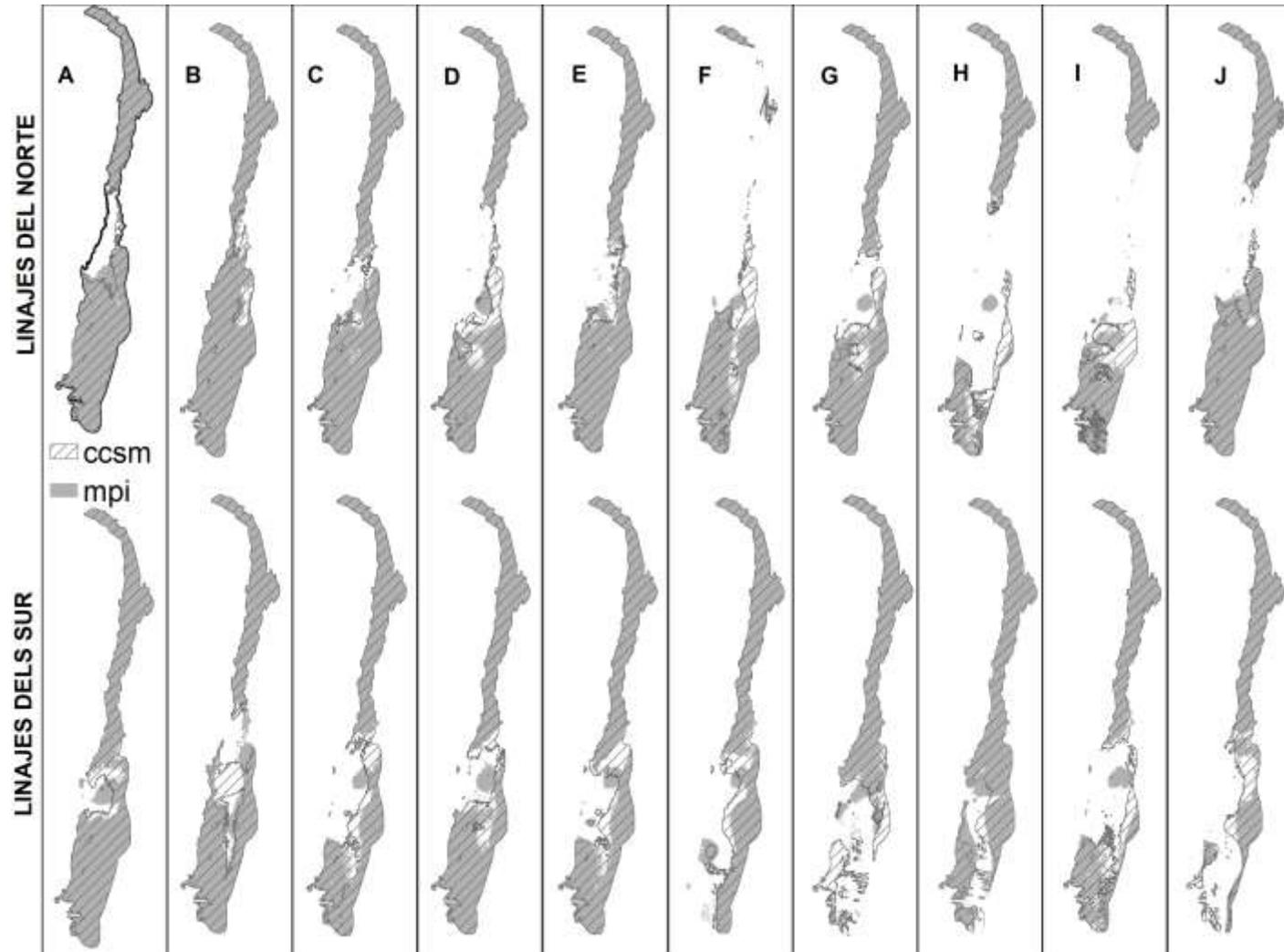


**Figura I.** Regiones en el espacio-G con condiciones no análogas entre el área de calibración y el área de proyección. Especies de la península de Baja California. A: *Urosaurus nigricaudus*, B: *Uta stansburiana*, C: *Crotalus ruber*, D: *Campylorhynchus brunneicapillus*, E: *Auriparus flaviceps*, F: *Ammospermophilus leucurus*, G: *Otospermophilus beecheyi*, H: *Dipodomys merriami*, I: *Chaetodipus fallax*, J: *Thomomys nigricans*, K: *Lepus californicus*.

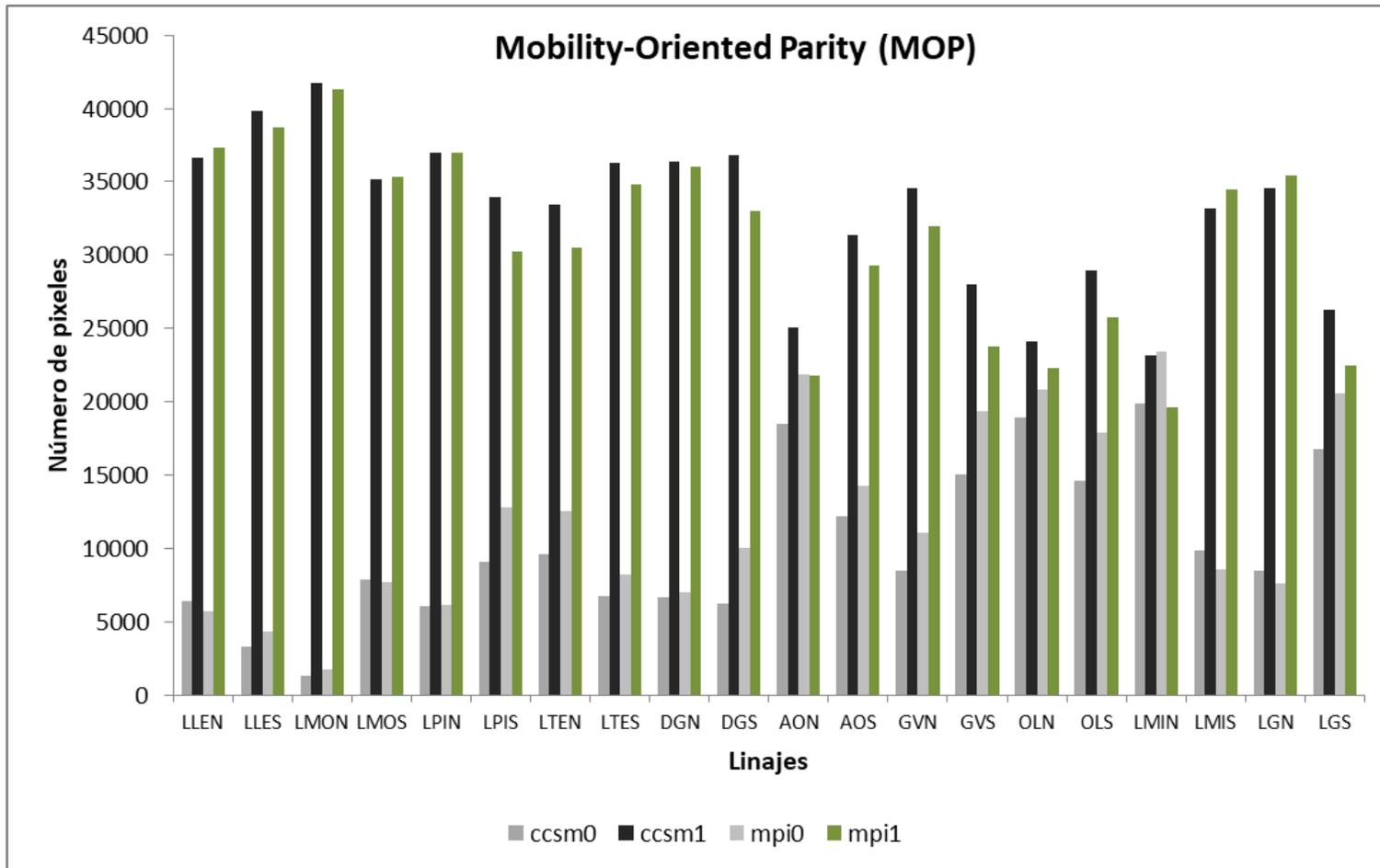


**Figura II.** Número de píxeles con extrapolación y sin extrapolación entre escenario de calibración (actual) y de proyección (pasado). ccsm: píxeles sin extrapolación en el MCG-CCSM. ccsm1: píxeles con extrapolación en el MCG-CCSM. mpi0: píxeles sin extrapolación en el MCG-MPI. mpi1: píxeles con extrapolación en el MCG-MPI.

UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*.



**Figura III.** Regiones en el espacio-G con condiciones no análogas entre el área de calibración y el área de proyección. Especies del oeste de la Cordillera de los Andes. A: *Liolaemus lemniscatus*, B: *Liolaemus monticola*, C: *Liolaemus pictus*, D: *Liolaemus tenuis*, E: *Dromiciops gliroides*, F: *Abrothrix olivaceus*, G: *Geoxus valdivianus*, H: *Oligoryzomys longicaudatus*, I: *Loxodontomys micropus*, J: *Leopardus guigna*.



**Figura IV.** Número de píxeles con extrapolación y sin extrapolación entre escenario de calibración (actual) y de proyección (pasado). ccsm0: píxeles sin extrapolación en el MCG-CCSM. ccsm1: píxeles con extrapolación en el MCG-CCSM. mpi0: píxeles sin extrapolación en el MCG-MPI. mpi1: píxeles con extrapolación en el MCG-MPI.

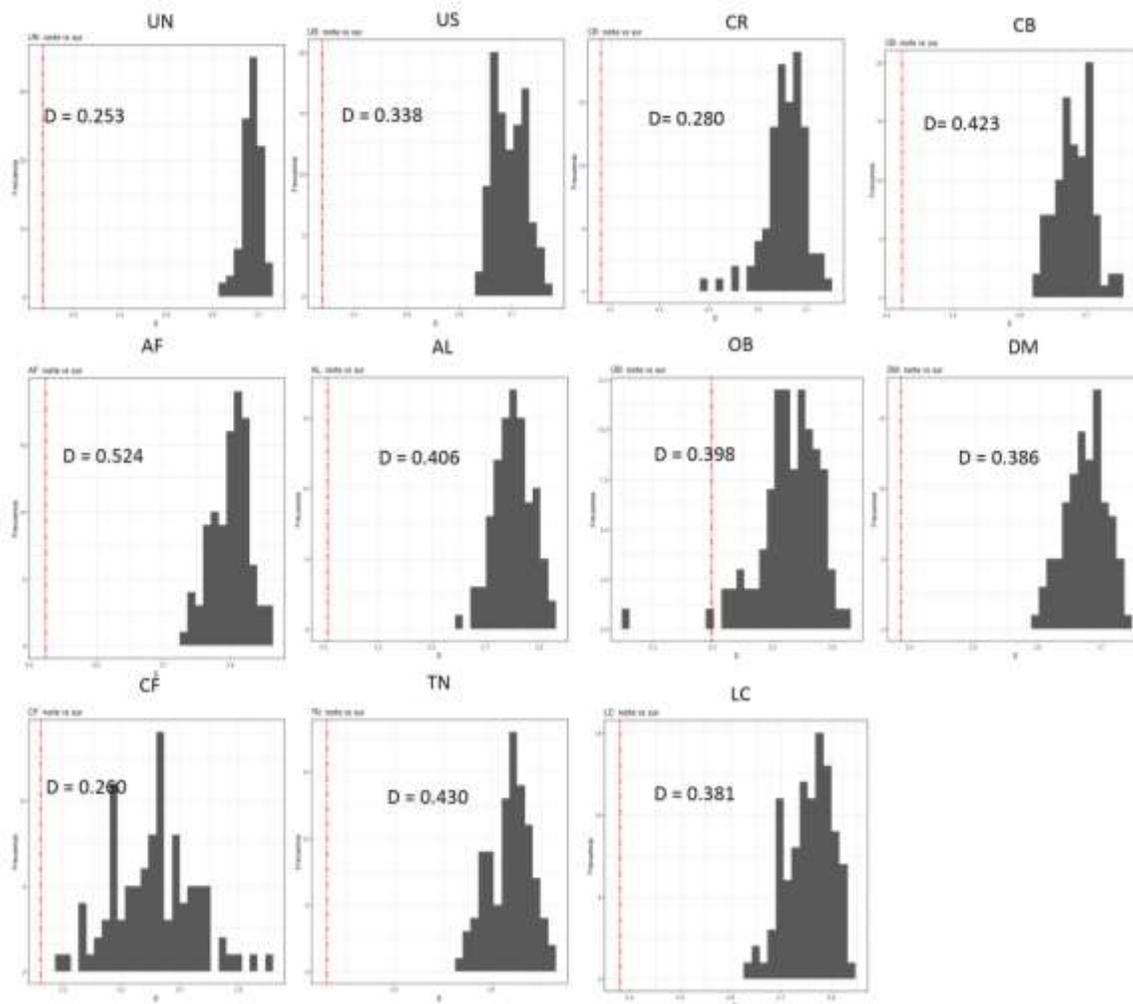
LLE: *Liolaemus lemniscatus*, LMO: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus pictus*, LTE: *Liolaemus tenuis*, DG: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, LMI: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.

**Anexo F.** Resultados de las comparaciones estadísticas de los nichos entre linajes de vertebrados de la península de Baja California y oeste de la Cordillera de los Andes.

**Tabla I.** Prueba de similitud de entorno entre linajes norte y sur de vertebrados con distanciamiento genético que habitan la península de Baja California y al oeste de la Cordillera de los Andes. *D*: índice de Schoener. *I*: distancia de Hellinger modificada.

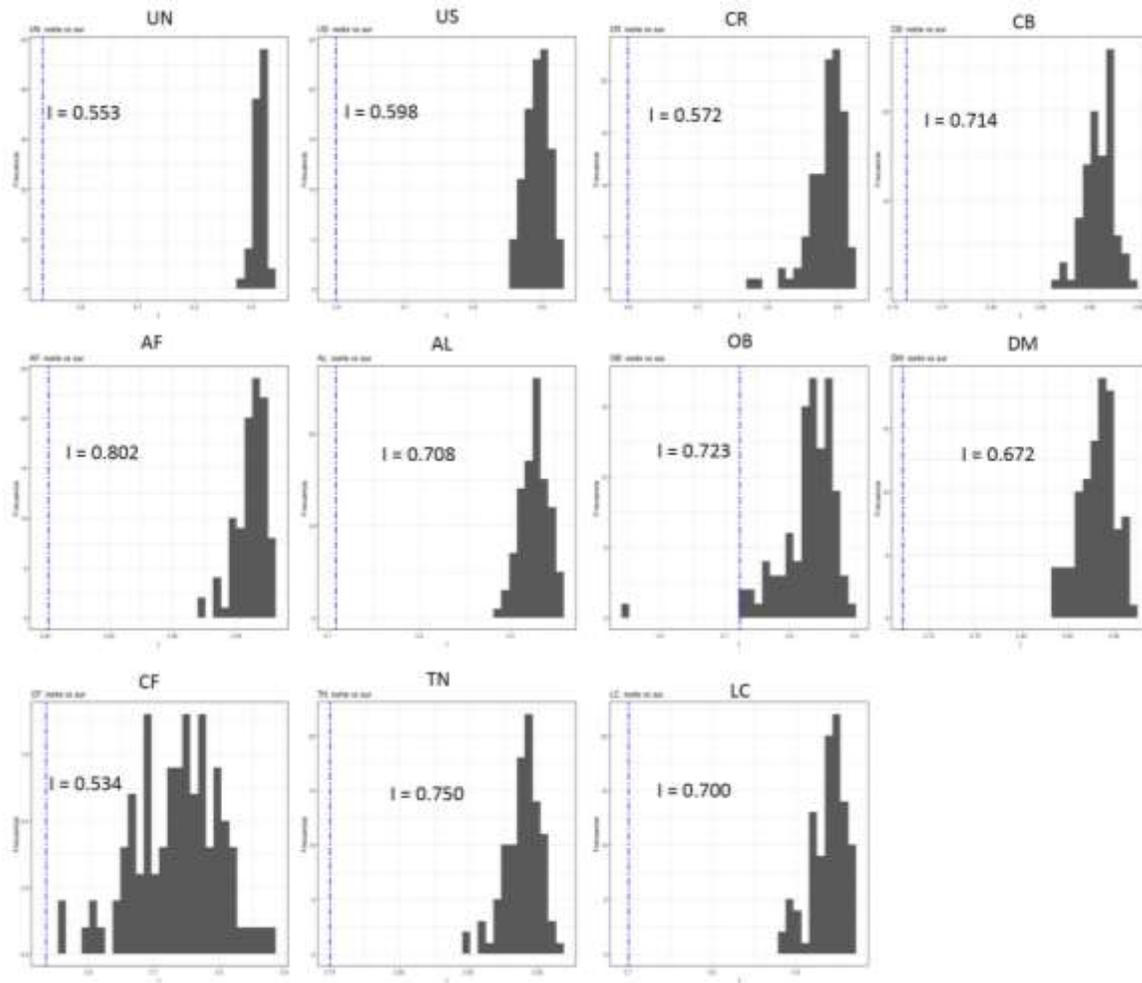
Área peninsular	Especies	<i>D</i>	Valor <i>P</i>	<i>I</i>	Valor <i>P</i>
PBC	<i>Urosaurus nigricaudus</i>	0.233-	0.019	0.553	0.019
	<i>Uta stansburiana</i>	0.338	0.019	0.598	0.019
	<i>Crotalus ruber</i>	0.280	0.019	0.572	0.019
	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	0.423	0.019	0.714	0.019
	<i>Auriparus flaviceps</i>	0.524+	0.019	0.802+	0.019
	<i>Ammospermophilus leucurus</i>	0.406	0.019	0.708	0.019
	<i>Otospermophilus beecheyi</i>	0.398	0.059	0.723	0.039
	<i>Dipodomys merriami</i>	0.386	0.019	0.672	0.019
	<i>Chaetodipus fallax</i>	0.260	0.019	0.534-	0.019
	<i>Thomomys nigricans</i>	0.430	0.019	0.750	0.019
	<i>Lepus californicus</i>	0.381	0.019	0.700	0.019
OCA	<i>Liolaemus lemniscatus</i>	0.183	0.019	0.386	0.019
	<i>Liolaemus monticola</i>	0.116	0.019	0.278	0.019
	<i>Liolaemus pictus</i>	0.294	0.396	0.476	0.118
	<i>Liolaemus tenuis</i>	0.128	0.019	0.329	0.019
	<i>Dromiciops gliroides</i>	0.184	0.019	0.397	0.019
	<i>Abrothrix olivaceus</i>	0.125	0.019	0.240	0.019
	<i>Geoxus valdivianus</i>	0.386+	0.059	0.578+	0.059
	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	0.175	0.019	0.373	0.019
	<i>Loxodontomys micropus</i>	0.074-	0.019	0.219	0.019
	<i>Leopardus guigna</i>	0.108	0.138	0.200-	0.079

Valores significativos ( $P < 0.05$ ) en celdas sombreadas. + Valores más altos para *D* e *I*. -Valores más bajos para *D* e *I* por cada región.



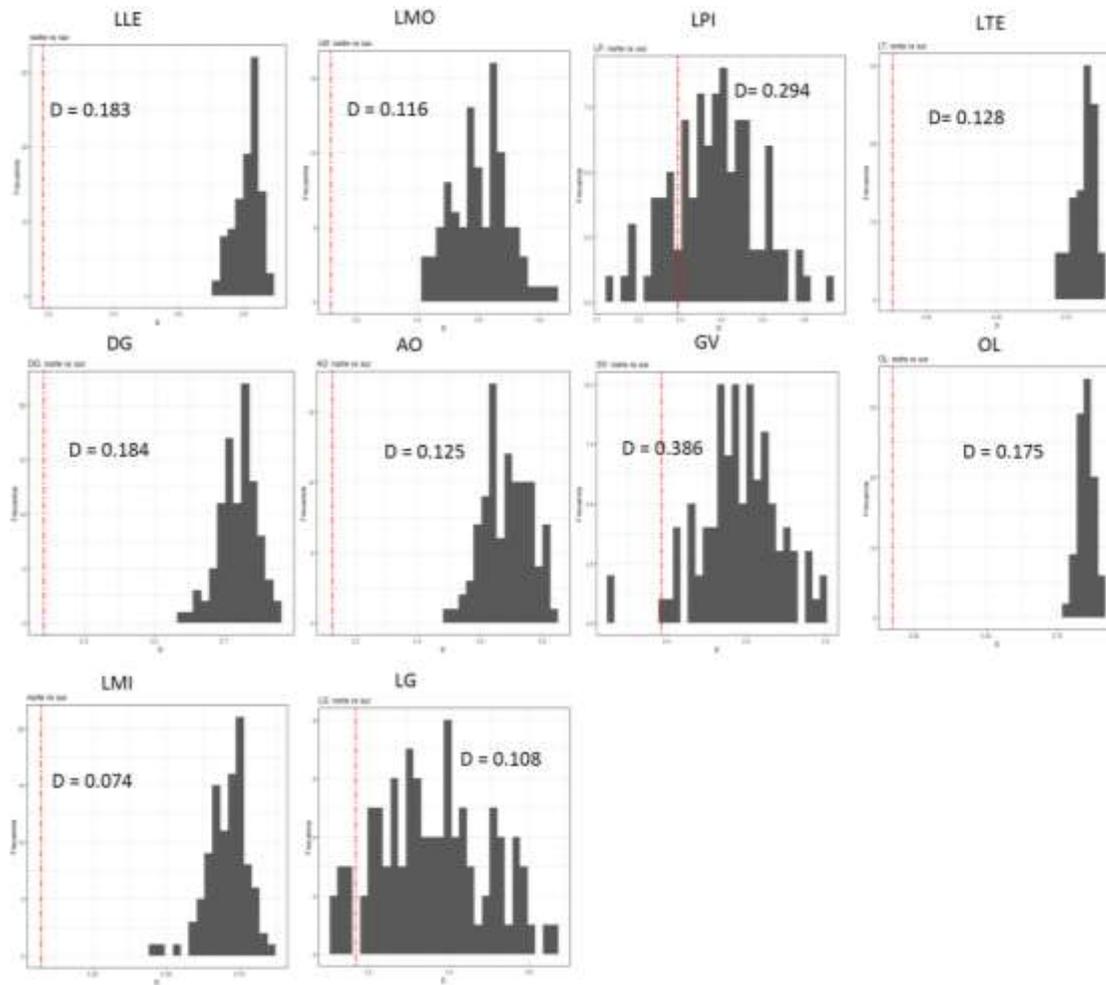
**Figura 1.** Valores para el índice  $D$  en las pruebas de similitud de entorno entre linajes de la península de Baja California.

UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*



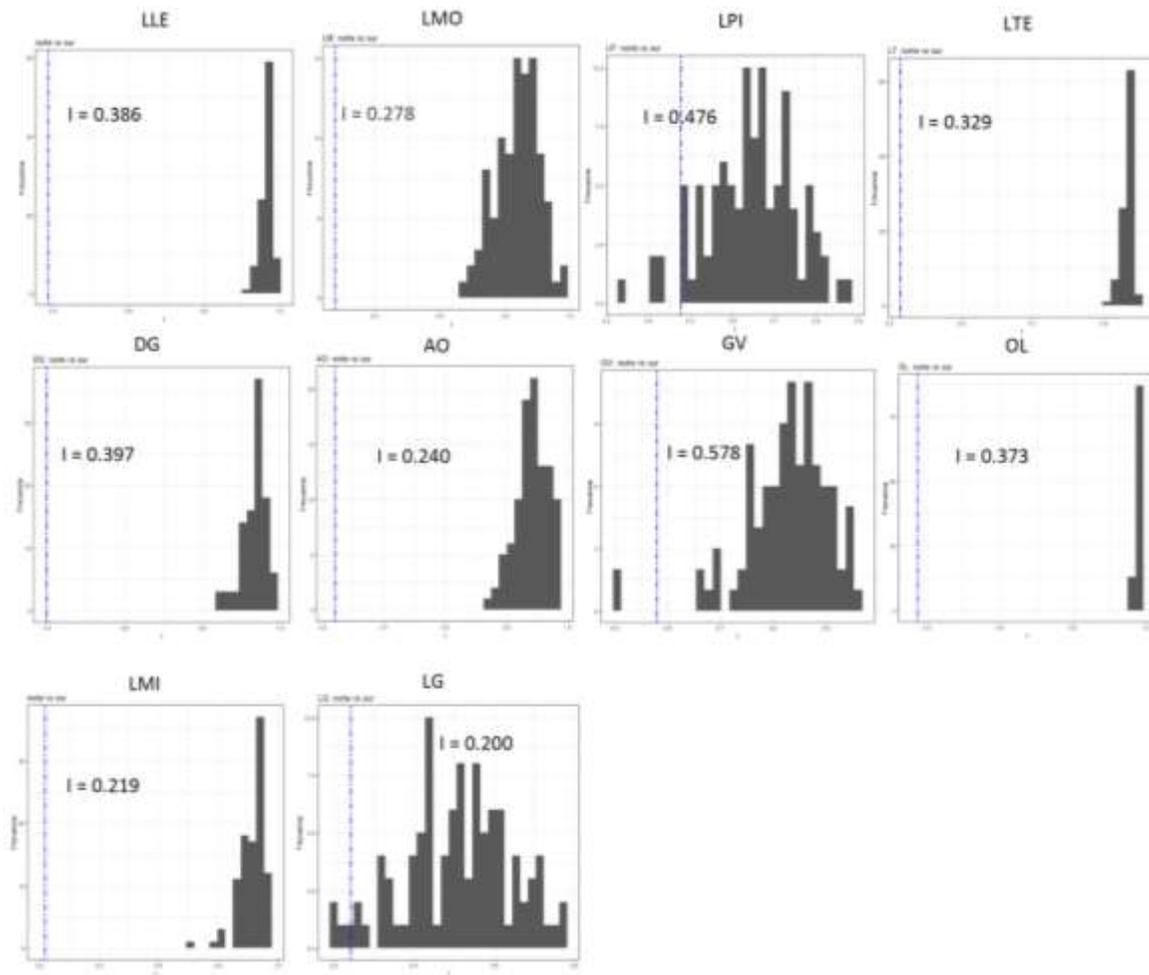
**Figura II.** Valores para el índice  $I$  en las pruebas de similitud de entorno entre linajes de la península de Baja California.

UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*.



**Figura III.** Valores para el índice  $D$  en las pruebas de similitud de entorno entre linajes del oeste de la Cordillera de los Andes.

LLE: *Liolaemus lemniscatus*, LMO: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus pictus*, LTE: *Liolaemus tenuis*, DG: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, LMI: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.



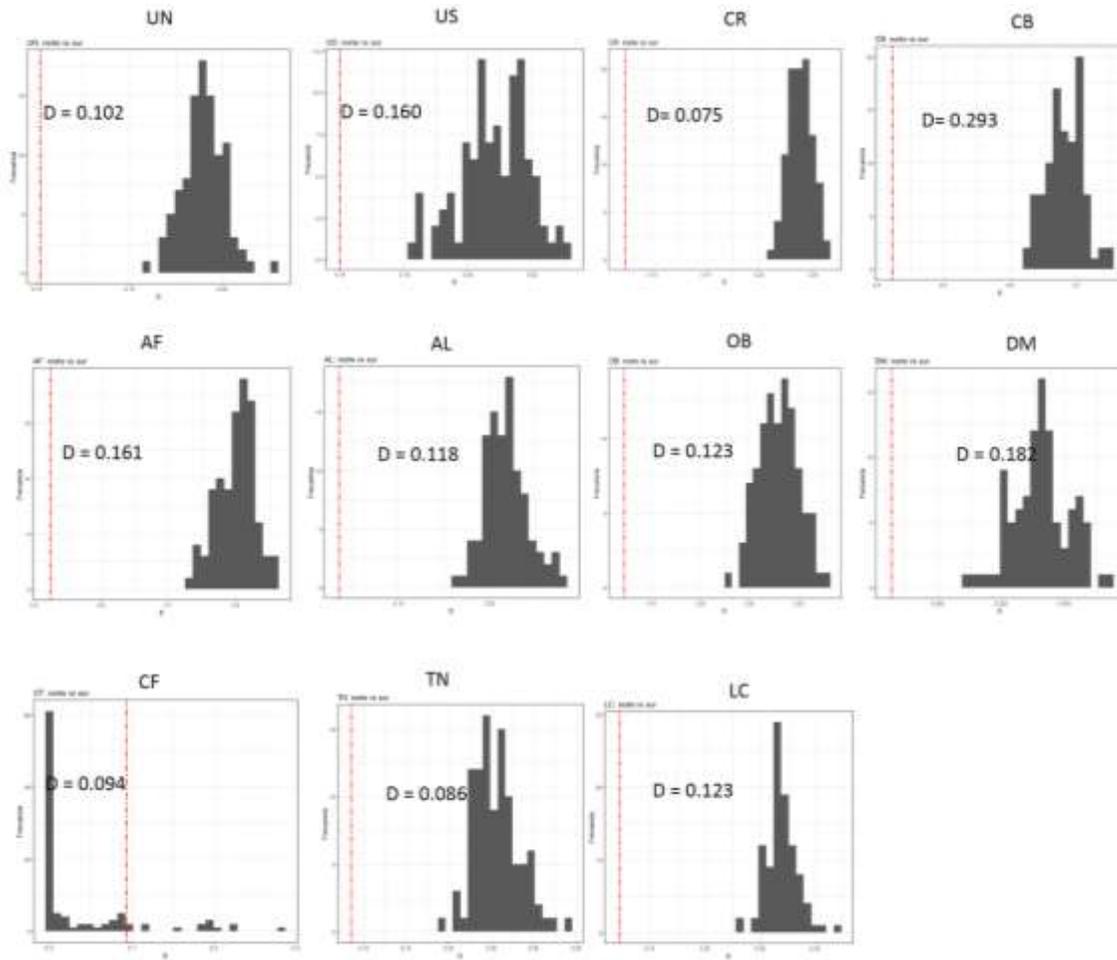
**Figura IV.** Valores para el índice  $I$  en las pruebas de similitud de entorno entre linajes del oeste de la Cordillera de los Andes.

LLE: *Liolaemus lemniscatus*, LMO: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus pictus*, LTE: *Liolaemus tenuis*, DG: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, LMI: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.

**Tabla II.** Resultados de las pruebas de identidad (PIN) entre linajes norte y sur de vertebrados con diferenciación genética que habitan la península de Baja California (PBC) y al oeste de la Cordillera de los Andes (OCA). *D*: índice de Schoener. *I*: distancia de Hellinger modificada.

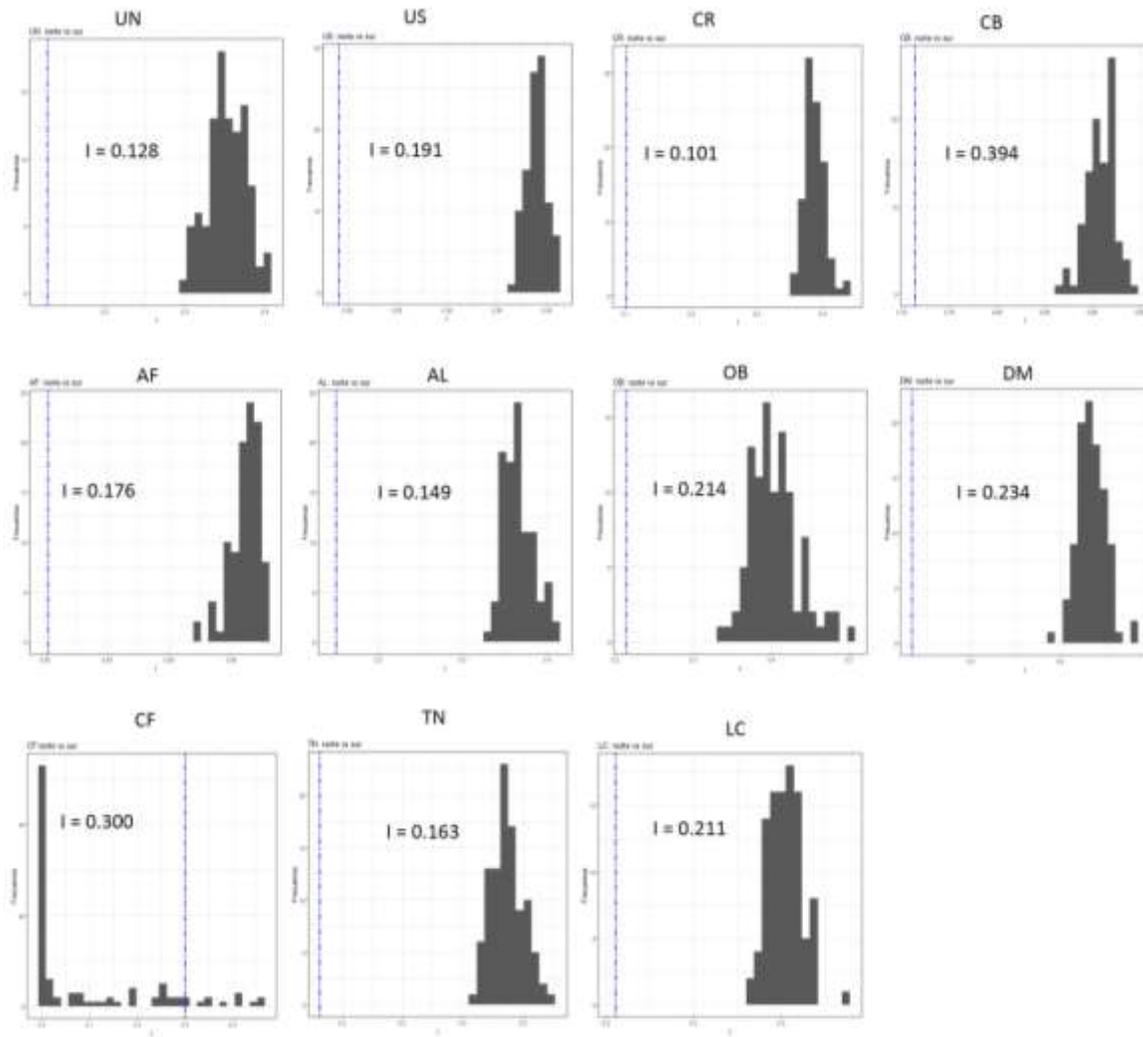
Área peninsular	Especies	PIN			
		<i>D</i>	Valor <i>P</i>	<i>I</i>	Valor <i>P</i>
PBC	<i>U. nigricaudus</i>	0.102	0.000	0.128	0.000
	<i>U. stansburiana</i>	0.160	0.000	0.191	0.000
	<i>C. ruber</i>	0.075 <sup>-</sup>	0.000	0.101 <sup>-</sup>	0.000
	<i>C. brunneicapillus</i>	0.293 <sup>+</sup>	0.029	0.394 <sup>+</sup>	0.000
	<i>A. flaviceps</i>	0.161	0.000	0.176	0.000
	<i>A. leucurus</i>	0.118	0.000	0.149	0.000
	<i>O. beecheyi</i>	0.123	0.000	0.214	0.000
	<i>D. merriami</i>	0.182	0.000	0.234	0.000
	<i>C. fallax</i>	0.094	0.000	0.300	0.000
	<i>T. nigricans</i>	0.086	0.000	0.163	0.000
	<i>L. californicus</i>	0.123	0.000	0.211	0.000
	OCA	<i>L. lemniscatus</i>	0.111	0.000	0.231
<i>L. monticola</i>		0.365	0.089	0.575	0.059
<i>L. pictus</i>		0.401	0.168	0.521	0.029
<i>L. tenuis</i>		0.246	0.000	0.322	0.000
<i>D. gliroides</i>		0.591 <sup>+</sup>	0.188	0.684 <sup>+</sup>	0.000
<i>A. olivaceus</i>		0.103	0.000	0.138	0.000
<i>G. valdivianus</i>		0.417	0.019	0.507	0.000
<i>O. longicaudatus</i>		0.150	0.000	0.202	0.000
<i>L. micropus</i>		0.467	0.000	0.662	0.000
<i>L. guigna</i>		0.087 <sup>-</sup>	0.000	0.143 <sup>-</sup>	0.000

Valores significativos ( $P < 0.05$ ) en celdas sombreadas.



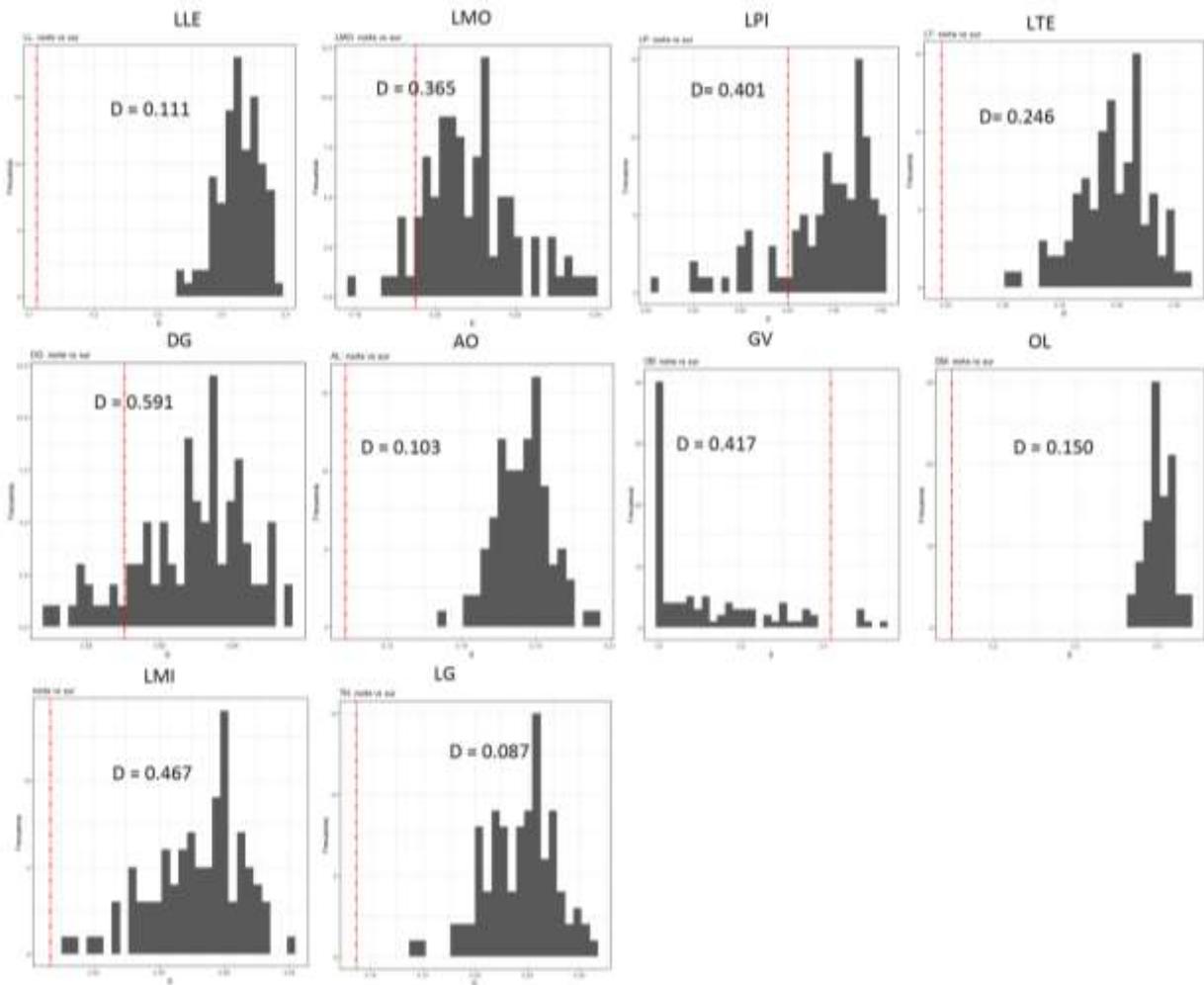
**Figura V.** Valores para el índice  $D$  en las pruebas de identidad de nicho entre linajes de la península de Baja California.  $q$

UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*.



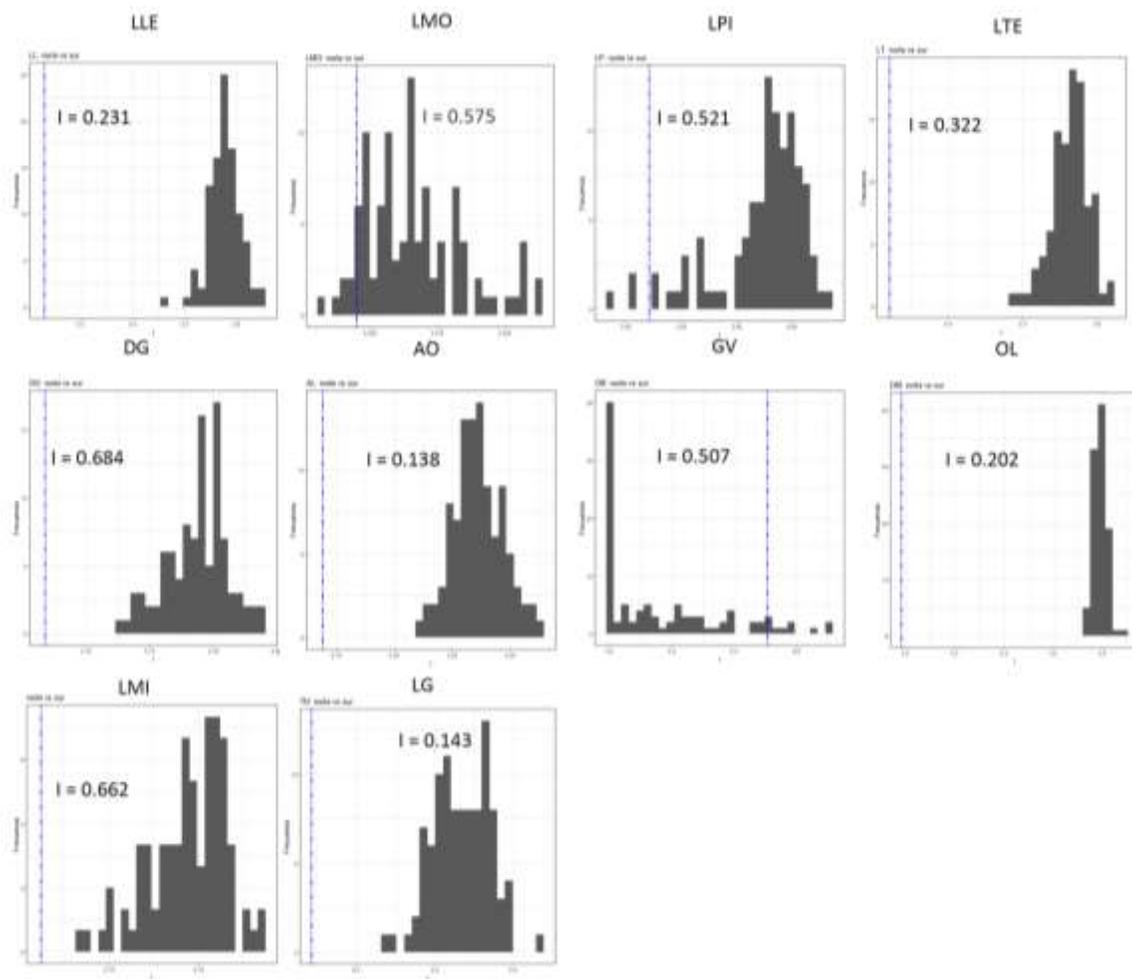
**Figura VI.** Valores para el índice  $I$  en las pruebas de identidad de nicho entre linajes de la península de Baja California.q

UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*.



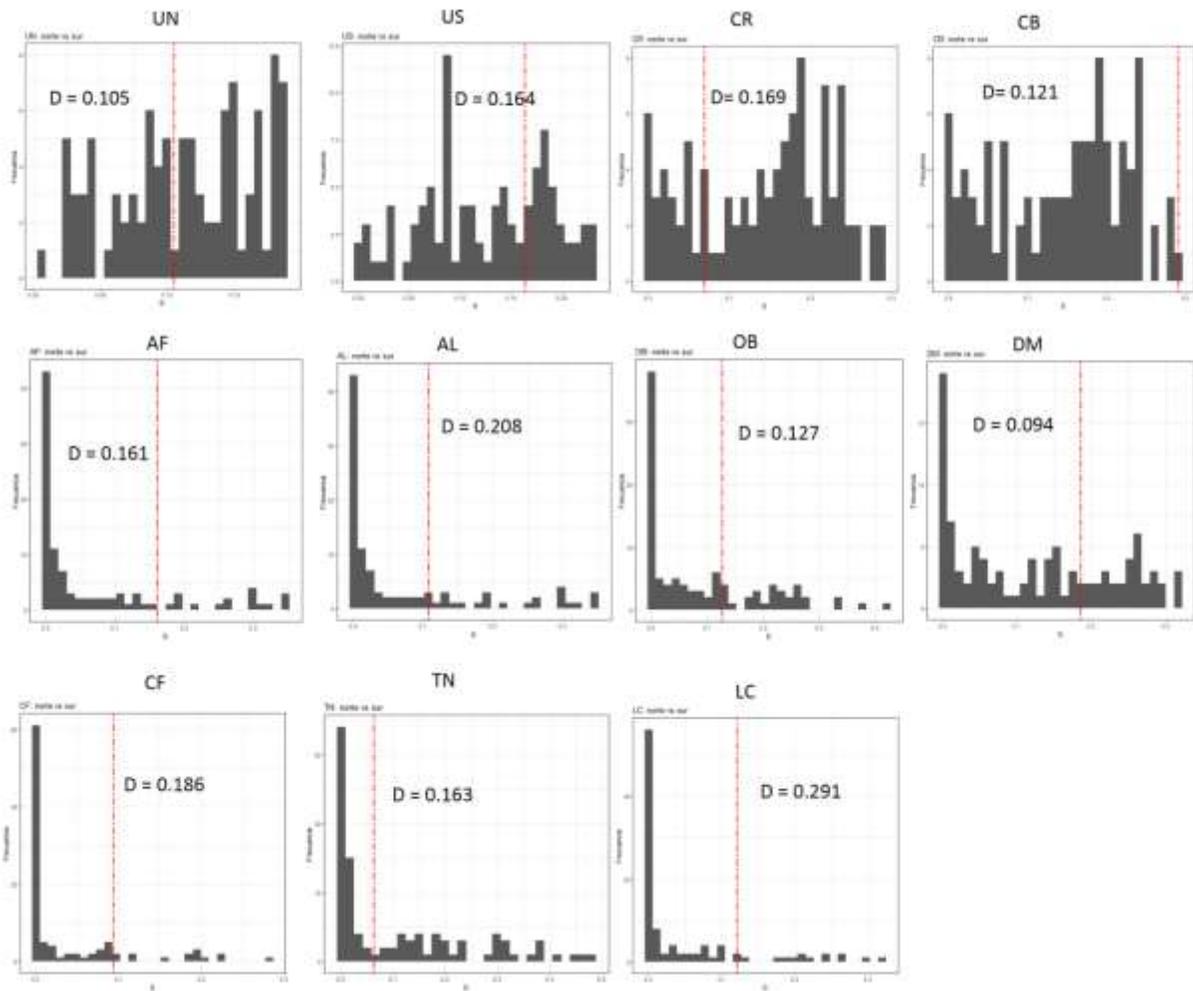
**Figura VII.** Valores para el índice  $D$  en las pruebas de identidad de nicho entre linajes del oeste de la Cordillera de los Andes.

LLE: *Liolaemus lemniscatus*, LMO: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus paxtus*, LTE: *Liolaemus tenuis*, DG: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, LMI: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.



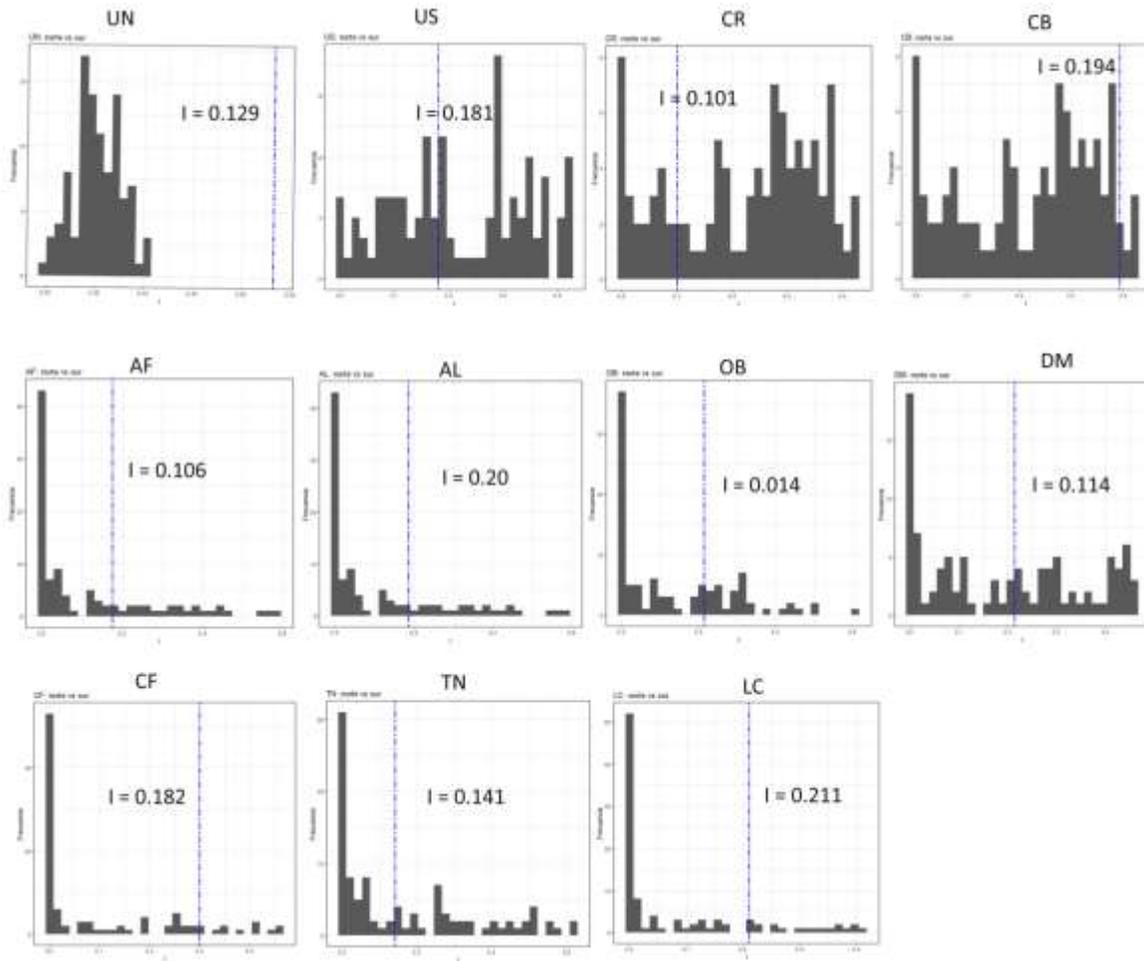
**Figura VII.** Valores para el índice  $I$  en las pruebas de identidad de nicho entre linajes del oeste de la Cordillera de los Andes.

LLE: *Liolaemus lemniscatus*, LMO: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus pictus*, LTE: *Liolaemus tenuis*, DG: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, LMI: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.



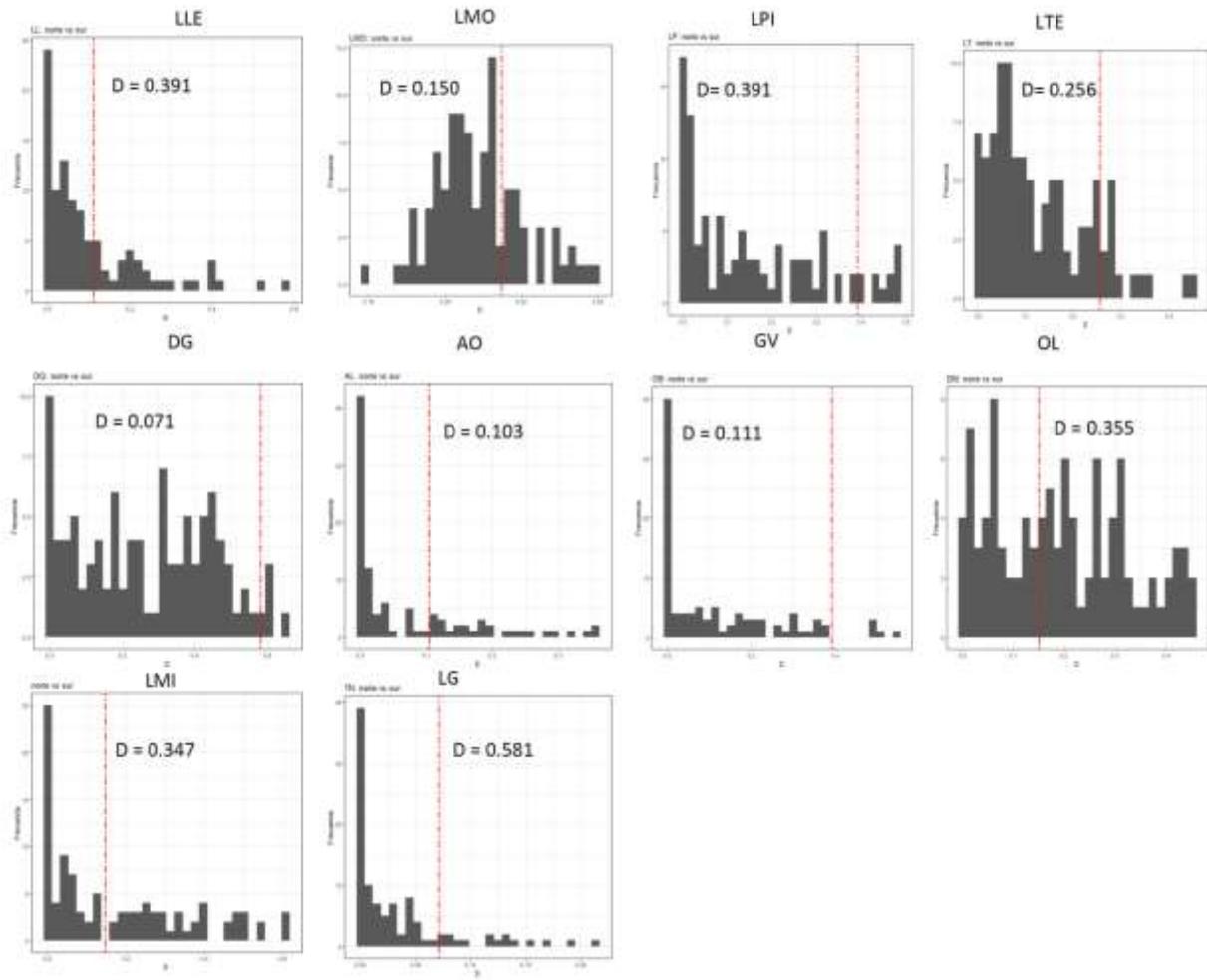
**Figura IX.** Valores para el índice  $D$  en las pruebas de similitud de nicho entre linajes de la península de Baja California.

UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*.



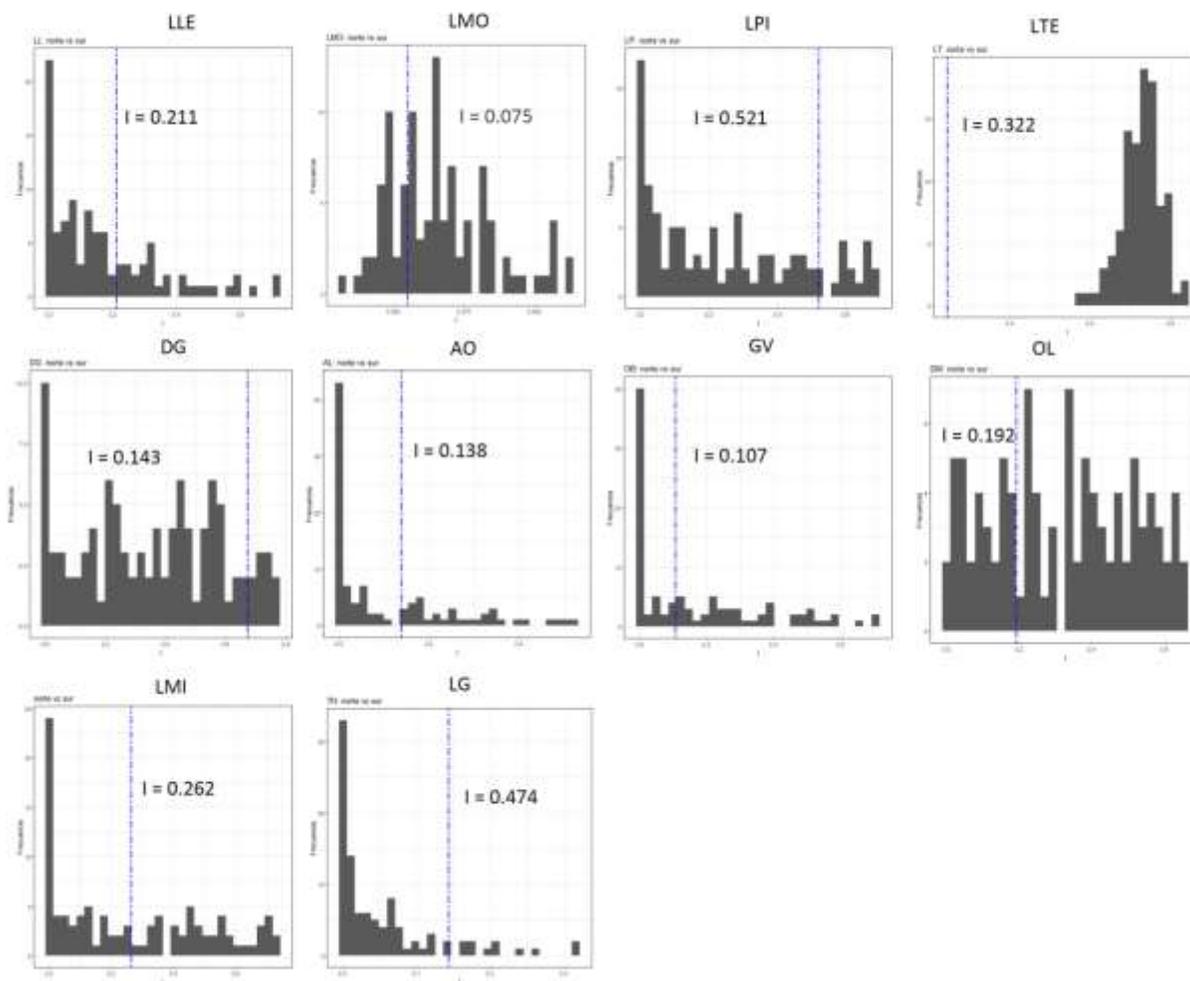
**Figura X.** Valores para el índice  $I$  en las pruebas de similitud de nicho entre linajes de la península de Baja California.

UN: *Urosaurus nigricaudus*, US: *Uta stansburiana*, CR: *Crotalus ruber*, CB: *Campylorhynchus brunneicapillus*, AF: *Auriparus flaviceps*, AL: *Ammospermophilus leucurus*, OB: *Otospermophilus beecheyi*, DM: *Dipodomys merriami*, CF: *Chaetodipus fallax*, TN: *Thomomys nigricans*, LC: *Lepus californicus*.



**Figura XI.** Valores para el índice  $D$  en las pruebas de similitud de nicho entre linajes del oeste de la Cordillera de los Andes.

LLE: *Liolaemus lemniscatus*, LMO: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus pictus*, LTE: *Liolaemus tenuis*, DG: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, LMI: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.



**Figura XII.** Valores para el índice  $I$  en las pruebas de similitud de nicho entre linajes del oeste de la Cordillera de los Andes.

LLE: *Liolaemus lemniscatus*, LMO: *Liolaemus monticola*, LPI: *Liolaemus pictus*, LTE: *Liolaemus tenuis*, DG: *Dromiciops gliroides*, AO: *Abrothrix olivaceus*, GV: *Geoxus valdivianus*, OL: *Oligoryzomys longicaudatus*, LMI: *Loxodontomys micropus*, LG: *Leopardus guigna*.