

Programa de Estudios de Posgrado

CONGRUENCIAS FILOGEOGRÁFICAS EN UN GRUPO SELECTO DE FLORA Y FAUNA DE LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA.

ΤΕSΙS

Que para obtener el grado de

Maestra en Ciencias

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

Presenta

Anayeli Márquez Márquez

La Paz, Baja California Sur, septiembre de 2022.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12 horas del día 5 del Mes de septiembre 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:

"Congruencias filogeográficas en un grupo selecto de flora y fauna de la Península de Baja California"

Presentada por la alumna:

Anayeli Márquez Márquez

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN <u>Ecología de Zonas Áridas</u>

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. Francisco Javier García de León Director de Tesis

Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco Co-Tutor de Tesis

Dr. Eduardo Ruiz Sánchez Co-Tutor de Tesis

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



La Paz, Baja California Sur, a 30 de agosto de 2022.

Los miembros del comité de tesis de la estudiante Anayeli Márquez Márquez del Programa de Maestría en Uso, Manejo y Preservación de los 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: iThenticate
- Filtros utilizados:

Se excluyeron las citas y bibliografías, así como las fuentes y coincidencias inferiores a 10 palabras

Porcentajes de similitud:
8%

Se muestra captura de pantalla

eníns	sula de	Citas excluidas Bibliografía excluida	8% SIMILAR			
Res	sumen de Coincidencia	s				
<			Þ			
1	Internet 498 palabras Copiado el 24-Nov-2020 cibnor.repositorioinstitucional.mx		2%			
2	Internet 194 palabras Copiado el 01-Nov-2021 dspace.cibnor.mx:8080		1%			
3	Internet 116 palabras hdl.handle.net		<1%			
4	Internet 90 palabras Copiado el 03-Jun-2022 cicese.repositorioinstitucional.mx		<1%			
5	Internet 84 palabras Copiado el 09-Ago-2017 ri.ues.edu.sv		<1%			
6	Internet 76 palabras Copiado el 15-Nov-2021 www.conabio.gob.mx		<1%			

Firmas del comité

Former 16mi

Dr. Francisco Javier García de León Director de Tesis

Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco Co-Tutor

Dr. Eduardo Ruiz Sánchez Co-Tutor

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dr. Francisco Javier García de León Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Director de Tesis

Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Co-Tutor de Tesis

Dr. Eduardo Ruiz Sánchez Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Co-Tutor de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. Francisco Javier García de León Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco Dr. Eduardo Ruiz Sánchez

Jurado de Examen

Dr. Francisco Javier García de León Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco Dr. Eduardo Ruiz Sánchez

Suplente

Dr. José Luis León de La Luz

Resumen

La Península de Baja California (PBC) se caracteriza por su compleja historia climática y geológica y la alta heterogeneidad de sus hábitats y paisajes. Estos factores han impactado en la historia evolutiva de la biota de la región, causando discontinuidades genéticas en varios taxa. En la literatura existen dos principales hipótesis para explicar estas discontinuidades genéticas. La hipótesis de la dispersión, la cual está basa en la formación de refugios debido a los cambios climáticos durante el Último Máximo Glacial (UMG), mientras que la hipótesis vicariante, menciona que los eventos geológicos durante la formación de la PBC durante el Mioceno fungieron de manera temporal como barreras geográficas impidiendo el flujo genético entre las poblaciones de las especies que se distribuyen en la península. El objetivo de este estudio fue evaluar el impacto del UMG y poner a prueba la congruencia entre las historias evolutivas de seis especies codistribuidas dentro de la PBC, el cardón gigante (Pachycereus pringlei), la pitahaya agria (Stenocereus gummosus), la araña lobo (Pardosa sierra), la iguana del desierto (Dipsosaurus dorsalis), el carpintero del desierto (Melanerpes uropygialis) y el colibrí de Xantus (Basilinna xantusii). Durante el estudio se emplearon dos aproximaciones metodológicas, la filogeografía y el modelado de nicho ecológico. Se utilizó la variación genética de marcadores microsatélites e interpretándolos bajo una perspectiva filogeográfica, se pudo identificar firmas genéticas propias de eventos de dispersión, mientras que el modelado de nicho ecológico en el presente y durante el UMG permitió estimar el cambio en el rango de distribución de las especies y cuantificar la influencia de los factores abióticos. Ambas perspectivas fueron evaluadas desde un enfoque comparativo, permitiéndonos concluir que, la diversidad genética de los seis taxa estudiados se encuentra asociada con los cambios climáticos del Pleistoceno, aunque cada uno de ellos reaccionó de manera distinta a las fluctuaciones climáticas, esto posiblemente debido a sus requerimientos ambientales y características intrínsecas, como la capacidad de dispersión. Entender estos mecanismos es importante para identificar áreas con alto potencial evolutivo y elaborar estrategias que procuren su conservación.

Palabras clave: Filogeografía, filogeografía comparada, Península de Baja California, dispersión, vicarianza, glaciación, Último Máximo Glacial.

ORCID: 0000-0003-2399-2260

Vo.Bo.

Dr. Francisco Javier García de León Director de Tesis

Summary

The Baja California Peninsula (BCP) is characterized by its complex climatic and geological history and the high heterogeneity of its habitats and landscapes. These factors have impacted the evolutionary history of the region's biota, causing genetic discontinuities in several taxa. In the literature there are two main hypotheses to explain these genetic discontinuities. The dispersion hypothesis, which is based on the formation of refuges due to climatic changes during the Last Glacial Maximum (LGM), while the vicariant hypothesis, mentions that the geological events that occur during the formation of the BCP during the Miocene served temporarily as geographical barriers preventing gene flow between the populations of the species that are distributed in the peninsula. The objective of this study was to evaluate the impact of the LGM and to test the congruence between the evolutionary histories of six codistributed species within the BCP, the giant cardon cactus (Pachycereus pringlei), the sour pitahaya (Stenocereus gummosus), the wolf spider (Pardosa sierra), the desert iguana (Dipsosaurus dorsalis), the desert woodpecker (Melanerpes uropygialis) and the Xantus's hummingbird (Basilinna xantusii). During the study, two methodological approaches were used, phylogeography and ecological niche modeling. The genetic variation of microsatellite markers was used and interpreting them from a phylogeographic perspective, it was possible to identify genetic signatures typical of dispersal events, while the modeling of the ecological niche in the present and during the LGM allowed estimating the change in the range of distribution of species and quantify the influence of abiotic factors. Both perspectives were evaluated from a comparative approach, allowing us to conclude that the genetic diversity of the six studied taxa is associated with climatic changes of the Pleistocene, although each of them reacted differently to climatic fluctuations, possibly due to their environmental requirements and intrinsic characteristics, such as dispersal capacity. Understanding these mechanisms is important to identify areas with high evolutionary potential and develop strategies that seek their conservation.

Keywords: Phylogeography, comparative phylogeography, Baja California Peninsula, dispersion, vicariance, glaciation, Last Glacial Maximum.

ORCID: 0000-0003-2399-2260

Vo.Bo.

Dr. Francisco Javier García de León Director de Tesis

Dedicatoria

A mis papas, mi más grande ejemplo a seguir, Mis logros son todos gracias a ustedes.

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. y a la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos, por haberme permitido realizar mis estudios de Maestría en Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales y al CONACyT por la beca otorgada (CVU 960495).

A mi Director de Tesis, el Dr. Francisco Javier García de León, por la confianza depositada al permitirme formar parte de su grupo de investigación, así como por guiarme y apoyarme durante todo el proceso de realización de este proyecto.

A mis Co-Tutores de Tesis, el Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco y el Dr. Eduardo Ruiz Sánchez, por su inestimable ayuda y orientación. Sus aportaciones han sido de mucha importancia para este proyecto.

Al Dr. Rafael Hernández, por su paciencia, disposición y asesorías.

A mis amigos y compañeros del Laboratorio de Genética para la Conservación, la Dra. Laura Carreón Palau, Víctor, Donna, Josue, Vero, Angie y Alexandre, por contagiarme de su amor por la filogeografía y la conservación, así como por sus incontables consejos y enseñanzas que me permitieron culminar este proyecto.

A mis compañeros de Maestría, por acompañarme y permitirme acompañarlos durante estos dos años de estudio y aventuras.

A los profesores y trabajadores del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, por su calidad humana, así como su apoyo y orientación durante la Maestría.

A mi familia, en especial a mi Mamá y mi Papá, mi más fiel apoyo.

Contenido	
Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	x
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1 Península de Baja California	3
2.2 Historia geológica y climática de la Península de Baja California y sus implic	aciones en la
biota de la región	6
2.3 Filogeografía y filogeografía comparada	8
2.4 Patones filogenéticos en la biota de la Península de Baja California: hipótesis	de vicarianza
v dispersión	10
2.5 Marcadores moleculares: Microsatélites	11
2.6 Especies obieto de estudio	14
2.6.1 Pachycereus prinalei (S. Watson) Britton & Rose	14
2.6.2 Stenocereus gummosus (Engelm.) A.C Gibson & K.E.Horak	
2.6.3 Pardosa sierra Banks. 1898	20
2.6.4 Dipsosaurus dorsalis (Baird & Girard, 1852)	
2.6.5 Melanerpes uropvajalis (Baird, 1854)	
2.6.6 Basilinna xantusii (Lawrence, 1860)	
2.7 Aislamiento por distancia	
2.8 Modelado de nicho ecológico y estimación de la distribución potencial	
2.9 Modelo de disimilitud generalizada	
3. JUSTIFICACIÓN	40
4. HIPÓTESIS	41
5. OBJETIVOS	42
5.1 Objetivo general	42
5.2 Objetivos particulares	
6. MATERIAL Y MÉTODOS	43
6.1 Origen de los datos genéticos	43
6.2 Sitios de muestreo	43
6.2.1 Pachycereus prinalei	43
6.2.2 Stenocereus aummosus	
6.2.3 Pardosa sierra	45
6.2.4 Dipsosaurus dorsalis	
6.2.5 Melanerpes uropvaialis	
6.2.6 Basilinna xantusii	48
6.3 Determinación de las áreas geográficas con mavor nivel de diversidad ge	enética intra-
poblacional entre las especies estudiadas.	
6.3.1 Calculo de la heterocigosidad esperada no sesgada	
6.3.2 Georreferenciación de las poblaciones con una mayor diversidad genética	a50

	6.3.3 Correlación entre los parámetros de diversidad genética intra-sitio y los gradientes latitud y longitud	s de
	6.4 Determinación de la influencia de las distancias geográficas sobre los niveles	ob
	diferenciación genética de las especies de estudio	51
	6 4 1 Prueba de Mantel	51
	6.5 Evaluación de la congruencia espacial de los niveles de diferenciación genética entre	
	especies	52
	6 5 1 Análicis de varianza molecular	52
	6.5.2 Análisis de congruencia entre matrices de distancia de Nei	52
	6.6 Correlación de las congruencias espaciales con los cambios climáticos del Pleistoceno	55
	6.6.1 Modelado de nicho ecológico	55
	6.6.2 Modelo de disimilitud generalizada	58
7		 60
	7.1 Determinación de las áreas geográficas con mayor nivel de diversidad genética in	tra-
	noblacional entre las especies estudiadas	60
	7 1 1 Calculo de la heterocigosidad esperada no sesgada	60
	7 1 2 Georreferenciación de las poblaciones con una mayor diversidad genética	60
	7 1 3 Correlación entre los parámetros de diversidad genética y los gradientes de latit	ud v
	longitud	61
	7.2 Determinación de la influencia de las distancias geográficas sobre los niveles	de
	diferenciación genética de las especies de estudio.	62
	7.2.1 Prueba de Mantel	62
	7.3 Evaluación de la congruencia espacial de los niveles de diferenciación genética entre	e las
	especies	63
	7.3.1 Estimación de los niveles de diferenciación genética	63
	7.3.2 Pachycereus pringlei	63
	7.3.3 Stenocereus gummosus	64
	7.3.4 Pardosa sierra	64
	7.3.5 Dipsosaurus dorsalis	64
	7.3.6 Melanerpes uropygialis	65
	7.3.7 Basilinna xantusii	65
	7.3.8 Análisis de congruencia entre matrices de distancia genética de Nei	66
	7.4 Correlacionar las congruencias espaciales con los cambios climáticos del Pleistoceno	67
	7.4.1 Modelado de nicho ecológico y estimación de la distribución potencial	67
	7.4.2 Modelo de disimilitud generalizada	74
8.	DISCUSIÓN	77
	8.1 Determinación de las áreas geográficas con mayor nivel de diversidad genética in	tra-
	poblacional entre las especies estudiadas	77
	8.2 Determinar la influencia de las distancias geográficas sobre los niveles de diferenciad	ción
	genética de las especies de estudio	79
	8.3 Evaluación de la congruencia espacial de los niveles de diferenciación genética entre	e las
	especies	81
	8.4 Correlacionar las congruencias espaciales con los cambios climáticos del Pleistoceno	82
	8.4.1 Refugio Sur de la PBC	83
	8.4.2 Refugio región del desierto del Vizcaino	83

vi

8.4.3 Refugio punta norte del Golfo de California	85
8.4.4 Refugio Costas de Sonora	86
9. CONCLUSIONES	88
10. LITERATURA CITADA	90
11. ANEXOS	102
Anexo A. Características de los loci microsatélites por especie	102
Anexo B. Tablas de valores de diversidad genética por población y por especie	108
Anexo C. Tablas de distancias genéticas de Nei y Edwards	114

Lista de figuras

Figura 1. Propuesta sint	tética de eco	rregiones d	le la peníns	ula de Ba	ja California	. Tomado de
González-Abraham et al	., 2010					4
Figura 2. Reconstrucción	n del surgimie	ento de la P	enínsula de	Baja Califo	ornia durante	e el Eoceno al
Mioceno. (a) 45 millone	es de años at	rás, (b) 15 i	millones de	años atrás	s, (c) 10 mill	ones de años
atrás, (d) 7 millones de	años atrás. G	iU = Guaym	as, Sonora;	LA = Los Á	ngeles, Calif	ornia; LP = La
Paz, Baja California Sur;	MZ = Mazat	lán, Sinaloa	; SM = Islas	Santa Ma	rgarita y Ma	gdalena; SV =
Sierra Vizcaino. Modifica	ado de Murpl	ту, 1983				7
Figura 3. Estructura	de un	locus	microsatéli	tes te	tranucléotido	o (AATG).
Figura 4. Clasificación	de los	microsaté	lites segu	ún su	tipo de	repetición 12
Figura 5. Mecanismo de	e mutación de	e los microsa	atélites dura	ante la rep	licación. a. E	l error ocurre
en la cadena replicada;	b. El error ocເ	urre en la ca	dena molde			13
Figura 6. Descripción gr	afica del mo	delo de isla	as y modelo	o de tram	polín. Los cí	rculos verdes
corresponden a los sub	ogrupos de u	na poblacić	on y las flec	has a el f	lujo genético	o entre ellos.
Modificado de Dobeš y	colaboradore	s, 2017				32
Figura 7. a) Descripción	grafica del r	nodelo de t	trampolín e	n un escei	nario unidim	ensional y b)
bidimensional. c) Correl	ación entre la	a variación g	genética (r(p)) y la dist	ancia geográ	fica (p) según
un modelo de trampo	lín unidimen	sional, bidi	mensional	y tridimer	nsional, resp	ectivamente.
Modificado de Kimura y	Weiss, 1964.					
Figura 8. Representació	n esquemátic	a del diagra	ama BAM. O	G = espacio	o geográfico	, B = factores
bióticos, A = factores a	bióticos y M	= área acce	sible para la	a especie.	Modificado	de Soberón y
Peterson, 2005						35
Figura 9. Representació	n conceptual	del proce	dimiento de	e ajuste d	el modelo d	de disimilitud
generalizada. Modificad	o de Mokany	et al., 2022				
Figura 10. Sitios de mu	Jestreo de P	Pachycereus	<i>pringlei</i> a	lo largo	de la Penín	sula de Baja
California. Los puntos ne	egros enumer	ados corres	sponden a lo	os sitios de	muestreo (T	abla A1)44
Figura 11. Sitios de mu	estreo de St	enocereus g	gummosus a	a lo largo	de la Penír	nsula de Baja
California. Los puntos no	egros enumer	rados corres	sponden a lo	os sitios de	muestreo (T	abla A1)45
Figura 12. Sitios de mue	estreo de Para	dosa sierra a	a lo largo de	e la Peníns	ula de Baja (California. Los
puntos negros enumera	dos correspo	nden a los s	itios de mue	estreo (Tab	ola A1)	46
Figura 13. Sitios de mu	Jestreo de <i>E</i>	Dipsosaurus	dorsalis a	lo largo	de la Penín	sula de Baja
California. Los puntos ne	egros enumer	ados corres	sponden a lo	os sitios de	muestreo (T	abla A1)47
Figura 14. Sitios de mu	estreo de M	lelanerpes ι	uropygialis a	a lo largo	de la Penír	nsula de Baja
California. Los puntos ne	egros enumer	ados corres	sponden a lo	os sitios de	muestreo (T	abla A1)48
Figura 15. Sitios de mue	streo de <i>Basi</i>	linna xantu:	sii a lo largo	dl estado	de Baja Calif	ornia Sur. Los
puntos negros enumera	dos correspo	nden a los s	itios de mue	estreo (Tab	ola A1)	49
Figura 16. Tres primeras	s poblaciones	de cada un	a de las esp	ecies de e	studio, que r	nuestran una
mayor heterocigosidad	esperada no) sesgada. E	El circulo na	aranja corr	esponde a	la zona de la
Península de Baja Califo	rnia que conc	entra la ma	yor diversid	ad genétic	a	61
Figura 17. Modelado de	e nicho ecolo	ógico de <i>Po</i>	achycereus	<i>pringlei</i> . a) Actual y k) Durante el
Último Máximo Glacial.	Los puntos r	negros enur	nerados cor	responder	n a los sitios	de muestreo
(Tabla A1)					•••••	69

Figura 18. Modelado de nicho ecológico de Stenocereus gummosus. a) Actual y b) Durante el Último Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo Figura 19. Modelado de nicho ecológico de Pardosa sierra. a) Actual y b) Durante el Último Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1)......71 Figura 20. Modelado de nicho ecológico de *Dipsosaurus dorsalis*. a) actual y b) Durante el Último Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1)......72 Figura 21. Modelado de nicho ecológico de *Melanerpes uropygialis*. a) Actual y b) Durante el Último Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo Figura 22. Modelado de nicho ecológico de Basilinna xantusii. a) Actual y b) Durante el Último Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1)......74 Figura 23. Variación genética de Pachycereus pringlei obtenida mediante el modelo de disimilitud generalizada. a) Actual y b) Ultimo Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).....76

Lista de tablas

Tabla 1. Localidades de cada especie empleadas para el analisis de aislamiento por distancia. Tabla 2. Localidades empleadas para el análisis de congruencia de matrices según un gradiente latitudinal de 1°. En la Tabla A1 se muestran los detalles de cada localidad.54 Tabla 3. Localidades empleadas para el análisis de congruencia de matrices según un gradiente latitudinal de 1.5°. En la Tabla A1 se muestran los detalles de cada localidad.54 **Tabla 4.** Ajustes empleados para la elaboración de los modelos de nicho ecológico. PE = puntos de entrenamiento, PP = puntos de prueba, MR = multiplicador de regularización, N = número de Tabla 5. Valores de heterocigosidad esperada imparcial (uHe) para cada una de las especies Tabla 6. Análisis de correlación entre los valores de heterocigosidad esperada no sesgada y las coordenadas de latitud y longitud......62 Tabla 7. Resultados del análisis de aislamiento por distancia para cada especie. Los valores significativos se indican con un asterisco (*).63 Tabla 8. Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de Pachycereus pringlei. **Tabla 9.** Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de *Stenocereus gummosus*. Tabla 10. Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de Pardosa sierra. Tabla 11. Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de Dipsosaurus dorsalis. Tabla 12. Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de *Melanerpes uropygialis*. Tabla 13. Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de Basilinna xantusii. Tabla 14. Análisis de congruencia entre matrices de distancia agrupando las localidades de Pachycereus pringlei, Stenocereus gummosus, Dipsosaurus dorsalis y Melanerpes uropygialis según un gradiente latitudinal de 1°......66 Tabla 15. Análisis de media de Mantel agrupando las localidades de Pachycereus pringlei, Stenocereus gummosus, Dipsosaurus dorsalis y Melanerpes uropygialis según un gradiente latitudinal de 1°......66 Tabla 16. Análisis de congruencia entre matrices de distancia agrupando las localidades de Pardosa sierra, Pachycereus pringlei, Basilinna xantusii, Dipsosaurus dorsalis, Stenocereus *gummosus* y *Melanerpes uropygialis* según un gradiente latitudinal de 1.5°......67 Tabla 17. Parámetros y evaluación de los modelos de nicho ecológico seleccionados para cada Tabla 18. Variables climáticas y su porcentaje de importancia durante el modelado de nicho ecológico de cada especie......68 Tabla 19. Porcentaje de desviación explicado y valor de P encontrado según el modelo de disimilitud generalizada74

Tabla 20. Imp	ortancia	relativa	de	las	variables	climáticas	según	el	modelo	de	disimilitud
generalizada p	bara Pach	ycereus	oring	glei.							75

1. INTRODUCCIÓN

La Península de Baja California (PBC) es una zona de gran interés, esto debido a su riqueza biológica y alto nivel de endemismos. Conocer los factores que han moldeado la historia evolutiva de la biota de la región es importante para procurar su conservación (Moritz y Faith, 1998; Riddle *et al.*, 2000).

Algunos estudios filogeográficos que se han realizado en la PBC reportan la existencia de tres zonas donde varios taxa comparten rupturas filogeográficas. La primera ruptura se encuentra en la zona sur, a la altura de la Bahía de la Paz. La segunda en la zona media de la península, a la altura del desierto del Vizcaino. La tercera, es la correspondiente a la separación entre las poblaciones peninsulares y continentales (Riddle *et al.*, 2000). El origen de dichas rupturas ha sido explicado a través de dos hipótesis, la de varianza y la de dispersión. La hipótesis de vicarianza sugiere que las rupturas filogeográficas son producto de los procesos de separación alopátrica, causados por la formación del Golfo de California (GC) durante el Eoceno y de los canales transpeninsulares que se presume existieron durante el Neógeno tardío. Por su parte, la hipótesis de dispersión sustenta que las rupturas se formaron debido a los procesos de contracción-expansión de las poblaciones, causados por las oscilaciones climáticas del Pleistoceno, especialmente durante el último máximo glacial (UMG) hace aproximadamente 21000 años (Riddle *et al.*, 2000; Mulcahy y Macey, 2009).

El objetivo de la presente investigación es conocer si los cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno afectaron de manera similar a seis especies que se encuentran codistribuidas en la PBC. El tema se aborda desde la perspectiva de la filogeografía comparada, para evaluar si existe congruencia en los patrones de distribución geográfica de la diversidad y las divergencias genéticas y si estos están correlacionados con los cambios climáticos del Pleistoceno.

Las especies seleccionadas para el estudio fueron el cardón (*Pachycereus pringlei*), la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*), la araña lobo (*Pardosa sierra*), la iguana del desierto (*Dipsosaurus dorsalis*), el pájaro carpintero del desierto (*Melanerpes uropygialis*) y el colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*). Todas las especies se encuentran distribuidas en la PBC y son de

afinidad tropical, aunque presentan grandes diferencias en sus características biológicas (historias de vida, métodos de reproducción, capacidad de dispersión, etc.), lo que es deseable en estudios de filogeografía comparada ya que permite hacer generalizaciones sobre la afectación del ambiente histórico a la flora y fauna regional (Zink, 2002).

El presente estudio es parte del proyecto "Filogeografía comparada en el noroeste de México" financiado por SEP-CONACYT-2008 (Clave No. 106925), gracias al cual se recolectó material biológico y desarrollaron marcadores moleculares, entre ellos microsatélites y ADN mitocondrial y cloroplástico, para diversas especies codistribuidas en el noroeste de México. En este estudio se utilizaron especies de diferentes taxa con diferente capacidad de dispersión y que no han sido considerados en investigaciones previas además de que se usó una estrategia común de colecta.

2. ANTECEDENTES

2.1 Península de Baja California

La Península de Baja California (PBC) se localiza en el noroeste de México, entre los paralelos 33 y 23° latitud norte. Colinda al norte con Estados Unidos y continúa hacia el sur internándose en el Océano Pacifico, de manera paralela con las costas de Sonora y Sinaloa. Se encuentra separada de la masa continental por el Golfo de California (GC) y se conecta con Sonora mediante un estrecho corredor al noreste de la península. Se caracteriza por su singularidad biológica, causada por su historia geológica, el aislamiento geográfico y la heterogeneidad del paisaje (Hastings y Turner, 1965).

El clima de la PBC, con excepción de algunos puntos en los extremos norte y sur, se clasifica como árido o semiárido, según el sistema de Koppen, debido a que presenta altas temperaturas y bajas precipitaciones (Markham, 1972). Este clima está fuertemente influenciado por el anticiclón Alto del Pacifico Norte, aunque presenta variaciones regionales y temporales debido a tres principales factores: (1) el rango latitudinal de la PBC, (2) su compleja topografía y (3) su localización entre dos cuerpos de agua, el GC, que es cálido y el océano Pacifico, que es frio (Holmgren et al., 2011). Durante el invierno, el norte de la península se ve afectado por un aumento en las precipitaciones, debido a que la expansión del ciclón Aleutiano desplaza las tormentas del Pacifico hacia el sur, y los vientos del oeste, que viajan hacia el norte de la península, traen consigo precipitaciones derivadas de los ciclones de latitudes medias. El aumento de la precipitación invernal disminuye en un gradiente norte-sur, debido al debilitamiento de los vientos del oeste y en un gradiente oeste-este, debido a que la Sierra Juárez y la Sierra de San Pedro Mártir, actúan como una barrera que provoca un efecto de sombra orográfica sobre la costa del Golfo (Hastings y Turner, 1965; Markham, 1972; Woodhouse, 1997; Holmgren et al., 2011). El sur de la península, por su parte, tiene su mayor pico de precipitaciones durante el verano tardío, especialmente durante el mes de septiembre, influenciado principalmente por el cambio en la circulación atmosférica causada por el sistema monzónico (Hastings y Turner, 1965; Holmgren et al., 2011). La zona media de la península, se

ve aunque en menor medida, afectada por las precipitaciones invernales y de verano, por lo que presenta una distribución bimodal (Holmgren *et al.*, 2011).

Las diferencias climáticas, geográficas, geológicas y de composición biótica, han llevado a varios investigadores a clasificar la PBC en distintas regiones biogeográficas o ecorregiones. El trabajo de Garcillán y colaboradores ofrece una revisión exhaustiva de la regionalización de la PBC a través del tiempo (Garcillán *et al.*, 2010). Tomando en cuenta las diferentes propuestas de regionalización que han sido publicadas, González-Abraham y colaboradores realizaron un mapa consenso, dividiendo la península en 14 ecorregiones (Fig. 1), agrupadas a su vez en 3 grandes regiones, la región Mediterránea en el norte de la península, la región del Desierto en el centro y la región del Cabo, en el sur de la península (González-Abraham *et al.*, 2010).



Figura 1. Propuesta sintética de ecorregiones de la península de Baja California. Tomado de González-Abraham et al., 2010.

La región Mediterránea se caracteriza por sus inviernos fríos y lluviosos y veranos secos y cálidos. Está conformada por 5 subregiones: (1) Sierras de Juárez y San Pedro Mártir, presentan las mayores precipitaciones del norte de la península y contienen uno de los pocos paisajes forestales, siendo Pinus y Abies los géneros dominantes; (2) Chaparral, es característico por sus suelos poco fértiles y está compuesto por matorral denso de 1 a 3 m de altura; (3) Matorral costero, está compuesto por arbustos de 1.5 m de altura y un estrato herbáceo, presente en acantilados marinos, terrazas fluviales y costeras, y dunas costeras arenosas; (4) Matorral costero rosetófilo, se encuentra en la línea divisoria entre la región mediterránea y desértica y se diferencia del matorral costero por contener una mayor riqueza de especies, siendo las suculentas la vegetación dominante; (5) Islas del pacifico norte (isla Guadalupe e isla de Cedros), a pesar de la distancia que las separa, comparten una topografía y clima muy similar, la isla de Guadalupe se encuentra a 260 km de la costa peninsular, por lo que debido al aislamiento, han evolucionado una gran cantidad de plantas endémicas como el ciprés de Guadalupe (Callitropsis quadalupensis) y la palma de Guadalupe (Brahea edulis), mientras que la isla de Cedros se encuentra a tan solo 23 km de la costa peninsular y está dominada por matorral desértico en las partes bajas, chaparral en las pendientes del norte de la isla y manchones de Pinus radiata en las zonas altas (González-Abraham et al., 2010).

La región del Desierto presenta una precipitación escasa e impredecible y actúa como zona de transición entre la región Mediterránea y la región tropical del Cabo. Está conformada por 6 subregiones: (1) Desierto de San Felipe, uno de los desiertos más calientes y secos de Norte América, frecuentemente presenta años consecutivos sin lluvia y la vegetación está dominada por arbustos de hoja reducida y resistentes a la sequía; (2) Desierto Central, sus fronteras pueden delinearse siguiendo la distribución del cirio (*Fouquieria columnaris*), presenta precipitación constante tanto en invierno como a finales del verano; (3) Costa Central del Golfo, se distribuye en una estrecha banda que va desde Bahía de los Ángeles hasta la Bahía de La Paz, las precipitaciones provienen de la tormentas de verano y la vegetación se caracteriza por la presencia de plantas con tallos gruesos y carnosos; (4) Sierra de la Giganta, incluye las áreas montañosas de la Giganta y Guadalupe, en el lado oeste se encuentran manantiales y aguajes que alimentan a los oasis, las precipitaciones provienen principalmente de las lluvias del verano

y la vegetación está dominada por leguminosas leñosas; (5) Desierto del Vizcaino, formado por extensas llanuras desérticas, dunas interiores y suelos salinos, su aridez y brisa salina mantienen una reducida riqueza vegetal; (6) Llanos de Magdalena, la zona oriente se conforma por los pie de monte de las Sierra de Guadalupe y la Giganta, mientras que en el occidente predominan las llanuras arenosas, las precipitaciones provienen de las lluvias del verano y la niebla constante permite el crecimiento de bromelias y líquenes (González-Abraham *et al.*, 2010).

La región tropical o región del cabo, se caracteriza por una alta precipitación proveniente de las lluvias de verano. Está conformada por 3 subregiones: (1) Matorral tropical, marca la división entre la zona desértica y tropical de la península, se encuentra en tierras bajas (< 500 msnm) y se caracteriza por la presencia de plantas semi suculentas de troncos carnosos; (2) Selva baja del Cabo, contiene los únicos bosques tropicales secos de Baja California y una flora muy rica en especies; (3) Bosque de la Sierra de La Laguna, densa masa forestal que se encuentra en altitudes superiores a los 1000 msnm, debido a su historia de aislamiento evolutivo también muestra un alto nivel de endemismo (González-Abraham *et al.*, 2010).

2.2 Historia geológica y climática de la Península de Baja California y sus implicaciones en la biota de la región

Hasta antes del Mioceno, la PBC estaba unida al bloque continental y sumergida bajo el agua, casi en su totalidad. La formación de la península como hoy en día la conocemos, fue un proceso lento, que abarcó varias etapas de levantamiento, sumersión y fragmentación geológica. Los eventos orográficos de origen volcánico de mediados del Mioceno (Fig. 2b) permitieron la elevación de las tierras peninsulares sobre el nivel del mar (Murphy, 1983), mientras que la subducción de la placa tectónica del Pacifico por debajo de la placa de Norte América, provocó la separación de la PBC del resto del continente (Stock y Hodges, 1989).

Existen distintas hipótesis que abordan la cronología de los eventos tectónicos y orográficos implicados la formación de la PBC, según Murphy, la región del Cabo fue la primera en separarse, seguida de la región norte y centro (Fig. 2c). Posteriormente la PBC se desplazó hacia el noroeste, hasta encontrarse con California y unirse nuevamente al macizo continental. Según

la evidencia geológica se estiman tres fechas distintas para el inicio de estos eventos: 5.5 millones de años atrás (maa) (Curray y Moore, 1984), 7.5 a 8.2 maa (Oskin y Stock, 2003) y 12 a 14 maa (Henry y Aranda-Gomez, 2000; Mulcahy y Macey, 2009).



Figura 2. Reconstrucción del surgimiento de la Península de Baja California durante el Eoceno al Mioceno. (a) 45 millones de años atrás, (b) 15 millones de años atrás, (c) 10 millones de años atrás, (d) 7 millones de años atrás. GU = Guaymas, Sonora; LA = Los Ángeles, California; LP = La Paz, Baja California Sur; MZ = Mazatlán, Sinaloa; SM = Islas Santa Margarita y Magdalena; SV = Sierra Vizcaino. Modificado de Murphy, 1983.

La evidencia geológica, así como las firmas genéticas encontradas en distintos taxa, han llevado a postular la existencia de tres canales transpeninsulares que fragmentaron la PBC durante su formación, explicando mediante eventos vicariantes el origen y evolución de la biota de la región: (1) la transgresión marina del norte del GC durante el Plioceno tardío (3 maa), (2) el istmo de La Paz (3maa) y (3) el canal medio peninsular durante el Pleistoceno medio (1.6 maa) (Riddle *et al.*, 2000; Dolby *et al.*, 2015). El canal medio peninsular es el evento vicariante más polémico de los tres, ya que, a pesar de que se ha encontrado que varios taxa comparten una ruptura filogeográfica profunda en esa zona, la evidencia geológica aún es inconclusa y no respalda la existencia de este canal (Grismer, 2002b; Jacobs *et al.*, 2004).

Al tiempo que se terminaba de formar la PBC, durante el Pleistoceno (2.59 millones de años – 11 700 años) ocurrieron una serie de fluctuaciones climáticas donde periodos glaciales alternaban con periodos interglaciales de manera cíclica. Cada uno de estos periodos tuvo una duración aproximada de 100 000 años. Los periodos glaciales se caracterizaron por una disminución drástica de la temperatura (~6-8°C menos) propiciando la formación de casquetes glaciales y por ende la disminución del nivel del mar (~130 m), mientras que durante los periodos interglaciales, la temperatura se mantuvo similar a la temperatura actual (Caballero *et al.*, 2010). El último periodo glacial del que se tiene registro ocurrió aproximadamente 21 000 años atrás y se le conoce como Ultimo Máximo Glacial (UMG) (Mix *et al.*, 2001), durante esta época, las temperaturas alcanzaron sus niveles más bajos, por lo que se hipotetiza que afectó de manera drástica la evolución de las especies, dejando huellas filogeográficas en su ADN (Hunter *et al.*, 2001; Hewitt, 2004). Estudios paleoecológicos señalan la existencia de vegetación de chaparral previo al UMG, en zonas ahora desérticas, como el desierto del Vizcaino en el centro de la península y el desierto de San Felipe en el norte de la península, lo que indica que existió un cambio drástico en el clima, principalmente una disminución de las precipitaciones de estas zonas (Rhode, 2002; Lozano-García *et al.*, 2002; Holmgren *et al.*, 2011).

2.3 Filogeografía y filogeografía comparada

La filogeografía es la ciencia que se encarga de estudiar los principios y procesos que gobiernan la distribución geográfica de linajes y genes dentro de una especie y entre especies estrechamente relacionadas. El termino se mencionó por primera vez en 1987 por el genetista John Avise en un intento por conciliar las teorías de la micro y macroevolución (Avise *et al.*, 1987; Avise, 2000). Es un campo de investigación interdisciplinario, que se fundamenta en ciencias como la genética de poblaciones, la sistemática, la biología molecular, la geología, la climatología y la ecología, entre otras (Knowles, 2009).

La filogeografía sustenta que la variación genética neutral entre los individuos, lleva la firma del pasado demográfico de una especie (Avise *et al.*, 1987). Su principal objetivo es evaluar como los eventos geológicos, las influencias ambientales y los factores geográficos, interactúan con los aspectos de la ecología y la historia natural de una especie, para dar forma a su evolución (Knowles, 2009).

Mientras que la filogeografía busca la relación entre los patrones de variación genética y los factores geológicos y ambientales, la filogeografía comparada evalúa la congruencia de los patrones filogeográficos entre especies que se distribuyen en una misma área (Bermingham y

Moritz, 1998; Lapointe y Rissler, 2005). Es de esperarse que especies codistribuidas compartan los mismos patrones de variación genética, ya que se supone que se han visto afectadas por los mismos factores climáticos y/o geológicos (Zink, 1996). Además, el grado de concordancia filogeográfica se puede interpretar como una medida de la estabilidad histórica de una comunidad (Zink, 2002).

Las explicaciones para la falta de congruencia en los patrones filogeográficos de especies codistribuidas son las siguientes: 1) las especies reaccionaron de manera idiosincrática debido a factores intrínsecos propios de la especie (capacidad de dispersión diferencial, distintos requerimientos ambientales, distinto grado de plasticidad ambiental, etc.), 2) las especies se dispersaron recientemente a esa zona o 3) la metodología empleada o los marcadores moleculares utilizados son inadecuados (Zink, 1996; Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez, 2011).

Los estudios de filogeografía comparada han ayudado a detectar especies cripticas, conocer los patrones filogenéticos y de estructura genética y explicar su origen, además de identificar áreas de estabilidad histórica, con un alto potencial evolutivo, de tal manera que se puedan realizar acciones para asegurar su conservación (Moritz y Faith, 1998; Zink, 2002).

Hoy en día, se han desarrollado distintas metodologías estadísticas para evaluar la congruencia en las historias evolutivas de las especies, que van desde estadística multivariada hasta métodos Bayesianos y de máxima verosimilitud (Riddle *et al.*, 2000; Zink, 2002; Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez, 2011; Vázquez-Miranda *et al.*, 2022). Sin embargo, se ha encontrado que el grado de congruencia filogeográfica depende de la escala espacial y temporal que abarca el estudio. Entre más fina sea, menor probabilidad de encontrar congruencia; esto debido a que los factores intrínsecos de la especie (capacidad de dispersión, tipos de reproducción, etc.) toman mayor importancia en la distribución de la variabilidad genética, resultando en la ausencia de concordancia. Por lo anterior se sugiere que el siguiente paso para entender la filogeografía comparada, sea incluir conceptual y metodológicamente las características biológicas de las especies, en conjunto con los factores abióticos, de manera que se pueda cuantificar la aportación que tienen cada uno de estos a la variabilidad genética de las especies y tener una visión más completa sobre los procesos microevolutivos que dan origen a dicha diversidad genética (Papadopoulou y Knowles, 2016; Kumar y Kumar, 2018).

2.4 Patones filogenéticos en la biota de la Península de Baja California: hipótesis de vicarianza y dispersión

Sin duda, los eventos geológicos y climáticos ocurridos durante los últimos millones de años en la PBC han impactado directamente en la conectividad de las poblaciones de los organismos vivos que habitan en la región (Riddle *et al.*, 2000; Mulcahy y Macey, 2009). La separación de la PBC del continente y la formación de canales marinos durante el Mioceno, actuaron como barreras geológicas que fragmentaron la distribución de las especies, impidiendo el apareamiento aleatorio entre los individuos y generando procesos de diferenciación genética. A esta fragmentación en la distribución de las especies causada por barreras físicas, se le conoce como vicarianza (Grismer, 2000; Riddle *et al.*, 2000). Además, en tiempos más recientes, la drástica disminución de la temperatura ocurrida durante el Pleistoceno, en especial durante el UMG, provocó que la distribución de las especies se viera nuevamente afectada, restringiendo su distribución a las zonas que aún mantenían las condiciones climáticas idóneas para su supervivencia. A estas zonas se les ha denominado refugios pleistocénicos. La diversidad genética se concentró en las zonas de refugio y una vez mejoraron las condiciones climáticas, las especies se dispersaron a partir de estos refugios hacia nuevos sitios, hasta alcanzar su rango de distribución actual (Provan y Bennett, 2008).

La hipótesis de dispersión fue la primera en originarse y sustenta que la estructura filogeográfica actual de los taxa de la PBC fue moldeada debido a los procesos de expansión y retracción de las poblaciones, ocasionados por los cambios climáticos del Pleistoceno. La hipótesis de vicarianza surgió después, gracias a los conocimientos sobre la deriva continental y la tectónica de placas, y sustenta que la estructura filogeográfica está dada por las barreras físicas ocasionadas por los procesos geológicos (Mulcahy y Macey, 2009). Cada uno de estos escenarios crea patrones filogeográficos distintos en la biota. En el caso de la hipótesis de dispersión, la mayor diversidad genética actual se concentra en las presuntas zonas de refugio.

Dependiendo de si se trata de uno o varios refugios, las firmas filogeográficas son distintas. Un solo refugio crea gradientes de diversidad genética y un patrón de aislamiento por distancia. Bajo el supuesto de más de un refugio, las poblaciones quedan divididas en grupos alopátricos, por lo que, al momento de expandirse, ocasionará que la diversidad genética se mantenga homogénea a lo largo de la península y se crearan zonas de contacto secundario, entre las dos poblaciones (Provan y Bennett, 2008). Mientras tanto, en la hipótesis de vicarianza la diversidad genéticos es concordante en ambos lados de la barrera, la conformación de los grupos genéticos (Zink, 2002). Hoy en día se sabe que ambas hipótesis son complementarias, ya que se han encontrado patrones filogeográficos que las sustentan (Mulcahy y Macey, 2009).

2.5 Marcadores moleculares: Microsatélites

Los microsatélites, denominados también repeticiones de secuencia simple (SSR, por sus siglas en inglés) o repeticiones en tándem (STR, por sus siglas en inglés), son unidades de ADN de 2 a 6 pares de bases que se repiten en tándem (Fig. 3; Bhargava y Fuentes, 2010).



Figura 3. Estructura de un locus microsatélites tetranucléotido (AATG).

Dependiendo del tipo de repetición, los microsatélites se pueden clasificar como perfectos, imperfectos, interrumpidos o compuestos (Fig. 4). Los microsatélites perfectos son aquellos donde la secuencia repetida no es interrumpida por ninguna otra base nitrogenada, en los imperfectos, hay un par de bases que no concuerdan con la secuencia de la repetición, en los interrumpidos hay una pequeña secuencia que no corresponde a la secuencia de la repetición y en los compuestos, dos secuencias distintas, adyacentes entre ellas, son las que se repiten en tándem (Oliveira *et al.*, 2006).



Figura 4. Clasificación de los microsatélites según su tipo de repetición.

Los microsatélites se encuentran ampliamente distribuidos en el genoma nuclear de eucariontes y procariontes y debido a su elevada tasa de mutaciones, presentan un alto grado de 10^{-6} 10^{-2} polimorfismos. Se estima que la tasa de mutación varia de а mutaciones/locus/generación (Bhargava y Fuentes, 2010). Es difícil estimar una tasa de mutación específica para los microsatélites, ya que depende de varios factores, entre ellos, la especie, la localización del microsatélite en el genoma (locus), la longitud del microsatélite, la longitud de las repeticiones (dinucleótidos, trinucleótidos, etc.), el número de las repeticiones, el patrón de las repeticiones (perfectos, imperfectos, etc.), y las bases nitrogenadas por las que está conformada la repetición (Schlötterer, 2000; Bhargava y Fuentes, 2010).

La mutación de los microsatélites ocurre principalmente durante dos etapas, la replicación y la recombinación. Durante la replicación, las repeticiones en tándem ocasionan que la cadena molde o la cadena codificante se alineen de manera equivoca, formando estructuras de horquilla y alterando el número de repeticiones del microsatélite. Cuando el error ocurre en la cadena replicada, se aumenta el número de repeticiones (Fig. 5a), mientras que, si ocurre en la cadena molde, disminuye el número de repeticiones (Fig. 5b). De igual manera, durante el proceso de entrecruzamiento de los cromosomas homólogos que ocurre en la recombinación, se puede llegar a cometer un error similar, fenómeno conocido, como cruce desigual (Oliveira *et al.*, 2006).





Debido a su alto grado de polimorfismos, estos marcadores se han utilizado en estudios de genética de poblaciones, filogeografía y evolución, entre otras disciplinas, permitiendo estudiar la variabilidad genética dentro de especies poco polimórficas y eventos de diferenciación genética entre poblaciones relativamente recientes. Además de esto, dentro de sus ventajas se encuentra que son repetibles, relativamente baratos una vez que se conoce las secuencias de los cebadores, permiten estudiar varios loci distribuidos en todo el genoma, la mayoría son selectivamente neutros y permiten la tipificación de muestras muy degradadas (Demarchi, 2009; Putman y Carbone, 2014). Dentro de sus limitaciones se encuentran; la homoplasia debido a que el polimorfismo es evaluado por la talla de los alelos y no por su secuencia, la presencia de alelos nulos, el número de muestras generalmente usados puede no estar capturando la variabilidad total de una población debido al alto polimorfismo y que no se ha desarrollado un modelo de evolución que se ajuste adecuadamente al proceso de variación de los microsatélites. Debido a estos factores cada microsatélite tiene distintas tasas de mutación complicando la estimación de parámetros de la genética de poblaciones (Estoup *et al.*, 2002; Putman y Carbone, 2014).

2.6 Especies objeto de estudio

Se eligieron seis especies para el estudio de filogeografía comparada, dos cactus *Pachycereus pringlei* y *Stenocereus gummosus*, una araña, *Pardosa sierra*, y tres saurópsidos, una iguana, *Dipsosaurus dorsalis* y dos aves *Melanerpes uropygialis* y *Basilinna xantusii*. Se buscó que las especies, además de estar codistribuidas dentro de la PBC, cumplieran con las siguientes características: 1) fácil identificación en campo, para evitar errores al momento del muestreo, 2) abundantes, de manera que se lograran obtener suficientes muestras de cada una de ellas y 3) que fueran de distintos grupos taxonómicos, con capacidades de dispersión diferencial, diferentes historias de vida, estrategias demográficas y adaptaciones ecológicas, ya que entre mayor número de taxa se comparen y mayor sean las diferencias entre ellos, mejor serán las generalizaciones sobre los patrones filogeográficos regionales (Zink, 1996; Zamudio y Savage, 2003).

2.6.1 Pachycereus pringlei (S. Watson) Britton & Rose

Pachycereus pringlei, coloquialmente conocido como cardón, cardón pelón o sahuaso, es una cactácea columnar endémica de México y que debido a su gran tamaño y alta densidad es representativa de las provincias florísticas de Baja California y de la Planicie costera del noroeste (Arias y Terrazas, 2009; Rzedowski 1978).

P. pringlei pertenece a la familia Cactaceae, orden Caryophyllales. Según estudios filogenéticos empleando marcadores moleculares, se estima que esta familia se originó hace 30 a 35 millones de años en la región Andina (Guerrero *et al.*, 2019), aunque probablemente el mayor evento de diversificación ocurrió hasta el Mioceno tardío, debido a la interacción de los cactus con nuevos polinizadores, la expansión de regiones áridas como el desierto de Sonora, y a los eventos de hibridación y poliploidización (Hernández-Hernández *et al.*, 2014). Hoy en día se tienen registradas 1400 especies, siendo esta una de las familias con la mayor tasa de diversificación del reino vegetal (Guerrero *et al.*, 2019). La familia Cactaceae se considera un grupo monofilético que está conformado por 4 subfamilias, dentro de las cuales se encuentra la subfamilia Cactoideae, a la cual pertenece *P. pringlei*. Dicha subfamilia está a su vez conformada

por 9 tribus, entre ellas la tribu Pachycereeae, conformada por dos clados principales, la subtribu Stenocereinae y la subtribu Pachycereinaeae, las cuales divergieron hace aproximadamente 4 a 6 millones de años (Guerrero *et al.*, 2019). Actualmente la subtribu Pachycereinaeae está conformada por cuatro géneros, *Pachycereus, Neobuxbaumia, Cephalocereus* y *Carnegiea*. Se le considera un clado parafilético ya que no incluye dos especies de *Stenocereus* que deberían estar dentro del clado (*Stenocereus aragonii* y *Stenocereus eichlamii*) (Arias *et al.*, 2003). El género *Pachycereus sensu stricto* está conformado por 5 especies, *P. pringlei* (especie tipo), *P. pecten-aboriginum, P. tepamo, P. grandis* y *P. weberi,* siendo *P. pringlei*, especie hermana del clado conformado por *P. pecten-aboriginum, P. tepamo* y *P. grandis* (Arias y Terrazas, 2006, 2009).

P. pringlei se distribuye en los estados de Baja California, Baja California Sur y Sonora, así como en las islas del GC. Crece desde el nivel del mar hasta los 950 m en laderas, colinas rocosas, valles aluviales y llanuras arenosas (Arias y Terrazas, 2009). En la región de los Cabos y la costa del estado de Sonora, comparte territorio con su especie hermana *P. pecten- aboriginum*. El hecho de que ambas cactáceas tienen tiempos de floración similares, aunado a la observación de individuos con características de ambas especies, sugiere la posibilidad de hibridación (Gutiérrez-Flores, 2015). Se han registrado también eventos de hibridación entre *P. pringlei* y *Bergerocactus emoryi*, ambas codistribuidas en la PBC, basándose en observaciones morfológicas y pruebas de progenie (Arias y Terrazas, 2006).

En cuanto a su morfología, llega a medir hasta 11 m de altura total y está conformado por el tronco y numerosas ramas. El tronco, por sí solo, tiene una altura de 65 a 100 cm y un diámetro de 45 a 80 cm, posee una corteza gris y puede o no presentar espinas. Se han registrado especímenes con hasta 30 ramas, las cuales son de 20 a 28 cm de diámetro, ligeramente arqueadas en la base y de color verde claro. Las flores por su parte se encuentran en las regiones terminales de las ramas principales y llegan a medir de 7.6 a 9.6 cm de largo. El fruto, cuando está maduro es de color rojizo, presenta forma de esfera con un largo de 4.6 a 6.8 cm y un diámetro de 4.6 a 7.1 cm y tiene pocas espinas o carece de ellas. La pulpa es roja

(ocasionalmente blanca) y las semillas son ovoides con un largo de 2.6 a 3.8 mm y un ancho de 1.8 a 2.9 mm (Arias y Terrazas, 2009).

P. pringlei es una especie clave para el mantenimiento de los ecosistemas áridos de la PBC y la costa de Sonora, debido a que brinda refugio y/o alimento al menos a 61 especies de animales, entre ellos aves, insectos, arácnidos, reptiles y mamíferos (Delgado-Fernández *et al.*, 2017). La temporada de floración del cardón es de marzo a julio, las flores abren durante la noche y parte de la mañana siguiente (Fleming *et al.*, 1994). Su principal polinizador es el murciélago nocturno *Leptonycteris curasoae*, aunque también participan algunas aves e insectos (Fleming *et al.*, 1994). El fruto aparece de mayo a septiembre y las semillas son dispersadas por los murciélagos y las aves que las consumen (Arias y Terrazas, 2009). El néctar de las flores y la pulpa de los frutos, además de proporcionar nutrientes, ofrecen hidratación a la fauna de la región durante la temporada más cálida y seca del año (Delgado-Fernández *et al.*, 2017).

Su condición de autotetraploidía y su complejo sistema de reproducción con tres tipos de poblaciones: ginodioicas (individuos hermafroditas autocompatibles y femeninos), trioicas (individuos hermafroditas autocompatibles, femeninos y masculinos) y hermafroditas autocompatibles, ha llamado la atención de varios investigadores (Fleming *et al.*, 1994, 1998; Murawski *et al.*, 1994; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016), debido a que es el único cactus columnar que presenta dichas características (Murawski *et al.*, 1994). Se especula que el ancestro de *P. pringlei*, así como del resto de cactus columnares fue una especie diploide y hermafrodita autoincompatible (Murawski *et al.*, 1994). El desarrollo de la autotetraploidía en *P. pringlei* provocó un relajamiento en las presiones selectivas que mantienen la autoincompatibilidad. Se ha observado que la poliploidía disminuye los niveles de homocigosidad, disminuyendo a su vez la probabilidad de depresión por endogamia (Murawski *et al.*, 1994). Posterior a esto, diversas mutaciones atrofiaron el o los genes encargados de codificar las características masculinas de los individuos hermafroditas, dando lugar a individuos hembra. De la misma manera, los genes encargados de codificar las características femeninas fueron atrofiados, originándose los individuos macho (Fleming *et al.*, 1994; Murawski *et al.*, 1994).

Los sistemas de reproducción de *P. pringlei* varían geográficamente, las poblaciones sureñas poseen un sistema de reproducción trioico, las poblaciones norteñas ginodioico y las poblaciones de la isla Cerralvo e isla Catalana se caracterizan por la presencia única de individuos hermafroditas (Fleming *et al.*, 1998; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016). El mantenimiento de los tres morfos sexuales a través del tiempo, así como su variación geográfica puede ser explicado por diversos factores ecológicos, ambientales y geográficos, como la abundancia de polinizadores, la disponibilidad de recursos o la presencia de barreras geográficas (Gutiérrez-Flores, 2015). Cuando existe una deficiencia de polinizadores, las plantas hermafroditas, que poseen una alta tasa de autofecundación se encuentran en situación de ventaja en comparación con las plantas unisexuales, mientras que cuando aumenta el número de polinizadores, los individuos hembra y en especial los individuos machos se ven favorecidos, dando lugar a poblaciones ginodioicas y trioicas (Fleming *et al.*, 1998). Se ha encontrado una relación directa entre la presencia de las poblaciones trioicas de *P. pringlei* y la cercanía de cuevas de maternidad de *L. curasoae*, reforzando la hipótesis de abundancia de polinizadores (Fleming *et al.*, 1998).

La filogeografía de *P. pringlei* fue estudiada mediante el uso de microsatélites reportándose un patrón de aislamiento por distancia (Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016). Se especula que la zona sur actuó como refugio durante los cambios climáticos ocurridos en el Pleistoceno, acto seguido de una dispersión hacia el norte de la península y colonización de la costa de Sonora a través de la isla San Esteban (Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016). Se encontró también una discontinuidad genética entre los paralelos 26 y 27°N, consistente con el canal medio peninsular, aunque dichos resultados deben tomarse con precaución, ya que los microsatélites no son el marcador molecular indicado para evaluar eventos vicariantes de tal antigüedad, además de que no se tiene evidencia geológica de la formación de ese canal (Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016).

2.6.2 Stenocereus gummosus (Engelm.) A.C Gibson & K.E.Horak

Stenocereus gummosus, coloquialmente conocida como pitaya agria, es un cactácea endémica de México. Se distribuye en la PBC, varias islas del GC y una pequeña zona de la costa de Sonora, en elevaciones desde el nivel del mar, hasta los 800 msnm (Turner *et al.*, 1995). Es una de las

plantas más abundantes de la PBC y tiene una gran importancia cultural y biológica, ya que sus frutos han sido fuente de alimento tanto para el ser humano como para algunos animales, entre ellos aves, mamíferos e insectos (León-De La Luz y Dominguez- Cadena, 1991; León de la Luz *et al.*, 1995).

En cuanto a su morfología, se le considera un cactus columnar, llega a medir de 1 a 1.5 m de altura y presenta una forma arbustiva, con ramas cilíndricas que crecen de manera decumbente, es decir, reclinadas sobre el suelo y con los extremos ascendentes (Gibson y Horak, 1978; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2012). Tiene dos formas de reproducción, una sexual, por medio de las semillas y otra vegetativa o asexual, donde las ramas que tocan el suelo producen raíces adventicias, generándose una nueva planta (Gibson y Novel, 1986). Las flores son de color blanco a rosáceo claro y la antesis ocurre de julio a septiembre durante una noche y la mañana siguiente. Sus principales polinizadores son nitidúlidos, avispas, abejas, esfíngidos y colibríes (León-De La Luz y Dominguez- Cadena, 1991; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003).

Contrario a *Pachycereus pringlei, S. gummosus* es un cactus diploide, con individuos únicamente hermafroditas y con flores autoincompatibles (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003). Las observaciones hechas en campo señalan que la reproducción vegetativa predomina sobre la vegetación sexual, ya que no se han encontrado plántulas de *S. gummosus* crecidas a partir semillas. Esto se puede explicar por varios factores, entre ellos el alto nivel de depredación de las semillas, la falta de producción de flores fértiles, la insuficiencia de polinizadores, y las condiciones climáticas adversas para la germinación de las semillas y/o el crecimiento de las plántulas (León-De La Luz y Dominguez- Cadena, 1991).

De manera contraria, el alto nivel de polimorfismos encontrados en estudios de aloenzimas en comparación con otros cactus, indica que *S. gummosus* combina ambos métodos de reproducción, siendo la reproducción sexual la más frecuente (Molina-Freaner y Clark-Tapia, 2005). Aunque se debe tener cuidado con estas interpretaciones cuando se utilizan marcadores moleculares de poca variabilidad como son las aloenzimas, ya que tienen baja resolución para identificar miembros clonales (Arnaud-Haond *et al.*, 2005). En estudios más recientes

empleando marcadores microsatélites, se ha encontrado una baja diversidad genética en comparación con otros cactus, indicando un alto coeficiente de consanguinidad (Lozano Garza *et al.*, 2015). Los resultados sobre la diversidad genética presentada por Lozano Garza y colaboradores indicaron una estructura clonal entremezclada, distinta a la previamente reportada como una arquitectura clonal agrupada (Molina-Freaner y Clark-Tapia, 2005). La estructura clonal entremezclada le permite a las plantas clones dispersarse una distancia mínima de 30 m, factor que no fue tomado en cuenta, por lo que no se puede discriminar entre el efecto de la geitonogamia del de la endogamia, ya que el tamaño del vecindario genético no fue estimado por la estrategia de muestreo seguida (Lozano Garza *et al.*, 2015).

Taxonómicamente la pitaya agria se clasifica dentro de la familia Cactaceae, subfamilia Cactoideae, tribu Pachycereeae, subtribu Stenocereinae (Guerrero *et al.*, 2019). Se han postulado dos hipótesis para explicar el origen de *S. gummosus*, la primera se basa en un modelo vicariante, donde las poblaciones de *S. stellatus* (especie hermana de *S. gummosus*) se dividieron debido a la separación de la PBC del resto del continente, formando dos clados que permanecieron aislados y dando lugar a un evento de especiación (Gibson, 1989). La segunda hipótesis postula una diferenciación de *S. gummosus* en las costas de Sonora, previo a la separación de la PBC y una posterior dispersión hacia la PBC a través de las islas del GC (Cody *et al.*, 1983). Esta última teoría es apoyada por los análisis de aloenzimas realizados por Clark Tapia y Molina Freaner (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003). Empleando el mismo tipo de marcador molecular, se ha encontrado que *S. gummosus* (Molina-Freaner y Clark-Tapia, 2005).

En un estudio realizado en *S. gummosus* empleando microsatélites, se encontró un patrón de aislamiento por distancia y una mayor riqueza alélica en las localidades del sur, lo que es concordante con la hipótesis de un refugio sureño durante el periodo del Ultimo Máximo Glacial (UMG) y una posterior expansión en respuesta al calentamiento postglacial. Se encontró también evidencia de múltiples refugios pleistocénicos, como son los valores de heterocigosidad esperada constantes a lo largo de la península, por lo que los patrones filogeográficos

encontrados no son resolutivos, en cuanto a la ubicación y numero de refugios de *S. gummosus* durante los cambios climáticos del Pleistoceno (Lozano Garza, 2013).

2.6.3 Pardosa sierra Banks, 1898

Pardosa sierra es una araña lobo endémica de México que se distribuye en la Península de Baja California (Correa-Ramírez *et al.*, 2010). Se encuentra en distintos microhábitats incluyendo pastizales rocosos, matorrales desérticos, las orillas de los ríos y oasis, y los humedales rocosos (Punzo y Farmer, 2006; Correa-Ramírez *et al.*, 2010). Los individuos adultos tienen una clara preferencia por los sustratos rocosos, mientras que los individuos juveniles prefieren los sustratos arenosos (Punzo y Farmer, 2006). Se caracteriza por su intolerancia a climas fríos, la temperatura promedio ideal es de 33.8°C para los machos, las hembras sin saco de huevos y los individuos inmaduros, mientras que las hembras con saco de huevos, prefieren temperaturas de 35.2°C, para la incubación de los huevos (Sevacherian y Lowrie, 1972).

Se encuentra activo durante el día y la noche y se le considera un predador generalista, ya que se alimenta de una gran variedad de insectos y arácnidos, entre ellos escarabajos (18.4%), moscas (15.3%), hormigas (12.3%), colémbolos (9.2%), orugas (9.2%), ortópteros (9.2%), arañas (9.2%), dipluranos (4.6%), termitas (4.6%), chinches (3.1%), opiliones (3.1%) y tisanópteros (1.5%) (Punzo y Farmer, 2006).

Su historia de vida consiste en nueve estadios, el tiempo promedio de maduración de un huevo hasta la edad adulta es de 217.97 días. El periodo de gestación dura de 22 a 27 días. El número de huevos por nidada varía de 32 a 92 y está correlacionado positivamente con el tamaño de las hembras. Los individuos inmaduros se observan principalmente durante los meses de julio, septiembre y octubre, los adultos de abril a mayo y las hembras con sacos de huevos de finales de junio a principios de julio (Punzo y Farmer, 2006).

En cuanto a su morfología, las hembras de *P. sierra* tienen una longitud total promedio de 7.87 mm, la longitud promedio del caparazón es de 2.96 mm y el ancho de 2.52 mm. Los machos son más pequeños, con una longitud total promedio de 4.72 mm, una longitud promedio del

caparazón de 2.40 mm y un ancho de 1.97 mm. La coloración del cuerpo de las hembras va del amarillo pálido, al marrón, mientras que los machos presentan una coloración más oscura, especialmente en el área ocular (Correa-Ramírez *et al.*, 2010).

P. sierra pertenece a la familia Lycosidae, genero Pardosa, grupo lapidicina (Barnes, 1959). Inicialmente P. sierra se describió a partir de un ejemplar femenino recolectado en Sierra de la Laguna, en Baja California Sur (Banks, 1898). Posteriormente en una revisión del grupo lapidicina, realizada en 1959 por Robert D. Barnes, se sinonimizó a P. atromedia y P. sura con P. sierra, con base a que no se encontraron variaciones morfológicas significativas en los genitales masculinos de las tres especies (Barnes, 1959). Actualmente, gracias a estudios genéticos y morfológicos, empleando la subunidad I de la enzima citocromo C oxidasa (COI) y las variaciones en la placa genital femenina, se restableció a P. sierra, P. atromedia y P. sura como especies individuales (Correa-Ramírez et al., 2010). Además se encontró que cada una de las especies presenta movimientos de cortejo diferentes, lo que puede actuar como barrera reproductiva y contribuir a la diferenciación genética (Méndez-Salinas, 2013). La distribución de P. sierra se limita a la PBC, P. atromedia se encuentra distribuida en el centro y sur de California, en Estados Unidos de América, y P. sura en Oregón, el noroeste de California, Utah, Colorado, Arizona y Texas en Estados Unidos de América y desde Chihuahua hasta Veracruz, con excepción de los estados de Sonora, Sinaloa y la PBC en México (Correa-Ramírez et al., 2010). Se han encontrado evidencias genéticas de hibridación entre las poblaciones de P. sierra y P. atromedia (Méndez-Salinas, 2013).

Estudios filogeográficos empleando marcadores moleculares mitocondriales (COI) y nucleares (microsatélites), no muestran evidencia que respalde la existencia de eventos vicariantes como la formación del canal medio peninsular y el canal de la Paz para *P. sierra* en la PBC, lo que indica que la estructura genética actual de esta especie fue configurada principalmente por factores climáticos. Empleando análisis de modelado de nicho ecológico, se encontraron dos zonas que pudieron actuar como refugio durante el Pleistoceno, una en el norte y otra en el sur de la península. La distribución de los haplotipos mitocondriales respalda esta hipótesis y
sugiere que las poblaciones sureñas surgieron a partir de las poblaciones norteñas, previo a la formación de los refugios pleistocénicos (González-Trujillo *et al.*, 2016).

2.6.4 Dipsosaurus dorsalis (Baird & Girard, 1852)

Dipsosaurus dorsalis, mejor conocido como iguana del desierto o cachoron güero, es un saurópsido escamoso perteneciente a la familia Iguanidae (Etheridge y de Queiroz, 1988). Se trata de una lagartija terrestre que habita desde el nivel del mar hasta los 1000 msnm, en las zonas desérticas del sureste de California, sur de Nevada, sureste de Utah y oeste de Arizona, en Estados Unidos, mientras que en México se distribuye en la PBC (excepto en la costa oeste del estado de Baja California y el desierto del Vizcaino), el oste de Sonora y el noroeste de Sinaloa, así como en varias islas del GC (Ángel de la Guarda, Carmen, Cerralvo, Coronados, Espíritu Santo, Monserrat, Partida Sur, San José, San Luis, San Marcos y Santiago) y del océano Pacifico (Magdalena y Santa Margarita) (Grismer, 2002a).

Morfológicamente la iguana del desierto se puede distinguir del resto de lagartijas de la zona, debido a que posee una cresta que va desde el cuello hasta la cola, característica que poseen todas las iguanas, aunque en *D. dorsalis* se ve reducida. Tiene un cuerpo redondeado y su cola esta comprimida lateralmente. Presenta una coloración blanquecina o rosácea, con un patrón reticulado negro o marrón sobre el dorso, que va desde líneas longitudinales, bandas verticales irregulares u ocelos redondeados, lo que le permite camuflarse en la arena y evitar a los depredadores (Norris, 1953; Grismer, 2002a).

En cuanto a su hábitat, en las partes norteñas de su distribución se encuentra restringido a hábitats desérticos, mientras que en las partes más sureñas se le encuentra en zonas de matorral subtropical árido, donde es más abundante (Norris, 1953). *D. dorsalis* está adaptado a vivir en ambientes cálidos, su temperatura corporal varia de 41 a 43.8°C, siendo la temperatura corporal más alta registrada para los reptiles (Norris, 1953; Howland, 1988). Durante los meses de primavera y verano, las temperaturas en las zonas desérticas de su distribución suelen ser aún más altas que su temperatura corporal promedio, por lo que *D. dorsalis* no se encuentra distribuido de manera uniforme en los desiertos, sino que evita las zonas con ambientes

extremadamente cálidos o fríos. El hecho de que su abundancia sea mayor en las zonas subtropicales, aunado a que las zonas áridas del oeste de Norte América se formaron hace apenas 5 a 2.5 millones de años (Axelrod, 1948), sugiere que la especie surgió en ambientes subtropicales y posteriormente se extendió a las regiones desérticas actuales (Norris, 1953).

Su distribución se encuentra restringida a áreas donde las condiciones del suelo permiten la construcción de las madrigueras, es decir, principalmente en zonas arenosas. También se encuentra en zonas rocosas, aunque en menor abundancia. Las madrigueras de *D. dorsalis* pueden ser excavadas por él mismo, o puede usar las madrigueras excavadas por roedores como las ardillas de tierra (*Xerospermophilus tereticaudus*) y las ratas canguro (*Dipodomys deserti*) (Norris, 1953). Las madrigueras tienen una gran importancia, ya que le proporcionan un refugio de los depredadores además de ser parte clave de la termorregulación. Se ha registrado que *D. dorsalis* tiene un periodo de actividad previo a la salida de su madriguera de aproximadamente una hora, con lo que eleva su temperatura corporal de 31 a 36°C, un comportamiento altamente adaptativo, ya que le permite alcanzar su temperatura corporal optima, antes de salir de su madriguera (McGinnis y Dickson, 1967).

El rango hogareño de machos y hembras es similar entre ellos, 1462m² y 1558m², respectivamente (Krekorian, 1976). Tiene un comportamiento gregario, es decir, varios individuos se congregan en áreas donde el alimento es abundante (Norris, 1953). Los machos suelen ser territoriales durante las épocas de cría y puesta de huevos, mostrando un comportamiento agresivo que consiste en exhibiciones laterales y ataques físicos ocasionales, donde el retador inmoviliza a su oponente contra su cuerpo y le inflige un golpe de cola violento y audible (Norris, 1953; Carpenter, 1961).

D. dorsalis se encuentra fuertemente asociado a la planta gobernadora (*Larrea tridentata*), de quien consume sus flores, además de servirle de refugio contra depredadores y las altas temperaturas. La densidad de la gobernadora disminuye en la zona sur de la PBC, por lo que se desconoce si *D. dorsalis* establece asociación con otra planta particular o utiliza cualquier

arbusto para construir sus madrigueras. Es un herbívoro no estricto, ya que se alimenta de flores, insectos y heces de roedores (Norris, 1953; Howland, 1988).

El periodo de actividad de *D. dorsalis* va de marzo a septiembre para los individuos adultos y de febrero a octubre para los juveniles, el resto del año se encuentra en hibernación (Norris, 1953; Howland, 1988). El ciclo reproductivo de esta lagartija es anual, la temporada reproductiva ocurre durante junio y julio, el desove ocurre durante finales de julio y principios de agosto y los recién nacidos salen de la madriguera a principios de agosto. Durante las épocas previas al desove, las hembras permanecen en las madrigueras hasta que los huevos se desarrollan. Suelen depositar de 3 a 8 huevos por camada (Norris, 1953).

En cuanto su taxonomía, según estudios morfológicos y moleculares, el género Dipsosaurus se encuentra en la parte basal de la subfamilia Iguaninae, la cual contiene a todos los géneros modernos de la familia Iguanidae. Esta iguana se separó del resto, hace aproximadamente unos 38 millones de años, seguido por su taxon más cercano Brachylophus (endémico de las islas Fiyi y Tonga) hace 35 millones de años (Etheridge y de Queiroz, 1988; Sites Jr. et al., 1996; Pyron et al., 2013; Malone et al., 2017). Hoy en día, D. dorsalis se encuentra restringida a los desiertos de Sonora y Mojave, aunque se sabe poco sobre su historia biogeográfica. Savage en 1960 clasifico a D. dorsalis como descendiente de la herpetofauna del Elemento norteño joven (ENJ). El ENJ se originó in situ en la zona del alto Golfo, a partir de ancestros tropicales a mediados del Eoceno (56-33 millones de años atrás), cuando la región que ahora conforma la PBC estaba cubierta por bosques tropicales húmedos. Durante el Plioceno medio (5-2.5 millones de años atrás), se generó un aumento general en la aridez, al mismo tiempo que el ENJ se extendió en la PBC, formando dos nuevos componentes herpetofaunísticos, el elemento herpetofaunístico del Madreano (EHM) y el Elemento herpetofaunístico del desierto y planicies (EHDP), dentro de los cuales se encuentra D. dorsalis (Savage, 1960). La cladogénesis del género Dipsosaurus, coincide con la formación del ENJ durante el Eoceno, corroborando la hipótesis planteada por Norris en 1953 (descrita en párrafos anteriores) y Savage en 1960, donde se postula que el surgimiento de D. dorsalis se dio en hábitats tropicales y posteriormente se extendió a las regiones desérticas actuales (Norris, 1953; Savage, 1960). Se desconoce con precisión el momento en que D.

dorsalis invadió la PBC, aunque según las hipótesis de Savage, fue previo a la formación del canal medio peninsular que se hipotetiza existió en la PBC hace 1.6 millones de años atrás.

Dentro del género *Dipsosaurus* no existe un consenso del número de taxa que lo conforman. Hulse en 1992, clasifico a *D. dorsalis* en cinco subespecies, *D. d. dorsalis* (Baird y Girard 1852) en el norte de la península, *D. d. carmensis* (Van Denburgh 1922) en la Isla del Carmen, *D. d. catalinensis* (Van Denburgh 1922) en la Isla Catalina, *D. d. lucasensis* (Van Denburgh 1920) en el sur de la península y *D. d. sonorensis* (Allen 1933) en Sonora (Hulse, 1992). Posteriormente Grismer sinonimizó *D. d lucasensis* y *D. d. carmenensis* con *D. d. dorsalis* e identifico a *D. catalinensis* como una nueva especie, todo esto con base en análisis morfológicos (Grismer *et al.*, 1994; Grismer, 1999, 2002b). Actualmente el Sistema Integrado de Información Taxonómica (ITIS, por sus siglas en inglés), respalda la existencia de dos especies dentro del género *Dipsosaurus*, *D. catalinensis* y *D. dorsalis*, esta última, con dos subespecies *D. d. dorsalis* y *D. d. sonorensis* (https://doi.org/10.5066/F7KH0KBK).

Empleando un análisis filogeográfico con loci microsatélites y análisis de modelado de nicho ecológico, se identificaron tres grupos genéticos y ecológicamente distintos en la PBC (grupo norte, centro y sur). A pesar de que los grupos genéticos son coherentes con las rupturas filogeográficas causadas por la formación del canal medio peninsular y el canal de La Paz, en este caso no se atribuyen a dichos eventos vicariantes, sino a eventos climáticos, debido a que se asume que *D. dorsalis* colonizo recientemente la PBC, además de que los marcadores moleculares empleados durante el análisis son inadecuados para el estudio de eventos de tal antigüedad, debido a su alta taza de mutaciones y alto nivel de homoplasia. Se identificó también, que la zona sur de la PBC fungió como refugio durante el UMG, hipótesis que se reafirma gracias al patrón de aislamiento por distancia encontrado (Valdivia-Carrillo, 2014; Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017).

2.6.5 Melanerpes uropygialis (Baird, 1854)

Melanerpes uropygialis es un ave Piciforme coloquialmente conocida como carpintero del desierto o carpintero de Gila. Su abundancia y carácter ruidoso y agresivo no le permiten pasar desapercibido, convirtiéndose en un ave característica de los desiertos del noroeste de México y suroeste de Estados Unidos (Bent, 1939). Tiene un amplio rango de distribución que abarca los estados estadounidenses de Nevada, Arizona y Nuevo México, continuando por la PBC en México y extendiéndose hasta el centro del país, a través de los estados de Sonora, Chihuahua, Sinaloa, Durango, Nayarit, Zacatecas, Jalisco y Aguascalientes. Se tienen registros también en algunas islas del GC (Isla San José e Isla Tiburón) (Bent, 1939; Olivas Hernández, 2018). Es considerada un ave sedentaria ya que no realiza grandes movimientos migratorios, aunque algunos individuos recorren pequeñas distancias al norte o a áreas de mayor altitud durante el invierno (Kaufman, 1996).

Como su nombre lo indica, habita en áreas desérticas, aunque es también común encontrarlo en bosques subtropicales secos, bosques ribereños y áreas residenciales, desde el nivel del mar, hasta los 1000 msnm (Bancroft, 1930; Selander y Giller, 1963). Construye su nido excavando hoyos en lo alto de algunos árboles (*Populus deltoides, Salix sp., Quercus spp., Parkinsonia spp., Prosopis glandulosa, P. pubescens*), cactus (*Pachycereus pringlei, Carnegiea gigantea*) y palmas (*Washingtonia filifera, Erythea armata*), por lo que su distribución está altamente determinada por la presencia de una vegetación adecuada para la anidación (Bent, 1939; Grinnell y Miller, 1944). Los nidos son construidos por ambos progenitores y son usados varias veces por los carpinteros, así como por otras especies que se aprovechan de ellos (Bent, 1939). Entre las especies que obtienen beneficio de los nidos de este carpintero se encuentran el tecolote enano (*Micrathene whitneyi*), el tecolote bajeño (*Glaucidium brasilianum*), el papamoscas cenizo (*Myiarchus cinerascens*), el copetón tiranillo (*Myiarchus tyrannulus*) y ocasionalmente la matraca del desierto (*Campylorhynchus brunneicapillus*) y la reinita de Luci (*Oreothlypis luciae*), así como algunas lagartijas espinosas (*Sceloporus spp.*) y serpientes (Bent, 1939).

La época de reproducción inicia en abril en Baja California y se extiende hasta agosto en Arizona. El anidamiento es de mediados de abril a mediados de mayo en Baja California y de

mayo a junio en Arizona. Los juveniles salen del nido de junio a agosto en Baja California, mientras que en Arizona se extiende hasta inicios de septiembre. En ocasiones se pueden presentar dos o tres nidadas por año. En promedio se obtienen de 2 a 5 huevos por nidada y ambos padres participan tanto en la anidación como en la alimentación de los juveniles, los cuales son alimentados por sus padres durante un período prolongado después de emplumar (Edwards y Schnell, 2020)

Su dieta es muy variada, consumen distintos insectos, larvas, las frutas y la pulpa del saguaro (*C. gigantea*) y del cardón (*P. pringlei*), bayas de muérdago, bayas de *Lycium*, bayas de *Celtis reticulata* y huevos de otras aves como la reinita de Luci (*O. luciae*), la reinita de manglar (*Setophaga petechia*), el vireo de Bell (*Vireo bellii*) y el cardenal norteño (*Cardinalis cardinalis*) (Edwards y Schnell, 2020)

En cuanto a su apariencia, es un carpintero mediano, con un peso promedio de 51 a 79 gr. Presenta un plumaje de color grisáceo u café claro en la cabeza y las partes inferiores, mientras que la espalda, el ala interior, la rabadilla, las coberteras supracaudales y las rectrices central y exterior, están barradas en blanco y negro. En el vientre se observa una coloración amarilla y la frente es blanquecina. Presenta dimorfismo sexual, los machos son en promedio más grandes que las hembras, además de presentar un parche rojo rectangular en la corona, el cual está ausente en las hembras. Los individuos juveniles tienen una apariencia similar a las hembras, con la excepción de que los colores son más opacos (Selander y Giller, 1963; Edwards y Schnell, 2020)

Es una especie de gran importancia ecológica debido a que como se mencionó anteriormente, sus nidos ofrecen refugio a una gran cantidad de especies (Bent, 1939), además de ser un dispersor de semillas de distintas plantas, entre ellas el cardón (*P. pringlei*) y el saguaro (*C. gigantea*) (Nolasco y Vega-Villasante, 2000).

Los pájaros carpinteros pertenecen a la familia Picidae, un clado cosmopolita bien definido que está compuesto por 24 géneros y 183 especies. El origen evolutivo de este clado se remonta a él Terciario medio (45 millones de años atrás) en las regiones tropicales de Eurasia, seguido de una

diversificación y posterior colonización del nuevo mundo a través del estrecho de Bering (Benz et al., 2006; Navarro-Sigüenza et al., 2017). El carpintero de Gila pertenece a la subfamilia Picinae, tribu Dendropicini, género *Melanerpes*. El género *Melanerpes* es un clado monofilético con origen en el Nuevo mundo, específicamente en Norteamérica y está conformado por 22 a 24 linajes con una distribución desde el sureste de Canadá, hasta el noreste de Argentina y las islas del caribe. La principal diversificación del género ocurrió durante el Mioceno tardío al Pleistoceno, debido a los cambios climáticos en América del Norte (expansión de las sábanas y pastizales templados en el centro y reducción de los bosques templados en el este y oeste) y el cierre del Istmo de Panamá (García-Trejo *et al.*, 2009; Navarro-Sigüenza *et al.*, 2017).

El carpintero de Gila forma parte del grupo monofilético de especies denominado *M. carolinus*, el cual incluye al carpintero de Carolina (*M. carolinus*), el carpintero Cheje (*M. aurifrons*), el carpintero Jabado (*M. superciliaris*) y el carpintero de Gila (*M. uropygiales*), siendo esta última especie, la especie basal del clado. La especiación en este grupo ocurrió de manera geográficamente coherente, y se debió a una dispersión anagenética, es decir, una expansión de rango seguida de la colonización de nuevos hábitats. El tiempo de divergencia entre *M. uropygialis* y sus especies hermanas ocurrió durante el Plioceno, hace aproximadamente 3 a 4.5 millones de años (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2017). Se han registrado eventos de hibridación entre *M. uropygialis* y *M. aurifrons* en zonas de simpatría en los estados de Jalisco y Zacatecas (Selander y Giller, 1963).

M. uropygialis presenta variaciones morfológicas a lo largo de su distribución geográfica, por lo que ha sido dividido en tres subespecies: (1) *M. u. uropygialis* Baird, 1854 en la parte continental (California, Arizona, y nuevo México en USA y continuando desde Sonora hasta Aguascalientes y Zacatecas en México), (2) *M. u. cardonensis* Grinnell, 1927 en el norte y centro de la PBC (desde los 28°, hasta los 30°N) y (3) *M. u. brewsteri* Ridgway, 1911 en el sur de la PBC (desde Cabo San Lucas, hasta San Ignacio) (Edwards y Schnell, 2020). Como se mencionó al inicio del párrafo, dicha clasificación ha sido realizada con base a estudios morfológicos (variaciones en la coloración y el tamaño de los especímenes), por lo que aún es necesario realizar estudios de taxonomía integrada que validen la existencia de dichas subespecies.

Estudios filogeográficos previos que se han realizado en *M. uropygialis* empleando polimorfismos de un solo nucleótido como marcador molecular y de modelado de nicho, demuestran la existencia de dos grupos o poblaciones genéticas, un grupo que se distribuye en el centro y sur de la península y otro en el norte de la península y el continente. La diferenciación genética entre ambos grupos es poca, pero significativa y se presenta un alto grado de mezcla, lo que es concordante con la hipótesis de dos refugios pleistocénicos alopátricos. En los análisis de modelado de nicho, se confirman los dos refugios, uno en las costas continentales del golfo y otro en el centro y sur de la PBC (Vázquez-Miranda *et al.,* 2022). Dichos resultados se encontraron también mediante análisis de agrupamiento bayesiano empleando microsatélites como marcador molecular (Olivas Hernández, 2018).

2.6.6 Basilinna xantusii (Lawrence, 1860)

Basilinna xantusii, coloquialmente conocido como colibrí de Xantus, es un ave trochiliforme endémica de la PBC. Se distribuye desde los 29°N, hasta la región del Cabo en la península, y en las islas Cerralvo y San José, en el GC, en altitudes que van de los 150 hasta los 1500 msnm. Existe un registro de su presencia y anidación en San Diego, California y otro en British Columbia, Canadá, ambos en 1998, por lo que se presume que tiene una gran capacidad de dispersión (Howell y Howell, 2000), sin embargo, no se ha confirmado su ocurrencia en esas latitudes.

En cuanto a su taxonomía, se clasifica dentro del orden Trochiliforme, familia Trochilidae, tribu Trochilini (Mcguire *et al.*, 2014). Esta tribu está conformada por una gran cantidad de especies, con una significante uniformidad morfológica, lo cual ha dificultado la delimitación de los géneros (Stiles *et al.*, 2017). *B. xantusii* ha sido clasificada dentro de varios géneros a lo largo de la historia, debida a que la nomenclatura genérica de esta tribu ha sido confusa. Ridgway en 1911 y Cory en 1918 clasificaron a *B. xantusii* y *B. leucotis* (su especie hermana), dentro del género *Basilinna*, pero Peters en 1945 lo fusionó con el género *Hylocharis* sin dar razón alguna (Ridgway, 1911; Cory, 1918; Peters, 1945; Stiles *et al.*, 2017). Gracias a recientes análisis filogenéticos, se tiene evidencia de que el género *Basilinna* debe ser restaurado para *xantusii* y *leucotis* (Hernández-Baños *et al.*, 2014; Mcguire *et al.*, 2014).

B. leucotis se distribuye en las cadenas montañosas de México (Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Trans Volcánico, Sierra Madre del Sur y Sierra de Madre de Chiapas), Guatemala, Honduras, El Salvador y Nicaragua. González-Rubio y colaboradores estimaron el tiempo de divergencia entre estas dos especies de aproximadamente 3.6 millones de años, aunque estudios posteriores de Zamudio-Beltrán y colaboradores señalan un tiempo de divergencia de aproximadamente 2 millones de años. La divergencia entre estas dos especies se atribuye al evento de formación del GC (González-Rubio *et al.*, 2016a; Zamudio-Beltrán *et al.*, 2020).

B. xantusii un colibrí de tamaño mediano (3.5 g), con un pico recto, de longitud media y base ancha. El pico de los machos es rojo brillante con la punta negra, mientras que en las hembras y los individuos juveniles la coloración rojiza está restringida a la base del pico. En ambos sexos y en todas las clases de edad tienen una franja postocular blanca, una máscara auricular negruzca, vientre canela (en las hembras toda la parte inferior es color canela) y cola color castaño o rojizo oscuro. Las plumas del cuello y pecho son de apariencia escamosa, de color verde metálico (Howell y Howell, 2000). Presentan una muda al año, el plumaje de verano y otoño es más colorido, y el plumaje de primavera es más apagado y pálido (Brewster, 1902).

Se han reportado diferencias morfológicas entre las poblaciones de *B. xantusii*, encontrándose que los individuos de las poblaciones sureñas son más pequeños en cuanto a su largo total, los individuos de las poblaciones del centro presentan los picos y las cuerdas alares más largas y los individuos de las poblaciones del norte tienen la cola más larga y los picos más anchos (González-Rubio *et al.*, 2017).

Las fechas de anidación varían según la zona, en Sierra de la Laguna la anidación se reportó de mediados de julio hasta mediados de septiembre, mientras que en Comondú desde principios de febrero. Se han reportado en promedio dos huevos por puesta (Lamb, 1925). Los huevos son

ovoides o elípticos, de color blanco y sin brillo y miden en promedio 12.3 mm de largo y 8.4 mm de ancho (Bent, 1940). Se ha observado depredación de nidos de *B. xantusii* por parte del cuervo común (*Corvus corax*) (Lamb, 1925). El comportamiento de los machos sugiere que intentan aparearse con varias hembras y no se ha encontrado evidencia de cooperación de pareja durante la anidación (Howell y Howell, 2000).

Se encuentra en hábitats muy diversos, como matorrales áridos subtropicales, bosques de pino y encino, cañones, laderas, jardines y huertos. Se alimenta del néctar de las flores de las siguientes especies: *Castilleja bryantii, Lepechinia haslata, Behria tenuiflora, Lobelia laxiflora* var. *angustifolia, Calliandra peninsularis, Mirabilis jalapa* y *Arbutus peninsularis*. Mantiene una relación mutualista con el madroño (*A. peninsularis*), ya que, durante el invierno, las inflorescencias del madroño son la única fuente de néctar disponible. El madroño necesita también de *B. xantusii* para lograr la polinización (Arriaga *et al.*, 1990). Coocurre con el colibrí cabeza violeta (*Calypte costae*), pero no se ha registrado ningún tipo de interacción entre estas dos especies (Howell y Howell, 2000).

En cuanto a su filogeografía, según los análisis realizados por González-Rubio y colaboradores empleando secuencias de ADN mitocondrial, *B. xantusii* se encuentra separado en tres poblaciones genéticamente distintas, la población norte, centro y sur (González-Rubio, 2016; González-Rubio *et al.*, 2016a). Análisis filogeográficos posteriores empleando microsatélites y ADNmt revelaron la existencia de cinco grupos genéticos, dos al norte de su distribución con niveles bajos de mezcla genética y tres en la parte sur, con un mayor flujo genético y una mayor diversidad genética. La localidad de San José de Magdalena mostro la presencia de dos grupos genéticos en simpatría, sin mezcla genética entre ellos, los motivos de esta diferenciación permanecen aún inconclusos. Se encontró también discordancia mitonuclear, debido probablemente a la dispersión diferencial, es decir, las hembras presentan una mayor movilidad en comparación con los machos (García-De León *et al.*, 2022, aceptado). Mediante estos análisis se logró determinar que dichas diferencias genéticas fueron causadas por la heterogeneidad ambiental actual de la península y las capacidades de dispersión diferencial de los sexos.

2.7 Aislamiento por distancia

El aislamiento por distancia es un término empleado en genética de poblaciones para referirse a un patrón de incremento en la variación genética entre poblaciones, conforme aumenta la distancia geográfica entre ellas (Wright, 1943).

Dentro del campo de la genética de poblaciones se han descrito dos principales modelos que explican de manera simplificada la estructura genética de las poblaciones: el modelo de islas y el modelo de trampolín. El modelo de islas postula que la población total está dividida en subgrupos, con reproducción al azar y con la misma probabilidad de intercambio de genes entre ellos (Latter, 1973). El modelo de trampolín se diferencia del modelo de islas en que el flujo genético entre subgrupos disminuye conforme aumenta la distancia geográfica (Fig. 6), dando como resultado un patrón de aislamiento por distancia (Kimura y Weiss, 1964; Dobeš *et al.*, 2017).



Figura 6. Descripción gráfica del modelo de islas y modelo de trampolín. Los círculos verdes corresponden a los subgrupos de una población y las flechas a el flujo genético entre ellos. Modificado de Dobeš y colaboradores, 2017.

En la naturaleza, la capacidad de dispersión de las especies es limitada, generando un patrón de autocorrelación espacial de la variación genética, es decir, un patrón de aislamiento por

distancia, por lo cual, el modelo de trampolín se ajusta mejor a la dinámica de las poblaciones reales (Meirmans, 2012).

El nivel de aislamiento por distancia se ve influenciado por varios factores, entre ellos, el tamaño efectivo de la población, la capacidad de dispersión de las especies y del acomodo de los subgrupos, es decir, si es unidimensional (Fig. 7a) o bidimensional (Fig. 7b). Según estudios de modelación matemática, conforme aumenta el número de dimensiones, disminuye el nivel de correlación entre la distancia geográfica y la variación genética, atenuando el patrón de aislamiento por distancia (Fig. 7c). Esto cobra especial relevancia en escenarios como la PBC, la cual posee una forma rectangular con una longitud de 1250 km y un ancho que varía de 40 a 320 km, asemejándose a un modelo unidimensional, acentuando el efecto del aislamiento por distancia (Kimura y Weiss, 1964).



Figura 7. a) Descripción gráfica del modelo de trampolín en un escenario unidimensional y b) bidimensional. c) Correlación entre la variación genética (r(p)) y la distancia geográfica (p) según un modelo de trampolín unidimensional, bidimensional y tridimensional, respectivamente. Modificado de Kimura y Weiss, 1964.

El patrón de aislamiento por distancia es un fenómeno común y muy estudiado, que se ha reportado en numerosas publicaciones. Se ha utilizado como una explicación alternativa a la

estructura jerárquica, es decir, aquella donde las poblaciones se encuentran organizadas en grupos discretos, la cual puede ser causada por diversos fenómenos, entre ellos los eventos vicariantes y los refugios pleistocénicos. Cabe resaltar que el patrón de aislamiento por distancia se ha encontrado incluso en casos donde las poblaciones se encuentran organizadas según una estructura jerárquica, ya que se espera una relación positiva entre el parentesco y la distancia geográfica de los individuos dentro de las poblaciones (Meirmans, 2012).

2.8 Modelado de nicho ecológico y estimación de la distribución potencial

El nicho ecológico de las especies es un concepto abstracto, que ha sido estudiado e interpretado por distintos autores a lo largo de la historia. Entre las diversas definiciones que se le han acuñado, destacan la de Grinnell en 1917, Elton en 1927 y Hutchinson en 1957 (Colwell y Rangel, 2009). Grinnell lo define como los requisitos de un hábitat que permiten que una especie sobreviva y se reproduzca (Grinnell, 1917). Elton lo define como el lugar de un animal en su comunidad y su relación con la comida, los depredadores y otros factores (Elton, 1927). La definición de Grinnell hace énfasis en los factores abióticos, mientras que Elton otorga mayor importancia a las interacciones biológicas. Fue Hutchinson, quien, con su definición, logro integrar tanto factores bióticos y abióticos. Hutchinson lo define como "el hipervolumen nmultidimensional donde se concentran las condiciones bióticas y abióticas idóneas para la supervivencia de una especie" y lo divide en dos, el nicho fundamental, que hace referencia a las condiciones abióticas, y el nicho realizado, que incluye tanto las condiciones abióticas, como las interacciones biológicas (Hutchinson, 1957).

Tanto el nicho ecológico, como la distribución geográfica, son atributos complejos y difíciles de estimar, ya que dependen de un proceso dinámico que está influenciado por la interacción de factores biológicos, ecológicos y biogeográficos que varían a través del tiempo (Zunino y Zullini, 2003). Esta interacción se puede representar de manera gráfica por el diagrama BAM (Fig. 8), donde "B" corresponde a los factores bióticos, "A" a los factores abióticos (nicho fundamental) y "M" al área accesible para la especie. La interacción entre "A" y "B" ($A \cap B$) determina el área de distribución potencial o nicho realizado, mientras que la interacción entre las tres ($A \cap B \cap M$) determina la distribución real de la especie (Soberón y Peterson, 2005; Ríos-Muñoz *et al.*, 2021).



Figura 8. Representación esquemática del diagrama BAM. G = espacio geográfico, B = factores bióticos, A = factores abióticos y M = área accesible para la especie. Modificado de Soberón y Peterson, 2005.

Según Hutchinson, cada punto en el espacio geográfico corresponde a un punto en el espacio ecológico, mientras que cada punto en el espacio ecológico puede corresponder a uno o más puntos en el espacio geográfico, ya que dos o más sitios pueden tener condiciones análogas (Hutchinson, 1957). El espacio geográfico, como su nombre lo indica, hace referencia a un conjunto de puntos o coordenadas geográficas, mientras que el espacio ecológico hace referencia a el conjunto de condiciones bióticas y abióticas propias de cada punto en el espacio geográfico. A esto se le denomina dualidad de Hutchinson y ha sido de gran importancia en áreas como la ecología, biogeografía y evolución, ya que establece una relación directa entre las variables del entorno y el área de distribución de una especie (Hutchinson, 1957).

En la actualidad se han desarrollado numerosos métodos para determinar el nicho ecológico de las especies (Ríos-Muñoz *et al.*, 2021). La decisión del método a emplear depende en gran medida de los datos con los que se disponga, es decir, datos de presencias y ausencias, generados a partir de muestreos sistemáticos, o datos únicos de presencia, obtenidos a partir de bases de datos de museos y herbarios. El algoritmo de máxima entropía de MAXENT (Phillips *et al.*, 2006) es uno de los más empleados, ya que se ha comprobado su efectividad cuando se emplean únicamente datos de presencia (Elith *et al.*, 2006, 2011). Se basa en un modelo correlativo, que busca un conjunto de funciones que relacionen las variables ambientales y la

idoneidad del hábitat, con el fin de calcular un aproximado del nicho ecológico y la distribución potencial de la especie (Phillips *et al.*, 2006; Warren y Seifernt, 2011).

MAXENT emplea dos tipos de datos, los registros de presencia y los puntos de fondo. Los registros de presencia hacen referencia a las coordenadas geográficas donde ha sido reportada la especie. Los puntos de fondo son coordenadas seleccionadas al azar, dentro del área de calibración o área accesible para la especie y se denominan pseudoausencias (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudík, 2008). A partir de ambos puntos se extraen los valores de las variables ambientales y, estas variables son posteriormente transformadas, según cinco métodos distintos, lineal, de producto (el producto de todas las combinaciones de variables posibles), cuadrático, de bisagra (permite un cambio en el gradiente de la respuesta), de limite (permite un "paso" en la función ajustada) y categórico. A estas nuevas variables transformadas se les conoce como características y dependiendo de cuáles y cuantas se empleen será la complejidad del modelo (Elith *et al.*, 2011).

Ya transformadas las variables, el algoritmo de máxima entropía busca una función de adecuación marginal (f(z)) para cada variable, que tenga una media igual a la función condicional dada por los datos empíricos (f1(z)). Un cumplimiento estricto, puede dar como resultado modelos sobreajustados, por lo que MAXENT proporciona la opción de emplear un proceso llamado *multiplicador de regularización*, de manera que permite que las distribuciones modeladas, se encuentren dentro de un intervalo alrededor de la media empírica en lugar de ser igual a esta. Entre mayor sea el multiplicador de regularización usado, más relajado será el modelo (Warren y Seifernt, 2011).

Al conocer la densidad condicional de las variables en los sitios de presencia (f1(z)) y la densidad marginal de las variables en los puntos de fondo (f(z)), es posible conocer la probabilidad condicional de ocurrencia (log(f1(z)/f(z)), en cada uno de los pixeles del área de estudio (Elith *et al.*, 2011). A este proceso MAXENT le denomina salida logística y da como resultado, pixeles con valores que van de 0 a 1, e indican la probabilidad de presencia de la especie en cada pixel, siendo 1, el 100% de probabilidad (Phillips y Dudík, 2008).

Una vez ajustado el modelo al área de calibración, puede ser transferido en el tiempo o el espacio, empleando un nuevo conjunto de variables climáticas. Por lo que es una herramienta útil para estudiar eventos de cambio climático, ya sea durante el pasado o el futuro, así como para evaluar la probabilidad de posibles eventos de colonización de nuevas áreas.

Conocer la manera en que las variables ambientales influyen sobre la presencia de las especies, es de gran importancia también en estudios filogeográficos, ya que las variables del entorno tienen un papel importante en los procesos de aislamiento y divergencia que forjan la estructura poblacional de las especies (Avise, 2000; Luna-Aranguré y Vázquez-Domínguez, 2020). Emplear el modelado de nicho en conjunto con las herramientas filogeográficas, ayuda explorar teorías ecológicas y evolutivas para generar hipótesis sobre la historia evolutiva de una especie o región (Soberón y Peterson, 2005).

2.9 Modelo de disimilitud generalizada

El modelo de disimilitud generalizada (MDG), es una técnica estadística empleada entre otras cosas para analizar y predecir patrones espaciales de cambio en la composición de la diversidad biológica. Es una extensión no lineal de la regresión de matrices, es decir, se ajusta usando un modelo lineal generalizado (MLG), en lugar de una regresión lineal (Ferrier, 2002).

Se requiere de dos tipos de variables para ajustar el modelo, una matriz de disimilitud biológica (variable respuesta) y una matriz de distancia ecológica (variable predictora). En el caso de la matriz de disimilitud biológica, pude contener datos de disimilitud composicional, genética o filogenética, siempre que los valores se encuentren en un rango de 0 a 1. Las variables predictoras, deben ser de preferencia variables continuas, las variables categóricas ordinales no son recomendadas, aunque pueden ser usadas, mientras que las variables categóricas nominales no se deben usar, ya que crean problemas para el ajuste e interpretación del modelo (Ferrier, 2002; Mokany *et al.*, 2022).

El objetivo principal de este modelo es predecir la disimilitud biológica entre pares de sitios, en función de las diferencias ambientales y ecológicas entre ellos (Fitzpatrick y Keller, 2014). Para ello emplea la siguiente función:

$$d_{ij} = 1 - e^{-\eta}$$
 (1)

Donde d_{ij} es la disimilitud biológica entre los sitios $i \neq j \neq \eta$ es la distancia ecológica predicha entre dichos sitios. La distancia ecológica predicha η , se calcula, de la siguiente manera:

$$\eta = b + \sum_{p=1}^{n} |f_p(x_{pi}) - f_p(x_{Pj})| \quad (2)$$

En la ecuación 2, el intercepto (*b*) se interpreta como el valor de disimilitud esperado entre dos sitios donde los valores de las variables ecológicas (variables predictoras) son idénticos. El resto de la ecuación hace referencia a la suma de las diferencias absolutas de las variables ecológicas transformadas ($f_p(x_p)$), entre los sitios *i* y *j*. Las variables ecológicas son transformadas según la siguiente ecuación:

$$f_p(x_p) = \sum_{k=1}^{m_p} a_{pk} I_{Pk}(x_p)$$
 (3)

Donde I_{Pk} es la k-esima función "*spline monótona*" para la variable x_p . El coeficiente a_{pk} es ajustado para la I_{Pk} , obtenido empleando el método de máxima verosimilitud (Ferrier, 2002; Mokany *et al.*, 2022). La Figura 1 muestra una representación conceptual del procedimiento de ajuste del MDG que se describió en los párrafos anteriores (Mokany *et al.*, 2022).



Figura 9. Representación conceptual del procedimiento de ajuste del modelo de disimilitud generalizada. Modificado de Mokany *et al.,* 2022.

De esta manera es posible generar mapas de cómo la diversidad genética varia a lo largo del paisaje (Fitzpatrick y Keller, 2014) y ofrece una solución factible para ir más allá de los modelados de nicho, que asumen que todas las poblaciones dentro de una especie responden de manera idéntica o no a los gradientes ambientales (Hickerson et al. 2010; Hancock et al. 2011).

3. JUSTIFICACIÓN

Los estudios filogeográficos comparativos permiten entre otras cosas, 1) el entendimiento los mecanismos y procesos evolutivos que dieron origen a la diversidad genética de biotas regionales, 2) la identificación de los procesos de aislamiento y diversificación de los linajes, 3) la detección el impacto que tuvieron los cambios climáticos del Pleistoceno sobre la evolución de las especies, 4) y la identificación de linajes en vía de extinción y descubrir redes de interacción entre las especies de una comunidad. Gracias a esto es posible identificar áreas prioritarias para asegurar la conservación de biotas con un alto potencial evolutivo (Moritz y Faith, 1998; Taberlet, 1998; Marske *et al.*, 2013). Esta información es de mucha importancia para definir áreas naturales para la conservación bajo la perspectiva de potencial evolutivo de las especies ante el cambio climático y estimar si las actuales Áreas Naturales Protegidas cumplirán su función de conservación de la biodiversidad en el futuro.

4. HIPÓTESIS

Teniendo en cuenta la estabilidad de la biota regional en la Península de Baja California durante el periodo interglaciar (129,000 años) y dado que las especies codistribuidas dentro de la península están adaptadas a ambientes cálidos, se espera encontrar congruencia espacial en la diversidad genética y los niveles de diferenciación poblacional, debido a una respuesta compartida a las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Determinar si las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno impactaron de la misma forma los patrones de diversidad genética intra e interpoblacional de un grupo selecto de flora y fauna en la península de Baja California.

5.2 Objetivos particulares

- 1. Determinar las áreas geográficas con mayor nivel de diversidad genética intrapoblacional entre las especies estudiadas.
- 2. Determinar la influencia de las distancias geográficas sobre los niveles de diferenciación genética de las especies de estudio.
- 3. Evaluar la congruencia espacial de los niveles de diferenciación genética entre las especies.
- 4. Correlacionar las congruencias espaciales con los cambios climáticos del Pleistoceno.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Origen de los datos genéticos

El presente estudio es parte del proyecto "Filogeografía Comparada en el noroeste de México", liderado por el Dr. Francisco Javier García de León (CB-CONACYT-2008-01-106925). Como parte de este proyecto, se realizaron los estudios de genotipificación de los loci microsatélites de las seis especies de este estudio. Se genotipificaron 10 loci para *Pachycereus pringlei* (Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016), 6 para *Stenocereus gummosus* (Lozano Garza, 2013), 5 para *Pardosa sierra* (Correa Ramírez, 2010), 15 para *Dipsosaurus dorsalis* (Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017), 17 para *Melanerpes uropygialis* (Olivas Hernández, 2018) y 16 para *Basillinna xantusii* (González-Rubio *et al.*, 2016b). En las Figuras A1 a A6 de la sección de Anexos se detallan las características principales de los loci para cada especie.

6.2 Sitios de muestreo

Se realizó un muestreo exhaustivo a lo largo de la PBC, con la finalidad de recolectar muestras de tejido para las seis especies del estudio. A continuación, se detalla la ubicación de los sitios de muestreo para cada una de las especies.

6.2.1 Pachycereus pringlei

Se muestrearon un total de 455 individuos en 20 localidades distintas. La Figura 10, muestra la ubicación geográfica de los sitios de muestreo. En la Tabla A1 se presentan las coordenadas y el número de muestras para cada una de las localidades.



Figura 10. Sitios de muestreo de *Pachycereus pringlei* a lo largo de la Península de Baja California. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

6.2.2 Stenocereus gummosus

Se muestrearon un total de 321 individuos en 17 localidades distintas. La Figura 11, muestra la ubicación geográfica de los sitios de muestreo. En la Tabla A1 se presentan las coordenadas y el número de muestras para cada una de las localidades.



Figura 11. Sitios de muestreo de *Stenocereus gummosus* a lo largo de la Península de Baja California. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

6.2.3 Pardosa sierra

Se muestrearon un total de 296 individuos en 7 localidades distintas. La Figura 12, muestra la ubicación geográfica de los sitios de muestreo. En la Tabla A1 se presentan las coordenadas y el número de muestras para cada una de las localidades.



Figura 12. Sitios de muestreo de *Pardosa sierra* a lo largo de la Península de Baja California. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

6.2.4 Dipsosaurus dorsalis

Se muestrearon un total de 419 individuos en 28 localidades distintas. La Figura 13, muestra la ubicación geográfica de los sitios de muestreo. En la Tabla A1 se presentan las coordenadas y el número de muestras para cada una de las localidades.



Figura 13. Sitios de muestreo de *Dipsosaurus dorsalis* a lo largo de la Península de Baja California. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

6.2.5 Melanerpes uropygialis

Se muestrearon un total de 264 individuos en 31 localidades distintas. La Figura 14, muestra la ubicación geográfica de los sitios de muestreo. En la Tabla A1 se presentan las coordenadas y el número de muestras para cada una de las localidades.



Figura 14. Sitios de muestreo de *Melanerpes uropygialis* a lo largo de la Península de Baja California. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

6.2.6 Basilinna xantusii

Se muestrearon un total de 100 individuos en 14 localidades distintas. La Figura 15, muestra la ubicación geográfica de los sitios de muestreo. En la Tabla A1 se presentan las coordenadas y el número de muestras para cada una de las localidades.



Figura 15. Sitios de muestreo de *Basilinna xantusii* a lo largo dl estado de Baja California Sur. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

6.3 Determinación de las áreas geográficas con mayor nivel de diversidad genética intrapoblacional entre las especies estudiadas.

Con la finalidad de ubicar las áreas geográficas que albergan una mayor diversidad genética, se emplearon los métodos que se describen a continuación.

6.3.1 Calculo de la heterocigosidad esperada no sesgada

Los niveles de diversidad genética para cada sitio de muestreo en cada una de las especies, se calcularon mediante la heterocigosidad esperada no sesgada (uHe). Para las estimaciones se usó el software de GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012).

6.3.2 Georreferenciación de las poblaciones con una mayor diversidad genética

Las zonas de la PBC que albergan una mayor diversidad genética se georreferenciaron para localizar las tres localidades que presentan una mayor uHe, para cada una de las seis especies del estudio, para ello se utilizó el software QGIS 3.16.6 (QGIS Development Team, 2022).

6.3.3 Correlación entre los parámetros de diversidad genética intra-sitio y los gradientes de latitud y longitud

Como se mencionó en la sección de antecedentes, el clima de la PBC se encuentra asociado a diversos factores, entre ellos la latitud y longitud. El régimen pluvial, así como la temperatura de la península se ven afectados por el amplio gradiente latitudinal que esta presenta. De manera menos obvia, el gradiente longitudinal juega también un papel muy importante en el clima, la porción este de la península se ve fuertemente afectada por el GC, un cuerpo de agua cálido, mientras que la porción oeste se ve afectada por el Océano Pacifico, un cuerpo de agua frio, además de estar separados por un sistema montañoso que recorre el largo de la península, y que en ocasiones actúa como sombra orográfica impidiendo una distribución homogénea de las precipitaciones. Es por ello por lo que se buscó una correlación entre la diversidad genética con la latitud y la longitud. Para ello se empleó el análisis de correlación de Kendall. Se realizaron 14 análisis independientes. Para los primeros dos análisis, se realizó una base de datos empleando las coordenadas geográficas y los valores de diversidad genética (uHe) de las poblaciones de todas las especies en conjunto. Los datos se estandarizaron y se transformaron calculando el cuadrado de cada uno de ellos. A partir de esta base de datos se evaluó el nivel de correlación de Kendall (T) entre la uHe y la latitud y longitud. Para el resto de los 12 análisis se realizó el mismo procedimiento empleando las bases de datos individuales para cada especie, en este caso los datos se emplearon sin modificar, es decir, no se estandarizaron ni transformaron. En la sección de resultados se reportan los valores del coeficiente de correlación de Kendall (T) y los valores de significancia estadística (p) para cada uno de los análisis. Los análisis de correlación se realizaron usando la función "cor.test" del paquete "stats" de R 4.1.2 (R Core Team, 2021).

6.4 Determinación de la influencia de las distancias geográficas sobre los niveles de diferenciación genética de las especies de estudio.

Para analizar la influencia de las distancias geográficas sobre las distancias genéticas se usaron los métodos que se describen a continuación:

6.4.1 Prueba de Mantel

Se calcularon las distancias genéticas de Nei (Nei, 1987) a partir de las frecuencias alélicas de los microsatélites, y se estimaron las distancias geográficas Euclidianas entre cada uno de los sitios de muestreo. Se realizó una prueba de Mantel entre ambas variables empleando el software de GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012). Este análisis se realizó con la finalidad de conocer si la distancia geográfica tiene un efecto sobre las distancias genética. Para este análisis se emplearon únicamente los sitios de muestreo que se encuentran dentro de la PBC, es decir, se excluyeron los que están dentro de islas y dentro del continente. En la Tabla 1, se muestran las localidades de cada especie que se consideraron para este análisis.

Especie	Pachycereus pringlei	Stenocereus gummosus	Pardosa sierra
Localidades incluidas	El Comitán (L01), El Cien (L03), Cabo San lucas (L05), El Carrizal (L12), La Soledad (L16), Santa Águeda (L20), Punta Prieta (L22), Piedra Blanca (L24), El Cuarenta (L26), Bahía Concepción (L28), Cataviña (L29), San Pedro (L30), San Gregorio (L45) y López Mateos (L46).	El Comitán (L01), El Cien (L03), Puente Querétaro (L04), San Lucas (L05), Caduaño, Santa (L10) Teresita, Todos Santos (L13), Camino a Santa Águeda (L20), Punta Prieta (L22), Rancho Piedra Blanca (L24), El 40. Mesa Salina (L26), San Fernando Velicata (L29), San Pedro (L30), San Pedro 2 (L34), Isla Tiburón 2 (L40) y Bahía Sargento 2 (L43).	Cadejé (L01), Ensenada (L02), El Novillo (L03), El Rosarito (L04), Sierra de la Laguna (L05), San Isidro – La Purísima (L06) y San Pedro de la Presa (L07).
Especie	Dipsosaurus dorsalis	Melanerpes uropygialis	Basilinna xantusii

Tabla 1.Localidades de cada especie empleadas para el analisis de aislamiento por
distancia.

		Santiago (LO1), San	
	El Arco (L01), Entronque	Dionisio (L02), San	
	a Bahía de los Ángeles,	Antonio (L03), San Blas	
	(LO2), Bahía de los	(LO4), Ciudad de La Paz	Carambuche (L01),
	Ángeles (L03), El Comitán	(L05), El Sauzal (L06), El	Estero San Nicolás (LO2),
	(L07), San Dionisio (L08),	Comitán (L07), Arroyo-El	La Soledad (LO3), Rancho
	El Gaspareño (L10), Presa	Triunfo (L08), Santo	Monte Alto (Museo;
	Ihuajil (L12), San Luis	Domingo (L09), Isla San	L04), Rancho San Isidro
	Gonzaga (L14), Loreto	José (L10), San Javier	(L05), San Dionisio
Localidades	(L15), Los Planes (L16),	(L13), San José de	(Museo; L06), San
incluidas	Comondú (L17), Mulegue	Comondú (L14), La	Ignacio (L07), San José de
	(L18), El Pilar (L19),	Purísima (L15), San Isidro	Comondú (L09), San José
	Puertecitos (L20), San	(L16), Carambuche, (L17),	de Magdalena (L10), San
	Antonio de la Sierra	San Nicolás (L18), San	Miguel de Comondú
	(L22), San Isidro (L23),	José de Magdalena (L19),	(L11), Santa Gertrudis
	San Javier (L24), Valle	San Ignacio (L20), La	(L12), Santiago (L13) y
	Trinidad (L26), Volcán de	Soledad (L21), San Borja	Sierra de La Laguna (L14).
	las tres vírgenes (L27) y	(L23), Bahía de Los	
	Vizcaino (L28).	Ángeles (L24), Cataviña	
		(L25) y San Felipe (L26).	

6.5 Evaluación de la congruencia espacial de los niveles de diferenciación genética entre las especies.

6.5.1 Análisis de varianza molecular

Se realizó un análisis de varianza molecular (AMOVA) en el programa Arlequin 3.5.2.2 (Excoffier *et al.*, 2005), este análisis tomo en cuenta los *F* estadísticos globales para conocer cómo se encuentra distribuida la variación genética entre y dentro de los sitios de muestreo de cada una de las especies. El F_{ST} global, es un indicador del nivel de diferenciación genética que existe entre las localidades y toma valores de 0 a 1. Al equilibrio entre la migración y deriva, cuando tiene un valor de 0 se le conoce como panmixia y significa que existe un apareamiento aleatorio entre todos los sitios de muestreo, mientras que cuando tiene un valor de 1 significa que los individuos de los sitios de muestreo no comparten información genética entre ellos, dando evidencias sobre la diferenciación entre las localidades de muestreo (Balloux y Lugon-Moulin, 2002; Holsinger y Weir, 2009).

6.5.2 Análisis de congruencia entre matrices de distancia de Nei

Con la finalidad de conocer la congruencia entre los niveles de diferenciación genética de las especies del estudio, se realizó un análisis de congruencia entre matrices de distancia genética (CADM, por sus siglas en inglés). Debido a que el muestreo no se llevó a cabo en los mismos sitios para todas las especies, las localidades se dividieron en grupos, según un gradiente latitudinal. Fue a partir de estos grupos que se calcularon las distancias genéticas de Nei, empleando el programa GenAIEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012).

Se realizaron dos análisis de manera independiente, el primero abarcando toda la PBC y el segundo acotando el área geográfica en relación con la distribución del colibrí. Para el primer análisis, las poblaciones se dividieron en 9 grupos, según un gradiente latitudinal de 1° (≈110.5 km) y se compararon únicamente cuatro especies (*P. pringlei, S. gummosus, D. dorsalis* y *M. uropygialis*), ya que el número de localidades muestreadas para *P. sierra* y *B. xantusii* no fueron suficientes para cubrir estos 9 grupos. Para el segundo análisis, las poblaciones se dividieron en 4 grupos, según un gradiente latitudinal de 1.5° (≈167 km) y se compararon las seis especies del estudio. En las Tablas 2 y 3, se muestran las localidades que pertenecen a cada uno de los grupos, para cada especie, en el primer y segundo análisis, respectivamente.

La congruencia entre las matrices de distancia de Nei se evaluó según el estadístico W de Kendall, el cual se calculó usando la función CADM.global del paquete ape de R (Paradis y Schliep, 2019). El estadístico W toma valores de 0 a 1, siendo 0, incongruencia total entre las matrices y 1, congruencia total. Para evaluar la significancia del análisis, se utilizaron el estadístico de chi cuadrada de Friedman y la probabilidad de permutación, empleando 100 000 permutaciones. La hipótesis nula sustenta que no existe congruencia entre ninguna de las matrices, mientras que la hipótesis alternativa sustenta, que al menos dos matrices son congruentes entre ellas (Legendre y Lapointe, 2004; Campbell, 2009; Campbell *et al.*, 2011).

Se realizó un análisis posterior, donde cada una de las matrices de distancia se permuta a la vez. A partir de este análisis, se calculó la media de Mantel para cada matriz y se evaluó su significancia usando la probabilidad de permutación corregida según el ajuste de Bonferroni. En este caso, la hipótesis nula indica que dicha matriz no presenta congruencia con ninguna de las matrices del grupo, mientras que la hipótesis alternativa, sustenta que la matriz es congruente con al menos otra de las matrices del grupo (Legendre y Lapointe, 2004; Campbell, 2009; Campbell *et al.*, 2011). El análisis se realizó empleando la función CADM.post del paquete ape de R (Paradis y Schliep, 2019).

Tabla 2.Localidades empleadas para el análisis de congruencia de matrices según un
gradiente latitudinal de 1°. En la Tabla A1 se muestran los detalles de cada localidad.

Grupo	1	2	3	4	5	6	7	8	9
M.	L26	L25	L24	L23	L19,	L13,	L9,	L3, L4,	L1, L2,
uropygialis					L20	L14,	L10,	L5, L7,	L6
						L15,	L21	L8,	
						L16,		L18	
						L17			
P. pringlei	L30	L29	L22,	L24,	L20	L26,	L16,	L1, L3,	L5
			L35,	L34		L28,	L32,	L12,	
			L41			L45	L43,	L15	
							L46		
D. dorsalis	L26	L14,	L3, L2	L1	L18,	L4, L6,	L11,	L5, L7,	L10,
		L20			L21,	L15,	L12,	L9,	L8
					L27,	L17,	L13,	L16,	
					L28	L23,	L25	L19,	
						L24		L22	
<i>S</i> .	L30,	L29	L22,	L24	L20	L26	L4	L1, L3	L5,
gummosus	L34		L36,						L10,
			L40,						L13
			L41,						
			L43						

Tabla 3.Localidades empleadas para el análisis de congruencia de matrices según un
gradiente latitudinal de 1.5°. En la Tabla A1 se muestran los detalles de cada localidad.

Grupo	1	2	3	4	Localidades eliminadas
M. uropygialis	110 120		L3, L4, L8, L7,	11 12 16	L23, L24,
					L25, L26,
		L13, L14,			L27, L28,
	L19, L20	L15, L16, L17	128 10	L1, L2, L0	L22, L30,
			L20, L9		eliminadas L23, L24, L25, L26, L27, L28, L22, L30, L37, L32, L35, L39 L30, L29, L22, L35,
					L35, L39
D pringloi	L20 L23,	L26, L28,	L1, L3, L12,	15	L30, L29,
P. pringier		L43, L45, L46	L15, L16, L32	LJ	L22, L35,

					L41, L24, L34
D. dorsalis	L1, L18, L21, L27, L28	L4, L6, L11, L13, L15, L17, L23, L24	L12, L19, L25, L7, L9, L22, L16, L5	L8, L10	L26, L14, L20, L3, L2
B. xantusii	L7, L10, L12	L2, L1, L5, L9, L11, L4, L8	L3	L6, L13, L14	Ninguna
S. gummosus	L20	L26, L4	L1, L3	L5, L10, L13	L30, L34, L29, L22, L36, L40, L41, L43, L24
P. sierra	L4	L1, L6	L3, L7	L5	L2

6.6 Correlación de las congruencias espaciales con los cambios climáticos del Pleistoceno

6.6.1 Modelado de nicho ecológico

Para cumplir con el objetivo de evaluar si las congruencias de matrices de diferenciación genética están correlacionadas con los cambios climáticos del Pleistoceno, se realizó el modelado de nicho ecológico y la distribución potencial de las especies del estudio, durante el periodo actual y durante el UMG, así como su relación con los factores climáticos (temperatura y precipitación). Para ello se usaron los registros de presencia de *D. dorsalis*, *P. pringlei* y *P. sierra* obtenidos de trabajos previos (González-Trujillo *et al.*, 2016; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016; Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017), por lo que las bases de datos ya se encontraban curadas.

En el caso de *M. uropygialis* y *B. xantusii* los registros se obtuvieron del catálogo de metadatos geográficos de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Para estas especies se eliminaron los registros que se encontraban fuera del área de estudio, así como los registros repetidos en cada uno de los pixeles de las capas climáticas. Asimismo, para completar un base de datos robusta se añadió los sitios de muestreo del presente estudio.

La base de datos de *S. gummosus* se obtuvo de Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (<u>https://doi.org/10.15468/dl.7w7zrv</u>), para esta especie se eliminaron los registros sin coordenadas, así como aquellos que estaban fuera del área de estudio y los repetidos en cada píxel. Se corroboro que los registros estuvieran respaldados en colecciones biológicas de

museos u herbarios para dar valides a los datos, para esta especie también se añadió los sitios de muestreo del presente estudio.

Con la finalidad de unificar el estudio, se utilizó la misma área de calibración para todas las especies. Dicha área se calculó realizando un buffer de 1.5° (~160 km) a partir de los puntos de presencia de *M. uropygialis,* debido a que es la especie con la distribución más amplia estudiada y los registros del resto de las especies se encuentran dentro de este polígono.

Como variables abióticas se usaron las 19 capas climáticas de WorldClim 2.1 (Fick y Hijimans, 2017), las cuales fueron descargadas con una resolución de 30 segundos y se cortaron según el área de calibración establecida. Se decidió emplear las 19 variables de WorldClim, sin importar el grado de correlación entre ellas, debido a que se ha demostrado que el algoritmo de Maxent puede regular la contribución de predictores redundantes, y no se ha encontrado una mejora significativa en los modelos en que se eliminaron las variables altamente correlacionadas, incluso cuando se realiza la transferencia del modelo a otras condiciones climáticas (Feng *et al.*, 2019).

El modelado de nicho ecológico se realizó empleando el algoritmo de máxima entropía de Maxent (Phillips *et al.*, 2006) en el paquete ENMeval 2.0.3 de R (Muscarella *et al.*, 2014). El paquete ENMeval 2.0.3 permite realizar varios modelos a la vez, empleando distintas combinaciones de tipos de funciones (linear, cuadrática, de producto, de umbral y de bisagra) y diferentes valores del *multiplicador de regularización*. El paquete ofrece también, seis opciones para la partición de los datos de entrenamiento y de prueba, así como seis métricas distintas para la evaluación del modelo (Muscarella *et al.*, 2014; Kass *et al.*, 2021). Para el presente análisis, se utilizó la partición de datos en bloque, la cual divide los datos de ocurrencia y los puntos de fondo en cuatro grupos de igual número, según la latitud y la longitud. Este método de partición se recomienda cuando el modelo es transferido en el tiempo o el espacio (Wenger y Olden, 2012; Muscarella *et al.*, 2014). El tipo de funciones utilizadas se determinó con base a el número de puntos de registro que se tienen para cada especie, siguiendo las recomendaciones de Phillips y colaboradores, 2006 y Phillips y Dudík 2008 (Phillips *et al.*, 2006;

Phillips y Dudík, 2008). En la Tabla 4, se muestran las combinaciones empleadas para cada una de las especies. Se estableció un número de puntos de fondo de 10 000 y se probaron cuatro valores de multiplicador de regularización, 0.5, 1, 1.5 y 2. No se realizó el procedimiento conocido como "atado" o "fijación" ya que no se recomienda cuando el modelo va a ser transferido a otras condiciones climáticas. Se eligió el mejor modelo según el criterio de información de Akaike corregido (AICc). Dicho criterio es calculado usando el conjunto de datos completo, por lo que no se ve afectado por el método de partición utilizado (Muscarella *et al.*, 2014), además de que previene la sobre-parametrización y sobreajuste del modelo, en comparación con las métricas basadas en el área bajo la curva (AUC) (Warren y Seifernt, 2011).

Tabla 4. Ajustes empleados para la elaboración de los modelos de nicho ecológico. PE = puntos de entrenamiento, PP = puntos de prueba, MR = multiplicador de regularización, N = número de modelos generados, Q = cuadrática, L = lineal, P = producto y H = bisagra.

Especie	PE/PP	Funciones	MR	Ν
Pachycereus pringlei	60/20	Q, LQ, LQP y LQHP	0.5 <i>,</i> 1, 1.5 y 2	16
Stenocereus	120/40		05115v2	16
gummosus	120/40	Q, LQ, LQF Y LQHF	0.3, 1, 1.3 y Z	10
Pardosa sierra	11/3	Q, LQ, H	0.5, 1, 1.5 y 2	12
Dipsosaurus dorsalis	228/75	Q, LQ, LQP y LQHP	0.5, 1, 1.5 y 2	16
Melanerpes	284/04		0 5 1 1 5 4 2	16
uropygialis	204/94	Q, LQ, LQP Y LQHP	0.5, 1, 1.5 y Z	10
Basilinna xantusii	116/38	Q, LQ, LQP y LQHP	0.5, 1, 1.5 y 2	16

Una vez obtenido el mejor modelo para cada una de las especies, se proyectó al UMG empleando las 19 capas climáticas de WorldClim versión 1.4 (Hijmans *et al.*, 2005) según tres modelos de circulación global, (1) el modelo del sistema climático comunitario (CCSM4) (Gent *et al.*, 2011), (2) el modelo para la Investigación Interdisciplinaria sobre el Clima (MIROC-ESM) (Hasumi y Emori, 2004) y (3) el Modelo del sistema terrestre del Instituto Max Planck de Meteorología (MPI-ESM-P) (Giorgetta *et al.*, 2013). Las capas se descargaron con una resolución de 2.5 minutos y fueron previamente remuestreadas a 30 segundos, así como cortadas según el área del estudio. Se obtuvo un modelo consenso calculando el promedio de los ráster obtenidos
a partir de los tres modelos de circulación global. Todos los mapas se realizaron utilizando el software QGIS 3.16.6 (QGIS Development Team, 2022).

6.6.2 Modelo de disimilitud generalizada

Con la finalidad de asociar la diferenciación genética con las variables ambientales y visualizar de manera gráfica los patrones de diferenciación genética para cada una de las especies, se realizó un modelo de disimilitud generalizada (MDG) (Ferrier, 2002).

Los valores de las variables climáticas para cada sitio de muestreo para cada una de las seis especies se extrajeron usando la función "extract" del paquete raster (Hijmans, 2022) de R a partir de las capas climáticas del presente de World Climm (Fick y Hijimans, 2017). Se realizó un análisis de correlación empleando la función "cor" del paquete stats de R (R Core Team, 2021) y se eliminaron las variables con un coeficiente de correlación de Pearson mayor o igual a 0.8. Como variable respuesta se usó la matriz de disimilitud genética que se obtuvo a partir de las distancias genéticas de Edwards, empleando la función "dist.genpop" del paquete adegenet de R (Jombart, 2008).

La función, "formatsitepair" del paquete gdm (Fitzpatrick *et al.*, 2021) se usó para combinar los datos biológicos y climáticos y producir una tabla de pares de sitios en el formato requerido para el ajuste del modelo. Una vez creada esta tabla, el ajuste del modelo se hizo con la función "gdm" del paquete gdm. Cabe destacar que la distancia geográfica, no se empleó como variable predictora, únicamente las variables ambientales. Se realizó una prueba de 50 permutaciones para evaluar la significancia del modelo y la importancia relativa de las variables predictoras, empleando la función "gdm.varImp" del paquete gdm.

Cuando el modelo fue significantivo, se transfirió a las condiciones climáticas actuales y del UMG, empleando las capas climáticas disponibles en WorldClimm (Hijmans *et al.*, 2005). Las capas se recortaron según la distribución de la especie, con base a lo encontrado en el análisis de modelado de nicho ecológico. Posteriormente fueron transformadas al modelo previamente ajustado, usando la función gdm.transform del paquete gdm. Se extrajeron los valores de las

capas climáticas ya transformadas para cada uno de los pixeles y se realizó un análisis de componentes principales (ACP) usando la función prcomp del paquete stats de R. La función predict.gdm del paquete gdm se empleó para hacer la predicción de las distancias genéticas entre los pares de sitios, empleando los ráster correspondientes a los tres componentes principales obtenidos. Una vez hecho esto, los tres ráster fueron escalados y se generó un mapa de tipo rojo-verde-azul (RGB; por sus siglas en inglés), empleando la función plotRGB del paquete raster de R (Hijmans, 2022).

7. RESULTADOS

7.1 Determinación de las áreas geográficas con mayor nivel de diversidad genética intrapoblacional entre las especies estudiadas

7.1.1 Calculo de la heterocigosidad esperada no sesgada

A continuación, se muestran los valores de uHe promedio obtenidos para cada una de las especies (Tabla 5). Los valores de uHe por población se muestran en la Tabla A1.

Tabla 5.Valores de heterocigosidad esperada imparcial (uHe) para cada una de lasespecies

Especies	uHe
Pachycereus pringlei	0.41
Stenocereus gummosus	0.34
Pardosa sierra	0.83
Dipsosaurus dorsalis	0.74
Melanerpes uropygialis	0.73
Basilinna xantusii	0.65

7.1.2 Georreferenciación de las poblaciones con una mayor diversidad genética

En la Figura 16, se muestra el mapa de la PBC con las tres primeras poblaciones de cada una de las seis especies que muestran una mayor diversidad genética. Como se observa, la zona sur concentra los niveles más altos de diversidad genética en la PBC.



Figura 16. Tres primeras poblaciones de cada una de las especies de estudio, que muestran una mayor heterocigosidad esperada no sesgada. El circulo naranja corresponde a la zona de la Península de Baja California que concentra la mayor diversidad genética.

7.1.3 Correlación entre los parámetros de diversidad genética y los gradientes de latitud y longitud

En el análisis de correlación de Kendall empleando de manera conjunta los datos de las seis especies, se encontró una correlación significativa cuando se evaluó la asociación de la diversidad genética con la latitud (T = 0.18, P < 0.05), indicando que la diversidad genética de los seis taxa se encuentra concentrada en la zona sur de la península y disminuye gradualmente conforme se avanza al norte. No se encontró una correlación significativa cuando se compara la diversidad genética de las seis especies con la longitud (T = 0.07, P > 0.05), indicando que el gradiente este-oeste no tiene influencia sobre la distribución de la diversidad genética a nivel

grupal, aunque, como se muestra en los mapas de las localidades muestreadas (Fig. 10 a 15), los puntos de muestreo no se encuentran uniformemente distribuidos en la PBC, lo que puede estar afectando la interpretación de los resultados.

En la Tabla 6 se muestran los valores de T correspondientes a la correlación entre los valores de uHe para cada una de las especies, con los valores de latitud y longitud de la PBC. Únicamente *P. pringlei* y *M. uropygialis* muestran una correlación significativa e inversamente proporcional entre la latitud y la diversidad genética, indicando que la diversidad aumenta en un gradiente norte sur para ambas especies. En el caso de la asociación entre la longitud y la uHe, *P. pringlei* fue el único que mostro valores significativos de correlación, indicando que la diversidad genéticad genética disminuye en un gradiente este-oeste para esta especie.

Especies	Latitud		Long	gitud
	Valor de T	Valor de P	Valor de T	Valor de P
P. pringlei	-0.575	<0.001	0.533	0.001
S. gummosus	0.084	0.647	-0.084	0.648
P. sierra	-0.309	0.347	0.309	0.347
D. dorsalis	-0.115	0.404	0.030	0.827
M. uropygialis	-0.252	0.050	0.228	0.076
B. xantusii	-0.347	0.108	0.320	0.138

Tabla 6.Análisis de correlación entre los valores de heterocigosidad esperada no sesgaday las coordenadas de latitud y longitud.

7.2 Determinación de la influencia de las distancias geográficas sobre los niveles de diferenciación genética de las especies de estudio.

7.2.1 Prueba de Mantel

En la prueba de Mantel se encontró una correlación significativa entre las distancias genéticas de Nei y las distancias geográficas (km), de las localidades de la PBC para cuatro de las seis especies, *P. pringlei*, *S. gummosus*, *P. sierra* y *D. dorsalis*. En el caso de las dos aves, *M.*

uropygialis y *B. xantusii*, no se encontró una correlación significativa. En la Tabla 7 se muestran los valores de r, R^2 y p. Los valores del coeficiente de correlación (r) indican el porcentaje de variación genética que se atribuye a el aislamiento por distancia, cuando el análisis es significativo.

Tabla 7.	Resultados del análisis de aislamiento por distancia para cada especie. Los valores
significativos s	se indican con un asterisco (*).

Especie	Valor de R ²	Valor de r	Valor de P
D. dorsalis	0.35	0.59	<0.05*
P. pringlei	0.27	0.52	<0.05*
S. gummosus	0.25	0.5	<0.05*
P. sierra	0.13	0.36	<0.05*
B. xantusii	0.063	0.25	>0.05
M. uropygialis	0.0267	0.16	>0.05

7.3 Evaluación de la congruencia espacial de los niveles de diferenciación genética entre las especies

7.3.1 Estimación de los niveles de diferenciación genética

7.3.2 Pachycereus pringlei

Se encontró un índice de fijación (F_{ST} global) de 0.105 significativo (p<0.05), es decir, únicamente el 10.5% de la variación genética se encuentra distribuida entre los sitios de muestreo, mientras que el resto (89.5%) se encuentra dentro de los sitios de muestreo (Tabla 8).

Tabla 8.	Análisis	de	varianza	molecular	entre	los	sitios	de	muestreo	de	Pachycereus
pringlei.											

Fuente de la variación	d.f	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación
Entre poblaciones	19	188.017	0.18493	10.5
Dentro de las poblaciones	890	1403.358	1.57681	89.5
Total	909	1591.376	1.76173	
Índice de fijación (F _{ST}):	0.10497			

7.3.3 Stenocereus gummosus

Se encontró un índice de fijación (F_{ST} global) de 0.04 significativo (p<0.05), es decir, únicamente el 4% de la variación genética se encuentra distribuida entre los sitios de muestreo, mientras que el resto (96%) se encuentra dentro de los sitios de muestreo (Tabla 9).

Tabla 9.Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de Stenocereusgummosus.

Fuente de la variación	d.f	Suma de	Componentes de la	Porcentaje de
		cuadrados	varianza	variación
Entre poblaciones	16	29.24	0.02994	4.05
Dentro de las poblaciones	625	443.875	0.7102	95.95
Total	641	473.115	0.74014	
Índice de fijación (F _{st}):	0.04045			

7.3.4 Pardosa sierra

Se encontró un índice de fijación (F_{ST} global) de 0.029 significativo (p<0.05), es decir, únicamente el 2.9% de la variación genética se encuentra distribuida entre los sitios de muestreo, mientras que el resto (97.1%) se encuentra dentro de los sitios de muestreo (Tabla 10).

Fuente de la variación	d.f	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación
Entre poblaciones	6	41.798	0.06013	2.92
Dentro de las poblaciones	585	1171.075	2.00184	97.08
Total	591	1212.873	2.06196	
Índice de fijación (F _{ST}):	0.02916			

 Tabla 10.
 Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de Pardosa sierra.

7.3.5 Dipsosaurus dorsalis

Se encontró un índice de fijación (F_{ST} global) de 0.072 significativo (p<0.05), es decir, únicamente el 7.2% de la variación genética se encuentra distribuida entre los sitios de muestreo, mientras que el resto (92.8%) se encuentra dentro de los sitios de muestreo (Tabla 11).

Tabla 11.Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de Dipsosaurusdorsalis.

Fuente de la variación	d.f	Suma de	Componentes de la	Porcentaje de
		cuadrados	varianza	variación
Entre poblaciones	27	327.757	0.28532 Va	7.21
Dentro de las poblaciones	810	2973.003	3.67037Vb	92.79
Total	837	3300.76	3.9557	
Índice de fijación (F _{sr}):	0.07213			

7.3.6 Melanerpes uropygialis

Se encontró un índice de fijación (F_{ST} global) de 0.121 significativo (p<0.05), es decir, únicamente el 12.1% de la variación genética se encuentra distribuida entre los sitios de muestreo, mientras que el resto (87.9%) se encuentra dentro de los sitios de muestreo (Tabla 12).

Tabla 12.Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de Melanerpesuropygialis.

Fuente de la variación	d.f	Suma de	Componentes de la	Porcentaje de
		cuadrados	varianza	variación
Entre poblaciones	38	682.068	0.80763 Va	12.12
Dentro de las poblaciones	555	3250.282	5.85636 Vb	87.88
Total	593	3932.35	6.66399	
Índice de fijación (<i>F_{sT}</i>):	0.12119			

7.3.7 Basilinna xantusii

Se encontró un índice de fijación (F_{ST} global) de 0.065 significativo (p<0.05), es decir, únicamente el 6.5% de la variación genética se encuentra distribuida entre los sitios de muestreo, mientras que el resto (87.9%) se encuentra dentro de los sitios de muestreo (Tabla 13).

Fuente de la variación	d.f	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación
Entre poblaciones	13	80.149	0.2188 Va	6.56
Dentro de las poblaciones	186	579.746	3.11692 Vb	93.44
Total	199	659.895	3.33571	
Índice de fijación (F _{ST}):	0.06559			

 Tabla 13.
 Análisis de varianza molecular entre los sitios de muestreo de Basilinna xantusii.

7.3.8 Análisis de congruencia entre matrices de distancia genética de Nei.

Para el primer análisis de congruencia entre matrices de distancia, se encontró un valor de W significativo (Tabla 14), lo que indica, que al menos dos de las matrices son congruentes entre ellas. En el análisis de media de Mantel, realizado posteriormente, se encontró que únicamente *S. gummosus* y *D. dorsalis*, presentan valores de significativos (P = 0.027 y 0.034 respectivamente) (Tabla 15).

Tabla 14. Análisis de congruencia entre matrices de distancia agrupando las localidades de *Pachycereus pringlei, Stenocereus gummosus, Dipsosaurus dorsalis* y *Melanerpes uropygialis* según un gradiente latitudinal de 1°.

	Estadísticos
W	0.4780
Chi 2	66.9339
Probabilidad de permutación	0.0017*

Tabla 15. Análisis de media de Mantel agrupando las localidades de *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus gummosus, Dipsosaurus dorsalis* y *Melanerpes uropygialis* según un gradiente latitudinal de 1°.

	P. pringlei	S. gummosus	D. dorsalis	M. uropygialis
Media de Mantel	0.2134	0.3333	0.3586	0.3111
Probabilidad	0.1207	0.0069	0.0113	0.0435
Probabilidad corregida	0.1207	0.0276*	0.0340*	0.0871

Para el segundo análisis de congruencia entre matrices de distancia, se encontró un valor de W no significativo (Tabla 17), por lo que no se puede rechazar la hipótesis nula, es decir, todas las matrices son incongruentes entre ellas.

Estadísticos
0.3206
9.6190
0.0693

Tabla 16. Análisis de congruencia entre matrices de distancia agrupando las localidades de *Pardosa sierra, Pachycereus pringlei, Basilinna xantusii, Dipsosaurus dorsalis, Stenocereus gummosus* y *Melanerpes uropygialis* según un gradiente latitudinal de 1.5°.

7.4 Correlacionar las congruencias espaciales con los cambios climáticos del Pleistoceno

7.4.1 Modelado de nicho ecológico y estimación de la distribución potencial

Se generaron entre 12 y 16 modelos para cada una de las especies. En la Tabla 17 se muestran las funciones y valores de multiplicador de regularización del modelo que se seleccionó para cada especie, según el valor más bajo de AICc. A pesar de que el AICc se tomó como el criterio principal para decidir el modelo con mejor ajuste, se buscó también que el AUC de entrenamiento no tuviera valores por debajo de 0.8.

Tabla 17.Parámetros y evaluación de los modelos de nicho ecológico seleccionados paracada especie

Especie	Funciones	MR	AUC de entrenamiento
Pachycereus pringlei	Q	0.5	0.9531
Stenocereus gummosus	Q	0.5	0.9709
Pardosa sierra	Q	2	0.9308
Dipsosaurus dorsalis	LQHP	2	0.9292
Melanerpes uropygialis	LQHP	2	0.8337
Basilinna xantusii	LQHP	1.5	0.9894

En la Tabla 18 se muestran las variables climáticas que tuvieron una mayor importancia para cada una de las especies, durante el modelado de nicho ecológico, la precipitación del trimestre más seco y la precipitación del mes más seco son las variables que más influyen en la distribución de las seis especies, indicando la gran importancia que tienen las precipitaciones en la distribución de las especies.

Especie	Variable 1	Variable 2	Variable 3
Pachycereus pringlei	Precipitación del trimestre más seco (73.6%)	Estacionalidad de la precipitación (6.8%)	Rango anual de temperatura (5.9%)
Stenocereus gummosus	Rango anual de temperatura (37.7%)	Precipitación anual (28.5%)	Precipitación del trimestre más seco (23.2%)
Pardosa sierra	Precipitación del mes más seco (73.7%)	Precipitación anual (9.3%)	Temperatura máxima del mes más cálido (8%)
Dipsosaurus dorsalis	Precipitación del mes más seco (48%)	Precipitación del trimestre más seco (18.8%)	Estacionalidad de la precipitación (6.1%)
Melanerpes uropygialis	Temperatura media del trimestre más frío (41.5%)	Temperatura mínima del mes más frío (11.4%)	Estacionalidad de la temperatura (10.4%)
Basilinna xantusii	Estacionalidad de las precipitaciones (24.4%)	Precipitación del mes más seco (20.2%)	Precipitación del trimestre más seco (20.2%)

Tabla 18.Variables climáticas y su porcentaje de importancia durante el modelado de nichoecológico de cada especie.

A continuación, se describe el nicho potencial para cada especie:

La distribución actual del cardón abarca toda la extensión de la PBC (con excepción de la zona noroeste), así como las costas de Sonora y Sinaloa. Las zonas con una mayor idoneidad de hábitat se encuentran en la zona sur de la península y en la costa de Sonora, a la altura del paralelo 28 (Fig. 17a). Durante el UMG las zonas con una mayor idoneidad se encuentran en el norte y sur de la península, así como en la intersección entre Baja California y Sonora, reflejando quizás dos zonas de refugio (Fig. 17b).



Figura 17. Modelado de nicho ecológico de *Pachycereus pringlei*. a) Actual y b) Durante el *Último Máximo Glacial*. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

Para el caso de la pitaya, la distribución actual abarca la PBC y las costas de Sonora y Sinaloa, teniendo una clara preferencia por las zonas costeras del occidente de la Península (Fig. 18a). Durante el UMG se observa un patrón similar, pero las dos áreas de alta idoneidad es una al suroeste de la península, a la altura del paralelo 24 y la otra en la zona media de la península, a la altura de la isla Cedros (Fig. 18b).



Figura 18. Modelado de nicho ecológico de *Stenocereus gummosus*. a) Actual y b) Durante el Último Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

La distribución potencial actual de la araña lobo actualmente incluye principalmente a toda la PBC y las costas de Sonora y Sinaloa, y en menor proporción en Chihuahua, Durango, Nayarit, Zacatecas y Jalisco (Fig. 19a). Durante el UMG, el norte y sur de la península son las áreas que muestran una mayor idoneidad de hábitat, inclinándose, al igual que la pitaya, por las zonas costeras del occidente de la península (Fig. 19b).



Figura 19. Modelado de nicho ecológico de *Pardosa sierra*. a) Actual y b) Durante el Último Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

La distribución potencial actual de iguana del desierto se ubica en la PBC y las costas de Sonora y Sinaloa, con excepción de la zona noroeste de la península. Las zonas de mayor idoneidad de hábitat se encuentran en la zona sur de la península, siguiendo por las costas orientales, hasta la zona de conexión entre Baja California y Sonora. Las costas de Sonora, a la altura del paralelo 28, muestran también una alta idoneidad de hábitat (Fig. 20a). Durante el UMG se encontró una distribución similar a la distribución actual, con la diferencia que las zonas de mayor idoneidad se encuentran restringidas únicamente a las zonas costeras del sur de la península y la costa de Sonora (Fig. 20b).



Figura 20. Modelado de nicho ecológico de *Dipsosaurus dorsalis*. a) actual y b) Durante el Último Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

La distribución potencial actual del carpintero de Gila es la más amplia en comparación con el resto de las especies del estudio, abarca la PBC y los estados del noroeste de México, internándose al centro de la república a través de los estados de Jalisco, Zacatecas y Aguascalientes. Presenta una clara preferencia de hábitat en el sur de la península y las costas continentales (Fig. 21a). Durante el UMG se encontró una distribución similar a la distribución actual, siendo también el sur de la península y las costas del continente, las áreas con una mayor idoneidad de hábitat (Fig. 21b).



Figura 21. Modelado de nicho ecológico de *Melanerpes uropygialis*. a) Actual y b) Durante el Último Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

El colibrí de Xantus es la especie con la distribución más restringida del estudio, su distribución potencial actual se ubica únicamente en la PBC, desde el sur, hasta los 28° de latitud, siendo la zona sur la que presenta una mayor idoneidad de hábitat (Fig. 22a). Durante el UMG se observa una distribución similar a la actual, la zona de mayor idoneidad de hábitat se encuentra también en la zona sur (Fig. 22b).



Figura 22. Modelado de nicho ecológico de *Basilinna xantusii*. a) Actual y b) Durante el Último Máximo Glacial. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

7.4.2 Modelo de disimilitud generalizada

P. pringlei fue la única especie para la que se logró generar un modelo estadísticamente significativo. En la Tabla 19 se muestran los valores del porcentaje de desviación explicado y el nivel de significancia, para los modelos de cada una de las especies. En el caso de *P. sierra* no se logró generar un modelo debido al bajo número de localidades muestreadas.

Tabla 19.Porcentaje de desviación explicado y valor de *P* encontrado según el modelo de
disimilitud generalizada

Especie	Porcentaje de desviación explicado	Valor de <i>P</i>
Pachycereus pringlei	49.2	< 0.001*
Stenocereus gummosus	19.5	0.34
Pardosa sierra	-	-
Dipsosaurus dorsalis	7	0.86
Melanerpes uropygialis	25.3	0.16
Basilinna xantusii	16.9	0.7

En la Tabla 20 se muestran las variables climáticas que se emplearon para generar estos modelos y su importancia relativa en el modelo de *P. pringlei*. A partir de ahora únicamente se mostrarán los resultados obtenidos para *P. pringlei* ya que fue el único modelo significativo.

Variable	Importancia
Isotermalidad	38.18
Rango de temperatura anual	27.10
Precipitación del mes más seco	13.80
Temperatura media del trimestre más húmedo	9.54
Estacionalidad de las precipitaciones	3.24
Precipitación anual	0.03
Temperatura media del trimestre más frío	0
Precipitación del trimestre más frío	0

Tabla 20.Importancia relativa de las variables climáticas según el modelo de disimilitud
generalizada para *Pachycereus pringlei*.

En la Figura 23 se muestra la variación genética del cardón a través de la PBC durante el presente (Fig. 18a) y el UMG (Fig. 18b). Durante el presente la variación genética del cardón se encuentra dividida en un grupo color rojo, que se localiza en el suroeste de la península, uno morado en la zona sureste, uno café en la zona media, uno amarillo en la región del Vizcaino, uno verde, que se extiende desde la zona media de la península, hasta el norte de las costas de Sonora, uno azul en la parte media de las costas de Sonora y finalmente un grupo color morado en la zona sur de las costas de Sonora y norte de las costas de Sinaloa (Fig. 23a). Durante el UMG el número de grupos genéticos disminuyo, en la zona sur de la península se observan tres grupos genéticos, uno verde, otro amarillo y otro rosa, mientras que en la zona norte únicamente se observan dos grupos un grupo azul y un grupo verde, que se extiende desde el sur de la península hasta Sonora por la costa del Golfo, indicando cierto grado de conectividad entre las poblaciones peninsulares y las poblaciones continentales (Fig. 23b).



Figura 23. Variación genética de *Pachycereus pringlei* obtenida mediante el modelo de disimilitud generalizada. a) Actual y b) *Ultimo Máximo Glacial*. Los puntos negros enumerados corresponden a los sitios de muestreo (Tabla A1).

8. DISCUSIÓN

Durante el estudio se emplearon dos aproximaciones metodológicas, la filogeografía y el modelado de nicho ecológico. Usando la variación genética de marcadores microsatélites e interpretándolos bajo una perspectiva filogeográfica, se pudo identificar firmas genéticas propias de eventos de dispersión, mientras que el modelado de nicho ecológico en el presente y durante el UMG permitió estimar el cambio en el rango de distribución de las especies y cuantificar la influencia de los factores abióticos. Con estas herramientas se encontró que la diversidad genética de las seis especies del estudio se encuentra asociada con los cambios climáticos del Pleistoceno, aunque cada especie reaccionó de manera distinta, con base a sus requerimientos ambientales y características intrínsecas, como la capacidad de dispersión.

A continuación, se discuten los resultados obtenidos según cada uno de los objetivos planteados.

8.1 Determinación de las áreas geográficas con mayor nivel de diversidad genética intrapoblacional entre las especies estudiadas

La biodiversidad hace referencia a la variedad biológica que existe, la cual incluye varios niveles de organización, desde el paisaje, hasta la variabilidad genética entre los individuos, incluyendo los procesos ecológicos y evolutivos que dan origen a dicha diversidad. Dentro de las aportaciones de los estudios de filogeografía comparada se encuentra visualizar los patrones en la distribución de la variación genética entre especies codistribuidas, e identificar los procesos que intervienen en la formación de áreas con una alta diversidad genética (Avise, 2009).

Una de las principales motivaciones para realizar este estudio fue demostrar si las diferentes especies analizadas mostraban un patrón común en la repartición espacial de la diversidad genética. Los resultados encontrados en los análisis de georreferenciación y los análisis de correlación entre la diversidad genética de todas las especies y la latitud sugieren que la zona sur alberga la mayor diversidad genética en la PBC. Dicho patrón en la distribución de la diversidad genética se ha encontrado en estudios anteriores de filogeografía empleando diferentes especies que se distribuyen en la península, entre ellas la perlita californiana (*Polioptila californica*) (Zink *et al.*, 2000), y el ratón de abazones de Baja California (*Chaetodipus spinatus*) (Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014).

Se hipotetiza que la zona sur de la península actuó como refugio durante el UMG, motivo por el cual numerosas especies presentan una alta diversidad genética en esta zona. Bajo esta hipótesis, se esperaba encontrar un gradiente norte-sur en los niveles de diversidad genética, causado por la expansión poblacional postglacial (Provan y Bennett, 2008). Los análisis de correlación entre la diversidad genética y la latitud a nivel de especie mostraron que únicamente P. pringlei y M. uropygialis presentan este gradiente de diversidad genética. El resto de las especies estudiadas aquí, no presentaron un gradiente en la diversidad. A pesar de que los valores más altos se concentraron la zona sur, la diversidad genética permaneció relativamente estable en el resto de la península. Este patrón de estabilización también se encontró en otras especies que presentan alta capacidad de dispersión y presumiblemente un alto flujo genético entre las poblaciones durante el proceso de expansión postglacial como es el caso del cardenal norteño, Cardinalis cardinalis (Smith et al., 2011) o en especies donde existieron múltiples refugios pleistocénicos como es el caso del zorrillo manchado (Spilogale gracilis) o la planta conocida como incienso (Encelia farinosa) (Fehlberg y Ranker, 2009; Ferguson et al., 2017). Esto debido a que, durante el proceso de expansión, la diversidad genética no llegó de una sola dirección, sino de varias a la vez (Provan y Bennett, 2008). El hecho de que la zona sur presente una mayor diversidad genética a pesar de la presencia de múltiples refugios, se puede explicar por el efecto de procesos demográficos (Provan y Bennett, 2008). La zona sur de la PBC se caracteriza por su clima tropical y altas precipitaciones en comparación con el resto de la península (González-Abraham et al., 2010), lo que probablemente ofrece una mayor capacidad de carga y pudo albergar una mayor cantidad de individuos previo a los cambios climáticos del Pleistoceno, permitiéndole a su vez, albergar una mayor diversidad genética en comparación con los refugios que se encontraban en zonas más desérticas. Se encontró un patrón de este tipo en un análisis filogeográfico empleando ADN mitocondrial (ADNmt) en la ardilla del desierto (Ammospermophilus leucurus), que mostró evidencias de dos zonas de refugio durante el UMG, una en el centro de la PBC y otra en el sur, en la zona sur se encontró una mayor diversidad haplotípica (Whorley *et al.*, 2004).

Independientemente de la hipótesis de los refugios pleistocénicos, los resultados encontrados aquí, muestran que el sur de la PBC presenta un alto grado de diversidad genética en todas las especies evaluadas, lo que indica que es una región con un alto potencial evolutivo donde merece la pena enfocar los esfuerzos para su conservación.

En cuanto al gradiente longitudinal, no se encontraron referencias bibliográficas previas donde se haya evaluado la correlación de este gradiente con los niveles de diversidad genética en otras especies, sin embargo, se ha reportado una ausencia de conectividad entre las poblaciones del este y el oeste de la península, para *B. xantusii*, lo que indica que las diferencias en las condiciones climáticas, topográficas y de vegetación en ambos lados de la península, actúan como barrera que impide el flujo genético entre las poblaciones (García-De León *et al.*, 2022, aceptado). En el presente estudio se encontró que la diversidad genética de solo una de las seis especies estudiadas muestra correlación con el gradiente este-oeste, aunque el resultado puede estar sesgado por la estrategia de muestreo, ya que las localidades muestreadas no están uniformemente distribuidas a lo ancho de la península. El hecho de que *P. pringlei* si presentara correlación, indica que el gradiente este-oeste tiene influencia sobre los niveles de diversidad genética de este cactus. Los niveles más altos de correlación se encontraron en la zona este, es decir, las costas del GC, lo que podría significar la existencia de un posible refugio pleistocénico en esta área.

8.2 Determinar la influencia de las distancias geográficas sobre los niveles de diferenciación genética de las especies de estudio

Según las pruebas de Mantel realizadas, *P. pringlei, S. gummosus, P. sierra* y *D. dorsalis* muestran un patrón de aislamiento por distancia, lo que podría contradecir los resultados encontrados mediante los análisis de agrupamiento Bayesiano realizados en estudios filogeográficos anteriores, empleando las mismas bases de datos de microsatélites. En el caso de *P. pringlei* se reporta la existencia de dos grupos genéticos, uno en el norte y otro en el sur

de la península (Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016), para *S. gummosus* se reportan dos grupos genéticos con un alto grado de mezcla genética (Lozano Garza, 2013), para *P. sierra* cinco grupos genéticos (González-Trujillo *et al.*, 2016), tres para *D. dorsalis* (Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017) y cinco para *B. xantusii* (García-De León *et al.*, 2022, aceptado). Cabe mencionar que los análisis de agrupamiento Bayesiano empleando el software de STRUCTURE se ven sesgados cuando existe un patrón de aislamiento por distancia, al mismo tiempo que la prueba de Mantel, se ve sesgada cuando existe un patrón de agrupamiento (Meirmans, 2012), motivo por el cual los resultados encontrados se deben tomar con precaución, ya que con los métodos empleados no es posible discernir si la variación genética es debido a la formación de grupos genéticos discretos, a un patrón de aislamiento por distancia o ambos.

Generalmente el patrón de aislamiento por distancia y el patrón de agrupamiento en clústeres genéticos se han interpretado como modelos alternos y contradictorios para explicar la variación genética entre las poblaciones, aunque no es del todo cierto. Se puede encontrar un patrón de aislamiento por distancia entre poblaciones que se encuentran dentro de un mismo clúster genético, debido a que el aislamiento por distancia actúa en diferentes escalas geográficas, incluso a nivel de individuos dentro de una misma población (Meirmans, 2012). Este patrón de aislamiento por distancia dentro de los grupos genéticos ya se ha reportado en otros estudios filogeográficos empleando polimorfismos de un solo nucleótido en la PBC, como en la serpiente de cascabel *Crotalus ruber* (Harrington *et al.*, 2018) y el colibrí de Xantus (García-De León *et al.*, 2022, aceptado), lo que es concordante con la hipótesis de los refugios pleistocénicos, ya que el proceso de contracción de las poblaciones durante los periodos glaciales da como resultado la formación de grupos genéticos alopátricos, mientras que la expansión postglacial da como resultado un patrón de aislamiento por distancia dentro de estos grupos (Provan y Bennett, 2008).

En el caso de las aves (*M. uropygialis* y *B. xantusii*) no se encontró un patrón de aislamiento por distancia. El grado de aislamiento por distancia se ve fuertemente influenciado por la capacidad de dispersión de las especies y las aves se caracterizan por tener una alta capacidad de dispersión en comparación con el resto de las especies del estudio, motivo por el cual es

probable que el carpintero no presenten un patrón de aislamiento por distancia, sin embargo en caso del colibrí, cuando se analizan los datos por sexo si muestra un patrón aislamiento por distancia, resaltando la importancia de la dispersión sesgada por sexos (García-De León *et al.*, 2022, aceptado).

8.3 Evaluación de la congruencia espacial de los niveles de diferenciación genética entre las especies

La filogeografía comparada se encarga de estudiar la congruencia en los patrones de la variación genética de taxa codistribuidos en un área determinada (Avise *et al.*, 1987). En este estudio, mediante el análisis de congruencia entre matrices de distancia, se encontró que únicamente dos de las seis especies evaluadas presentan congruencia en los niveles de diferenciación genética.

La congruencia entre *D. dorsalis* y *S. gummosus* se puede explicar en parte por las interacciones biológicas que presentan entre ellas. *D. dorsalis* construye sus madrigueras debajo de *S. gummosus*, además de que se alimenta de los frutos de este cactus, lo que indica que existe comensalismo entre estas dos especies o incluso mutualismo facultativo en caso de que *D. dorsalis* ayude en la dispersión de las semillas de *S. gummosus*. En la zona norte de su distribución *D. dorsalis* presenta una asociación con la planta gobernadora *L. tridentata*, de quien se alimenta y obtiene refugio. La densidad de la gobernadora disminuye en un gradiente norte sur en la PBC, por lo que probablemente en las zonas sur de la península *D. dorsalis* se ve obligado a utilizar a *S. gummosus* para satisfacer sus necesidades ecológicas en la ausencia de *L. tridentata* (Norris, 1953).

Mucho se ha estudiado sobre la influencia que tienen los factores abióticos como el clima o los eventos geológicos sobre los patrones filogeográficos de distintos taxa, aunque poco se sabe sobre la importancia que tienen los factores biológicos y las interacciones bióticas (Papadopoulou y Knowles, 2016). Se han realizado numerosos estudios de filogeografía comparada entre especies que presentan distintas interacciones bióticas como mutualismo (ej. Torres Jimenez *et al.*, 2021), comensalismo (ej. Mikula *et al.*, 2020) o depredación (ej. Holding *et*

al., 2021). En estudios empleando un enfoque integrativo de modelación de nicho ecológico, modelación demográfica y simulaciones de coalescencia, se encontró que los modelos que mejor explican los patrones de variación genética son aquellos donde se incluyen las interacciones interespecíficas, resaltando la importancia de dichas interacciones en la evolución y la filogeografía de las especies (Ortego y Knowles, 2020; Garrick *et al.*, 2021).

Tanto los factores abióticos, como la interacción biótica entre *D. dorsalis* y *S. gummosus* pueden ser responsables de la congruencia filogeográfica encontrada, aunque mediante nuestro enfoque metodológico no es posible descifrar la importancia relativa que tiene cada uno de estos factores, por lo que se sugiere realizar nuevos análisis con un enfoque basado en modelación, integrado factores bióticos y abióticos, que ayuden a dilucidar esta interrogante.

En el caso del resto de las especies del estudio (*P. pringlei*, *P. sierra*, *M. uropygialis* y *B. xantusii*) no se encontró congruencia filogeográfica, es decir, han respondido de manera idiosincrática a los factores que moldearon la distribución de su variación genética. Esto se puede deber a que reaccionaron de distinta manera a los eventos climáticos o procesos vicariantes que han moldeado su estructura genética, debido a factores biológicos propios de cada especie (capacidad de dispersión, plasticidad fenotípica, requerimientos ambientales, etc.) o a interacciones biológicas con otra u otras de las múltiples especies que conforman el paisaje de la península y no se incluyen en este estudio.

8.4 Correlacionar las congruencias espaciales con los cambios climáticos del Pleistoceno

Los análisis de modelado de nicho ecológico muestran los valores de idoneidad de hábitat de las especies en un área geográfica determinada. Entre mayor sea este valor, mayor es la probabilidad de encontrar a la especie en ese lugar. Cuando estos modelos son extrapolados a las condiciones climáticas del UMG son de gran utilidad para definir zonas de alta idoneidad, que por lo regular son áreas de distribución restringida y que probablemente fungieron como zonas de refugio durante el periodo glacial.

La diversidad genética encontrada en la PBC, en cuatro de las seis especies del estudio respalda la existencia de varios refugios pleistocénicos, aunque los métodos empleados no permiten identificar la ubicación geográfica de los refugios con base a los análisis genéticos, para lo cual se realizó el modelado de nicho ecológico en el pasado.

Los resultados encontrados mostraron cuatro zonas de alta idoneidad de hábitat en el noroeste de México que probablemente fungieron como refugio durante el UMG, la primera y más general se ubica en el sur de la PBC, compartida por las seis especies del estudio, la segunda en la región del desierto del Vizcaino, compartida por *P. pringlei*, *S. gummosus* y *P. sierra*, la tercera en la punta norte del GC compartida por *P. pringlei* y *P. sierra* y finalmente la cuarta en las costas de Sonora, compartida por *D. dorsalis* y *M. uropygialis*.

8.4.1 Refugio Sur de la PBC

La hipótesis del refugio en la zona sur de la península es apoyada por los resultados del modelado de nicho ecológico de las seis especies del estudio, además de los altos niveles de diversidad genética encontrados en esta zona. Los resultados encontrados en estudios de filogeografía previos, realizados con ADNmt en distintas especies como la perlita californiana (*P. californica*) (Zink *et al.*, 2000), el cardenal norteño (*C. cardinalis*) (Smith *et al.*, 2011), la ardilla antílope de cola blanca (*A. leucurus*) (Whorley *et al.*, 2004), el ratón de abazones (*C. spinatus*) (Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014), el incienso (*E. farinosa*) (Fehlberg y Ranker, 2009) y aloenzimas en el cactus cabeza de viejo (*Lophocereus schottii*) (Nason *et al.*, 2002), apoyan la hipótesis de la existencia del refugio sureño durante el UMG.

8.4.2 Refugio región del desierto del Vizcaino

Según los resultados del modelado de nicho ecológico, la región del desierto del Vizcaino fungió también como refugio pleistocénico al menos para los dos cactus del estudio (*P. pringlei* y *S. gummosus*) y la araña (*P. sierra*). Los análisis previos de modelado de nicho ecológico *para P. sierra*, muestran resultados muy similares a los encontrados en el presente análisis (González-Trujillo *et al.*, 2016). En el caso de *P. pringlei* los análisis realizados por Gutiérrez-Flores y

colaboradores (2016) muestran resultados distintos. En el presente análisis se destaca la existencia de al menos tres zonas de refugio para el cardón, mientras que Gutiérrez-Flores y colaboradores mencionan la existencia de un único refugio en el sur de la península (Gutiérrez-Flores et al., 2016). A pesar de usar la misma base de datos de registros de presencia y el mismo algoritmo, las diferencias encontradas probablemente se deban a que se usaron parámetros distintos para la calibración del modelo. Además de que las capas climáticas del UMG, en este estudio se obtuvieron de diferentes modelos de circulación global. La correlación entre el gradiente latitudinal de la península y la diversidad genética de *P. pringlei* apoya la hipótesis de una sola zona de refugio en el sur de la península, aunque los análisis de agrupamiento bayesiano empleando microsatélites, realizados también por Gutiérrez-Flores y colaboradores, señalan la existencia de dos grupos genéticos, uno en el norte y otro en el sur de la península, con cierto grado de mezcla genética entre los individuos de la zona centro. Los resultados de agrupamiento bayesiano varían cuando se dividen a los individuos con base a sus morfos sexuales. Los individuos hermafroditas muestran los mismos resultados de agrupamiento, mientras que cuando se evalúan los individuos unisexuales por separado, no se encuentra evidencia de la existencia de distintos grupos genéticos, resaltando la importancia de los individuos hermafroditas en la estructura genética de las poblaciones del cardón. La zona norte de la península está conformada por poblaciones ginodioicas, mientras que, en la zona sur, las poblaciones del cardón son trioicas. Las diferencias en la distribución de los morfos sexuales pueden ser responsables de la estructura genética encontrada (Gutiérrez-Flores et al., 2016). Aunque esta separación de las poblaciones del cardón en dos grupos genéticos se puede asociar también a la hipótesis de dos zonas de refugio alopátricas durante el Pleistoceno, seguida de una recolonización y contacto secundario entre los individuos de ambas poblaciones (Provan y Bennett, 2008), apoyando los resultados encontrados en el presente estudio.

La historia biogeográfica del cardón permanece aún inconclusa, la utilización de distintos marcadores moleculares como ADNmt, ADNcl, secuencias de ADN nuclear o polimorfismos de un solo nucleótido, pueden ser de utilidad para descifrar el número y la ubicación de los refugios pleistocénicos de *P. pringlei*.

La hipótesis de la existencia de un refugio pleistocénico en la zona del ahora desierto del Vizcaino es respaldada por otros estudios filogeográficos. Mediante análisis de ADNmt se reportó la existencia de dos refugios, uno sureño y otro en el centro de la península para la ardilla antílope de cola blanca (A. leucurus). A pesar de que no se especifica el lugar exacto del refugio del centro, se especula que se puede tratar de la zona del Vizcaino (Whorley et al., 2004). En otro estudio empleando métodos de filogeografía, usando polimorfismos de un solo nucleótido como marcador molecular y modelado de nicho ecológico en C. ruber, se reportó la existencia de un refugio pleistocénico en la zona del desierto del Vizcaino (Harrington et al., 2018). Se ha encontrado mediante análisis de modelado de nicho que esta zona fungió también como refugio para algunos artrópodos como la hormiga de terciopelo (Sphaeorpthalma difficilis) y varias especies de escorpiones (familia Vaejovidae) (Wilson y Pitts, 2012; Graham y Bryson, 2014). La existencia de este refugio está respaldada por evidencia paleoecológica, es decir, registros de plantas encontrados en madrigueras de rata Neotoma, que corresponden al periodo del UMG, según análisis isotópicos (Holmgren et al., 2011). Previo y durante el UMG, el ahora desierto del Vizcaino se encontraba cubierto por vegetación de chaparral, lo que implica que presentaba una mayor cantidad de precipitaciones y por ende condiciones ambientales favorables para distintos taxa, convirtiéndolo en una zona de refugio para muchas especies durante el periodo glacial (Holmgren *et al.*, 2011).

8.4.3 Refugio punta norte del Golfo de California

La tercera zona de refugio revelada en el presente estudio es en la punta norte del GC. Tanto *P. sierra*, como *P. pringlei* presentan altos valores de idoneidad de hábitat en esta zona durante el UMG. Análisis previos de filogeografía empleando ADNmt en dos serpientes de cascabel, *C. mitchellii* y *C. cerastes*, además de otro análisis en el incienso (*E. farinosa*) empleando ADNcl, apoyan la existencia de un refugio pleistocénico en la punta norte del GC para estas tres especies (Douglas *et al.*, 2006; Fehlberg y Ranker, 2009). Al igual que en el desierto del Vizcaino, los registros de plantas encontrados en las madrigueras de rata *Neotoma*, señalan que esta zona fungió como refugio durante el UMG (Holmgren *et al.*, 2011).

8.4.4 Refugio Costas de Sonora

La cuarta zona de refugio para la cual se encuentra evidencia en el presente estudio es en las costas de Sonora, compartida por *D. dorsalis* y *M. uropygialis*. Los análisis previos de modelado de nicho ecológico realizados por Valdivia Carrillo y colaboradores en *D. dorsalis*, coinciden con los resultados encontrados aquí, aunque mediante los estudios filogeográficos que se han realizado empleando microsatélites como marcador molecular no se tiene la evidencia suficiente para demostrar que las costas de Sonora fungieron como refugio para *D. dorsalis*, durante el UMG (Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017). En el caso de *M. uropygialis*, la evidencia previa encontrada tanto en los análisis de modelado de nicho ecológico como los estudios filogeográficos apoyan la hipótesis de la existencia de dos zonas de refugio, una en el sur de la península como ya se discutió en párrafos anteriores y otra en las costas de Sonora (Vázquez-Miranda *et al.*, 2022). Según los registros de plantas obtenidos de las madrigueras de ratas *Neotoma* y los registros de polen pertenecientes al UMG, las costas de Sonora actuaron como refugio pleistocénico, al igual que en el Vizcaino y el norte del GC (Holmgren *et al.*, 2011), además de que se ha encontrado también evidencia filogeográfica de este refugio en otros taxa como *E. farinosa* usando ADNmt (Fehlberg y Ranker, 2009).

En resumen, se encontró que si existe relación entre los cambios climáticos del Pleistoceno y los patrones filogeográficos de las seis especies del estudio. La zona sur de la PBC fue la única que fungió como refugio para las seis especies del estudio, lo que demuestra que ha sido una zona con una gran estabilidad ecológica, motivo por el cual presenta una alta diversidad biológica, tanto a nivel de especies, como a nivel genético. Es preciso mencionar también, que, según la evidencia encontrada y la revisión bibliográfica realizada, las especies que conforman la comunidad biótica de la PBC reaccionaron de manera distinta a los cambios climáticos que ocurrieron durante el Pleistoceno. Si bien existen varias zonas como el sur de la PBC, el desierto del Vizcaino, la punta norte del GC y las costas de Sonora, que también presuntamente fungieron como refugio para una gran cantidad de especies, no todas las especies comparten los mismos refugios, cada especie reaccionó a los cambios climáticos con base a sus requerimientos ambientales y a su capacidad de dispersión, demostrando una vez más la importancia de incluir los factores bióticos en los estudios de filogeografía comparada.

En cuanto al modelo de disimilitud generalizada, *P. pringlei* fue la única especie que mostro una relación significativa entre las distancias genéticas y los factores climáticos evaluados (temperatura y precipitación), indicándonos que existe una fuerte influencia del clima, sobre los patrones de variación genética de este cactus. El modelo de disimilitud generalizada permite observar los cambios en la biodiversidad en el tiempo y el espacio. En el caso de *P. pringlei* se observa una mayor variedad genética durante el escenario actual, en comparación con el UMG, consistente con los procesos de expansión poblacional y diferenciación genética postglacial.

En el resto de las especies no se logró generar un modelo significativo, probablemente debido a que la temperatura y la precipitación, por si solos, no son capaces de explicar la variación genética que existe entre los sitios de muestreo, incluir otro tipo de variables como la altitud, las distancias geográficas, el tipo de suelo o la latitud, puede ser útil en estudios posteriores para encontrar un modelo que explique la variación genética de *S. gummosus, D. dorsalis, M. uropygialis* y *B. xantusii*. Es posible también, que la variación genética entre los sitios de muestreo responda a la heterogeneidad ambiental del UMG y no a la heterogeneidad ambiental actual, por lo que se recomienda en análisis futuros realizar la calibración del modelo empleando los datos climáticos del UMG. En el caso de *P. sierra* es necesario incrementar el número de sitios de muestreo.

9. CONCLUSIONES

La zona sur de la península alberga la mayor diversidad genética, probablemente debido a que fungió como refugio durante el UMG, lo que indica que es un área de estabilidad ecológica con un gran potencial evolutivo que amerita que se le considere como área prioritaria para la conservación.

El aislamiento por distancia juega un papel importante en la estructura de la variación genética de los taxa de la PBC. Los patrones de contracción y expansión causados por los cambios climáticos del Pleistoceno aunados a la forma rectangular de la península, potencian el efecto del aislamiento por distancia en los taxa de la región, dando como resultado grupos genéticos discretos con un patrón de aislamiento de distancia dentro de ellos.

Las características propias de la especie son también de gran importancia, en especial, la capacidad de dispersión tanto a nivel de especie, así como la capacidad de dispersión ligada al sexo, como se observó en el colibrí. Especies con una alta capacidad de dispersión mantienen un flujo genético homogéneo dentro de los grupos genéticos, mientras que especies con una capacidad de dispersión reducida tienen a mostrar estructuras genéticas jerárquicas.

No se encontró congruencia en los niveles de diferenciación genética, más que en dos especies (*S. gummosus* y *D. dorsalis*), las cuales presentan una interacción biológica entre ellas. Este resultado resalta la importancia de los factores bióticos en la historia evolutiva de las especies. El criterio de concordancia como hipótesis nula dentro de la filogeografía comparada ha generado que se le dé menos importancia a los estudios donde se obtiene un resultado de incongruencia. La integración de los factores bióticos, como parte del diseño del experimento tiene el poder para proporcionar información sobre la importancia de la ecología y de la historia de vida en los procesos microevolutivos (Papadopoulou y Knowles, 2016), motivo por el cual se recomienda tener en cuenta los factores bióticos y abióticos en estudios próximos de filogeografía comparada.

La evidencia paleoecológica obtenida a partir de registros de plantas de madrigueras de rata *Neotoma* y los análisis de polen, así como los estudios filogeográficos y los análisis de modelado de nicho ecológico concuerdan en que, existieron de una a cuatro zonas de refugio durante el Pleistoceno en el noroeste de México.

Se encontró relación entre los patrones filogeográficos encontrados para las seis especies y los cambios climáticos que ocurrieron durante el Pleistoceno, aunque cada una de las especies del estudio, así como de las especies de la revisión bibliográfica realizada, reaccionaron de manera distinta, según sus requerimientos ecológicos y capacidad de dispersión, albergándose en uno o varios de estos refugios.

Este trabajo es un primer acercamiento al estudio de los efectos del cambio climático del Pleistoceno sobre la variabilidad genética de la biota de la PBC, mediante dos líneas de evidencia, la filogeografía comparada y el modelado de nicho ecológico. Queda pendiente para nuevos trabajos de filogeografía comparada, evaluar la contribución relativa que han tenido tanto los factores bióticos como los factores abióticos sobre la configuración de la variación genética de los taxa de la península.

10. LITERATURA CITADA

- 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): 1–26. doi: 10.1371/journal.pone.0116146.
- Arias, S. y Terrazas, T. (2009). Taxonomic revision of *Pachycereus* (Cactaceae). *Systematic Botany*, 34(1): 68–83. doi: 10.1600/036364409787602384.
- Arias, S. y Terrazas, T. (2006). Anáilisis cladístico del genero *Pachycereus* (Cactaceae) con caracteres morfológicos. *Brittonia*, 58(3): 197–216.
- Arias, S., Terrazas, T. y Cameron, K. (2003). Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany*, 28(3): 547–557.
- Arnaud-Haond, S., Alberto, F., Texeira, S., Procaccini, G., Serrao, E.A. y Duarte, C.M. (2005). Assessing genetic diversity in clonal organisms: Low diversity or low resolution? Combining power and cost efficiency in selecting markers. *Journal of Heredity*, 96(4): 434–440. doi: 10.1093/jhered/esi043.
- Arriaga, L., Rodriguez-Estrella, R. y Ortega-Rubio, A. (1990). Endemic hummingbirds and madrones of Baja: Are they mutually dependent? *The Southwestern Naturalist*, 35(1): 76– 79. doi: 10.2307/3671987.
- Avise, J.C. (2009). Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36(1): 3– 15. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x.
- Avise, J.C. (2000). Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard university press.
- Avise, J.C., Arnold, J., Ball, M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, JE., Reeb, CA. y Saunders, NC. (1987). Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489–522.
- Axelrod, D.I. (1948). Climate and evolution in Western North America during middle Pliocene time. *Evolution*, : 127–144.
- Balloux, F. y Lugon-Moulin, N. (2002). The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 11: 155–165.
- Bancroft, G. (1930). The breeding birds of central Lower California. The Condor, 32(1): 20-49
- Banks, N. (1898). Arachnida from Baja California and other parts of Mexico. *Proceedings of the California Academy of Science*, 1: 205–308.
- Barnes, R. (1959). The Lapidicina Group of the Wolf Spider Genus *Pardosa* (Araneae, Lycosidae). *American Museum Novitates*; no. 1960. Disponible en: http://hdl.handle.net/2246/4447.
- Bent, A.C. (1939). Life histories of North American woodpeckers. *United States National Museum Bulletin*, 174: 250–258.
- Bent, A.C. (1940). Life histories of North American cuckoos, goatsuckers, hummingbirds, and their allies. *United States National Museum Bulletin*, 176.
- Benz, B.W., Robbins, MB. y Peterson, AT. (2006). Evolutionary history of woodpeckers and allies (Aves: Picidae): Placing key taxa on the phylogenetic tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40(2): 389–399. doi: 10.1016/j.ympev.2006.02.021.
- Bermingham, E. y Moritz, C. (1998). Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology*, 7(4): 367–369. doi: 10.1046/j.1365-294x.1998.00424.x.
- Bhargava, A. y Fuentes, F.F. (2010). Mutational Dynamics of Microsatellites. Molecular

Biotechnology, 44(3): 250–266. doi: 10.1007/s12033-009-9230-4.

- Brewster, W. (1902). Birds of the Cape region of Lower California. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 41: 1–242.
- Caballero, M., Lozano García, S., Vázquez Selem, L. y Ortega, B. (2010). Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3): 359–377. doi: 10.18268/bsgm2010v62n3a4.
- Campbell, V. (2009). Assessing Congruence Among Ultrametric Distance Matrices. *Journal of Classification*, 26: 103–117. doi: 10.1007/s00357-009-9028-x.
- Campbell, V., Legendre, P. y Lapointe, F.J. (2011). The performance of the Congruence Among Distance Matrices (CADM) test in phylogenetic analysis. *Evolutionary Biology*, 11(64): 1–15
- Carpenter, C.C. (1961). Patterns of social behavior in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Copeia*, 1961(4): 396–405.
- 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.
- Cody, M., Moran, R.T. y Thompson, H. (1983). The plants. En: Island Biogeography in the Sea of Corte² zUniversity of California Press, Berkeley, CA, pp 49–97.
- Colwell, RK. y Rangel, T.F. (2009). Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings* of the National Academy of Sciences, 106: 19651–19658. doi: 10.1073/pnas.0901650106.
- Correa-Ramírez, M.M., Jiménez, ML. y García-De León, FJ. (2010). Testing species boundaries in *Pardosa sierra* (Araneae: Lycosidae) using female morphology and COI mtDNA. *Journal of Arachnology*, 38(3): 538–554. doi: 10.1636/Sh09-15.1.
- Correa Ramírez, M.M. (2010). Análisis de la diversidad genética de *Pardosa sierra* Banks, 1898 (Araneae: Lycosidae) en la Península de Baja California, México. *Tesis Doctoral*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.
- Cory, C.B. (1918). Catalogue of Birds of the Americas. *Field Museum Natural History Publications, Zoological Series*, 13(1): 1–315.
- Curray, J.R. y Moore, D.G. (1984). Geological history of the mouth of the Gulf of California. En: Crouch J.K., Bachman S.B. (eds) Tectonics and sedimentation along the California margin. Pacific Section Soc. of Econ. Paleontol. and Mineralog., Los Angeles, CA, pp 17–36.
- Delgado-Fernández, M., Escobar-Flores, J.G. y Franklin, K. (2017). El cardón gigante (*Pachycereus pringlei*) y sus interacciones con la fauna en la península de Baja California, México. *Acta universitaria*, 27(5): 11–18. doi: 10.15174/au.2017.1274.
- Demarchi, D.A. (2009). Microsatelites, Distancias Geneticas y Estructura De Poblaciones Nativas Sudamericanas. *Revista Argentina De Antropologia Biologica*, 11(1): 73–88.
- Dobeš, C., Konrad, H. y Geburek, T. (2017). Potential population genetic consequences of habitat fragmentation in central European forest trees and associated understorey species-An introductory survey. *Diversity*, 9(1). doi: 10.3390/d9010009.
- Dolby, G.A., Bennett, SEK., Lira-Noriega, A., Wilder, BT. 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(2–3): 391–455. doi: 10.1353/jsw.2015.0005.
- 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.

- Edwards, H.H. y Schnell, G.D. (2020). Gila Woodpecker (*Melanerpes uropygialis*), version 1.0. Birds of the WorldDisponible en: https://doi.org/10.2173/bow.gilwoo.01.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. Overton, J., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S. y Zimmermann, N.E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2): 129–151. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.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(1): 43–57. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x.
- Elton, C. (1927). Animal ecology. Sidgwick and Jackson, London, England.
- Estoup, A., Jarne, P. y Cornuet, J.M. (2002). Homoplasy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis. *Molecular Ecology*, 11: 1591–1604.
- Etheridge, R. y de Queiroz, K. (1988). A phylogeny of Iguanidae. En: Phylogenetic Relationships of the Lizard Families. Stanford University Press, Stanford, CA, pp 7–34.
- Excoffier, L., Laval, G. y Schneider, S. (2005). Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics*, 1: 117693430500100. doi: 10.1177/117693430500100003.
- Fehlberg, S.D. y Ranker, T.A. (2009). Evolutionary history and phylogeography of *Encelia farinosa* (Asteraceae) from the Sonoran, Mojave, and Peninsular Deserts. *Molecular Phylogenetics* and Evolution, 50(2): 326–335. doi: 10.1016/j.ympev.2008.11.011.
- 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.
- Ferguson, A.W., McDonough, M.M., Guerra, G.I., Rheude, M., Dragoo, J.W., Ammerman, L.K. y Dowler, R.C. (2017). Phylogeography of a widespread small carnivore, the western spotted skunk (*Spilogale gracilis*) reveals temporally variable signatures of isolation across western North America. *Ecology and Evolution*, 7(12): 4229–4240. doi: 10.1002/ece3.2931.
- Ferrier, S. (2002). Mapping Spatial Pattern in Biodiversity for Regional Conservation Planning : Where to from Here? *Society of Systematic Biologists*, 51(2): 331–363.
- Fick, S.E. y Hijimans, 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.
- Fitzpatrick, M., Mokany, K., Manion, G., Nieto-Lugilde, D. y Ferrier, S. (2021). gdm: Generalized Dissimilarity Modeling.
- Fitzpatrick, M.C. y Keller, S.R. (2014). Ecological genomics meets community-level modelling of biodiversity: mapping the genomic landscape of current and future environmental adaptation. *Ecology Letter*, 18(1): 1–16. doi: 10.1111/ele.12376.
- Fleming, T.H., Maurice, S., Buchmann, S.L. y Tuttle, M.D. (1994). Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 81(7): 858–867. doi: 10.1002/j.1537-2197.1994.tb15567.x.
- Fleming, T.H., Maurice, S. y Hamrick, J.L. (1998). Geographic variation in the breeding system

and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology*, 12(3): 279–289.

- García-De León, F.J., Rodriguez-Estrella, R., Mendoza-Portillo, V., Morales-Flores, G. y Jiménez-Guevara, C.D. (2022). Contemporary Genetic Structure of the Xantus's Hummingbird (*Basilinna xantusii*) in the Baja California Peninsula. *Ibis*. doi: 10.1111/ibi.13126.
- García-Trejo, E.A., Espinosa-De los Monteros, A., Arizmendi, M del C. y Navarro-Sigüenza, A.G. (2009). Molecular systematics of the red-bellied and golden-fronted woodpeckers. *Condor*, 111(3): 442–452. doi: 10.1525/cond.2009.080017.
- Garcillán, P.P., González-Abraham, C.E. y Ezcurra, E. (2010). The cartographers of life: Two centuries of mapping the natural history of Baja California. *Journal of the Southwest*, 52(1): 1–40. doi: 10.2307/27920207.
- Garrick, R.C., Hyseni, C., Arantes, ÍC., Zachos, LG., Zee, P.C. y Oliver, J.C. (2021). Is phylogeographic congruence predicted by historical habitat stability, or ecological co-associations? *Insect Systematics and Diversity*, 5(5). doi: 10.1093/isd/ixab018.
- Gent, P.R., Danabasoglu, G., Donner, L.J., Holland, M.M., Hunke, E.C., Jayne, S.R., Lawrence, D.M., Neale, R.B., Rasch, P.J., Vertenstein, M., Worley, P.H., Yang, Z.L., y Zhang, M. (2011). The community climate system model version 4. *Journal of Climate*, 24(19): 4973–4991. doi: 10.1175/2011JCLI4083.1.
- Gibson, A.C. (1989). The systematics and evolution of the subtribe Stenocereinae. *Cactus and succulent journal*, 61: 104–112.
- Gibson, A.C. y Horak, K.E. (1978). Systematic anatomy and phylogeny of Mexican Columnar Cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 65(4): 999–1057.
- Gibson, A.C. y Novel, P.S. (1986). The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Giorgetta, M.A., Jungclaus, J., Reick, C.H., Legutke, S., Bader, J., Bottinger, M., 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.H., 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.
- González-Abraham, C.E., Garcillán, P.P., Ezcurra, E. y Grupo de Trabajo de Ecorregiones. (2010). Ecorregiones de la península de baja california: una síntesis. *Boletín de la sociedad botánica de México*, 87: 69–82.
- González-Rubio, C. (2016). Filogeografía y estructura genética poblacional del colibrí de Xantus (*Hylocharis xantusii*), endémico de la Península de Baja California. *Tesis Doctoral*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.
- González-Rubio, C., García-De León, F.J. y Rodríguez-Estrella, R. (2016a). Phylogeography of endemic Xantus' hummingbird (*Hylocharis xantusii*) shows a different history of vicariance in the Baja California Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 102: 265–277. doi: 10.1016/j.ympev.2016.05.039.
- González-Rubio, C., García-De León, F.J. y Rodríguez-Estrella, R. (2017). Morphological dimorphism varies across the endemic Xantus' hummingbird (*Hylocharis xantusii*) genetic
populations in the Baja California Peninsula. Acta Zoológica Mexicana, 33(3): 431-442.

- González-Rubio, C., Rodríguez-Estrella, R., Lozano-Garza, O.A. y García-De-León, F.J. (2016b). Genetic diversity of the endemic Xantus' Hummingbird using 16 novel polymorphic microsatellite loci, and their cross amplification between six related species. *Open Journal* of Genetics, 06(01): 19–27. doi: 10.4236/ojgen.2016.61003.
- González-Trujillo, R., Correa-Ramírez, M.M., Ruiz-Sanchez, E., Méndez Salinas, E., Jiménez, M.L. y García-De Leon, F.J. (2016). Pleistocene refugia and their effects on the phylogeography and genetic structure of the Wolf spider *Pardosa sierra* (Araneae : Lycosidae) on the Baja. *Journal of Arachnology*, 44: 367–379. doi: 10.1636/R15-84.1.
- Graham, M.R. y Bryson, R.W. (2014). Late Pleistocene to Holocene distributional stasis in scorpions along the Baja California peninsula. *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(2): 450-461.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. The Auk, 34(4): 427–433.
- Grinnell, J. y Miller, A.H. (1944). The distribution of the birds of California. Cooper Ornithological Club.doi: 10.2307/4509878
- Grismer, L.L. (2002a). Amphibians and reptiles of Baja California, encluding its pacific islands and the islands in the Sea of Cortés. University of California Press.
- Grismer, L.L. (1999). An evolutionary classification of reptiles on islands in the Gulf of California, Mexico. *Herpetologica*, : 446–469.
- Grismer, L.L. (2002b). 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.
- 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.
- Grismer, L.L., McGuire, J.A. y Hollingsworth, B.D. (1994). A report on the herpetofauna of the Vizcaino Peninsula, Baja California, Mexico, with a discussion of its biogeographic and taxonomic implications. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 93(2): 45–80.
- Guerrero, P.C., Majure, L.C., Cornejo-Romero, A. y Hernández-Hernández, T. (2019). Phylogenetic relationships and evolutionary trends in the cactus family. *Journal of Heredity*, 110(1): 4–21. doi: 10.1093/jhered/esy064.
- Gutiérrez-Flores, C. (2015). Filogeografía y estructura genética poblacional del cardón *Pachycereus pringlei* en el noroeste de México. *Tesis Doctoral*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.
- 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-García, T.A. y Vázquez-Domínguez, E. (2011). Comparative Phylogeography: Designing Studies while Surviving the Process. *BioScience*, 61(11): 857–868. doi: 10.1525/bio.2011.61.11.5.
- 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.
- Hastings, J.R. y Turner, R.M. (1965). Seasonal Precipitation Regimes in Baja California, Mexico.

Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography, 47(4): 204–223. doi: 10.1080/04353676.1965.11879720.

Hasumi, H. y Emori, S. (2004). K-1 coupled model (MIROC) description. K-1 Technologies, : 1-34

- Henry, C.D. y Aranda-Gomez, J.J. (2000). Plate interactions control middle–late Miocene, proto-Gulf and Basin and Range extension in the southern Basin and Range. *Tectonophysics*, 318(1–4): 1–26. doi: 10.1016/S0040-1951(99)00304-2.
- Hernández-Baños, B.E., Zamudio-Beltrán, L.E., Eguiarte-Fruns, L.E., Klicka, J. y García-Moreno, J. (2014). The *Basilinna* genus (Aves: Trochilidae): an evaluation based on molecular evidence and implications for the genus Hylocharis. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 797–807. doi: 10.7550/rmb.35769.
- Hernández-Hernández, T., Brown, J.W., Schlumpberger, B.O., Eguiarte, L.E. y Magallón, S. (2014). Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New phytologist*, 202(4): 1382–1397.
- 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. (2022). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. 2022.
- 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 of Climatology*, 25(15): 1965–1978. doi: 10.1002/joc.1276.
- Holding, M.L., Sovic, M.G., Colston, T.J. y Gibbs, H.L. (2021). The scales of coevolution: Comparative phylogeography and genetic demography of a locally adapted venomous predator and its prey. *Biological Journal of the Linnean Society*, 132(2): 297–317. doi: 10.1093/biolinnean/blaa192.
- Holmgren, C.A., Betancourt, J.L. y Rylander, K.A. (2011). Vegetation history along the eastern, desert escarpment of the Sierra San Pedro Mártir, Baja California, Mexico. *Quaternary Research*, 75(3): 647–657. doi: 10.1016/j.yqres.2011.01.008.
- Holsinger, K.E. y Weir, B.S. (2009). Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting FST. *Nature Reviews Genetics*, 10(9): 639–650. doi: 10.1038/nrg2611.
- Howell, C.A. y Howell, S.N. (2000). Xantus's Hummingbird (*Hylocharis xantusii*). In: Cornell Lab Ornithol. Disponible en: https://doi.org/10.2173/bna.554.
- Howland, J.M. (1988). Natural history of the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Proceedings of the Conference on California Herpetology*, 4: 1–144.
- Hulse, A.C. (1992). *Dipsosaurus, D. dorsalis*. En: Catalogue of American Amphibians and Reptiles.
- Hunter, K.L., Betancourt, J.L., Riddle, B.R., Van Devender, T.R., Cole, K.L. y Geoffrey Spaulding,
 W. (2001). Ploidy race distributions since the Last Glacial Maximum in the North American desert shrub, *Larrea tridentata*. *Geologia Sudetica*, 33(2): 521–533.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, (22): 415–427.
- Jacobs, D.K., Haney, T.A. y Louie, K.D. (2004). Genes, diversity, and geologic process on the Pacific coast. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 32(1): 601–652. doi: 10.1146/annurev.earth.32.092203.122436.
- Jombart, T. (2008). adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24(11): 1403–1405. doi: 10.1093/bioinformatics/btn129.

- Kass, J.M., Muscarella, R., Galante, P.J., Bohl, C.L., Pinilla-Buitrago, G.E., Boria, R.A., Soley-Guardia, M. y Anderson, R.P. (2021). ENMeval 2.0: Redesigned for customizable and reproducible modeling of species' niches and distributions. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(9): 1602–1608. doi: 10.1111/2041-210X.13628.
- Kaufman, K. (1996). Lives of North American birds. Houghton Mifflin Co., New York, NY, USA.
- Kimura, M. y Weiss, G.H. (1964). The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, 49(4): 561–576. doi: 10.1093/genetics/49.4.561.
- Knowles, L.L. (2009). Statistical phylogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1): 593–612. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095702.
- Krekorian, C.O. (1976). Home range size and overlap and their relationship to food abundance in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Herpetologica*, 32(4): 405–412.
- Kumar, R. y Kumar, V. (2018). A review of phylogeography: biotic and abiotic factors. *Geology, Ecology, and Landscapes*, 2(4): 268–274. doi: 10.1080/24749508.2018.1452486.
- Lamb, C.C. (1925). Observations on the Xantus hummingbird. *The Condor*, 27(3): 89–92.
- Lapointe, F.J. y Rissler, L.J. (2005). Congruence, consensus, and the comparative phylogeography of codistributed species in California. *The American Naturalist*, 166(2): 290–299. doi: 10.1086/431283.
- Latter, B.D. (1973). The island model of population differentiation: a general solution. *Genetics*, 73(1): 147–157. doi: 10.1093/genetics/73.1.147.
- Legendre, P. y Lapointe, F. (2004). Assessing congruence among distance matrices: single-malt scotch whiskies revisited. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*, 46(4): 615–629.
- León-De La Luz, J.L. y Dominguez- Cadena, R. (1991). Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*, 14(1): 75–87.
- León de la Luz, J., Domínguez-Cadena, R., Cruz-Estrada, M. y Rodríguez-Estrella, R. (1995). Reproductive phenology of *Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak. Implications for its cultivation. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 42: 61–67.
- Lozano-García, M.S., Ortega-Guerrero, B. y Sosa-Nájera, S. (2002). Mid-to late-Wisconsin pollen record of San Felipe basin, Baja California. *Quaternary Research*, 58(1): 84–92. doi: 10.1006/qres.2002.2361.
- Lozano Garza, O.A. (2013). Análisis de la estructura genética poblacional de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en el desierto sonorense. *Tesis de Maestría*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.
- Lozano Garza, O.A., León de la Luz, J.L., Favela Lara, S. y García de León, F.J. (2015). New interpretations about clonal architecture for the sour pitaya (*Stenocereus gummosus*, Cactaceae), arising from microsatellite markers of de novo isolation and characterization. *Open Journal of Genetics*, 05(01): 1–11. doi: 10.4236/ojgen.2015.51001.
- Luna-Aranguré, C. y Vázquez-Domínguez, E. (2020). Analysis of the application of ecological niche modeling in phylogeographic studies: Contributions, challenges, and future. *Therya*, 11(1): 47–55. doi: 10.12933/therya-20-844.
- Malone, C.L., Reynoso, V.H. y Buckley, L. (2017). Never judge an iguana by its spines: Systematics of the Yucatan spiny tailed iguana, *Ctenosaura defensor* (Cope, 1866). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 115: 27–39. doi: 10.1016/j.ympev.2017.07.010.
- Markham, C.G. (1972). Baja California's Climate. Weatherwise, 25(2): 64-101. doi:

10.1080/00431672.1972.9931578.

- Marske, K.A., Rahbek, C. y Nogués-Bravo, D. (2013). Phylogeography: spanning the ecologyevolution continuum. *Ecography*, 36(11): 1169–1181. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00244.x.
- McGinnis, S.M. y Dickson, L.L. (1967). Thermoregulation in the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Science*, 156(3783): 1757–1759.
- Mcguire, J.A., Witt, C.C., Remsen, J V., Corl, A., Rabosky, D.L., Altshuler, D.L. y Dudley, R. (2014). Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology*, 24(8): 910–916. doi: 10.1016/j.cub.2014.03.016.
- Meirmans, P.G. (2012). The trouble with isolation by distance. *Molecular Ecology*, 21(12): 2839–2846. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05578.x.
- Méndez-Salinas, E. (2013). La selección sexual sobre el cortejo como potencial motor de especiación y diversificación en *Pardosa sierra* Banks, 1989 (Araneae:Lycosidae). *Tesis de Maestría*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.
- Mikula, O., Nicolas, V., Boratyński, Z., Denys, C., Dobigny, G., Fichet-Calvet, E., Gagaré, S., Hutterer, R., Nimo-Paintsil, S.C., Olayemi, A. y Bryja, J. (2020). Commensalism outweighs phylogeographical structure in its effect on phenotype of a Sudanian savanna rodent. *Biological Journal of the Linnean Society*, 129(4): 931–949. doi: 10.1093/biolinnean/blz184.
- Mix, A.C., Bard, E. y Schneider, R. (2001). Environmental processes of the ice age: Land, oceans, glaciers (EPILOG). *Quaternary Science Reviews*, 20(4): 627–657. doi: 10.1016/S0277-3791(00)00145-1.
- Mokany, K., Ware, C., Woolley, S.N.C., Ferrier, S. y Fitzpatrick, M.C. (2022). A working guide to harnessing generalized dissimilarity modelling for biodiversity analysis and conservation assessment. *Global Ecology and Biogeography*, 31(4): 802–821. doi: 10.1111/geb.13459.
- Molina-Freaner, F. y Clark-Tapia, R. (2005). Clonal diversity and allelic relationships between two closely related species of columnar cacti from the Sonoran desert: *Stenocereus eruca* and *Stenocereus gummosus*. *International Journal of Plant Sciences*, 166(2): 257–264. doi: 10.1086/427486.
- Moritz, C. y Faith, D.P. (1998). Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation. *Molecular Ecology*, 7: 419–429. Disponible en: https://academic.oup.com/bioscience/article-lookup/doi/10.1525/bio.2011.61.11.5.
- Mulcahy, D.G. y Macey, R.J. (2009). Vicariance and dispersal form a ring distribution in nightsnakes around the Gulf of California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53: 537–546. doi: 10.1016/j.ympev.2009.05.037.
- Murawski, D.A., Fleming, T.H., Ritland, K. y Hamrick, J.L. (1994). Mating system of *Pachycereus pringlei*: an autotetraploid cactus. *Heredity*, 72(1): 86–94.
- Murphy, R. (1983). Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California herpetofauna. Occasional Papers of the California Academy of Sciences, 137: 1-48.
- Muscarella, R., Galante, P.J., Soley-Guardia, M., Boria, R.A., Kass, J.M., Uriarte, M. y Anderson, R.P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11): 1198–1205. doi: 10.1111/2041-210x.12261.
- 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: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb00146.x.

- Navarro-Sigüenza, A.G., Vázquez-Miranda, H., Hernández-Alonso, G., García-Trejo, E.A. y Sánchez-González, L.A. (2017). Complex biogeographic scenarios revealed in the diversification of the largest woodpecker radiation in the New World. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 112: 53–67. doi: 10.1016/j.ympev.2017.04.013.
- Nolasco, H. y Vega-Villasante, F. (2000). Digestive enzimatic activity of *Melanerpes uropygialis* (Aves : Picidae) and Zenaida asiatica (Aves : Colombidae) and its possible influence on cactus seed dispersal in the Sonoran Desert, Mexico. *Revista Biologia*, 14(February): 121–125.
- Norris, K.S. (1953). The Ecology of the Desert Iguana *Dipsosaurus Dorsalis*. *Ecology*, 34(2): 265–287.
- Olivas Hernández, J.L. (2018). Estructura genética poblacional del carpintero de Gila (*Melanerpes uropygialis*) mediante análisis de microsatélites en el noroeste de México. *Tesis de Licenciatura*. Universidad Autónoma de Sinaloa, Facultad de Biología.
- Oliveira, E.J., Pádua, J.G., Zucchi, M.I., Vencovsky, R. y Vieira, M.L.C. (2006). Origin, evolution and genome distribution of microsatellites. *Genetics and Molecular Biology*, 29(2): 294–307. doi: 10.1590/S1415-47572006000200018.
- Ortego, J. y Knowles, L.L. (2020). Incorporating interspecific interactions into phylogeographic models: A case study with Californian oaks. *Molecular Ecology*, 29(23): 4510–4524. doi: 10.1111/mec.15548.
- Oskin, M. y Stock, J. (2003). Marine incursion synchronous with plate-boundary localization in the Gulf of California. *Geology*, 31(1): 23.
- Papadopoulou, A. y Knowles, L.L. (2016). Toward a paradigm shift in comparative phylogeography driven by trait-based hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(29): 8018–8024. doi: 10.1073/pnas.1601069113.
- Paradis, E. y Schliep, K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35(3):526-528.
- Peakall, R. y Smouse, P.E. (2012). GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics*, 28(19): 2537–2539. doi: 10.1093/bioinformatics/bts460.
- Peters, J.L. (1945). Checklist of Birds of the World. Volumen 5. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- 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.
- Phillips, S.J. y Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2): 161–175. doi: 10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x.
- Provan, J. y Bennett, K.D. (2008). Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in ecology & evolution*, 23(10): 564–571. doi: 10.1016/j.tree.2008.06.010.
- Punzo, F. y Farmer, C. (2006). Life history and ecology of the wolf spider Pardosa Sierra Banks (Araneae: Lycosidae) in Southeastern Arizona. Southwestern Naturalist, 51(3): 310–319. doi: 10.1894/0038-4909(2006)51[310:LHAEOT]2.0.CO;2.
- Putman, A.I. y Carbone, I. (2014). Challenges in analysis and interpretation of microsatellite data for population genetic studies. *Ecology and Evolution*, 4(22): 4399–4428. doi: 10.1002/ece3.1305.

 Pyron, R.A., Burbrink, F.T. y Wiens, J.J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *Evolutionary Biology*, 13(1): 13–93.
 QGIS Development Team. (2022). QGIS Geographic Information System.

R Core Team. (2021). R: A Language and Environment for Statistical Computing.

- Rhode, D. (2002). Early Holocene juniper woodland and chaparral taxa in the central Baja California Peninsula, Mexico. *Quaternary Research*, 57(1): 102–108. doi: 10.1006/qres.2001.2287.
- Riddle, B.R., Hafner, D.J., Alexander, L.F. y Jaeger, J.R. (2000). 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.
- Ridgway, R. (1911). The birds of North and Middle America. Bulletin of the United States National Museum, 50(5): 1–859.
- Ríos-Muñoz, C.A., Vega-Flores, M., Vega-Flores, K.M., Hernández-Rubio, S. y Espinosa-Martínez, D.V. (2021). From the concept to its application: The process of ecological niche modelling and their algorithms. *Revista Latinoamericana de Herpetologia*, 4(1): 11–25.
- Savage, J. (1960). Evolution of a peninsular herpetofauna. *Systematic zoology*, 9(3/4): 184–212. doi: 10.2307/2411967.
- Schlötterer, C. (2000). Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma*, 109(6): 365–371. doi: 10.1007/s004120000089.
- Selander, R.K. y Giller, D.R. (1963). Species limits in the woodpecker genus *Centurus* (aves). *Bulletin of American Museum of Natural History*, 124(6): 1–72.
- Sevacherian, V. y Lowrie, D.C. (1972). Preferred temperatures of two species of Lycosid spiders, *Pardosa sierra* and *P. ramulosa*. *Annals of the Entomological Society of America*, 65(1): 111–114. doi: 10.1093/aesa/65.1.111.
- Sites Jr., J.W., Davis, S.K., Guerra, T., Iverson, J.B. y Snell, H.L. (1996). Character congruence and phylogenetic signal in molecular and morphological data sets: A case study in the living iguanas (Squamata, Iguanidae). *Molecular Biology and Evolution*, 13(8): 1087–1105.
- Smith, B.T., Escalante, P., Hernández Bãos, B.E., Navarro-Sigüenza, A.G., Rohwer, S. y Klicka, J. (2011). The role of historical and contemporary processes on phylogeographic structure and genetic diversity in the Northern Cardinal, *Cardinalis cardinalis*. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1). doi: 10.1186/1471-2148-11-136.
- Soberón, J. y Peterson, A.T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1–10. doi: 10.1002/pssc.200778935.
- Stiles, F.G., Remsen, J.V. y Mcguire, J.A. (2017). The generic classification of the Trochilini (Aves: Trochilidae): Reconciling taxonomy with phylogeny. *Zootaxa*, 4353(3): 401–424. doi: 10.11646/zootaxa.4353.3.1.
- Stock, J.M. y Hodges, K.V. (1989). Pre-Pliocene extension around the Gulf of California and the transfer of Baja California to the Pacific Plate. *Tectonics*, 8(1): 99–115.
- Taberlet, P. (1998). Biodiversity at the intraspecific level: The comparative phylogeographic approach. *Journal of Biotechnology*, 64(1): 91–100. doi: 10.1016/S0168-1656(98)00106-0.
- Torres Jimenez, M.F., Stone, G.N., Sanchez, A. y Richardson, J.E. (2021). Comparative phylogeography of an ant-plant mutualism: An encounter in the Andes. *Global and Planetary Change*, 205(July): 103598. doi: 10.1016/j.gloplacha.2021.103598.
- Turner, R.M., Bowers, J.E. y Burguess, T.L. (1995). Sonoran desert plants: an ecological atlas.

University of Arizona Press, Tucson Arizona.

- Valdivia-Carrillo, T. (2014). Filogeografía y modelación de nicho ecológico en la iguana del desierto *Dipsosaurus dorsalis* (Baird y Girard, 1852) en la Península de Baja California. *Tesis de Maestría*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.
- Valdivia-Carrillo, T., García-De León, F.J., Blázquez, M.C., Gutiérrez-Flores, C. y González Zamorano, P. (2017). Phylogeography and ecological niche modeling of the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*, Baird & Girard 1852) in the Baja California Peninsula. *Journal of Heredity*, 108(6): 640–649. doi: 10.1093/jhered/esx064.
- Vázquez-Miranda, H., Zink, R.M. y Pinto, B.J. (2022). Comparative phylogenomic patterns in the Baja California avifauna, their conservation implications, and the stages in lineage divergence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 171. doi: 10.1016/j.ympev.2022.107466.
- Vázquez-Sánchez, M., Terrazas, T. y Arias, S. (2012). El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Sciences*, 90(2): 97. doi: 10.17129/botsci.477.
- Warren, D.L. y Seifernt, S.N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applictions*, 21(2): 335–342.
- Wenger, S.J. y Olden, J.D. (2012). Assessing transferability of ecological models: an underappreciated aspect of statistical validation. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2): 260–267. doi: 10.1111/j.2041-210X.2011.00170.x.
- Whorley, J.R., Alvarez-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.
- Wilson, J.S. y Pitts, J.P. (2012). Identifying Pleistocene refugia in North American cold deserts using phylogeographic analyses and ecological niche modelling. *Diversity and Distributions*, 18(11): 1139–1152. doi: 10.1111/j.1472-4642.2012.00902.x.
- Woodhouse, C.A. (1997). Winter climate and atmospheric circulation patterns in the Sonoran desert region, USA. *International Journal of Climatology*, 17: 859–873.
- Wright, S. (1943). Isolation by distance. Genetics, 28(2): 114–138.
- Zamudio-Beltrán, L.E., Licona-Vera, Y., Hernández-Baños, B.E., Klicka, J. y Ornelas, J.F. (2020). Phylogeography of the widespread white-eared hummingbird (*Hylocharis leucotis*): preglacial expansion and genetic differentiation of populations separated by the Isthmus of Tehuantepec. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20: 1–21.
- Zamudio, K.R. y Savage, W.K. (2003). Historical isolation, range expansion, and secondary contact of two highly divergent mitochondrial lineages in spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*). *Evolution*, 57(7): 1631–1652. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00370.x.
- Zink, R.M. (2002). Methods in Comparative Phylogeography, and Their Application to Studying Evolution in the North American Aridlands. *Integrative and Comparative Biology*, 42(5): 953–959. doi: 10.1093/icb/42.5.953.
- Zink, R.M. (1996). Comparative phylogeography in north american birds. *Evolution*, 50(1): 308–317. doi: 10.1111/j.1558-5646.1996.tb04494.x.
- Zink, R.M., Barrowclough, GF., Atwood, JL. y Blackwell-Rago, RC. (2000). Genetics, taxonomy, and conservation of the threatened California Gnatcatcher. *Conservation Biology*, 14(5):

1394–1405. doi: 10.1046/j.1523-1739.2000.99082.x.

Zunino, M. y Zullini, A. (2003). Biogeografía: La Dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica, México.

11. ANEXOS

Anexo A. Características de los loci m	nicrosatélites por es	pecie
--	-----------------------	-------

Locus	Secuencia primers (5'- 3')	Motivo de repetición	T_ (°C)	Rango de talla (bp)	Acceso GeneBank
Ppri01	F:GCGAGGGTGTCTCAAATGAT R:TAATCCCCTCCCACCTAACC	(CT)12	58	202–223	KC349892
Ppri02	F:TTCCATCGTCCCCTCACTTA R:CATTCACCACCGTGAACACT	(AG) ₁₁	66	115– <mark>1</mark> 19	KC349893
Ppri03	F:GGTGTTCCTCGCTCTCATTC R:CTCGCAAATCCAAGCAAAAT	(CT)11	65	133155	KC349894
Ppri04	F:TTCAAATCATTCAATAAAACAAGAGC R:ATGGAGGTCGAGGATCAAGA	(TC) ₁₃	63	96-112	KC349895
Ppri05	F:AAACTGCAGGTGTTTCAGGG R:AATGAAGCGAAAGGAAGCAA	(GTTT) ₈	61	166-186	KC349896
Ppri06	F:GCTCACGTTGGCAGATTTGT R:GGTGATGACAAAAGGTTTTGC	(AAAT) ₆	50	138– <mark>14</mark> 6	KC349897
Ppri07	F:TGGACTTCCAAGGGATAATGA R:TCAACTCAAAGTGTCAGTGCTG	(AAAT) ₈	59	127- <mark>143</mark>	KC349898
Ppri08	F:AATAGCGCATGCCTCAAAGG R:CAATAGTCCAGAAATAGGTCAGGTCA	(CT) ₈ (CTTT) ₂	66	109-126	KC349899
Ppri09	F:AAGAGACAGGCCCTGAGACA R:TCGTAGGTTCCATCACCACA	(TC)10	68	119-140	KC349900
Ppri10	F:TTCTCGAAGCCCCGCTTAC R:GCACGTCAAAGATGCAAGCA	(GATA) ₆ (GACA) ₃	64	79–107	KC349901

Figura A1. Características de 10 microsatélites desarrollados para el cardón *Pachycereus pringlei*. Ta = temperatura de alineamiento. Tomado de Gutiérrez-Flores *et al.*, 2016.

Nombre	Iniciadores (5' - 3')	Talla [SSR]	Motivo	PRIMER3 Tm (°C)
Sgum06	F: ATGAGATCGTGTGGGGTCCAA R: ACAGAATCTCATGTGGCAGC	90 [24]	(AG) ₁₂	60
Sgum12	F: CAGGTTCAGGGGTGGAGTAA R: GGATGCGGCTATAGGAGTGT	110 [10]	(AC)5	62
Sgum25	F: ATTTTGTTTTATATCTGTGTTCATTC R: AGACGCTTCAATTGTAACAAGG	101 [20]	(GT) ₁₀	63
Sgum29	F: CGTCTCATTTGCTGTGCTCAGAT R: CTGTGTGGGGGACGAGAGCAG	96 [25]	(ACCAG) ₅	67
Sgum36	F: AGCACATAACATATGGAACACGACA R: AAGTTAGTCCAATAACCCATCTCA	142 [18]	(AC) ₉	68
Sgum39	F: CCTGCTGGCCACTTCATGTC R: ATCGCTCAAATCGACCACCA	111 [18]	(GA) ₉	62

Figura A2. Características de 6 microsatélites desarrollados para la pitaya *Stenocereus gummosus*. Tm = temperatura de alineamiento. Tomado de Lozano-Garza *et al.*, 2015.

Nombre	Secuencia del iniciador (5'-3')	Motivo repetitivo	Ta°C	MgCl; Mm	Número de acceso
Psier04	F: TATTTTCTGGCGGTGTTT	(GT);CT(GT);	66	1.5	F3975139
	R: ATCCCTCCCACTTATCTCTC				
Psier17	F: GTGAGTGAGAGAGAGAGAGAGA	(GA)12	66	1.5	FJ975140
	R: AGGTTGTGATTATGTGTTCC				
Psier19	F: GAACAGACCGTGCTAAAAA	(CA)10	58	2.0	EU580603
	R: TATATCAAACCGAGCCAAAC				
Psier20	F: CCATGTGACAGAACAGAAAA	(GA) _s GT(GA) ₃	62	2.0	EU580604
	R: ATGTGATTGAATGGATATGG				
Psier21	F: TCCATTCAATCACATGGTAAA	(CT)	62	2.0	EU580605

Figura A3. Características de 5 microsatélites desarrollados para la araña lobo *Pardosa sierra*. Ta = temperatura de alineamiento. Tomado de González-Trujillo *et al.,* 2016.

NOMBRE	MOTIVO DE REPETICIÓN	TM (°C)	MGCL ₂ (MM)	FLUORÓFORO
Ddor@2	AGAT	62	1.5	FAM
Ddor03	AAAG	64	2	FAM
Ddor07	AGAT	60	2	NED
Ddor@8	AAAG	60	2	VIC
Ddor@9	AAAT	60	1.5	VIC
Ddor11	AGAT	60	2	VIC
Ddor12	AAAT	60	1.5	PET
Ddor13	AAAT	60	2	NED
Ddor14	AGAT	60	1.5	FAM
Ddor15	AGAT	60	2.5	FAM
Ddor16	AAAT	68	1.5	PET
Ddor18	AAAG	60	1.5	PET
Ddor20	AGAT	68	1.5	NED
Ddor21	AGAT	60	2.5	VIC
Ddor22	AAAT	60	1.5	PET

Figura A4. Características de 15 microsatélites desarrollados para la iguana del desierto *Dipsosaurus dorsalis*. Tm = temperatura de alineamiento. Tomado de Valdivia-Carrillo *et al.,* 2017.

Clave	Oligonucleótido	Motivo	Tamaño (pb)	Tm (°C)	MgCl ₂ (mM)	Color
Muro-01	F: PET-AGTGTTAATTTTGCTGAAGGAAGG R: AATGCCCTCCATCAAAGTCA	(AAAT) ₆	53-97 pb	60 °C	1.5 mM	PET
Muro-02	F: PET-CACAGTCAGATTTCTCATGTCTTTC R: AGAGGGGACAATGTGCCAGA	(GGTT) ₆	83-98 pb	66 °C	2 mM	PET
Muro-03	F: PET-TTAGGGAATGAGTGGCTGGG R: GAGACTGGATGGGGCACTTG	(TAGAA)11	260-323 pb	68 °C	2 mM	PET
Muro-04	F: NED-AAGAGACAGGAAGTGTGCAGC R: CAGGAACAGGAGGTGGTTGT	(AAAT) ₆	109-137 pb	60 °C	1.5 mM	NED
Muro-05	F: NED-CGCTTTATGTGGGTGTGGGT R: TCCCTTCCAACCCTGAATGA	(TCCAT)o	156-214 pb	62 °C	1.5 mM	NED
Muro-06	F: NED-CAGGGTGACTGAGTGGATGTAG R: ACCTGATGCCACTGTCCTCC	(GGAT)10	94-135 pb	60 °C	1.5 mM	NED
Muro-07	F: NED-GCCTGAGTGAAGGGCTAATGAA R: TTGAAGGTCTCTTCCAACCTGG	(TAGAA)11	88-142 pb	66 °C	1.5 mM	NED
Muro-08	F: VIC-TGTCAGACCCTCTCAGGATGC R: CAGGGAGGTGGTGGAGTCAC	(TAGAA)s	198-248 pb	64 °C	1.5 mM	VIC
Muro-09	F: VIC-TGCATTTACAAACTGAGTGGTTTGA R: ATTGGTTGATGGGTTGGACG	(TGGAA)18	208-288 pb	62 °C	1.5 mM	VIC
Muro-10	F: VIC-ACAGGTTTAACCCATTCCCTG R: AGCAGCTGGAGAGCATCTG	(ACCT)10	76-131 pb	60 °C	1.5 mM	VIC
Muro-11	F: VIC-TGGAGTAAATTTCATGCTGTCTG R: CATAAGCACCTCCTCGGTGT	(AAAT) ₈	119-167 pb	60 °C	1.5 mM	VIC
Muro-12	F: VIC-TACCAGGCCCACTTTACCAG R: AAGAGACAGGTCTTGCCCTTTA	(AGGT) ₁₀	259-316 pb	60 °C	2 mM	VIC
Muro-13	F: 6-FAM-GGACACAGCAATGCAGGTGA R: ACGGCCAGCAGATGAAGAGA	(CAGAG)9	94-139 pb	64 °C	1.5 mM	6-FAM
Muro-14	F: 6-FAM-CAGGTTCATGTTAGTTGCCCT R: GCCTTGGGTTGATTCAAGAG	(AATC) ₈	120-139 pb	60 °C	1.5 mM	6-FAM
Muro-15	F: 6-FAM-CATCTTGGCTGGGCTTTCAT R: GGTGCTTGGTTGCATGGTTT	(TAGGA) ₁₆	135-200 pb	60 °C	1.5 mM	6-FAM
Muro-16	F: 6-FAM-TCCTCTGATCACTCTCATGCTCC R: GGGGTTTGCACAGTCAGTCC	(GAATA)12	208-246 pb	62 °C	1.5 mM	6-FAM
Muro-17	F: 6-FAM-TGAATCACCTCACGCAGAAG R: TGCTTACACAATGCTGTGCC	(AAAT)9	122-158 pb	60 °C	1.5 mM	6-FAM

Figura A5. Características de 17 microsatélites desarrollados para el pájaro carpintero del desierto *Melanerpes uropygialis*. Tm = temperatura de alineamiento. Tomado de Olivas-Hernández, 2018.

Locus	Clave	Secuencia del cebador (5'-3')	Motivo repetido	Tamaño (pb)	Ta (°C)
Hxan01	HxaG34O	F: TTAAGCACCCCAGTCAAAGG	(AAAT) ₆	227	65
		R. CCCAATGTCAGGGATTTGT			
Hxan02	Hxa6UMK	P: CTTTCATCOCATCCCAATCT	(AAAC)7	189	65
		E GGCAGCCCAAATTGCTACTA			
Hxan03	HxaQVCC	R IGIGCIGTICICCAICCAIC	(ACCT) ₂₃	177	65
		F: CACATTTGTGCTCTGATGGC			
Hxan04	HxaYAHA	R: GAGACAACTCAGGCATTCCC	(AAAT)6	169	70
		F: CAATGTGCAGTCTCAGGGAA			
Hxan05	HxaYV5T	R: CTCCTGTGCTCAAGGGAGAG	(ACCT)6	160	70
		F: GACAGGTATTTGCTCACTTCCA	(1017)	100	70
Hxan06	нхабунс	R: TTTGAGAATAGAGACGTGTTCAAGA	(AGAT)17	150	70
Hyon07		F: GGGAGCAAGAAGAGGAGGAT	(ACCT)	140	CE
nxanu/	RXAVHKL	R: GTGTCAGATGCAATGGATGG	(AGG1)13	140	00
Hyan09	HyaNOOI	F: AGTACTTGCCTCTCCTGGGG	(AG)	229	70
- manes		R: CGAAGCACAAGCGTGAATAA	(1.0/10		
Hyan11	Hxa7BHU	F: GAGACAGGTTCCTTGTGAGTGA	(AC)	130	65
r izanti i	TING? DITO	R: TCTTTGGTCTTTCCATTGCC	(10)	100	00
Hyan12	HyaOX99	F: CACACCCACTCACTCACACC	(AC)	90	67
rivairi z	TIXEGASS	R: CAGGGTCCTTTCTTTACCCA	(10)11	50	07
Hyan13	HyaNE411	F: TTGTCTTGGAGAACAGCAGC	(AC)	130	65
rixairro	TIAGINE 40	R: TAAAGGAGCATCATTCCCCA	(200)/12	150	00
Hyan14	HyaW/Y5O	F: CATGTAAAGAGAAAATACAGCTCCC	(AG)	112	65
rixdii 14	TIXAWAJQ	R: GCTTTGAATGACAGGCCATA	(AO)10	112	05
Hyan15	HyaZONY	F: ATTCCAGCATCAGTTTTGGC	(AC).	108	70
Tixan 10	TINGLOITT	R: ACATGTACCTGGCTTCTGGG	(10)11	100	
Hyan16	HyaA84W	F: ATCATTGCTGGATCCCAAAG	(4G)10	107	65
rixanito	1 IAGA04VV	R: TGTTACCCTCATGTGCTGAGA	UTON	107	00
Hyan17	HyanVGY	F: CCAGGCAGCATTTGATGTTA	(AT)	103	60
(Addr17	1 NOV ON	R: GACAGTCAGTGCATTTGTCTGAG	(m) /10	103	00
Hxan18	Hxa4TGV	F: CGAGCTGTGATGGAGTGAAA	(AC)	95	60 - 7
		R: GAGCTGTACTGCCTGGGAAC	(10)/11		00-1

Figura A6. Características de 16 microsatélites desarrollados para el colibrí de Xantus *Basilinna xantusii*. Tm = temperatura de alineamiento. Tomado de González-Rubio *et al.*, 2016.

Anexo B. Tablas de valores de diversidad genética por población y por especie

Tabla A1. Coordenadas geográficas, número de localidad (L), número de individuos muestreados por localidad (n) y valores de heterocigosidad esperada no sesgada (uHe) para *Pachycereus pringlei, Stenocereus gummosus, Pardosa sierra, Dipsosaurus dorsalis, Melanerpes uropygialis y Basilinna xantusii*

		Coord	lenadas	Рс	achyce pringl	reus lei	St g	enoce ummo	reus osus	Pai	dosa	sierra	Di	psosa dorsa	urus lis	M ui	elane opyg	rpes ialis	E	Basilin xantu	na sii
ID	Sitio de colecta	Latitud	Longitud	L	n	uHe	L	n	uHe	L	n	uHe	L	n	uHe	L	n	uHe	L	n	uHe
1	Tepic	21.49	-104.86													L39	3	0.61			
2	Cabo San	22.94	-109.99	L05	25	0.44	L05	22	0.33												
-	lucas																-				
3	El Sauzal	23.05	-109.92													L06	3	0.75			
4	El	23.19	-110.14										L10	20	0.79						
	Gaspareño																				
5	Caduaño,	23.21	-109.72				L10	15	0.3												
	Santa																				
~	l'eresita	22.22	100.07							1.05	52	0.04									
6	Sierra de la	23.23	-109.87							L05	52	0.84									
7	Laguna	22 /0	100 71													1.01	10	0.65	112	11	0.71
,	Santiago	25.49	-109.71													LUI	10	0.05	LID	11	0.71
8	San	23.51	-109.76										L08	20	0.76						
•	Dionisio	22 55	110.01																114	10	0.71
9	Sierra de	23.55	-110.01																L14	10	0.71
11	La Laguila San	23 56	-109 87													102	2	0 69	106	2	0.64
	Dionisio	25.50	-105.07													202	J	0.05	200	J	0.04
10	Todos	23.56	-110.21				L13	19	0.41												
	Santos. La																				
	Paz km 37																				
12	San	23.77	-110.02										L22	20	0.82						
	Antonio de																				
	la Sierra																				
13	Arroyo-El	23.8	-110.11													L08	1	0.53			
	Triunfo																				

14	El Carrizal	23.83	-110.25	L12	29	0.46															
15	San Antonio	23.84	-110.05													L03	5	0.73			
16	San Blas	23.86	-110.18													L04	7	0.75			
17	El Novillo	23.92	-110.22							L03	52	0.85									
18	Los Planes	23.95	-109.89										L16	22	0.73						
19	Acatitán	24.09	-106.65													L35	14	0.83			
20	El Comitán	24.13	-110.43	L01	43	0.49	L01	17	0.36				L07	20	0.83						
21	Ciudad de La Paz	24.14	-110.34													L05	1	0.65			
22	El Comitán	24.14	-110.43													L07	8	0.78			
23	Isla Cerralvo	24.16	-109.87										L05	20	0.69						
24	El Cien	24.35	-111.01	L03	32	0.48	L03	14	0.43												
25	Isla Espíritu Santo	24.42	-110.35										L09	5	0.71						
27	El Pilar	24.48	-111.02										L19	16	0.79						
26	Isla Espíritu Santo	24.48	-110.37	L15	24	0.49															
28	San Nicolás	24.54	-111.55													L18	21	0.83			
29	La Soledad	24.76	-110.89	L16	37	0.43															
30	La Soledad	24.81	-110.82													L21	14	0.79	L03	13	0.72
31	San Pedro de la Presa	24.83	-110.98							L07	52	0.82									
32	Agua Blanca	24.89	-107.33													L32	4	0.72			
35	Isla San José	24.92	-110.63													L10	2	0.49			
34	Presa Ihuajil	24.92	-111.58										L12	20	0.79						
33	Isla San José	24.92	-110.63	L32	22	0.44							L25	4	0.7						

36	Santo Domingo	25.16	-111.69													L09	2	0.65			
37	López Mateos	25.27	-111.89	L46	12	0.45															
38	Puente Ouerétaro	25.35	-111.61				L04	18	0.24												
39	Isla	25.62	-110 79										111	6	07						
35	Catalina	25.02	-110.75										LII	0	0.7						
40	Isla	25.68	-110.79	L43	23	0.47															
	Catalana																				
41	Isla	25.69	-111.02										L13	2	0.61						
	Monserrat																				
42	Isla del	25.82	-111.22										L04	6	0.66						
	Carmen																				
43	Rancho	25.86	-111.54																L04	2	0.64
	Monte																				
	Alto																				
	(Museo)																				
44	San Javier	25.89	-111.55										L24	21	0.7						
46	San Javier	25.93	-111.62													L13	4	0.76			
45	Loreto	25.93	-111.37										L15	19	0.73						
47	Comondú	25.98	-111.89										L17	20	0.74						
48	San Miguel	26.01	-111.87																L11	6	0.68
	de																				
	Comondú																				
49	San José	26.06	-111.81													L14	16	0.8	L09	2	0.63
	de																				
	Comondú																				
50	Isla	26.11	-111.28										L06	6	0.65						
- 4	Coronado	26.42	112.20			0.42															
51	San	26.13	-112.26	L45	14	0.42															
53	Gregorio	26.2	112 02							1.06	ГЭ	0.0	122	n n	0.76	115	0	0.76		7	0.66
52		20.2	-112.03							LUG	52	0.8	L23	23	0.76	L12	ð	0.76	LUS	/	0.00
	La Durísima																				
53	San Isidro	26 21	-112 04													116	7	0.8			
	5411 ISIAI 0	-0.21	±±2.07													-10	,	0.0			

1	1	1
<u>т</u>	4	

54	Carambuc he	26.22	-112.02													L17	4	0.67	L01	8	0.64
55	Cadejé	26.37	-112.5							L01	52	0.84									
56	Estero San Nicolás	26.56	-111.57																L02	8	0.67
57	Bahía Concepció n	26.65	-111.91	L28	19	0.47															
59	Chihuahua	26.66	-107.31													L37	1	0.59			
58	El Cuarenta	26.66	-112.93	L26	3	0.32	L26	17	0.37												
60	Mulegue	26.79	-111.88										L18	21	0.76						
61	Álamos	27	-108.74													L30	14	0.8			
62	San José de	27.07	-112.25													L19	23	0.83	L10	15	0.74
	Magdalena																				
63	San Ignacio	27.17	-112.87													L20	15	0.82			
64	Isla San Marcos	27.2	-112.09										L21	4	0.76						
65	Santa Águeda	27.27	-112.26	L20	26	0.36	L20	14	0.27												
66	San Ignacio	27.3	-112.88																L07	3	0.47
67	Vizcaino	27.42	-113.26										L28	5	0.69						
68	Volcán de las tres vírgenes	27.43	-112.52										L27	20	0.77						
69	El Arco	28.03	-113.4										L01	17	0.78						
70	Santa Gertrudis	28.05	-113.09																L12	9	0.61
71	Santa Gertrudis	28.06	-111.1													L22	13	0.8			
72	Piedra Blanca	28.23	-113.16	L24	30	0.44	L24	31	0.36												
73	El Rosarito	28.62	-114.03							L04	10	0.84									

74	Isla san Esteban	28.69	-112.55	L34	17	0.37											
75	Isla la Chovuda	28.74	-112.31	L35	3	0.39											
76	, Isla Tiburón	28.77	-112.26				L36	20	0.35								
77	Isla Tiburón 2	28.77	-112.26				L40	17	0.26								
78	San Borja	28.78	-113.92											L23	22	0.82	
79	Bahía de Kino	28.85	-111.96											L28	10	0.76	
80	Bahía de Ios Ángeles	28.93	-113.55								L03	18	0.75	L24	6	0.71	
81	Bahía Sargento	28.96	-112.13	L41	25	0.3											
82	Isla Tiburón	29.02	-112.29											L27	6	0.79	
83	Punta Prieta	29.06	-114.16	L22	38	0.34	L22	21	0.24		L02	11	0.79				
84	Bahía Sargento	29.21	-112.2				L41	40	0.31								
85	Bahía Sargento 2	29.21	-112.2				L43	4	0.49								
86	Cataviña	29.7	-114.83											L25	11	0.77	
88	San Luis Gonzaga	29.77	-114.41								L14	20	0.76				
87	Cataviña	29.77	-114.77	L29	10	0.36											
89	San Fernando Velicata	29.97	-115.19				L29	26	0.36								
90	Puertecito s	30.44	-114.65								L20	10	0.78				
91	San Felipe	31.03	-114.84											L26	6	0.7	
94	Valle Trinidad	31.29	-115.35								L26	23	0.75				
92	San Pedro	31.29	-116.03				L30	21	0.33								

93	San Pedro 2	31.29	-116.03				L34	5	0.31			
95	San Pedro	31.3	-115.43	L30	23	0.3						
96	Ensenada	31.78	-116.6							L02	26	0.81

Anexo C. Tablas de distancias genéticas de Nei y Edwards

Tabla B1.Distancias genéticas de Nei (diagonal superior) y distancias genéticas de Edwards (diagonal inferior) para Pachycereuspringlei

	L01	L03	L05	L12	L15	L16	L20	L22	L24	L26	L28	L29	L30	L32	L34	L35	L41	L43	L45	L46
L01	0.00	0.03	0.14	0.05	0.04	0.07	0.13	0.11	0.11	0.16	0.07	0.11	0.13	0.09	0.18	0.14	0.16	0.25	0.06	0.01
L03	0.20	0.00	0.09	0.03	0.02	0.03	0.11	0.08	0.08	0.14	0.05	0.11	0.10	0.05	0.15	0.09	0.14	0.18	0.01	0.01
L05	0.31	0.29	0.00	0.10	0.11	0.08	0.07	0.11	0.10	0.17	0.09	0.16	0.10	0.06	0.16	0.03	0.15	0.25	0.10	0.07
L12	0.24	0.20	0.26	0.00	0.03	0.05	0.16	0.13	0.16	0.19	0.11	0.14	0.16	0.08	0.22	0.13	0.22	0.25	0.08	0.05
L15	0.20	0.21	0.30	0.23	0.00	0.03	0.13	0.10	0.09	0.13	0.05	0.11	0.13	0.07	0.16	0.12	0.17	0.19	0.06	0.03
L16	0.23	0.19	0.28	0.25	0.19	0.00	0.11	0.06	0.08	0.14	0.05	0.11	0.08	0.01	0.16	0.11	0.15	0.18	0.03	0.03
L20	0.34	0.34	0.33	0.38	0.34	0.32	0.00	0.07	0.07	0.14	0.03	0.08	0.09	0.11	0.09	0.01	0.10	0.18	0.08	0.04
L22	0.35	0.32	0.34	0.36	0.33	0.27	0.27	0.00	0.04	0.10	0.04	0.02	0.04	0.05	0.05	0.01	0.06	0.17	0.06	0.04
L24	0.30	0.29	0.34	0.35	0.28	0.26	0.27	0.21	0.00	0.10	0.02	0.07	0.07	0.10	0.03	0.01	0.03	0.16	0.07	0.04
L26	0.43	0.45	0.48	0.47	0.40	0.40	0.45	0.39	0.40	0.00	0.07	0.08	0.19	0.13	0.13	0.05	0.15	0.13	0.08	0.07
L28	0.26	0.27	0.30	0.31	0.24	0.24	0.25	0.26	0.23	0.40	0.00	0.05	0.09	0.07	0.06	0.02	0.07	0.12	0.02	0.01
L29	0.37	0.36	0.39	0.38	0.37	0.34	0.28	0.18	0.27	0.42	0.31	0.00	0.10	0.12	0.05	0.02	0.08	0.14	0.10	0.06
L30	0.37	0.36	0.31	0.40	0.38	0.33	0.31	0.28	0.32	0.46	0.34	0.33	0.00	0.07	0.08	0.06	0.05	0.27	0.10	0.07
L32	0.29	0.28	0.28	0.31	0.28	0.21	0.34	0.29	0.30	0.40	0.29	0.37	0.32	0.00	0.17	0.09	0.15	0.22	0.04	0.04
L34	0.39	0.40	0.42	0.43	0.39	0.38	0.33	0.23	0.30	0.45	0.34	0.26	0.32	0.40	0.00	0.00	0.01	0.18	0.14	0.09
L35	0.41	0.38	0.38	0.41	0.39	0.38	0.28	0.25	0.33	0.44	0.35	0.25	0.35	0.39	0.27	0.00	0.00	0.11	0.08	0.02
L41	0.40	0.38	0.40	0.41	0.39	0.36	0.31	0.22	0.26	0.44	0.33	0.26	0.27	0.37	0.23	0.25	0.00	0.23	0.14	0.08
L43	0.45	0.40	0.48	0.46	0.43	0.38	0.47	0.46	0.45	0.50	0.44	0.47	0.53	0.43	0.50	0.48	0.52	0.00	0.18	0.17
L45	0.28	0.25	0.35	0.32	0.27	0.23	0.28	0.28	0.25	0.37	0.19	0.33	0.36	0.26	0.37	0.38	0.35	0.44	0.00	0.00
L46	0.20	0.23	0.29	0.27	0.24	0.24	0.27	0.27	0.26	0.40	0.25	0.31	0.32	0.25	0.36	0.34	0.35	0.46	0.25	0.00

Tabla B2.	Distancias genéticas de Nei (diagonal superior) y distancias genéticas de Edwards (diagonal inferior) para Stenocereus
gummosus	

	L01	L03	L04	L05	L10	L13	L20	L22	L24	L26	L29	L30	L34	L36	L40	L41	L43
L01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	0.00	0.02	0.03	0.02	0.02	0.03	0.01	0.00
L03	0.26	0.00	0.01	0.01	0.03	0.01	0.01	0.05	0.01	0.00	0.04	0.03	0.02	0.03	0.07	0.01	0.00
L04	0.19	0.28	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.03	0.03	0.02	0.06	0.06	0.02	0.02	0.07	0.00	0.01
L05	0.13	0.28	0.23	0.00	0.01	0.00	0.01	0.03	0.03	0.02	0.06	0.05	0.03	0.03	0.07	0.01	0.01
L10	0.22	0.32	0.23	0.24	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.03	0.05	0.08	0.01	0.02	0.03	0.01	0.02
L13	0.16	0.26	0.25	0.17	0.17	0.00	0.00	0.02	0.02	0.01	0.03	0.05	0.01	0.01	0.03	0.01	0.00
L20	0.19	0.32	0.18	0.24	0.21	0.25	0.00	0.01	0.02	0.01	0.04	0.05	0.00	0.01	0.03	0.00	0.00
L22	0.21	0.31	0.18	0.25	0.21	0.24	0.18	0.00	0.03	0.03	0.03	0.07	0.00	0.00	0.00	0.02	0.07
L24	0.21	0.25	0.18	0.28	0.27	0.24	0.21	0.21	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.03	0.02	0.00
L26	0.20	0.27	0.21	0.26	0.27	0.25	0.18	0.20	0.16	0.00	0.01	0.00	0.01	0.01	0.04	0.01	0.00
L29	0.24	0.28	0.23	0.30	0.29	0.26	0.24	0.19	0.10	0.19	0.00	0.03	0.00	0.01	0.01	0.05	0.02
L30	0.24	0.31	0.24	0.28	0.32	0.27	0.24	0.25	0.19	0.21	0.19	0.00	0.04	0.04	0.07	0.05	0.02
L34	0.34	0.33	0.27	0.36	0.28	0.31	0.29	0.25	0.26	0.33	0.25	0.31	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05
L36	0.21	0.30	0.18	0.28	0.24	0.24	0.22	0.16	0.17	0.21	0.20	0.26	0.28	0.00	0.01	0.01	0.04
L40	0.22	0.32	0.26	0.27	0.24	0.24	0.23	0.18	0.24	0.25	0.21	0.23	0.29	0.24	0.00	0.05	0.06
L41	0.25	0.30	0.17	0.29	0.23	0.25	0.20	0.19	0.19	0.22	0.22	0.27	0.24	0.18	0.28	0.00	0.01
L43	0.27	0.40	0.30	0.33	0.30	0.32	0.27	0.33	0.31	0.27	0.34	0.33	0.41	0.33	0.35	0.30	0.00

	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7
L1	0.00	0.18	0.06	0.16	0.09	0.06	0.14
L2	0.45	0.00	0.20	0.31	0.23	0.31	0.19
L3	0.33	0.46	0.00	0.41	0.10	0.05	0.22
L4	0.49	0.59	0.62	0.00	0.27	0.29	0.25
L5	0.36	0.48	0.37	0.57	0.00	0.19	0.25
L6	0.33	0.49	0.34	0.56	0.45	0.00	0.22
L7	0.40	0.48	0.43	0.60	0.45	0.42	0.00

 Tabla B3.
 Distancias genéticas de Nei (diagonal superior) y distancias genéticas de Edwards (diagonal inferior) para Pardosa sierra

	LO	LO	L0	LO	LO	LO	LO	LO	LO	L1	L2																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8
L0	0.0	0.1	0.3	0.3	0.3	0.3	0.1	0.1	0.4	0.2	0.1	0.0	0.2	0.4	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3	0.3	0.3	0.1	0.2	0.2	0.1	0.0	0.1
1	0	0	5	9	4	8	2	6	3	7	8	9	5	1	4	9	8	2	4	7	0	0	4	6	6	9	4	5
L0	0.4	0.0	0.3	0.4	0.4	0.3	0.1	0.2	0.3	0.4	0.2	0.1	0.2	0.3	0.2	0.3	0.2	0.2	0.1	0.1	0.2	0.3	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1
2	1	0	0	7	4	5	6	6	6	2	9	6	9	4	2	5	7	4	9	8	3	5	9	8	8	4	1	9
L0	0.4	0.4	0.0	0.7	0.8	0.6	0.4	0.4	0.7	0.6	0.5	0.4	0.5	0.2	0.3	0.6	0.5	0.4	0.4	0.1	0.4	0.5	0.4	0.6	0.6	0.5	0.4	0.3
3	6	8	0	0	0	5	3	0	7	1	9	2	0	0	7	8	8	1	4	9	3	5	7	1	3	0	5	8
L0	0.5	0.6	0.6	0.0	0.8	0.6	0.3	0.6	0.6	0.4	0.8	0.2	0.7	0.8	0.3	0.4	0.2	0.3	0.3	0.8	0.5	0.4	0.4	0.3	0.7	0.7	0.3	0.5
4	5	1	2	0	3	5	2	3	2	8	9	0	4	7	1	7	6	4	1	3	6	2	6	2	4	0	1	6
L0	0.5	0.5	0.6	0.6	0.0	0.6	0.4	0.5	0.7	0.3	0.4	0.4	0.6	0.7	0.7	0.2	0.5	0.6	0.4	0.6	0.6	0.4	0.3	0.4	0.5	0.4	0.3	0.5
5	4	8	2	9	0	6	2	3	6	4	3	4	4	0	0	5	2	6	1	3	2	9	0	7	6	9	9	4
L0	0.5	0.5	0.6	0.6	0.6	0.0	0.4	0.6	0.6	0.7	0.4	0.4	0.6	0.5	0.4	0.6	0.5	0.6	0.5	0.5	0.6	0.7	0.4	0.5	0.5	0.4	0.3	0.3
6	6	8	3	7	6	0	4	1	8	1	1	2	8	6	3	2	4	4	2	3	3	1	1	9	6	8	3	5
L0	0.4	0.4	0.5	0.5	0.5	0.5	0.0	0.1	0.3	0.1	0.4	0.0	0.3	0.5	0.2	0.2	0.1	0.2	0.0	0.4	0.3	0.1	0.1	0.1	0.3	0.3	0.1	0.2
7	0	7	2	6	3	8	0	7	9	4	8	9	4	4	0	2	5	2	7	8	5	7	2	5	9	5	7	9
L0	0.4	0.5	0.4	0.6	0.5	0.6	0.4	0.0	0.6	0.4	0.3	0.2	0.5	0.4	0.3	0.4	0.5	0.3	0.2	0.4	0.3	0.3	0.3	0.3	0.5	0.4	0.3	0.4
8	1	1	9	4	7	3	4	0	2	4	6	6	9	8	9	3	0	2	4	1	6	3	0	8	4	0	0	7
L0	0.6	0.6	0.6	0.6	0.7	0.7	0.6	0.6	0.0	0.7	0.5	0.3	0.6	0.6	0.4	0.6	0.6	0.4	0.3	0.6	0.1	0.7	0.3	0.4	0.4	0.5	0.3	0.5
9	1	3	9	8	0	1	1	6	0	2	8	7	1	7	9	5	0	8	7	6	9	7	9	9	3	5	4	0
L1	0.4	0.5	0.5	0.6	0.4	0.6	0.4	0.5	0.6	0.0	0.5	0.2	0.6	0.6	0.4	0.1	0.2	0.3	0.2	0.6	0.6	0.2	0.2	0.3	0.6	0.5	0.2	0.4
0	9	7	6	2	9	5	0	4	9	0	9	5	1	9	6	7	6	5	3	8	3	1	8	5	4	7	8	6
L1	0.5	0.5	0.6	0.7	0.6	0.6	0.6	0.5	0.7	0.6	0.0	0.3	0.7	0.5	0.5	0.4	0.7	0.5	0.4	0.4	0.3	0.4	0.4	0.6	0.3	0.3	0.2	0.3
1	3	9	3	5	5	4	2	5	0	7	0	7	1	7	9	4	2	1	1	4	3	5	4	0	6	0	1	6
L1	0.3	0.4	0.4	0.5	0.5	0.5	0.3	0.4	0.6	0.4	0.5	0.0	0.4	0.4	0.1	0.1	0.0	0.1	0.0	0.4	0.2	0.3	0.1	0.1	0.3	0.3	0.0	0.1
2	3	3	8	3	3	6	4	4	0	5	7	0	6	8	2	9	9	4	7	4	7	2	3	5	4	2	5	9
L1	0.6	0.6	0.6	0.7	0.7	0.7	0.6	0.7	0.7	0.7	0.7	0.6	0.0	0.6	0.2	0.4	0.5	0.3	0.4	0.6	0.4	0.5	0.3	0.5	0.5	0.4	0.3	0.2
3	4	4	8	4	1	3	5	1	4	1	5	7	0	4	8	9	0	7	7	1	6	3	0	8	3	9	8	4
L1	0.5	0.4	0.4	0.7	0.6	0.6	0.5	0.5	0.6	0.6	0.6	0.5	0.7	0.0	0.6	0.6	0.7	0.5	0.5	0.1	0.4	0.6	0.5	0.6	0.7	0.3	0.4	0.6
4	1	9	1	0	2	0	7	4	8	2	2	1	1	0	3	5	5	4	7	6	8	7	5	5	0	8	8	5
L1	0.4	0.4	0.4	0.5	0.6	0.5	0.4	0.4	0.6	0.5	0.6	0.3	0.6	0.5	0.0	0.4	0.1	0.2	0.2	0.5	0.3	0.4	0.1	0.2	0.3	0.4	0.1	0.1
5	3	9	9	6	2	8	3	8	5	5	3	7	4	9	0	7	7	1	1	6	2	5	7	2	2	0	8	5
L1	0.4	0.5	0.5	0.5	0.4	0.6	0.4	0.5	0.6	0.4	0.6	0.4	0.6	0.5	0.5	0.0	0.2	0.3	0.2	0.5	0.6	0.3	0.2	0.3	0.5	0.3	0.2	0.2

Tabla B4.Distancias genéticas de Nei (diagonal superior) y distancias genéticas de Edwards (diagonal inferior) para Dipsosaurusdorsalis

7 5 5 6 4 1 5 8 1 1 1 5 0 3 0 6 8 0 0 9 9 3 6 6 0 3 4 1 4 0.5 0.5 0.2 0.4 0.4 0.5 0.5 0.6 0.3 0.5 0.6 0.4 0.6 0.3 0.6 0.4 0.0 0.2 0.1 0.6 0.4 0.2 0.1 0.6 0.4 0.2 L1 0.4 0.1 2 3 8 2 5 5 7 2 5 7 8 8 7 7 0 7 7 5 4 1 4 6 9 4 0 4 1 0 6 0.2 0.3 0.6 0.6 0.5 0.6 0.5 0.0 0.2 0.5 0.2 0.3 0.2 L1 0.4 0.4 0.5 0.6 0.4 0.4 0.5 0.3 0.4 0.4 0.4 0.2 0.4 0.0 0.1 5 8 2 3 8 2 9 5 5 2 9 0 5 3 1 3 2 8 5 8 4 1 6 4 0 0 4 8 7 0.3 0.5 0.3 0.4 0.6 0.3 0.6 0.5 0.4 0.4 0.3 0.0 0.4 0.2 0.2 0.2 0.1 0.2 0.1 0.2 L1 0.4 0.5 0.5 0.6 0.4 0.6 0.4 0.4 7 2 2 2 2 7 9 9 7 4 6 3 0 7 8 1 8 2 4 8 4 3 9 0 6 9 0 6 6 0.7 0.5 0.7 0.6 0.5 0.6 0.6 0.6 0.5 0.6 0.6 0.4 0.6 0.6 0.6 0.6 0.0 0.3 0.6 0.5 0.4 0.3 L2 0.4 0.4 0.7 0.6 0.4 0.4 0 5 6 5 2 5 2 0 8 1 7 2 6 2 2 0 1 2 0 0 0 9 4 2 0 9 3 3 9 0.7 0.6 0.7 0.7 0.6 0.6 0.5 0.6 0.0 0.3 0.3 L2 0.6 0.6 0.6 0.7 0.7 0.6 0.6 0.6 0.6 0.5 0.6 0.6 0.2 0.1 0.4 0.2 0.3 3 3 3 5 9 8 9 8 9 3 9 2 1 0 0 4 1 1 6 1 4 0 1 6 0 6 0 4 5 L2 0.4 0.5 0.5 0.6 0.5 0.6 0.4 0.5 0.6 0.4 0.6 0.4 0.7 0.6 0.5 0.4 0.4 0.5 0.4 0.6 0.6 0.0 0.3 0.3 0.5 0.5 0.3 0.4 2 8 3 7 1 4 4 3 1 9 5 2 7 1 1 4 2 6 0 6 3 6 0 2 1 7 2 0 7 0.3 0.5 0.5 0.3 0.4 0.5 0.6 0.3 0.6 0.5 0.4 0.4 0.3 0.6 0.6 0.4 0.0 0.1 0.3 0.3 L2 0.4 0.6 0.4 0.4 0.4 0.4 0.1 0.1 3 8 6 0 0 7 8 8 5 9 3 1 6 3 5 2 1 8 1 2 0 1 8 0 7 0 1 4 0 0.5 0.5 0.6 0.5 0.6 0.5 0.4 0.4 0.3 0.6 0.6 0.5 0.4 0.0 0.4 0.3 L2 0.4 0.4 0.5 0.5 0.6 0.4 0.6 0.4 0.4 0.4 0.4 0.2 4 3 9 7 6 6 1 1 1 2 3 3 1 8 9 7 8 9 3 1 0 2 3 0 0 3 2 0 3 0.5 0.5 0.6 0.7 0.6 0.6 0.6 0.6 0.6 0.6 0.6 0.5 0.7 0.6 0.5 0.6 0.6 0.5 0.5 0.6 0.5 0.6 0.5 0.6 0.0 0.5 0.2 0.3 L2 5 6 8 4 8 9 4 3 7 9 0 7 4 6 6 5 5 8 8 6 7 0 0 7 7 3 4 4 4 0.5 0.5 0.4 0.5 0.5 0.5 0.6 0.5 0.4 0.5 0.0 0.2 L2 0.4 0.4 0.5 0.6 0.5 0.4 0.6 0.5 0.5 0.6 0.4 0.5 0.5 0.4 0.6 0.2 6 4 1 1 5 6 8 9 1 6 8 7 7 7 7 2 0 2 1 2 9 5 4 8 1 5 0 7 4 0.0 0.3 0.5 0.5 0.5 0.3 0.6 0.5 0.4 0.3 0.4 0.5 0.5 0.4 0.5 0.4 L2 0.4 0.5 0.5 0.5 0.4 0.4 0.4 0.4 0.4 0.4 0.4 0.1 7 3 1 1 5 5 5 0 7 8 9 2 2 5 4 1 4 1 3 0 6 7 9 1 2 4 9 0 4 L2 0.5 0.5 0.5 0.6 0.6 0.6 0.5 0.6 0.7 0.6 0.6 0.5 0.6 0.6 0.5 0.5 0.5 0.5 0.5 0.6 0.6 0.6 0.5 0.5 0.6 0.5 0.5 0.0 2 7 3 2 3 3 2 8 3 3 5 8 1 6 6 5 8 2 6 6 0 6 6 6 4 8 4 3 0

	LO	LO	L0	L0	L0	L0	LO	L0	L0	L1	L2	L3	L3	L3	L3	L3															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	0	2	5	7	9
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	1.
0	00	53	21	93	44	31	40	64	75	32	46	63	60	76	30	40	41	57	23	61	49	65	56	70	79	66	64	96	68	15	05
1																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	1.	1.	1.
0	55	00	26	71	48	91	24	87	58	82	73	59	69	68	06	43	65	63	49	86	66	82	70	86	04	89	76	97	07	73	29
2																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.
0	44	53	00	45	37	51	19	55	63	04	55	43	52	45	08	31	38	47	34	63	60	51	47	52	68	54	53	67	69	20	98
3																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	1.
0	56	59	53	00	74	97	46	58	91	37	85	63	75	73	73	55	68	67	80	69	89	77	69	23	95	71	92	70	86	66	23
4																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	1.	0.	0.	0.	1.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	1.
0	67	69	68	70	00	98	38	38	74	86	89	43	58	10	65	60	64	73	58	70	77	46	59	77	07	66	86	89	89	95	11
5																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	1.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	1.	1.
0	52	69	60	68	73	00	67	73	07	33	70	70	60	83	64	50	37	48	30	41	40	62	80	89	95	93	98	00	75	63	68
6																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.
0	46	54	48	56	64	59	00	59	37	84	54	37	64	51	83	20	47	31	32	55	53	67	44	36	49	41	53	68	59	35	87
7																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	1.	1.	0.	0.	1.	3.	1.
0	67	75	69	69	85	76	70	00	61	64	60	58	56	57	80	43	60	51	74	65	68	58	70	01	27	02	95	60	07	40	58
8																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	1.	1.
0	70	73	73	75	79	74	65	69	00	03	90	50	73	74	94	47	49	28	64	51	49	91	68	73	48	56	66	01	67	24	03
9																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	1.	1.	0.	1.	0.	1.	0.	1.	1.	1.	1.	1.	1.	1.	0.	1.	1.	2.
1	74	72	76	81	85	78	71	77	77	00	77	02	99	00	35	74	19	86	02	95	11	70	29	61	19	44	05	65	40	93	64
0																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	1.	1.
1	59	66	61	64	77	71	61	76	75	71	00	70	66	77	65	55	62	65	50	91	64	91	71	83	70	81	73	06	73	37	11
3																															

Tabla B5.Distancias genéticas de Nei (diagonal superior) y distancias genéticas de Edwards (diagonal inferior) para Melanerpesuropygialis

L 0. 1. 1. 51 64 52 58 70 61 49 66 64 69 62 00 26 49 63 19 41 30 47 48 48 40 21 66 81 68 83 75 72 53 12 1 4 L 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 2. 1. 1 53 65 53 57 72 58 52 70 67 74 62 44 00 63 55 22 31 37 53 63 54 50 47 96 94 82 75 76 57 14 36 5 L 0. 0. 0. 62 66 62 65 79 69 60 67 70 72 69 55 58 00 45 39 58 55 60 49 57 64 58 91 83 63 81 83 82 97 14 1 6 L 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 1. 1. 1. 0. 1. 1. 0. 1. 1. 0. 2. 2. 1 73 79 74 66 88 82 70 75 77 84 74 64 63 62 00 57 83 73 08 15 19 92 02 57 19 97 30 17 98 82 02 7 L 0. 1. 1. 55 63 62 67 59 36 45 50 66 00 17 22 33 37 40 51 31 54 55 52 1 46 59 51 54 70 44 63 45 70 49 12 8 L 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 1. 1. 1 46 60 50 56 72 53 47 68 64 72 60 46 47 53 67 35 00 27 42 31 30 48 49 71 73 70 53 78 40 41 17 9 L 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 1. 1. 58 61 74 57 49 68 60 72 65 41 49 55 68 41 44 00 41 35 32 59 43 62 59 63 70 48 2 56 65 50 30 12 0 L 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 1. 2 51 57 70 54 46 71 66 72 59 45 43 57 68 38 40 46 00 41 47 71 49 63 67 52 56 72 44 99 08 46 59 1 L 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 1. 1. 67 71 69 45 51 54 72 44 42 44 47 00 24 74 46 69 73 56 2 57 61 75 55 53 54 65 64 56 77 48 67 15 2 L 0. 1. 1. 2 54 63 58 58 75 57 51 69 64 73 65 46 49 54 70 43 40 41 47 41 00 48 46 59 74 47 52 87 63 53 09 3 L 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 1. 0. 0. 0. 0. 2. 1. 2 59 68 62 61 69 60 58 69 67 82 72 52 54 59 70 52 52 51 58 58 51 00 57 80 15 88 84 84 96 17 45 4 L 0. 1. 1. 2 54 63 55 60 70 60 52 64 68 73 68 48 51 58 70 45 46 48 45 45 46 55 00 54 71 54 71 86 62 83 01 5 L 0. 1. 0. 1. 0. 2 64 70 60 68 74 69 54 76 69 81 70 57 63 68 76 56 54 54 58 58 56 65 52 00 39 46 41 02 53 64 86

6																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
2	65	67	66	70	79	73	59	76	65	76	68	60	63	67	75	56	59	59	58	62	62	70	61	55	00	43	46	80	40	98	81
7																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.
2	58	67	57	60	75	64	54	71	64	78	66	56	53	55	69	50	50	51	54	53	50	64	53	56	56	00	41	52	53	38	74
8																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	1.
3	58	64	61	61	76	65	54	77	70	76	67	58	59	63	73	48	49	54	50	57	54	66	54	51	54	52	00	68	40	24	00
0																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.
3	65	67	64	63	81	70	58	75	70	75	73	60	63	69	73	59	59	58	62	63	61	67	61	66	65	60	62	00	81	63	88
2																															
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.
3	59	65	58	60	74	65	55	75	69	79	67	53	50	62	66	48	45	51	50	56	53	62	54	57	55	52	48	64	00	13	81
5	•	•	•	•	•	0	0	0	0	•	•	•	0	0	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
L	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.
3	84	87	87	85	83	88	87	94	86	88	88	84	87	88	89	82	82	83	83	86	85	89	87	87	80	83	82	87	79	00	11
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	~	0	0	~	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	~
L 2	0. 70	0. 72	U.	U.	0.	0.	U.	U.	0.	0.	0.	U.	0. 75	0.	0.	0. 72	U.	0. 75	0. 75	0. 70	U.	0.	0. 72	0. 75	0. 70	0.	0. 75	0. 70	U.	0.	0.
5	76	12	74	74	79	83	/1	79	δU	89	79	74	75	//	δZ	12	/1	/5	/5	76	74	76	/3	/5	70	/3	75	70	/1	٥/	00
9																															

	L13	L06	L14	L03	L04	L11	L09	L05	L01	L02	L10	L07	L12
L13	0.00	0.31	0.18	0.13	0.08	0.18	0.15	0.02	0.13	0.03	0.23	0.08	0.13
L06	0.58	0.00	0.28	0.19	0.26	0.22	0.41	0.26	0.02	0.29	0.51	0.18	0.09
L14	0.42	0.58	0.00	0.31	0.15	0.16	0.36	0.15	0.18	0.19	0.19	0.18	0.18
L03	0.49	0.54	0.50	0.00	0.25	0.15	0.25	0.23	0.13	0.13	0.37	0.20	0.05
L04	0.62	0.64	0.55	0.65	0.00	0.14	0.17	0.01	0.14	0.13	0.32	0.11	0.18
L11	0.51	0.63	0.54	0.53	0.61	0.00	0.40	0.22	0.13	0.28	0.37	0.17	0.20
L09	0.59	0.65	0.61	0.59	0.69	0.54	0.00	0.00	0.20	0.22	0.35	0.22	0.29
L05	0.47	0.56	0.54	0.48	0.64	0.52	0.54	0.00	0.06	0.04	0.26	0.11	0.17
L01	0.43	0.60	0.51	0.51	0.59	0.44	0.54	0.48	0.00	0.13	0.33	0.07	0.05
L02	0.50	0.55	0.44	0.53	0.60	0.59	0.65	0.54	0.56	0.00	0.14	0.17	0.16
L10	0.41	0.51	0.41	0.48	0.58	0.49	0.56	0.45	0.47	0.37	0.00	0.32	0.31
L07	0.55	0.68	0.60	0.62	0.65	0.57	0.46	0.56	0.52	0.63	0.56	0.00	0.05
L12	0.55	0.64	0.57	0.49	0.67	0.50	0.61	0.57	0.56	0.61	0.55	0.60	0.00

 Tabla B6.
 Distancias genéticas de Nei (diagonal superior) y distancias genéticas de Edwards (diagonal inferior) para Basilinna xantusii