



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**ESTRUCTURA GENÉTICA DE *Dipsosaurus dorsalis* (BAIRD Y
GIRARD, 1852) EN LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA. UN
ESTUDIO COMPARANDO SECUENCIAS DE ADN
MITOCONDRIAL Y LOCI MICROSATÉLITES.**

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

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

P r e s e n t a

Víctor Manuel Arano Sierra

La Paz, Baja California Sur, septiembre de 2022.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 13:42 horas del día 13 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:

"Estructura genética de *Dipsosaurus dorsalis* (Baird y Girard, 1852) en la Península de Baja California. Un estudio comparando secuencias de ADN mitocondrial y loci microsatélites."

Presentada por el alumno:

Víctor Manuel Arano Sierra

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Ecología de Zonas Áridas.**

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



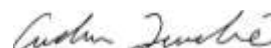
Dr. Francisco Javier García de León
Director de Tesis




Dr. Enrique Morales Bojórquez
Co-Tutor de Tesis



Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco
Co-Tutor de Tesis



Dr. Adam Leaché
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.

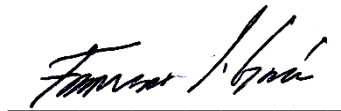
Los miembros del comité de tesis del estudiante Victor Manuel Arano Sierra del Programa de Maestría en el Uso Manejo y Preservación de los Recursos Naturales con orientación en Ecología de Zonas Áridas, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo.Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio:
 1. iThenticate
- Filtros utilizados:
 2. Citas y bibliografía excluidas
- Porcentajes de similitud: 14 %
Se muestra captura de pantalla

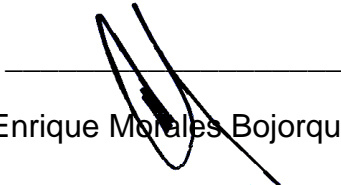


	Citas excluidas Bibliografía excluida	14% SIMILAR
Resumen de Coincidencias		
1	Internet 395 palabras Copiado el 01-Nov-2021 dspace.cibnor.mx:8080	2%
2	Internet 321 palabras Copiado el 11-Sep-2017 dooplayer.es	2%
3	Internet 237 palabras hdl.handle.net	1%
4	Internet 198 palabras Copiado el 16-Jun-2015 sedici.unlp.edu.ar	1%
5	Internet 124 palabras repositorio.unal.edu.co	1%
6	Internet 87 palabras Copiado el 08-Mar-2022 repositorioinstitucional.uabc.mx	<1%
7	Internet 53 palabras Copiado el 30-Ene-2020 www.scielo.org.mx	<1%

Firmas del comité



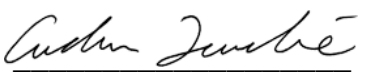
Dr. Francisco Javier García de León



Dr. Enrique Morales Bojorquez



Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco



Dr. Adam Leaché

Conformación de Comités

Comité Tutorial

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

Dr. Enrique Morales Bojórquez
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Tutor de Tesis

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

Dr. Adam Leaché
Universidad de Washington
Co-Tutor de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. Francisco Javier García de León
Dr. Enrique Morales Bojórquez
Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco
Dr. Adam Leaché

Jurado en Examen

Dr. Francisco Javier García de León
Dr. Enrique Morales Bojórquez
Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco

Suplente

Dr. Adam Leaché

Resumen

La filogeografía es una rama de la genética de poblaciones que permite comprender los patrones de variación y distribución de los alelos y haplotipos dentro y entre las diferentes especies, para así poder explicar los fenómenos evolutivos e impulsar mejores acciones de manejo ambiental que promuevan la conservación de la biodiversidad. A pesar de los esfuerzos por esclarecer la filogeografía del “cachorón güero” (*Dipsosaurus dorsalis*), aún se desconoce si la conformación de su estructura genética actual se consolidó en tiempos recientes, o si su divergencia es más antigua. En este estudio se utilizó un set de datos microsatélites (publicado anteriormente) y dos fragmentos del ADN mitocondrial (ADNmt) para analizar la estructura genética de *D. dorsalis* en la Península de Baja California (PBC) y determinar si ambos marcadores presentan la misma señal filogeográfica o si presentan discordancia mitonuclear, y en este caso explicar sus causas. Para ello se extrajo el ADN de 155 individuos de la especie *D. dorsalis* y se amplificó mediante PCR los fragmentos de los genes mitocondriales Citocromo Oxidasa Subunidad I y Citocromo B. A partir de los análisis de estructura poblacional se identificaron tres linajes: Península Centro – Sur (PCS); Península Norte (PN); Estados Unidos y Sonora (EUS). A partir del análisis de los tiempos de divergencia se determinó que la especie parece haber sufrido dos importantes eventos divergentes, el primero de ellos ocurrió ~ 31 – 295 mil años y separó al linaje más norteño (EUS). El segundo evento parece haber fragmentado a los linajes del interior de la PBC en dos (PN y PCS) ocurrió hace ~ 9 – 76 mil años. Dichos eventos se ven apoyados por el análisis de demografía histórica ya que *D. dorsalis* parece haber adquirido su estructura poblacional de manera reciente (~ 260 mil) después de un largo periodo de estabilidad (~ 640 mil). Finalmente, los patrones de estructura genética poblacional de los marcadores mitocondriales y nucleares no son conclusivos con respecto a un patrón de discordancia mitonuclear. Se propone que las oscilaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno en conjunto con la heterogeneidad del paisaje, pudieron tener una gran influencia en la conformación de la estructura genética actual de la especie.

Palabras clave: ADN mitocondrial, filogeografía, estructura genética, discordancia mitonuclear, tiempos de divergencia.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4817-6761>

Vo. Bo. Director de Tesis



Dr. Francisco Javier García de León

Summary

Phylogeography is a branch of population genetics that allows us to understand the patterns of variation and distribution of alleles and haplotypes within and between different species, to explain evolutionary phenomena and promote better environmental management actions that promote the conservation of biodiversity. Despite efforts to clarify the phylogeography of the "cachorón güero" (*Dipsosaurus dorsalis*), it is still unknown whether the conformation of its current genetic structure was consolidated in recent times, or whether its divergence is older. This study used a microsatellite data set (previously published) and two mitochondrial DNA fragments (mtDNA) to analyze the genetic structure of *D. dorsalis* in the Baja California Peninsula (BCP) and determine whether both markers present the same phylogeographic signal or whether they present mitonuclear discordance, and in this case explain their causes. DNA was extracted from 155 individuals of the species *D. dorsalis* and the fragments of the mitochondrial genes Cytochrome Oxidase Subunit I (COI) and Cytochrome B (CytB) were amplified by PCR. Three lineages were identified from population structure analyses: South – Central Peninsula (SCP); North Peninsula (NP); United States and Sonora (USS). From the analysis of divergence times, it was determined that the species appears to have suffered two important divergent events, the first of which occurred ~ 31 - 295 thousand years and separated the northernmost lineage (USS). The second event seems to have fragmented the inner lineages of the BCP into two (NP and SCP) occurred ~ 9 - 76 thousand years ago. Such events are supported by historical demographic analysis as *D. dorsalis* appears to have recently acquired its population structure (~ 260 thousand years) after a long period of stability (~ 640 thousand years). Finally, population genetic structure patterns of mitochondrial and nuclear markers are not conclusive with respect to a mitonuclear discordance pattern. It is proposed that the climatic oscillations that occurred during the Pleistocene along with the heterogeneity of the landscape, could have a great influence on the conformation of the current genetic structure of the species.

Keywords: Mitochondrial DNA, phylogeography, genetic structure, mitonuclear discordance, divergence times.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4817-6761>

Vo. Bo. Director de Tesis



Dr. Francisco Javier García de León

Dedicatoria

A la entropía.

A Frida.

Agradecimientos

A la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. por todo el apoyo durante mi estancia en el Centro y por fungir como Institución receptora de mis estudios de Maestría. Al CONACyT por la beca otorgada con el número de registro CVU 1081325 durante mi periodo como estudiante.

Al Laboratorio de Genética para la Conservación por permitirme desarrollar el Proyecto “Estructura genética de *Dipsosaurus dorsalis* en la península de Baja California. Un estudio comparando secuencias de ADN mitocondrial y loci microsatélites.”

Al Dr. Francisco Javier García de León por estar dispuesto a escuchar, por guiarme a lo largo del proyecto y alentarme a apreciar la Ciencia desde otras perspectivas. Al Dr. Adam Leaché por todo su apoyo y consejos que me guiaron en el desarrollo de este trabajo. Al Dr. Enrique Morales Bojórquez y al Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco por su asesoría y consejos.

A los compañeros del Laboratorio de Genética para la Conservación del CIBNOR: Adonaji Orozco, gracias por esos días de enseñanza, Josué Martínez y Verónica Mendoza, gracias a ambos por brindarme siempre un espacio de su tiempo para asesorarme en el uso de nuevos softwares. A mi compañera Anayeli Márquez, con quien compartí alegrías y tristezas a lo largo del Posgrado. A la Técnica Laura Carreón Palau por siempre mostrar una cara amiga y afectiva, y por compartir su pasión por la ciencia y la conservación.

A mis Padres, quienes me han apoyado en cada decisión de mi vida y me han brindado la seguridad de saber que siempre cuento con ellos. Los amo.

A María José, quien como compañera de vida ha sido mi amor, mi cómplice y mi todo. Te amo.

A mis viejos y nuevos amigos, en quienes siempre he encontrado nuevas ideas y perspectivas, y junto a los cuales he tenido la oportunidad de crecer.

Gracias a todos.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	x
Abreviaturas	xi
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	5
2.1 Genética de poblaciones	5
2.2 Estructura genética poblacional	6
2.3 Marcadores moleculares	8
2.4 Discordancia mitonuclear	10
2.5 Neutralidad	11
2.6 Especie sujeto de estudio: <i>Dipsosaurus dorsalis</i>	13
2.7 Filogeografía y el Pleistoceno	15
3. JUSTIFICACIÓN	17
4. HIPÓTESIS	18
5. OBJETIVOS	19
5.1 Objetivo general	19
5.2 Objetivos particulares	19
6. MATERIAL Y MÉTODOS	20
6.1 Muestras biológicas	20
6.2 Secuencias de ADN mitocondrial	23
6.2.1 Extracción de ADN mitocondrial	23
6.2.2 Amplificación del ADN mitocondrial y secuenciación	23
6.3 Describir la estructura filogeográfica mediante la variación de secuencias del ADN mitocondrial de <i>Dipsosaurus dorsalis</i>	24
6.3.1 Análisis de Coordenadas Principales	24
6.3.2 Fenogramas	25
6.3.3 Red de haplotipos	25
6.3.4 Forma del paisaje genético	25
6.3.5 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)	26
6.3.6 Aislamiento por distancia	26
6.4 Estimar la historia demográfica y los tiempos de divergencia para determinar si las fechas estimadas de diferenciación genética coinciden con los cambios climáticos del Pleistoceno	27
6.5 Analizar si existe discordancia mitonuclear entre marcadores nucleares y mitocondriales	28
6.5.1 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)	28
6.5.2 Análisis de Congruencia entre Matrices de Distancia Genética (CADM)	28
6.5.3 Fenograma usando loci microsatélites	29
6.5.4 Interpolación del paisaje genético	29
7. RESULTADOS	30
7.1 Secuencias de ADN mitocondrial	30

7.2 Describir la estructura filogeográfica mediante la variación de secuencias del ADN mitocondrial de <i>D. dorsalis</i>	30
7.2.1 Análisis de Coordenadas Principales (ACP)	30
7.2.2 Fenogramas	32
7.2.3 Redes de haplotipos	35
7.2.4 Forma del paisaje genético	36
7.2.5 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)	37
7.2.6 Aislamiento por distancia	38
7.2.7 Diversidad haplotípica y nucleotídica	38
7.3 Estimar la historia demográfica y los tiempos de divergencia para determinar si las fechas estimadas de diferenciación genética coinciden con los cambios climáticos del Pleistoceno.....	39
7.4 Analizar si existe discordancia mitonuclear entre marcadores nucleares y mitocondriales...	42
7.4.1 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)	42
7.4.2 Análisis de Congruencia entre Matrices de Distancia Genética (CADM).....	42
7.4.3 Fenograma usando loci microsatélites	42
7.4.4 Interpolación del paisaje genético	43
8. DISCUSIÓN	45
8.1 Muestras biológicas.....	45
8.2 Secuencias de ADN.....	46
8.3 Estructura Genética.....	46
8.4 Demografía histórica y tiempos de divergencia.....	50
8.5 Discordancia mitonuclear.....	55
8.6 Implicaciones para la Conservación	57
9. CONCLUSIONES	59
10. LITERATURA CITADA	60
11. ANEXOS	68
Anexo A. Figura A1. Análisis de Coordenadas Principales para el fragmento mitocondriales COI (A) y CytB (B). Grupos genéticos identificados: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.	68
Anexo B. Figura A2. Árboles consenso usando el método de Neighbor Joining y la distancia genética de Nei inferido a partir de 1000 réplicas. A para el gen COI; B para el gen CytB. Los valores de bootstrap se muestran junto a las ramas. El número de individuos que contiene cada haplotipo se muestra entre paréntesis. Los linajes mitocondriales identificados corresponden a los siguientes: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.	70
Anexo C. Figura A3. Red de haplotipos para el gen COI (A); el gen CytB (B). Cada círculo representa un haplotipo y el tamaño de los círculos corresponde con la frecuencia haplotípica. Linajes identificados: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.....	71
Anexo D. Figura A4. Gráfica de la forma del paisaje genético mostrando los patrones de distancias genéticas corregidas para el gen COI (A) y Cytb (B) de <i>D. dorsalis</i> en la Península de Baja California. Los ejes X y Y corresponden a coordenadas geográficas y el eje Z corresponde a la distancia genética entre individuos. Los picos son indicadores de áreas con mayor diferenciación genética y los valles indican mayor flujo genético.....	72

Anexo E. Figura A5. Aislamiento por distancia usando el gen COI = A; CytB = B. La distancia geográfica (eje x en kilómetros) y distancia genética de Nei (eje y) para las 27 localidades del área de la PBC y los 125 individuos correspondientes al estudio previo realizado por (Valdivia-Carrillo et al., 2017).	73
Anexo F. Tabla A1. Matriz de distancia genética de Cavalli Sforza para 15 loci microsatélites. Se utilizó 27 localidades y 125 individuos de <i>Dipsosaurus dorsalis</i> en la Península de Baja California.	74
Anexo G. Tabla A2. Matriz de distancia genética de Nei para 27 localidades y 125 individuos secuenciados con el gen mitocondrial COI para <i>Dipsosaurus dorsalis</i> en la Península de Baja California.	75
Anexo H. Tabla A3. Matriz de distancia genética de Nei 27 localidades y 125 individuos secuenciados con el gen mitocondrial CytB para <i>Dipsosaurus dorsalis</i> en la Península de Baja California.	76

Lista de figuras

- Figura 1.** Área de distribución y sitios de colecta de *Dipsosaurus dorsalis*. Datum: WGS 84/ UTM zona 12 con una proyección cilíndrica, las coordenadas geográficas se presentan en la Tabla 1. El mapa se obtuvo por elaboración propia. *D. dorsalis* en el parque nacional Joshua Tree (A), y Trona Pinnacles (B), California, EUA., La Ventana Baja California Sur, México (C y D). (Foto: Robb Hannawacker, Tony Iwane, Francisco Javier García de León).23
- Figura 2.** Grupo externo usado para estimar tiempos de divergencia en las poblaciones de *Dipsosaurus dorsalis*. (A) Foto de la especie hermana *Brachylophus fasciatus*; (B) Se presenta un fragmento del árbol de Máxima Verosimilitud obtenido por Pyron *et al.* (2013) a partir del análisis de la filogenia del orden Squamata utilizando 12 genes (7 nucleares y 5 mitocondriales).27
- Figura 3.** Análisis de Coordenadas Principales para ambos fragmentos mitocondriales concatenados (COI y CytB). Grupos genéticos identificados: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.31
- Figura 4.** Grupos genéticos identificados a partir del Análisis de Coordenadas Principales. Naranja = Península Centro – Sur (PCS); Rojo = Península Norte (PN); Morado = Estados Unidos y Sonora (EUS).32
- Figura 5.** Árbol consenso usando el método de Neighbor Joining y la distancia genética de Nei inferido a partir de 1000 réplicas para ambos fragmentos mitocondriales concatenados (COI y CytB). Los valores de bootstrap se muestran junto a las ramas. El número de individuos que contiene cada haplotipo se muestra entre paréntesis. Los linajes mitocondriales identificados corresponden a los siguientes: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.34
- Figura 6.** Red de haplotipos para el gen COI (A); el gen CytB (B) y para el concatenado (C). Cada círculo representa un haplotipo y el tamaño de los círculos corresponde con la frecuencia haplotípica. Linajes identificados: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.36
- Figura 7.** Gráfica de la forma del paisaje genético mostrando los patrones de distancias genéticas corregidas para ambos fragmentos mitocondriales concatenados (COI y CytB) de *D. dorsalis* en la Península de Baja California. Los ejes X y Y corresponden a coordenadas geográficas y el eje Z corresponde a la distancia genética entre individuos. Los picos son indicadores de áreas con mayor diferenciación genética y los valles indican mayor flujo genético.37
- Figura 8.** Aislamiento por distancia para ambos genes mitocondriales concatenados. La distancia geográfica (eje x en kilómetros) y distancia genética de Nei (eje y) para las 28 localidades del área de la PBC y los 125 individuos correspondientes al estudio previo realizado por (Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017).38
- Figura 9.** Gráfico de Skylineplot producido a partir de los fragmentos de ADNmt concatenados (COI y CytB) para *Dipsosaurus dorsalis* en la Península de Baja California. El eje X muestra las mutaciones por sitio en el tiempo antes del presente; el eje Y representa el tamaño efectivo poblacional estimado en las unidades de $Ne \mu$ (Ne : tamaño efectivo poblacional, μ : tasa mutacional por haplotipo por generación). La línea central representa el valor medio para el \log_{10} del tamaño poblacional y las líneas de los extremos representan el 95 % superior e

inferior de los límites de densidad posterior más altos. A = periodo de estabilidad; B = periodo de expansión y C = disminución poblacional.40

Figura 10. Árbol consenso de Máxima Credibilidad de Clados para ambos fragmentos de ADNmt concatenados (COI y CytB). Los puntos rojos señalan los eventos divergentes de la especie *D. dorsalis* con su intervalo de rango de densidad posterior en millones de años (Ma). Los linajes identificados corresponden a: Península Cetro – Sur (PBC), Península Norte (PN) y Estados Unidos y Sonora (EUS).....41

Figura 11. Árbol consenso usando el método de Neighbor Joining y la distancia genética de Cavalli Sforza usando 15 loci microsatélites. Los valores de Bootstrap se muestran junto a las ramas. Grupos genéticos identificados: CES = Centro Este Sur; CEC = Centro Este Central; CEN = Centro Este Norte; NO = Norte; SU = Sur.....43

Figura 12. Gráfica de la forma del paisaje genético mostrando los patrones de distancias genéticas corregidas para los 15 loci microsatélites de *Dipsosaurus dorsalis* en la Península de Baja California. Los ejes X y Y corresponden a coordenadas geográficas y el eje Z corresponde a la distancia genética entre individuos. Los picos son indicadores de áreas con mayor diferenciación genética y los valles indican mayor flujo genético.....44

Figura 13. Modelo de sitios de idoneidad para *Dipsosaurus dorsalis* en el sur de la península de Baja California. Los sitios en azul corresponden a la combinación de las variables temperatura promedio anual, elevación del terreno, tipo de suelo y tipo de vegetación. En rojo se señalan las localidades identificadas con patrones de diferenciación inter e intra poblacional (Morán *et al.*, 2021).....48

Lista de tablas

Tabla 1. Localidades de muestreo utilizadas para el análisis genético en el presente estudio. ...	20
Tabla 2. Porcentaje de variación explicado para los primeros tres ejes de los genes COI y CytB del ADNmt analizados de forma individual y concatenada. Así mismo se presenta la varianza acumulada y el eigenvalor correspondiente a cada uno.	30
Tabla 3. Resultados de AMOVA para el modelo de 3 poblaciones obtenido a partir de ACP. Se analizaron los fragmentos de los genes COI y CytB individuales y concatenados para 30 localidades y 147 individuos. El porcentaje de variación corresponde a la varianza explicada por la fuente de variación especificada.	37
Tabla 4. Análisis de diversidad genética para los fragmentos de ADNmt de los genes COI, CytB y concatenados.	39
Tabla 5. Resultados de AMOVA para ambos fragmentos mitocondriales concatenados y los loci microsatélites previamente reportados por Valdivia – Carrillo <i>et al.</i> (2017). Para ambos análisis se usaron los mismos individuos (125 individuos correspondientes a 27 localidades) y la hipótesis de tres linajes mitocondriales. El porcentaje de variación corresponde a la varianza explicada por la fuente de variación especificada.	42

Abreviaturas

ADN: Ácido desoxirribonucleico
ADNmt: ADN mitocondrial
ADNn: ADN nuclear
PBC: Península de Baja California
EUA: Estados Unidos de América
UMG: Último máximo glacial
COI: Gen citocromo oxidasa subunidad I
CytB: Gen citocromo b
ACoP: Análisis de coordenadas principales
ACP: Análisis de componentes principales
NJ: Método del vecino más cercano
OTU's: Unidades taxonómicas operativas
MJ: Método de agrupamiento medio
PCR: Reacción en cadena de polimeraza
M.S.N.M: Metros sobre el nivel del mar
Ma: Millones de años
Ng: Nanogramo
μl: Microlitro
ml: Mililitro
mM: Milimolar
HCL: Ácido clorhídrico
KCL: Cloruro de potasio
pH: Potencial de hidrógeno
MgCl: Cloruro de magnesio
dNTP: Deoxinucleósido trifosfato
Pb: Pares de bases
AIS: Programa computacional Alelos en el Espacio
AMOVA: Análisis de varianza molecular
PCS: Linaje genético Península Centro Sur
PN: Linaje genético Península Norte
EUS: Linaje genético Estados Unidos y Sonora
ESS: Tamaño de muestra efectivo
MCC: Máxima credibilidad de clados
CADM: Análisis de congruencia entre matrices de distancia genética
Ne: Tamaño efectivo poblacional

1. INTRODUCCIÓN

La genética de poblaciones, constituye una disciplina que tiene su origen hace más de 80 años y fue desarrollada por Fisher, Wright y Haldane. Estos autores trataron de explicar los patrones de variación genética dentro y entre las poblaciones que conforman a una especie (Samir, 2016). De tal manera que las diferentes proporciones entre alelos y su variación en el tiempo espacio son el resultado del balance entre las diferentes fuerzas micro evolutivas, como la selección natural, deriva génica, flujo génico y la mutación (Eguiarte *et al.*, 2013; Janes y Batista, 2016).

Ninguna de las fuerzas mencionadas actúa de manera aislada en las poblaciones naturales, por lo que es crucial analizar cómo es que se interrelacionan estos mecanismos. En lo que respecta a la selección natural, ocurre cuando individuos con ciertos genotipos con mayor aptitud (fitness) prevalecen en una población y estos son heredados a las generaciones siguientes. La deriva génica corresponde a las fluctuaciones aleatorias de los alelos en una población producida por eventos al azar a lo largo de las generaciones. Por lo general tiene mayores efectos en las poblaciones pequeñas y puede conllevar a la pérdida de diversidad poblacional. En relación al flujo genético, se refiere al movimiento de genes dentro o fuera de una población producido comúnmente por la migración y la consecuente mezcla de gametos. Finalmente, la mutación conlleva a un cambio en la secuencia de ADN de un organismo, y pueden ser producto de un error en la replicación de ADN, exposición ante agentes de estrés o factores ambientales. Las mutaciones pueden ocurrir a un nivel somático, afectando a nivel individual, o en las células sexuales, afectando a generaciones futuras y pueden ser catalogadas como deletéreas, neutrales o benéficas (Andrews, 2010; Egeland *et al.*, 2016).

En este contexto, en la ausencia de selección y deriva, se espera que el flujo genético conlleve a la homogeneidad entre demes (poblaciones genéticas) dentro de una meta población. Así mismo, un bajo flujo genético puede promover la divergencia poblacional y en última instancia producir un evento de especiación (Baer *et al.*, 2007).

La manera en que la biodiversidad se genera y se mantiene ha sido una de las grandes incógnitas de las últimas décadas. Por ello, una disciplina de reciente creación es la filogeografía, que brinda la posibilidad de evaluar los procesos que dieron lugar a la

diversificación de linajes en el tiempo (Marske, 2016). Dentro de la filogeografía el uso de secuencias de ADN tanto nuclear como mitocondrial es la base para reconstruir relaciones históricas entre linajes, resaltando la influencia de eventos geológicos y climáticos que asocien el pasado de la especie con su ambiente. Del mismo modo, la estructura genética poblacional analizada por medio de marcadores moleculares como los microsatélites, aporta información sobre los anteriores procesos micro evolutivos históricos y contemporáneos, los cuales son esenciales para comprender la demografía, los tiempos de divergencia, las relaciones evolutivas y selección de las poblaciones o especies filogenéticamente relacionadas (Kuo y Avise, 2005; Avise, 2009).

Un marcador molecular es un gen o una secuencia de genes en un cromosoma, el cual podría estar asociado (o no) con un gen o un rasgo particular. Dicho marcador puede ser de un solo nucleótido (p.ej. SNP), una secuencia repetida (p.ej. microsatélites), o una secuencia determinada (p.ej. ADN mitocondrial o nuclear) (Godoy, 2009). El ADN mitocondrial (ADNmt) es un genoma extra cromosómico ubicado en las mitocondrias celulares y que se hereda de la madre sin contribución paterna. Debido a la ausencia de recombinación, presenta una alta tasa de mutación, lo que hace del ADNmt un marcador útil para la construcción de filogenias, así como para la inferencia de patrones filogeográficos, ya que permite obtener señales de historias poblacionales más antiguas que los marcadores microsatelitales (Al-Samarai y Al-Kazaz, 2015). En animales la tasa de mutación del ADNmt puede variar conforme a la especie, sin embargo, tomando en cuenta la tasa de mutación general estimada para secuencias de ADNmt en otros reptiles (pleurodontos, agámidos, liolémidos, frinosomátidos) el valor relativo es de 0.79×10^{-9} mutación/locus/generación (Macey *et al.*, 1999; Townsend *et al.*, 2011; Fontanella *et al.*, 2012; Jezkova *et al.*, 2015; Malone *et al.*, 2017).

Por su parte, los microsatélites, se encuentran en los genomas nucleares de la mayoría de los eucariotas y en menor medida en procariontes los cuales se heredan biparentalmente en organismos de reproducción sexual. Los microsatélites varían de uno a seis nucleótidos de longitud y se clasifican como repeticiones de mono, di, tri, tetra, penta y hexanucleótidos. Se repiten en tándem (generalmente 5-20 veces) en el genoma con una longitud mínima de repetición de 12 pares de bases (Al-Samarai y Al-Kazaz, 2015). El origen de las variaciones alélicas

en los microsatélites se debe a la inestabilidad durante la replicación de la hebra de ADN que puede conllevar a un realineamiento incorrecto y/o la síntesis de nuevas hebras (Viguera et al. 2001). En estudios previos se ha estimado la tasa de mutación de microsatélites en animales, reportándose una tasa de 1×10^{-3} y 1×10^{-4} mutación/locus/generación (Lai y Sun, 2003; Henke y Henke, 2006). Es decir, una tasa de mutación entre 1260 a 12600 veces más alta que el ADNmt.

El uso de marcadores moleculares presuntamente neutrales, es acompañado inexorablemente por la teoría de neutralidad planteada por Kimura (1968). Dicha teoría sostiene que la variación a nivel molecular no refleja un mayor fitness, si no, que es el resultado de procesos estocásticos que dan paso a la fijación o pérdida de alelos en un tiempo y espacio determinado (Duret, 2008).

A pesar del desarrollo de diferentes tecnologías para el análisis de datos moleculares, la identificación de discordancia en los patrones de diferenciación entre el ADN nuclear (ADNn) y ADNmt se ha vuelto más frecuente (Leaché y McGuire, 2006; Morales *et al.*, 2018; Bernardo *et al.*, 2019), dicha diferencia es conocida como discordancia mitonuclear (Toews y Brelsford, 2012). Las posibles causas de dicha discordancia en los patrones geográficos de diferenciación genética entre ambos genomas pueden ser debido a: segregación incompleta de alelos ancestrales, barridos selectivos, rasgos de la historia de vida (p.ej. filopatría sesgada por el sexo), modos de herencia en los marcadores y el comportamiento de los marcadores después de un contacto secundario (Pavlova *et al.*, 2013; Morales *et al.*, 2018).

Los estudios de la variación genética en la biodiversidad en la Península de Baja California (PBC) bajo una perspectiva filogeográfica, han utilizado la hipótesis hegemónica de vicarianza para explicar la estructuración genética espacial de diferentes organismos debido a ciertos eventos geológicos (Murphy, 1983; Riddle *et al.*, 2000; Lindell *et al.*, 2005), centrándose principalmente en el canal medio peninsular (Munguía-Vega, 2011). Sin embargo, estudios recientes indican que la divergencia de linajes puede estar influenciada por otros factores como los eventos climáticos históricos, la dispersión y la heterogeneidad ambiental que se presenta en la PBC (González-Abraham *et al.*, 2010; Munguía-Vega, 2011; Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017).

Como objeto de estudio se abordó a la iguana del desierto *Dipsosaurus dorsalis* (Baird y Girard, 1852) cuyo género *Dipsosaurus* (Hallowell, 1876) data de hace 38 millones de años (Ma) (Malone *et al.*, 2017) a y está representada por dos especies, *D. dorsalis* y *D. catalinensis* pertenecientes a la familia Iguanidae (Buckley *et al.*, 2016). *D. dorsalis* habita tanto en México como en Estados Unidos de América (EUA), ocupando terrenos planos, abiertos y arenosos, tales como dunas, pavimento desértico, llanuras de inundación y arroyos (Murphy, 1983; Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017). Actualmente se ubica como grupo monofilético y no se encuentra bajo ninguna categoría de protección especial (Buckley *et al.*, 2016; CONABIO, 2018; IUCN, 2021).

El presente estudio pretende determinar la estructura genética y filogeográfica de *D. dorsalis* en la PBC, a través de la determinación de la variación genética espacial de las secuencias de genes mitocondriales y loci microsatélites, y establecer si el Último Máximo Glacial (UMG) dio origen al patrón filogeográfico de la especie. Para ello, se analizó la estructura genética poblacional de la especie *Dipsosaurus dorsalis* a través de la mayor parte de su área de distribución utilizando dos fragmentos de ADNmt, el Citocromo Oxidasa Subunidad I (COI) y el Citocromo b (CytB) y se comparó los resultados con los obtenidos anteriormente utilizando microsatélites (Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017). Asimismo, se estimó los tiempos de divergencia utilizando los marcadores mitocondriales, con el fin de fechar los eventos de divergencia genética entre poblaciones.

2. ANTECEDENTES

2.1 Genética de poblaciones

La genética de poblaciones es un campo de la biología que estudia la composición genética de las poblaciones naturales y de los cambios que resultan debido a los efectos de las diferentes fuerzas micro evolutivas, partiendo de un conjunto de modelos basados en el cambio de las frecuencias alélicas, que se utilizan para articular un gran arreglo de predicciones acerca de los procesos biológicos que dan lugar a la variación genética (Samir, 2016; Hamilton, 2021).

La variabilidad genética en poblaciones naturales, consta de una importante significancia biológica ya que representa los cimientos para los cambios adaptativos y evolutivos, que permiten mantener la estabilidad de las poblaciones y el origen de nuevas especies (Fedorenko *et al.*, 2011).

Comúnmente, una población es definida como un grupo de individuos de la misma especie que ocupan un área particular en un mismo tiempo. Dentro de la genética de poblaciones, el concepto de población se apega de mejor manera a la perspectiva mendeliana, donde las poblaciones no son unidades discretas, sino que en ellas se agrupan individuos que comparten sistemas de reproducción y entrecruzamiento, donde cada subpoblación posee un conjunto de genes (también llamada pool genético en inglés) y no siempre es posible delimitar líneas entre ellas (Dobzhansky, 1955; Templeton, 2021).

Una población ideal dentro en el estudio de la genética de poblaciones presenta varios supuestos (1. Número igual de individuos reproductivos; 2. Panmixia; 3. Equilibrio de Hardy – Weinberg; etc.), uno de ellos es el apareamiento al azar de los individuos, también conocido como panmixia. Dichos supuestos juegan un papel fundamental en la conformación de hipótesis de estructuración poblacional, ya que, al violarse, afectan el tamaño efectivo poblacional, y consecuentemente la forma de calcularlo (Curtis y Adriana, 2008) y finalmente los niveles de diversidad genética de una especie.

De esta manera, mediante el estudio del cambio de las frecuencias alélicas en el tiempo y espacio en conjunto con el análisis de aspectos como el flujo genético, los cambios

medioambientales y la estructura genética poblacional es posible comprender los patrones de distribución de la diversidad genética dentro y entre poblaciones (Janes y Batista, 2016).

2.2 Estructura genética poblacional

La estructura genética poblacional se refiere al número de poblaciones y su conectividad dentro de una especie o especies estrechamente relacionadas, la cual se ve directamente influenciada por una serie de factores no mutuamente excluyentes, tal como las barreras medioambientales, procesos históricos (cambios climáticos), historias de vida (sistemas de reproducción, dispersión) entre algunos de los elementos que las definen (Balloux y Lugon-Moulin, 2002). Por lo general la estructura y la diversidad genética presentan una distribución heterogénea a través del paisaje, pudiendo ser directamente influenciada por procesos que facilitan o reducen el intercambio de genes entre poblaciones (Oliveira *et al.*, 2018).

La diferenciación en la distribución geográfica de una especie puede reflejar patrones de estructuración espacial de aislamiento por distancia, de tal manera que las poblaciones más cercanas suelen ser genéticamente más similares entre ellas que las poblaciones lejanas. Sin embargo, a grandes escalas geográficas, es probable que la limitación de la dispersión afecte la distribución de especies con baja capacidad de dispersión (Cadotte, 2006; Thompson y Townsend, 2006), lo cual produciría patrones de aislamiento por distancia más complejos. Así mismo, debido a que la estructura genética de una población es un reflejo de número de alelos intercambiados entre ellas, es posible determinar que, a mayor flujo genético entre poblaciones, estas tenderán a ser más homogéneas, habrá una mayor posibilidad de nuevos polimorfismos y menores efectos de la deriva génica. Por su parte, un menor flujo, tiende a potencializar la diferenciación genética entre poblaciones, promoviendo la especiación y exponiéndolas a un mayor efecto de la deriva genética (Higgins y Lynch, 2001; Balloux y Lugon-Moulin, 2002).

Por lo tanto, definir la estructura genética de una población es un buen primer paso al estudiar la genética poblacional de una especie, ya que refleja aspectos de su historia y potencial evolutivo (McDonald, 1997). Para ello, existen diferentes métodos de los cuales se pueden

obtener distintos estimadores, tales como Análisis de Coordenadas Principales (ACoP), cladogramas (fenogramas) y redes de haplotipos.

El ACoP es un método que parte de una ecuación de los eigenvalores y a diferencia de otros métodos como el Análisis de Componentes Principales (ACP) permite usar cualquier tipo de medida de asociación estandarizada para calcular una matriz de distancia y producir una gráfica en un espacio Euclidiano (generalmente de dos o tres dimensiones), de tal manera que la forma de agrupación de los puntos refleje la distancia original lo mejor posible (Zuur *et al.*, 2007).

En cuanto a los fenogramas, existen diferentes técnicas para inferir las relaciones de similitud genética entre grupos, por lo general difieren en gran medida por el tipo de datos que se utilizan (estados de carácter, frecuencias de genes o distancias genéticas) y por el criterio utilizado para reducir los datos observados en la forma de un árbol. El método del vecino más cercano (NJ) (Neighbor Joining en inglés) produce un único árbol bifurcado sin raíz bajo el principio de evolución mínima, donde los “vecinos” son un par de unidades taxonómicas operativas (OTU’s por sus siglas en inglés), conectadas por un nodo interior en el cual el largo de las ramas refleja la relación entre OTU’s. Dicho método presenta ventajas para obtener topologías con buen soporte estadístico para cualquier tipo de datos de distancia evolutiva (Saitou y Nei, 1987).

En las redes haplotípicas se analizan secuencias de ADN (mitocondrial o nuclear) de individuos de diferentes grupos poblacionales, lo que permite abordar distintas preguntas sobre los procesos micro evolutivos que modelan la estructura genética. Uno de los aspectos más importantes de estos análisis es la inferencia ancestro – descendiente entre haplotipos, donde mediante el uso de redes de agrupamiento medio (MJ) (Median Joining en inglés), es posible calcular la distancia entre dos secuencias (a través de la distancia de Hamming, por ejemplo) e identificar la asociación entre nodos internos para determinar si algunas secuencias son más ancestrales que otras (Bandelt *et al.*, 1999; Paradis, 2018).

2.3 Marcadores moleculares

Los marcadores moleculares han evolucionado a la par de las técnicas de análisis genético, y el número de marcadores disponibles ha crecido considerablemente en los últimos años. Esta gran oferta trae consigo la incógnita sobre que marcador es el más adecuado para usar, sin embargo, para detectar patrones demográficos se debe tomar en consideración que el marcador utilizado sea selectivamente neutral, que siga las leyes de herencia mendeliana y la pregunta que se hace (Selkoe y Toonen, 2006; Janes y Batista, 2016).

Secuencias parciales del ADNmt han sido utilizadas como marcador molecular para el estudio filogeográfico de diversas especies que se distribuyen en la PBC (Lindell *et al.*, 2005; Dolby *et al.*, 2015; González-Rubio *et al.*, 2016). A pesar de que dicho marcador representa solo una pequeña fracción del genoma mitocondrial, se posicionó como uno de los marcadores moleculares más populares para la exploración genética de organismos no modelos durante más de tres décadas debido a su relativa facilidad de amplificación y su bajo costo comparado con otros métodos (Galtier *et al.*, 2009). No obstante, y debido a su forma de herencia, este marcador representa solo un cuarto del total de la variabilidad genética, por lo cual se pueden obtener señales de segregación de variantes incompletas, así como señales de la deriva génica más acentuadas. Por lo que al representar únicamente la dinámica espacio temporal de las hembras, las genealogías y relaciones filogenéticas obtenidas deben ser interpretadas con cautela, ya que únicamente representan las relaciones de los genes empleados como marcador (Avice, 2009) y no necesariamente la divergencia entre poblaciones o especies. En particular, fragmentos de genes mitocondriales tales como el COI y el CytB, han sido empleados para determinar patrones filogeográficos y aspectos de la diversidad genética de diferentes reptiles y han demostrado brindar resultados informativos, conforme a la identificación de sus agrupaciones genéticas y sus vínculos ancestrales (Fontanella *et al.*, 2012; Jezkova *et al.*, 2015; Malone *et al.*, 2017).

La tasa mutacional del ADNmt comúnmente asumida propone que no existe ningún factor que favorezca la selección positiva y que solo las mutaciones neutrales se acumulen en el tiempo. Bajo estos preceptos, la divergencia en los marcadores mitocondriales debería reflejar de

manera contundente los tiempos de divergencia (Galtier *et al.*, 2009). En este sentido, durante las últimas décadas la teoría de coalescencia y los modelos de ramificación genealógica, han evolucionado en una herramienta conceptual que conforman algunos de los modelos más utilizados en genética de poblaciones, para realizar predicciones y probar hipótesis de la historia demográfica de las especies (Hamilton, 2021). La teoría de coalescencia fue desarrollada por Kingman (1982), la cual plantea que para generar una reconstrucción genealógica molecular hacia el pasado, es necesario inferir a partir de procesos estocásticos, cuántos y cuáles caracteres genéticos de una población derivan de un carácter ancestral, es decir, que a partir de datos genéticos es posible conocer el tiempo aproximado de divergencia entre los alelos de una o más poblaciones. Para ello se utilizan algoritmos matemáticos para producir estimaciones como el tamaño efectivo poblacional (Cutter, 2013).

Otro de los marcadores que han sido utilizados para investigar la estructura genética de poblaciones naturales son los microsatélites, también conocidos como secuencias simples de repetición (por sus siglas en inglés SSR). A diferencia del ADNmt forman parte del ADN nuclear y debido a su alta tasa de mutación que genera un alto grado de polimorfismos, distribución aleatoria en el genoma, codominancia y neutralidad, los microsatélites tienen el potencial de proveer estimaciones contemporáneas de migración, cálculo de distancias genéticas, detección de cuellos de botella y mezcla genética (Riddle *et al.*, 2000; Balloux y Lugon-Moulin, 2002; Sharma *et al.*, 2015). Un locus microsatélite por lo general presenta una longitud de 5 a 40 repeticiones, donde los dinucleótidos, trinucleótidos y tetranucleótidos son los más utilizados para estudios en genética de poblaciones. La región que rodea un microsatélite es llamada región flanqueante y generalmente corresponde a regiones conservadas entre individuos de la misma especie (en ocasiones de diferente especie), por lo cual es posible identificar cierto locus a partir de su región flanqueante y por medio de cebadores (primers en inglés), guiar su amplificación mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Sin embargo, debido a sus altas y complejas tasas de mutación, presentan complicaciones en la estimación de varianza molecular entre subpoblaciones, así como a los niveles de homoplasias debido a la forma de genotiparlos, lo cual se hace mediante el tamaño de los alelos (Balloux y Lugon-Moulin, 2002).

2.4 Discordancia mitonuclear

Los análisis basados en los datos mitocondriales comúnmente proveen la robustez necesaria para generar aproximaciones filogenéticas y filogeográficas, sin embargo, actualmente se reconoce que la variación genética del ADNmt comúnmente presenta discordancias geográficas con otros marcadores genéticos del ADN nuclear, incluyendo rasgos fenotípicos. Cuando esto ocurre, al fenómeno se le denomina discordancia mitonuclear. Los patrones de discordancia mitonuclear han sido identificados en un gran número de especies (Toews y Brelsford, 2012; Pavlova *et al.*, 2013; Toews *et al.*, 2014; Bar-Yaacov *et al.*, 2015; Morales *et al.*, 2018). Actualmente es considerada un fenómeno común en los sistemas naturales y por lo general es producida por diferentes factores que dejan la misma señal genética. Ejemplos de ellos se comentan a continuación:

La introgresión del ADNmt provocada por divergencia alopátrica y un contacto secundario o por la segregación incompleta de genes suele ser la principal causa de divergencia mitonuclear (McGuire *et al.*, 2007; Toews y Brelsford, 2012). Distinguir entre la segregación incompleta de genes y otros tipos de discordancia puede ser difícil (Toews y Brelsford, 2012). La segregación incompleta denota la persistencia de polimorfismos ancestrales a través de eventos de especiación sucesivos y es seguido de la fijación aleatoria de alelos en cada linaje descendiente, generando problemas en la inferencia filogenética. El aislamiento histórico y el contacto secundario a su vez pueden dar paso a linajes mitocondriales altamente divergentes que se encuentren en simpatria dentro de una población panmíctica.

Así mismo, es posible encontrar cierto grado de estructura genética asociada a condiciones medioambientales solo en el ADNmt, sugiriendo que este marcador puede adaptarse de manera diferente conforme a las condiciones medioambientales y poniendo en evidencia un posible efecto de selección (Cheviron y Brumfield, 2008; Pavlova *et al.*, 2013). Los vínculos entre la variación mitocondrial y el metabolismo energético es un elemento del cual poco se conoce, sin embargo, el estudio de la relación de la estructura genética con las variables ambientales a las cuales se enfrentan las especies que se distribuyen a través de los diferentes ecosistemas debería brindar un mejor panorama de cómo actúan las fuerzas evolutivas sobre la variación

molecular (Toews *et al.*, 2014). También la discordancia entre marcadores puede surgir a partir de barridos selectivos, los cuales surgen por un rápido incremento en la frecuencia de una región en el genoma favorecida por los efectos de la selección positiva.

Las disparidades demográficas sesgadas por el sexo, surgen por la falta de equilibrio en el comportamiento de machos y hembras de una especie y pueden generar discordancia mitonuclear mediante la migración diferencial por sexos, diferencias en el comportamiento durante el apareamiento y la producción diferencial de descendencia, promoviendo la introgresión del ADNmt debido a su herencia matrilineal (Petit y Excoffier, 2009; Toews y Brelsford, 2012).

Otra de las causas que promueven la discordancia entre marcadores nucleares y mitocondriales es debido a que las tasas mutacionales varían considerablemente a través de las diferentes regiones del genoma, de tal manera que cada marcador molecular presenta tasas de mutación diferentes. En los animales, las tasas de sustitución del ADNmt son mucho más altas que las del ADN nuclear (genes y regiones relacionadas) pero mucho más lentas que los marcadores microsatélites. Por ello, comprender los factores que contribuyen a esta variación, es esencial para entender los posibles agentes que promueven la discordancia entre señales de estructura genética de distintos tipos de marcadores (Baer *et al.*, 2007; Piraino *et al.*, 2018).

En este estudio se espera que las secuencias parciales de los genes mitocondriales COI y CytB sean una herramienta útil para determinar diferencias entre los patrones filogeográficos de *D. dorsalis* y los patrones de estructura genética obtenidos con microsatélites por Valdivia-Carrillo *et al.* (2017) en la PBC.

2.5 Neutralidad

Durante la época de 1960 la visión predominante sobre el origen de la diversidad genética era la selección natural. Sin embargo, la disponibilidad del análisis del polimorfismo bioquímico y de secuencias del ADN de las poblaciones naturales, que surgió a finales de esa década, permitió el desarrollo de una nueva teoría. En 1968 Motoo Kimura (Kimura, 1968) propuso una nueva hipótesis llamada “la teoría neutral de la evolución molecular”, la cual plantea que la gran

mayoría de cambios evolutivos a nivel molecular no son causados por la selección actuando sobre organismos con mutaciones ventajosas, si no que la variación genética son esencialmente mutaciones aleatorias, cuyas frecuencias en las poblaciones naturales son consecuencia de fenómenos estocásticos, como la deriva genética aleatoria y la migración. No obstante, no fue hasta 1991, que Kimura pudo añadir elementos que complementarían la teoría de neutralidad con importantes aspectos como los cambios conservativos, las substituciones sinónimas, las secuencias no codificantes y los pseudogenes (Duret, 2008). Sin duda dicha teoría, así como su contraparte, la teoría seleccionista (la cual argumentaba que la variación observada se mantiene en equilibrio por fuerzas de selección natural), fue el comienzo de una nueva etapa para el estudio de la variación genética, así como para el desarrollo de teorías y modelos que más tarde servirían para interpretar los patrones de diversidad observados (Lewontin, 1985; Duret, 2008).

La neutralidad del ADN es uno de los supuestos implícitos en el uso de marcadores moleculares, cuando los patrones de diversidad son interpretados en términos de demografía, migración y efectos fundadores. Esto quiere decir que se asume que los cambios evolutivos a nivel molecular dentro del ADN no son causados por la selección, si no que la variación genética es producto de la acción de las fuerzas micro evolutivas (Galtier *et al.*, 2009).

En animales, se asume que el ADNmt experimenta una tasa de mutación más alta que el ADN nuclear. Sin embargo, dependiendo de la especie y tipo de marcador, la tasa de mutación puede ser mucho más alta, similar o más baja que la del ADN nuclear (Allio *et al.*, 2017). Tal es el caso de los marcadores mitocondriales utilizados en este proyecto, los cuales presentan una tasa mutacional de $\sim 1200 - 12000$ veces menor que los microsatélites. El caracterizar la variación entre las tasas mutacionales de los marcadores nucleares y mitocondriales brinda la oportunidad de evaluar el rendimiento de ambos marcadores dentro de estudios filogeográficos, así como de tener una mejor interpretación de los patrones de polimorfismos a lo largo de los genomas dentro de las especies.

Por último, el hecho de que el ADNmt albergue importantes genes relacionados con la respiración celular, pone de manifiesto el cuestionamiento de su presunta neutralidad, por lo

cual, la identificación de diferentes señales de estructura genética, puede permitir la detección de factores que ejerzan cierto tipo de presión selectiva sobre el marcador (Toews *et al.*, 2014).

A partir de dicho supuesto parte la hipótesis central del presente proyecto. Dado que ninguno de los marcadores se encuentra bajo los efectos de la selección natural y que cada uno presenta tasas de mutación, tamaños de población y mecanismos de herencia distintos se espera que muestren diferentes señales de estructura genética distintas.

2.6 Especie sujeto de estudio: *Dipsosaurus dorsalis*

Dipsosaurus dorsalis, también conocido como el cachorón güero e iguana del desierto, corresponde a un emblemático elemento de la herpetofauna del noroeste de México. Actualmente se reconocen dos especies dentro del género *Dipsosaurus* (Hallowell, 1876), *Dipsosaurus dorsalis* (Baird y Girard, 1852) y *Dipsosaurus catalinensis* (Van Denburgh, 1922) las cuales pertenecen a la familia Iguanidae (Etheridge y De Queiroz, 1988). La coloración dorsal puede variar conforme a su distribución geográfica, yendo desde blanco a gris con tonos de color rojizo (Norris, 1953).

La especie presenta un amplio rango de distribución, el cual abarca desde el suroeste de Estados Unidos, en el sur del estado de Nevada, suroeste de Utah, suroeste de California y el este de Arizona, hasta el noroeste de México, donde se encuentra presente al este de Sonora, noroeste de Sinaloa, así como en el área de la PBC y las islas del Golfo de California (Buckley *et al.*, 2016). Su presencia en las islas del Golfo de California ha sido reportada en: Isla Ángel de la Guarda, Carmen, Cerralvo, Coronado, Espíritu Santo, El Muerto, Monserrat, Partida Sur, San José, San Luis, San Marcos y Santiago (Grismer, 1999; Lazcano *et al.*, 2011). La especie habita en un rango altitudinal que va desde los 0 hasta los 1500 metros sobre el nivel del mar (m.s.n.m) y comúnmente se distribuye en zonas de matorral xerófilo, matorral árido tropical y zonas de arbustos, y se ha documentado que su presencia está relacionada con suelos compuestos por sustratos arenosos donde cava madrigueras para utilizarlas como refugio contra los depredadores (Lara-Resendiz *et al.*, 2019).

La especie es considerada un herbívoro no estricto y presenta una fuerte asociación con la planta gobernadora (*Larrea tridentata*) en la parte norte de su distribución, debido a que representa uno de sus principales alimentos y fuente de refugio (Templeton *et al.*, 1972). A causa de que en la región del sur de la PBC la planta gobernadora no es tan abundante, *D. dorsalis* no parece presentar ningún tipo de asociación con la vegetación presente en esta área, sino que presenta una mayor relación con las condiciones de suelo y humedad (Norris, 1953; Minnich y Shoemaker, 1970).

La iguana del desierto se considera una especie termófila, debido a su capacidad para soportar temperaturas extremas de hasta 50 °C. Su temperatura corporal registrada en campo durante los meses de verano ha alcanzado los 45 °C (Lara-Resendiz *et al.*, 2019). Se ha registrado que la especie utiliza como estrategia de termorregulación el sostenerse sobre sus garras, así como el trepar arbustos de gobernadora (*L. tridentata*) y ocotillo (*Fouquieria splendens*) para evitar el contacto con el suelo caliente. *D. dorsalis* presenta un periodo de actividad que comprende desde los meses de abril a octubre, mientras que de noviembre a marzo se encuentra en un periodo de hibernación (Norris, 1953). La densidad de sus poblaciones varía de 400 a 700 ejemplares por hectárea y presenta bajas tasas de dispersión (O'Neil, 1977).

Debido a su estrecha relación con elementos vegetales de la región como la especie arbustiva *Larrea tridentata*, se sugiere que pudiera fungir como dispersor de semillas (Norris, 1953; Dibble *et al.*, 2008). En México no se encuentra bajo ninguna categoría de protección especial (CONABIO, 2018) y dentro de la IUCN se encuentra en una categoría de preocupación menor (IUCN, 2021).

El estudio de la relación histórica de la iguana del desierto en su área de distribución se ha analizado principalmente con un enfoque ecológico y taxonómico (Norris, 1953; Minnich y Shoemaker, 1970; O'Neil, 1977; Grismer, 1999; Pyron *et al.*, 2013; Buckley *et al.*, 2016), por lo cual no se conoce como se desarrolló el proceso de expansión poblacional que dio lugar a la estructura filogeográfica de la especie.

Las hipótesis planteadas por algunos autores sobre el origen de la especie en la PBC sugieren que *D. dorsalis* fue impulsada de norte a sur por el desarrollo de un ambiente desértico y los

subsecuentes cambios en la vegetación durante el Plioceno y el Pleistoceno. Savage (1960) propuso que la especie pudo haber colonizado la PBC a través de un área de desierto en el norte del Golfo que se formó durante el Plioceno tardío (~ 3.4 – 1.6 Ma). Murphy (1983) sugiere que, debido a las fluctuantes condiciones climáticas durante el Pleistoceno (~ 2.5 – 0.11 Ma), y los subsecuentes cambios en la vegetación de la PBC, *D. dorsalis* fue migrando al sur siguiendo las afinidades del desierto.

En el único estudio sobre la estructura genética de *D. dorsalis* en la PBC, se utilizaron 15 loci microsatélites que revelan tres poblaciones (norte, centro y sur) conectadas con cierto flujo genético entre ellas y un patrón de aislamiento por distancia posiblemente producido por la aparición de un refugio en la región del Cabo durante Último Máximo Glacial del Pleistoceno (Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017). Por ello, al describir la estructura genética de dos fragmentos de ADN mitocondrial (Cytb y COI) y comparar los resultados obtenidos con los microsatélites se espera obtener más información sobre la conformación de la estructura genética contemporánea de la especie.

2.7 Filogeografía y el Pleistoceno

La topología de los cladogramas en las que dos clados son recíprocamente monofiléticos se les conoce también como rompimientos filogeográficos, los cuales se interpretan como discontinuidades en los linajes genealógicos producidos por eventos históricos como cambios en la geología del paisaje o cambios climáticos y han sido objeto de gran interés, ya que han permitido distinguir conjuntos regionales de poblaciones en el área de distribución de una especie (Kuo y Avise, 2005; Avise, 2009). En la PBC se han realizado numerosos estudios utilizando fragmentos de genes del ADN mitocondrial para poner a prueba hipótesis que postulan rompimientos filogeográficos. De manera general, en dichos estudios se resalta que la estructura filogeográfica ha sido moldeada a causa de procesos históricos de dispersión y vicarianza entre poblaciones (Lamb *et al.*, 1992; Munguía-Vega, 2011; Dolby *et al.*, 2015).

Los eventos históricos vicariantes ocurridos en la PBC propuestos como agentes en la conformación de la estructura genética actual de diferentes especies corresponden a: 1) La separación de la península y la subsecuente formación del Golfo de California (~ 5 Ma); 2) La

separación de la región del Cabo para unirse con la incipiente península y formación del protogolfo (~ 4 Ma); y 3) La formación de canales transpeninsulares del Vizcaino y el Istmo de La Paz (~ 3 - 1.6 Ma) (Riddle *et al.*, 2000; Dolby *et al.*, 2015).

Sin embargo, señales genéticas parecidas (rompimientos filogeográficos), pueden explicarse por otras hipótesis alternativas, por ejemplo debido a la heterogeneidad del paisaje o fluctuaciones climáticas (Munguía-Vega, 2011).

Los cambios climáticos por lo general traen consigo modificaciones en las condiciones medio ambientales, las cuales representan un nicho de oportunidades para los individuos capaces de aprovechar los nuevos ambientes. Los cambios climáticos producidos por las glaciaciones del Pleistoceno (~2.5 – 0.11 Ma) tuvieron un profundo impacto en la estructura genética poblacional de numerosas especies que se distribuyen en la PBC (Townsend *et al.*, 2011; Jezkova *et al.*, 2015). Un estudio reciente muestra evidencia de que las oscilaciones climáticas ocurridas durante el UMG (~ 0.20 Ma) del Pleistoceno tuvieron una fuerte influencia en la conformación del patrón de estructura genética de la especie *D. dorsalis* en la PBC (Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017).

El Pleistoceno se caracteriza por una serie de cambios cíclicos glaciales. Durante esta época la región de la PBC y el suroeste de EUA pasaron por importantes cambios climáticos alternando entre condiciones climáticas secas y húmedas. Posteriormente, durante el UMG (~ 20 mil años) se produjo un fuerte descenso en el nivel del mar (100 – 150 m) lo cual modificó drásticamente la configuración de las islas y la conectividad entre áreas terrestres. Finalmente, al comienzo del Holoceno (~ 10 mil años) la temperatura se incrementó ligeramente lo cual produjo condiciones más secas en varios sitios de la región (Dolby *et al.*, 2015; Gasca-Pineda *et al.*, 2020). Dichas fluctuaciones en conjunto con adaptaciones ecológicas a la heterogeneidad del paisaje y la formación de áreas de refugio durante el UMG, son fenómenos que podrían sumar a la explicación de ciertos patrones de diferenciación genética contemporánea en la región de estudio.

3. JUSTIFICACIÓN

El presente estudio pretende determinar la estructura genética y la filogeografía de *D. dorsalis* en la PBC, a través del análisis de dos fragmentos de genes mitocondriales y loci microsatélites con la finalidad de ampliar el conocimiento de la herpetofauna de la región al tratar de entender los aspectos micro-evolutivos, de la especie que permitan impulsar el desarrollo de nuevos proyectos de conservación. Además, el surgimiento de un mayor número de estudios que muestran la existencia de discordancia entre marcadores nucleares y mitocondriales pone de manifiesto la necesidad de verificar el tipo de señal filogeográfica con más de un marcador molecular.

Por lo tanto, el uso de marcadores mitocondriales brinda la oportunidad de complementar y comparar el estado de la estructura poblacional de la especie en estudio y darle un mayor soporte al conocimiento de la biota de la PBC. Las áreas geográficas con mayor diversidad genética pueden ser consideradas áreas prioritarias para la conservación bajo la perspectiva de cambio climático futuro, ya que en teoría las especies que las habitan tendrán mayor potencial evolutivo. Los estudios específicos como el presente, contribuyen al entendimiento y reconocimiento de estas áreas prioritarias para la conservación.

Finalmente, mediante este proyecto se espera aportar elementos que esclarezcan la falta de consenso sobre los eventos que conformaron la estructura genética de una especie emblemática de la biota de los desiertos de Norteamérica.

4. HIPÓTESIS

Se espera que las secuencias de ADNmt y los loci microsatélites presenten señales de discordancia mitonuclear. Además, debido a la reciente colonización de la especie en la PBC, se espera que la diferenciación genética de las poblaciones haya sido afectada por los cambios climáticos ocurridos durante Pleistoceno.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Determinar si las secuencias de ADNmt y los loci microsatélites de *Dipsosaurus dorsalis* presentan la misma señal de diferenciación genética en la PBC, y establecer si los cambios climáticos del Pleistoceno influyeron en la estructura genética de la especie.

5.2 Objetivos particulares

- 1) Describir la estructura filogeográfica mediante la variación de secuencias del ADN mitocondrial de *D. dorsalis*.
- 2) Estimar la historia demográfica y los tiempos de divergencia para determinar si las fechas estimadas de diferenciación genética coinciden con los cambios climáticos del Pleistoceno.
- 3) Analizar si existe discordancia mitonuclear entre marcadores nucleares y mitocondriales.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Muestras biológicas

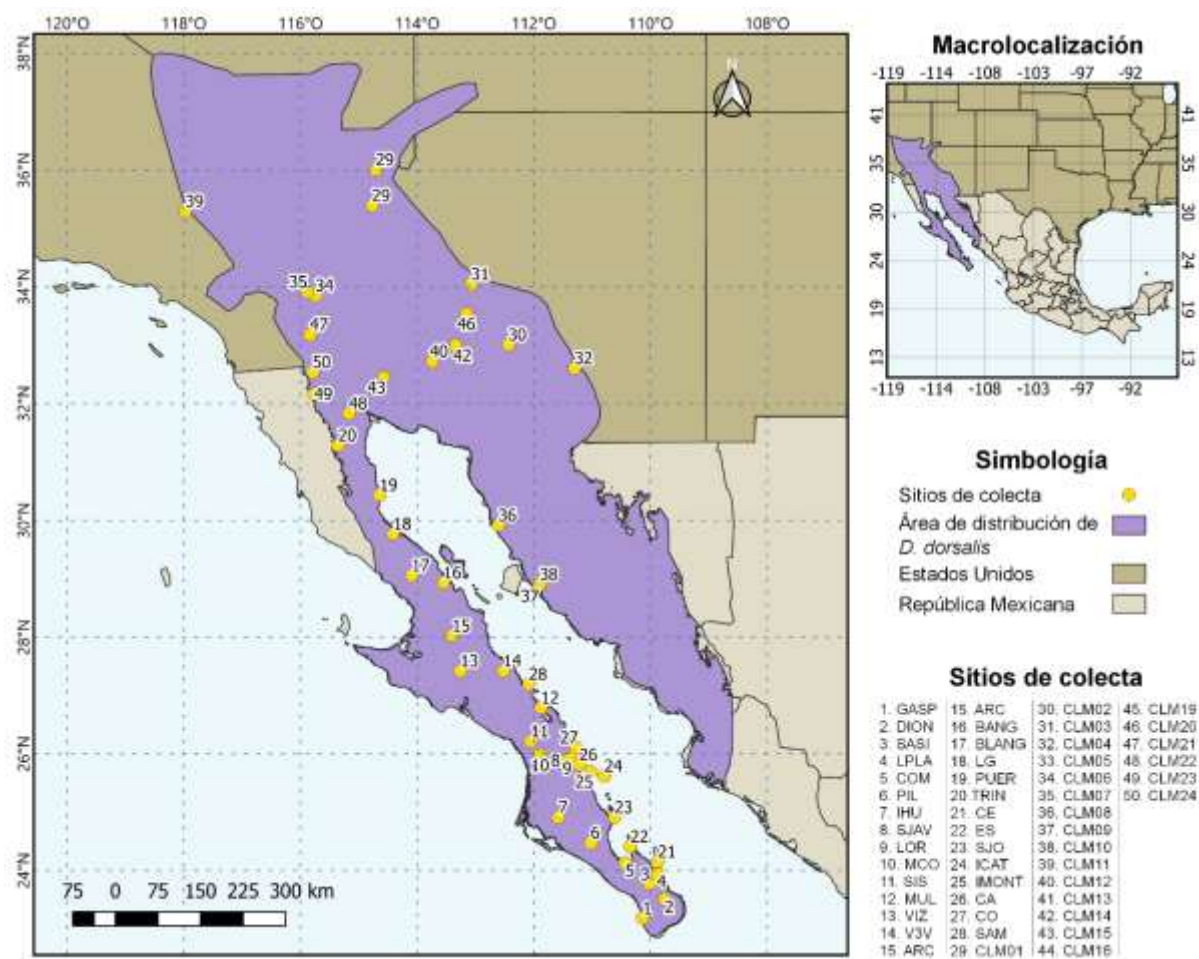
El tejido utilizado en el proyecto provino de 50 localidades del Noroeste de México y el suroeste de Estados Unidos (Tabla 1, Fig. 1). Las muestras estuvieron constituidas por segmentos de cola de ejemplares de la especie *D. dorsalis* conservados en alcohol a 96° y sangre preservada en EDTA en tubos de plástico. En su mayoría las muestras (125) provinieron de un trabajo previo realizado por Valdivia-Carrillo et al. (2017), dicho proyecto fue financiado por SEP-CONACYT-2008 (Clave No. 106925) en donde se colectaron 307 individuos de la especie *D. dorsalis* en 19 localidades de la PBC, los cuales se utilizaron para la caracterización de loci microsátélites. Posteriormente en el año 2018, se recibió una donación de 24 muestras de sangre de *D. dorsalis* de EUA por parte de la Dra. Catherine Malone, de la Universidad de Utah (Tabla 1).

Tabla 1. Localidades de muestreo utilizadas para el análisis genético en el presente estudio.

ID	Clave	Localidad	N	Latitud	Longitud	Estado	País
1	GASP	Rancho El Gaspareño	5	23.18965	-110.13607	BCS	México
2	DION	Sierra de la Laguna, cañón de San Dionisio	5	23.51026	-109.75764	BCS	México
3	SASI	San Antonio de la Sierra	5	23.76969	-110.01608	BCS	México
4	LPLA	Los Planes	4	23.94622	-109.88602	BCS	México
5	COM	El Comitán	5	24.134181	-110.430469	BCS	México
6	PIL	El Pilar	5	24.478167	-111.023722	BCS	México
7	IHU	Presa Ihuazil	5	24.9164	-111.57798	BCS	México
8	SJAV	Misión de San Javier	4	25.88738	-111.54772	BCS	México
9	LOR	Nopoló	4	25.9305	-111.37039	BCS	México
10	MCO	Comondú	4	25.97943	-111.89496	BCS	México
11	SIS	San Isidro	4	26.22001	-112.0544	BCS	México
12	MUL	Mulegé	4	26.793028	-111.878194	BCS	México
13	VIZ	Vizcaíno, arroyo el Porvenir	3	27.422639	-113.26075	BCS	México
14	V3V	Volcán de las Tres Vírgenes	5	27.426583	-112.524722	BCS	México
15	ARC	El Arco	5	28.026722	-113.399472	BCS	México
16	BANG	Bahía de los Ángeles Camino de las Flores	7	28.934889	-113.551389	BCS	México
17	BLANG	Entronque a Bahía de los Ángeles km 17	7	29.059944	-114.097639	BCS	México
18	LG	Arroyo Sta. María San Luis Gonzaga	7	29.770444	-114.411419	BCS	México

19	PUER	Puertecitos	7	30.436722	-114.645667	BCS	México
20	TRIN	Valle Trinidad	7	31.28825	-115.35375	BCS	México
21	CE	Isla Cerralvo	3	24.15614	-109.87126	BCS	México
22	ES	Isla Espíritu Santo	1	24.41589	-110.34588	BCS	México
23	SJO	Isla San José	2	24.91479	-110.617	BCS	México
24	ICAT	Isla Santa Catalina	3	25.62469	-110.79221	BCS	México
25	IMONT	Isla Montserrat	2	25.69475	-111.02102	BCS	México
26	CA	Isla del Carmen	4	25.8186	-111.22068	BCS	México
27	CO	Playa Isla Coronado	5	26.11128	-111.27878	BCS	México
28	SAM	Isla San Marcos	3	27.196111	-112.085139	BCS	México
29	CLM01	Searchlight, NV *	1	35.398006	-114.77417	Nevada	EUA
30	CLM02	Kingsman Wash, AZ *	1	36.01225	-114.708861	Arizona	EUA
31	CLM03	Rainbow Valley, AZ *	1	33.010519	-112.437119	Arizona	EUA
32	CLM04	Águila, AZ *	1	34.050803	-113.073261	Arizona	EUA
33	CLM05	Tucson, AZ 2 *	1	32.610267	-111.303581	Arizona	EUA
34	CLM06	Joshua Tree National Park, CA 2 *	1	33.85856	-115.7429	California	EUA
35	CLM07	Joshua Tree National Park, CA 3 *	1	33.91554	-115.88508	California	EUA
36	CLM08	Sierra Bacha Sonora *	1	29.920778	-112.607492	Sonora	México
37	CLM09	Bahía Kino Sonora 1 *	1	28.880142	-111.913225	Sonora	México
38	CLM10	Bahía Kino Sonora 2 *	1	28.905617	-111.900178	Sonora	México
39	CLM11	Jawbone Canyon Rd, CA *	1	35.300376	-117.973049	California	EUA
40	CLM12	Mohawk, AZ *	1	32.7296	-113.74115	Arizona	EUA
41	CLM13	Agua Caliente, AZ 1 *	1	32.999717	-113.342117	Arizona	EUA
42	CLM14	Agua Caliente, AZ 2 *	1	32.999717	-113.342117	Arizona	EUA
43	CLM15	Yuma, AZ 1 *	1	32.45264	-114.5796	Arizona	EUA
44	CLM16	Yuma, AZ 2 *	1	32.45264	-114.5796	Arizona	EUA
45	CLM19	la Paz, AZ 2 *	1	33.539019	-113.155339	Arizona	EUA
46	CLM20	la Paz, AZ 3 *	1	33.539019	-113.155339	Arizona	EUA
47	CLM21	Salton Sea, CA 3 *	1	33.18722	-115.83762	California	EUA
48	CLM22	SW Mexicali N. Baja 1 *	1	31.836838	-115.168181	Baja California	México
49	CLM23	Cañón de Guadalupe, BC *	1	32.168191	-115.763194	Baja California	México
50	CLM24	Mexicali, BC *	1	32.542771	-115.791399	Baja California	México

Los puntos de colecta fueron representados en un mapa (Fig. 1) donde se indica el área de distribución de la especie *D. dorsalis*.



Clave de la localidad, nombre de la localidad, número de muestra (N), el estado al que pertenece y las coordenadas del sitio de colecta. BCS = Baja California Sur; EUA = Estados Unidos de América. Se indica con un asterisco las muestras donadas por las Dra. Catherine Malone.

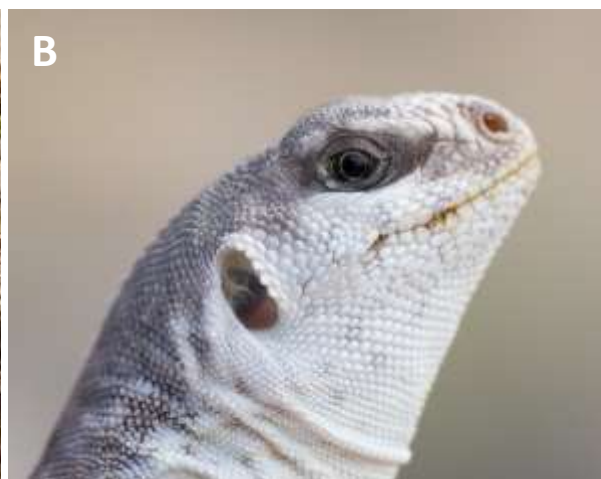




Figura 1. Área de distribución y sitios de colecta de *Dipsosaurus dorsalis*. Datum: WGS 84/ UTM zona 12 con una proyección cilíndrica, las coordenadas geográficas se presentan en la Tabla 1. El mapa se obtuvo por elaboración propia. *D. dorsalis* en el parque nacional Joshua Tree (A), y Trona Pinnacles (B), California, EUA., La Ventana Baja California Sur, México (C y D). (Foto: Robb Hannawacker, Tony Iwane, Francisco Javier García de León).

6.2 Secuencias de ADN mitocondrial

6.2.1 Extracción de ADN mitocondrial

Para el objetivo 1, la extracción de ADN se realizó de acuerdo a método de extracción por sales (Aljanabi y Martinez, 1997). La calidad de ADN se cuantificó mediante la visualización en geles de agarosa al 1 % con una escalera Lambda Hind III y la cuantificación de concentración (ng/ μ l) mediante un nanodrop Eppendorf. Las extracciones de ADN fueron almacenadas en tubos eppendorf de 1.5 ml a -20 °C, etiquetados y depositados en cajas dentro del Laboratorio de Genética para la Conservación del CIBNOR. Además, se realizaron diluciones utilizando agua millQ[®] (Millipore, Billerica MA., EUA) para obtener concentraciones de 40 ng/ μ l.

6.2.2 Amplificación del ADN mitocondrial y secuenciación

A través de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) se amplificaron dos fragmentos de ADNmt, el primero perteneciente al gen Citocromo Oxidasa subunidad I (COI), y el segundo al gen Citocromo B (CytB), ambos con una longitud de \sim 450 pares de bases (pb) de un total de 155

individuos. Se utilizó un set de primers diseñados a partir de secuencias de la especie *D. dorsalis* disponibles en GenBank: DdorCOIF (5' CGAGCAGAAGCTTAGCCAACCA 3') y DdorCOIR (5' AGTATTGTGATACCTGCTGCT 3') para el gen COI y CYtbF (5' CCATTYCACCCATACTTYTCATACAAAG 3') y CytbR (5' GTCTTCAGTTTTTGGTTTACAAGAC 3') para el gen Cytb. Las reacciones de PCR se llevaron a cabo en un volumen final de 10 µl utilizando 1 µl de ADN con una concentración de 40 ng/µl, 1 µl de buffer de PCR al 1X (20mM Tris-HCL, 50mM KCl a pH 8.4), 0.4 µl de cloruro de magnesio (MgCl₂) a 2 mM, 0.4 µl de dNTP a 0.4 mM, 0.3 µl de cada primer a 10 mM y 0.25 µl de Taq Polimerasa a (0.125 u/µl). Se utilizó el siguiente perfil de temperatura para realizar las PCR's: un periodo de desnaturalización de 94 °C por 5 minutos, 35 ciclos de 94 °C por 1 minutos, 60 segundos a 67 °C (alineamiento) y una extensión final a 72 °C por 10 minutos. Después de la visualización en un gel de agarosa al 1 % con una escalera de 100 pb, los productos PCR fueron purificados y secuenciados (secuenciación Sanger) mediante el servicio de secuenciación externa de Macrogen INC. (Seúl, Corea del Sur).

6.3 Describir la estructura filogeográfica mediante la variación de secuencias del ADN mitocondrial de *Dipsosaurus dorsalis*

Las secuencias obtenidas fueron alineadas a través del algoritmo Clustal W y verificadas visualmente en el programa MEGA v.10.2.6 (Kumar *et al.*, 2018). En total, siete secuencias (4 COI; 3 Cytb) fueron retiradas debido a su mala calidad dejando un total de 147 individuos en el estudio. Se usaron cinco métodos diferentes para determinar el número de poblaciones y describir la estructura filogeográfica de la especie, a continuación, se describe cada uno.

6.3.1 Análisis de Coordenadas Principales

Primero se realizó la identificación de los grupos poblacionales mediante un Análisis de Coordenadas Principales (ACoP) en el programa GENALEX v.6.0 (Peakall y Smouse, 2006) utilizando los 147 individuos. El ACoP es una técnica que permite encontrar y trazar los patrones principales dentro de un conjunto de datos multivariados, (en este caso la distancia de Nei) para encontrar la relación entre los elementos de la matriz de distancia basada en sus tres primeras coordenadas principales.

6.3.2 Fenogramas

La relación entre los sitios de colecta fue inferida mediante la construcción de árboles para cada gen individual y concatenados por medio de la metodología propuesta por (Jezkova *et al.*, 2015) donde cada una de las secuencias representa a los haplotipos identificados en los análisis de diversidad, y a partir de los cuales se calculó la distancia genética de Nei (Tajima y Nei, 1984) y por medio del método de Neighbor Joining (Saitou y Nei, 1987) se identificó los patrones de agrupamiento de los 147 individuos. El árbol consenso fue inferido a partir de 1000 réplicas (Felsenstein, 1985). La variación de la tasa entre sitios se modeló con una distribución gamma (parámetro de forma = 1). Los análisis se llevaron a cabo dentro del programa MEGA v.10.2.6 (Kumar *et al.*, 2018).

6.3.3 Red de haplotipos

Por su parte, se realizó la construcción de redes haplotípicas para cada fragmento de gen mitocondrial de manera individual y concatenados para examinar las relaciones entre haplotipos (linajes mitocondriales) en el programa POPART (Leigh y Bryant, 2015). Para la construcción de las redes se utilizó el algoritmo de Median Joining (Bandelt *et al.*, 1999) con los parámetros por default ($\epsilon = 0$) y las secuencias de los 147 individuos. De igual manera a partir del programa POPART se obtuvo una aproximación del parámetro K, el cual describe el número de poblaciones.

6.3.4 Forma del paisaje genético

Se realizó la identificación de los patrones de diversidad y puntos de diferenciación genética de 125 individuos para ambos genes mitocondriales individuales y concatenados por medio de una aproximación de comparación de individuos en un espacio tridimensional a través del procedimiento de interpolación de la “forma del paisaje genético” en el programa Allels in Space (AIS) (Miller, 2005). En este análisis los ejes “x” y “y” representan latitud y longitud mientras que el eje “z” representa las distancias genéticas. La estructura genética a través del paisaje se infirió mediante las distancias genéticas corregidas o “pseudoslopes”, esta corrección se recomienda para reflejar el cambio específico en la composición genética (distancia genética) de un par de individuos en relación con el cambio en la geografía (distancia física). La medida de

distancia que cuantifica la proporción de loci no coincidentes entre individuos a través del área del muestreo es similar a la distancia genética de Nei. Se utilizó un tamaño de cuadrícula de 50 x 50, con un parámetro de ponderación de distancia (α) de 1. En dichas gráficas los picos indican mayores niveles de diferenciación genética entre individuos de una región geográfica, mientras que los valles representan mayor flujo genético y por lo tanto mayor homogeneidad genética entre individuos.

6.3.5 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)

Se evaluó la divergencia entre las poblaciones muestreadas mediante un análisis de varianza molecular (AMOVA) (Excoffier *et al.*, 1992) para los 147 individuos. Se valoró la hipótesis basada en los resultados de ACoP, es decir, la ocurrencia de tres linajes genéticos (PN, PSC y EUS) utilizando 1000 permutaciones para brindar significancia estadística al análisis.

6.3.6 Aislamiento por distancia

Además, se exploró el impacto de la distancia geográfica sobre los niveles de distancias genéticas de los individuos mediante el análisis de aislamiento por distancia. Para ello, se realizó una prueba de Mantel utilizando las matrices pareadas de distancia genética (Nei) y geográfica en el programa GENALEX v.6.0 (Peakall y Smouse, 2006) para ambos genes mitocondriales con el objetivo de identificar un patrón de aislamiento por distancia. Esta prueba usa el algoritmo de Monmonier, el cual es un algoritmo que permite trazar barreras al flujo genético sobre la superficie terrestre e identificar si existe alguna correlación entre las distancias genéticas y geográficas de las poblaciones. El rango de este análisis va de 0 a 1, donde 0 indica un valor de correlación nulo y 1 indica un nivel alto de correlación entre las distancias geográficas y las distancias genéticas.

Finalmente, se estimó los niveles de diversidad genética intra linajes mediante los siguientes parámetros: sitios polimórficos, diversidad haplotípica (h), diversidad nucleotídica (π) y número de haplotipos dentro del programa DNASP v.6.12.03 (Rozas *et al.*, 2017).

6.4 Estimar la historia demográfica y los tiempos de divergencia para determinar si las fechas estimadas de diferenciación genética coinciden con los cambios climáticos del Pleistoceno

Para determinar cambios demográficos en la especie *D. dorsalis* se realizó un análisis Bayesiano de Skyline Plot (por sus siglas en inglés BSP) utilizando ambos fragmentos mitocondriales concatenados (910 pb) de 147 individuos. Dicho análisis permite evaluar los cambios de la población efectiva en el tiempo. También se determinó la influencia de los cambios poblacionales en la estructura de un árbol utilizando el programa BEAST2 v.2.5 (Bouckaert *et al.*, 2019). El modelo evolutivo se calculó utilizando el programa JModeltest (Darriba *et al.*, 2012). Se utilizó un modelo de reloj molecular relajado con una distribución normal y se seleccionó el modelo de Coalescent Bayesian Skyline con los priors por default. Para las cadenas de Markov, se utilizó un largo de 100 millones de iteraciones con un precalentamiento de 1 millón de iteraciones. Se usó como grupo externo la especie hermana *Brachylophus fasciatus*, según la filogenia presentada por Pyron *et al.*, 2013 (Fig. 2). Después del análisis, se determinó el comportamiento de las cadenas, así como la distribución posterior de las probabilidades, para identificar si alcanzó un tamaño de muestra efectivo (ESS) considerable (valor de 200). Para ello se utilizó el programa Tracer v.1.7.2 (Rambaut *et al.*, 2018).

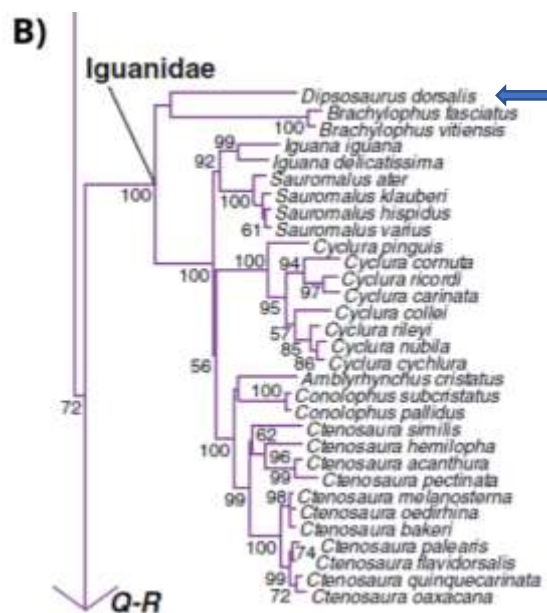


Figura 2. Grupo externo usado para estimar tiempos de divergencia en las poblaciones de *Dipsosaurus dorsalis*. (A) Foto de la especie hermana *Brachylophus fasciatus*; (B) Se presenta un fragmento del árbol de Máxima Verosimilitud obtenido por Pyron *et al.* (2013) a partir del análisis de la filogenia del orden Squamata utilizando 12 genes (7 nucleares y 5 mitocondriales).

Así mismo, se construyó un árbol de Máxima Credibilidad de Clados (MCC) para ambos marcadores concatenados utilizando el modelo construido a partir del Skyline plot. Las especificaciones del árbol corresponden a un 15 % de precalentamiento, un límite de probabilidad posterior de 0.5, alturas ancestrales comunes y el uso de poca memoria para generar un proceso más eficiente y se realizaron en el programa TreeAnnotator (Bouckaert *et al.*, 2019). Por último, mediante el programa FigTree v1.4.0 se realizó la edición del árbol final.

6.5 Analizar si existe discordancia mitonuclear entre marcadores nucleares y mitocondriales.

6.5.1 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)

Se realizó un análisis de varianza molecular (AMOVA) utilizando los mismos 125 individuos amplificados con ADNmt que fueron genotipificados con loci microsatélites. Se usó como hipótesis de diferenciación la formación de tres grupos genéticos obtenidos por Valdivia *et al.* (2017).

6.5.2 Análisis de Congruencia entre Matrices de Distancia Genética (CADM)

Para el análisis de congruencia entre matrices se utilizaron tres matrices de distancia genética, dos correspondientes a los marcadores mitocondriales utilizando la distancia genética de Nei (Tabla A2 y A3, Anexo G y H) y una para los 15 loci microsatélites previamente reportados por Valdivia – Carrillo *et al.* (2017) utilizando la distancia de Cavalli Sforza (Tabla 1, Anexo F). Se incluyeron tres matrices debido a que Campbell *et al.* (2009) indican que el análisis presenta un mejor rendimiento al integrar un mayor número de matrices. El análisis de CADM se llevó a cabo en el paquete APE (Paradis *et al.*, 2004) dentro del programa R (R Core Team, 2020). Dicho análisis plantea como hipótesis nula, completa incongruencia (valor de 0) y como hipótesis alternativa la total congruencia de las matrices (valor de 1). Dentro del análisis se usaron los mismos individuos (125 individuos correspondientes a 27 localidades) para el ADNmt y microsatélites.

6.5.3 Fenograma usando loci microsatélites

Se estimó la distancia genética de Cavalli Sforza (Goldstein *et al.*, 1995) para los 15 microsatélites y se construyó un fenograma en el programa Populations v.1.2.31 (Langella, 2002) utilizando el método de Neighbour Joining (Saitou y Nei, 1987) con 1000 permutaciones.

6.5.4 Interpolación del paisaje genético

De igual forma se identificaron los patrones de diversidad y puntos de diferenciación genética con los loci microsatélites para 125 individuos (Micros1) por medio del procedimiento de interpolación de la “forma del paisaje genético” en el programa AIS (Miller, 2005) como previamente se describió para las secuencias del ADN mitocondrial.

7. RESULTADOS

7.1 Secuencias de ADN mitocondrial

En este estudio se generaron 155 fragmentos del gen mitocondrial CytB (470 pb), y se tuvo acceso de un estudio previo no publicado, a 150 fragmentos del gen COI (440 pb), de los cuales 5 debido a su mala calidad fueron re-secuenciados. Finalmente, después de una verificación exhaustiva se retiraron del estudio los individuos LPLA02, VIZ04, ICAT 13, CA06, CLM17, CLM18, MUL05 y SAM01 (5 COI; 3 cytB) debido a la mala calidad de las secuencias.

7.2 Describir la estructura filogeográfica mediante la variación de secuencias del ADN mitocondrial de *D. dorsalis*

7.2.1 Análisis de Coordenadas Principales (ACP)

El porcentaje de variación explicado por los primeros tres componentes para los genes individuales COI y CytB fue de 99.85 y 96.58 % respectivamente, los valores se presentan en la Tabla 2. Por su parte, la varianza explicada por los tres primeros componentes al analizar ambos fragmentos concatenados fue de 98.36 % (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje de variación explicado para los primeros tres ejes de los genes COI y CytB del ADNmt analizados de forma individual y concatenada. Así mismo se presenta la varianza acumulada y el eigenvalor correspondiente a cada uno.

Eje	COI			CytB			Concatenado		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
%	92.61	6.24	0.6	90.34	6.88	1.05	91.80	6.56	0.74
Acum %	92.61	98.85	99.45	90.34	97.22	98.27	91.80	98.35	99.09
Eigenvalor	4.000	0.269	0.026	2.563	0.195	0.030	4.000	0.269	0.026

% = Porcentaje de variación explicada por cada eje; Acum % = Varianza acumulada.

Ambos genes indican una conformación espacial muy similar, tanto de manera individual como concatenada (Fig. 3 y Fig. A1, Anexo A). Un grupo que incluye a las localidades del centro y sur de la Península (PCS), un pequeño grupo ubicado al norte de la Península (PN) y un grupo que incluye a las localidades del suroeste de Estados Unidos y el oeste de Sonora (EUS).

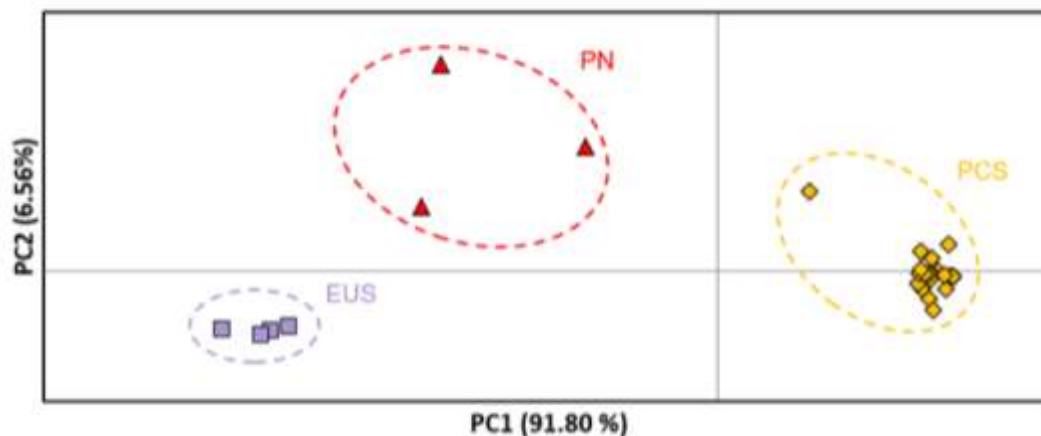


Figura 3. Análisis de Coordenadas Principales para ambos fragmentos mitocondriales concatenados (COI y CytB). Grupos genéticos identificados: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.

Los tres grupos identificados en el ACoP , se constituyen de la siguiente forma: Península Centro – Sur (PCS), abarca desde la parte sur hasta ligeramente por encima del centro de la PBC e incluye a las localidades GASP, DION, SASI, LPLA, COM, PIL, CE, ES, SJO, ICAT, IMONT, CA, CO, SAM, IHU, SJAV, LOR, MCO, SIS, MUL, VIZ, V3V, ARC y BLANG; Península Norte (PN) que abarca una pequeña fracción de la parte noreste de la PBC e incluye a las localidades BANG, LG y PUER; Estados Unidos y Sonora (EUS) que incluye a las localidades TRIN y CLM1 – CLM24 (Fig. 4).

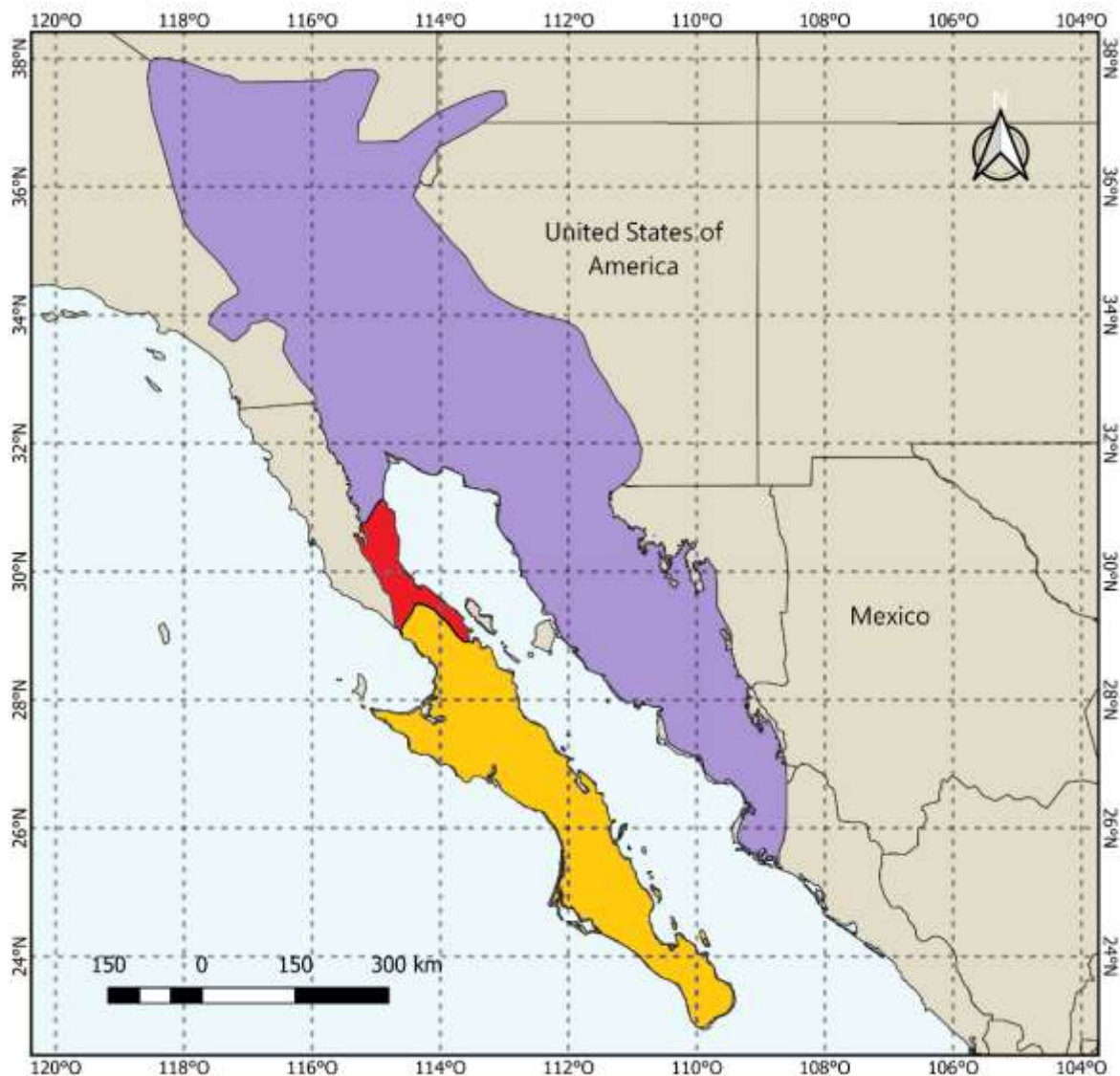


Figura 4. Grupos genéticos identificados a partir del Análisis de Coordenadas Principales. Naranja = Península Centro – Sur (PCS); Rojo = Península Norte (PN); Morado = Estados Unidos y Sonora (EUS).

7.2.2 Fenogramas

Se observó 19 haplotipos para el gen COI, 44 para el CytB y 58 para ambos genes concatenados. Los árboles de Neighbor Joining muestran concordancia en su topología y con el análisis de ACoP, ya que forman los tres mismos grupos (linajes) genéticos. Así mismo, los nodos basales muestran altos valores de bootstrap (Fig. 5). Para el gen COI (Fig. A2, A; Anexo B), el haplotipo 3 (CA01) incluye a 43 individuos, siendo el haplotipo más frecuente, seguido del haplotipo 1 (ARC01) con 36 individuos y el haplotipo 2 (BANG02) con 17 individuos. Los haplotipos 3 y 1 corresponden al grupo PCS abarcando desde la localidad de Rancho El Gaspareño hasta el

Volcán de las 3 Vírgenes y presenta un valor de bootstrap de 100 %. El haplotipo 2 incluye a 17 individuos correspondientes al linaje de PN que va desde la localidad de Bahía de los Ángeles Camino de las Flores hasta Puertecitos y se separa del linaje EUS con un alto valor de Bootstrap del 97 %. Finalmente, el linaje EUS, abarca desde la localidad del Valle Trinidad, el suroeste de EU y Sonora. A pesar de que los haplotipos únicos del grupo EUS no presentan altos valores de frecuencia, el grupo contiene 33 individuos.

Por su parte, para el gen CytB (Fig. A2, B; Anexo B) el haplotipo 1 (ARC01) y 2 (BANG09) son los de mayor frecuencia con 32 y 23 individuos respectivamente. El haplotipo 1, incluye a una gran cantidad de individuos correspondientes al linaje PCS, que van desde Isla Cerralvo hasta Entronque a Bahía de los Ángeles km 17 y presenta un valor de Bootstrap de 100 %. La región norte se separa en el linaje PN que incluye 17 individuos de las localidades de BANG, LG y PUER, con un alto valor de bootstrap del 94 %. Por último, el linaje EUS incluye a 33 individuos de las localidades PUER, CLM y TRIN donde el haplotipo 11 (CLM02) es el tercer haplotipo con mayor frecuencia a nivel general (12 individuos). El linaje se separa a su homólogo PN con un valor de bootstrap del 100 %.

Finalmente, el árbol con los genes concatenados (Fig. 5) presenta dentro del linaje PCS a los haplotipos 1 (ARC01) y 8 (CA01) que corresponden a los de mayor frecuencia con 26 y 20 haplotipos cada uno. El linaje PCS presenta un patrón de estructuración muy similar al del gen CytB y un valor de bootstrap del 98 %. El linaje PN se separa del linaje EUS con un valor de bootstrap del 99% incluyendo a 17 individuos de las localidades PUER, LG y BANG donde se encuentra el haplotipo 39 (LG01), el cual corresponde al tercero con mayor frecuencia a nivel general (10 individuos). Por su parte, el linaje EUS incluye a 33 individuos de las localidades CLM, PUER y TRIN. Cabe destacar que el individuo BANG02 se diferencia tanto del linaje PCS como de PN con un valor de bootstrap del 91 %.

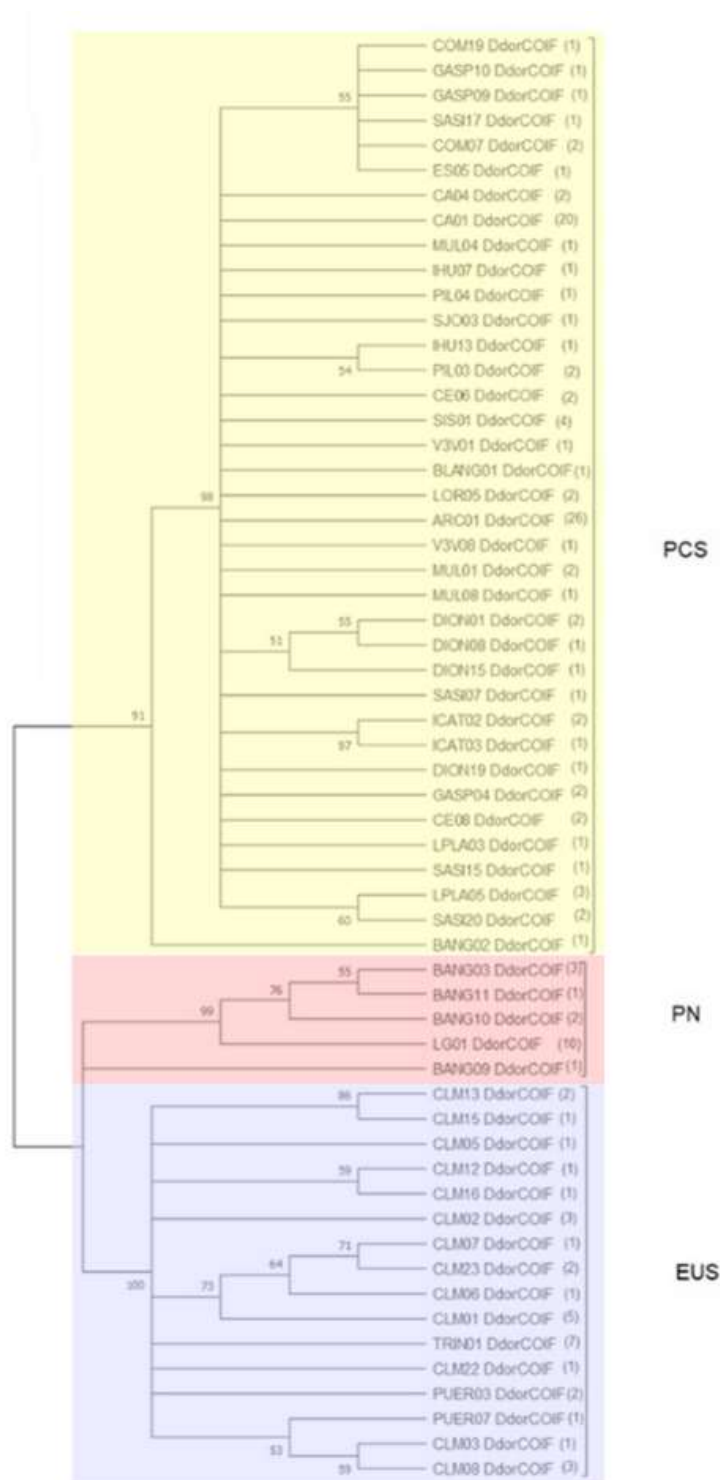


Figura 5. Árbol consenso usando el método de Neighbor Joining y la distancia genética de Nei inferido a partir de 1000 réplicas para ambos fragmentos mitocondriales concatenados (COI y CytB). Los valores de bootstrap se muestran junto a las ramas. El número de individuos que contiene cada haplotipo se muestra entre paréntesis. Los linajes mitocondriales identificados corresponden a los siguientes: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.

7.2.3 Redes de haplotipos

Las tres redes para cada gen individual y concatenado presentan una topología similar, donde también se identifican tres linajes los cuales coinciden con los análisis previos (PCS, PN y EUS). Los linajes se encuentran separados por algunos haplotipos y un número variable de pasos mutacionales.

Para el gen COI (Fig. A3, A; Anexo C) la red sugiere a los haplotipos 1, 2, 3, 5 y 6 (con 36, 17, 43 y 9 individuos de manera correspondiente) como posibles haplotipos ancestrales por su posición interna en la red, el número de linajes que surgen de ellos y sus mayores frecuencias. Por su parte, resalta el haplotipo 19 el cual está conformado únicamente por los individuos de la localidad Valle Trinidad (TRIN) al norte de la PBC.

Dentro de la red para el gen Cytb (Fig. A3, B; Anexo C) se sugieren como posibles haplotipos ancestrales a los haplotipos 1, 2, 11 y 32 (con 32, 23, 12 y 10 individuos cada uno respectivamente). En este caso la complejidad de la red aumenta, ya que se encontró una mayor cantidad de haplotipos, sin embargo, es posible apreciar la conformación de tres linajes y que los haplotipos correspondientes al grupo PN se encuentran presentes tanto en el grupo norte (EUS) como en el sur (PCS).

Conforme a la red correspondiente a los fragmentos concatenados (Fig. 6) se sugiere a los haplotipos 1, 8, 39 como haplotipos ancestrales (con 26, 20 y 10 individuos cada uno respectivamente). La red presenta una configuración espacial muy similar al gen CytB pero con un mayor número de haplotipos. El haplotipo 39 (10 individuos) resalta ya que corresponde únicamente a la localidad Arroyo Sta. María San Luis Gonzaga (LG) y tres individuos de la localidad Puertecitos (PUER) ubicadas al noreste de la PBC, así como el haplotipo 18 el cual incluye exclusivamente individuos de las localidades del estado de Sonora (CLM8, CLM9 y CLM10).

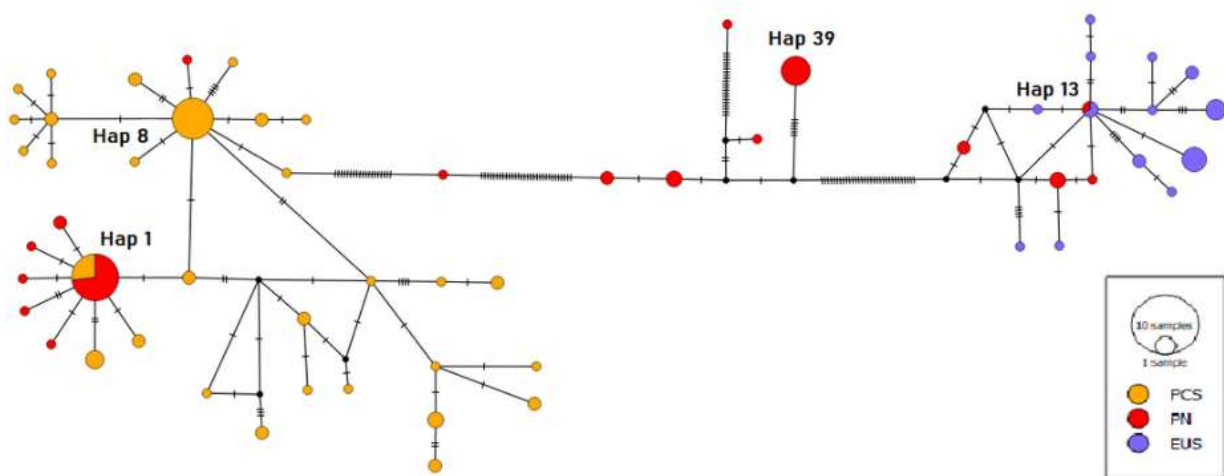


Figura 6. Red de haplotipos para el gen COI (A); el gen CytB (B) y para el concatenado (C). Cada círculo representa un haplotipo y el tamaño de los círculos corresponde con la frecuencia haplotípica. Linajes identificados: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.

7.2.4 Forma del paisaje genético

El patrón de la forma del paisaje genético a partir de las distancias genéticas corregidas fue similar para ambos genes y el concatenado, todos mostraron una mayor diferenciación genética (picos azules) en el sur de la PBC (Fig. 7 y Fig. A4, Anexo D) en las localidades de Rancho El Gaspareño (GASP), Cañón de San Dionisio (DION) y San Antonio de la Sierra (SASI). También se distingue el mismo patrón en la región centro en las localidades Nopoló (LOR) y San Isidro (SIS). Por otro lado, se observó una menor diferenciación (zonas de valles) en la región norte de la PBC y entre las dos áreas de mayor diferenciación genética (Fig. 7 y Fig. A4, Anexo D).

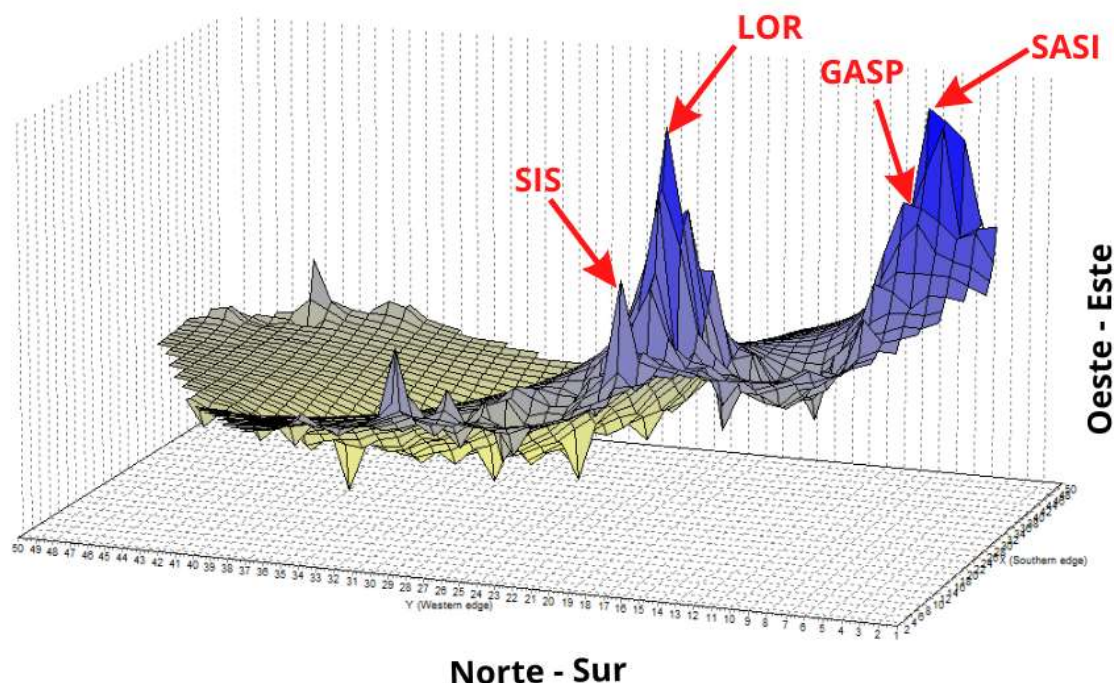


Figura 7. Gráfica de la forma del paisaje genético mostrando los patrones de distancias genéticas corregidas para ambos fragmentos mitocondriales concatenados (COI y CytB) de *D. dorsalis* en la Península de Baja California. Los ejes X y Y corresponden a coordenadas geográficas y el eje Z corresponde a la distancia genética entre individuos. Los picos son indicadores de áreas con mayor diferenciación genética y los valles indican mayor flujo genético.

7.2.5 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)

Se observó un mayor porcentaje de variación entre grupos con los genes individuales (COI = 88.8 %; CytB = 85.16 %) y ambos concatenados (85.52 %). Así mismo el porcentaje de variación explicado dentro grupos fue para el COI = 6.18 %; el CytB = 8.80 %; y el concatenado = 7.82 % (Tabla 4).

Tabla 3. Resultados de AMOVA para el modelo de 3 poblaciones obtenido a partir de ACP. Se analizaron los fragmentos de los genes COI y CytB individuales y concatenados para 30 localidades y 147 individuos. El porcentaje de variación corresponde a la varianza explicada por la fuente de variación especificada.

Fuente de variación	% Variación COI	% Variación Cytb	% Variación concatenado
Entre grupos	88.8	85.16	86.52
Entre localidades dentro de grupos	5.01	6.05	5.66
Dentro de grupos	6.18	8.80	7.82

7.2.6 Aislamiento por distancia

Ambos genes mitocondriales presentaron un patrón de aislamiento por distancia altamente significativo a lo largo de la región de estudio de manera individual (Fig. A5, Anexo E; A. COI: $r = 0.673$, $p < 0.0001$, $R^2 = 0.4524$; B. CytB: $r = 0.668$, $p < 0.0001$, $R^2 = 0.4458$) y concatenada (Fig. 8, Concatenado: $r = 0.672$, $p < 0.0001$, $R^2 = 0.4511$). Es interesante resaltar que los individuos se agrupan de acuerdo a las distancias genéticas, pequeñas (<0.1), intermedias (entre 0.4 y 0.6) y grandes (>0.6) a lo largo de un rango geográfico de ~ 0 a ~ 1000 kilómetros.

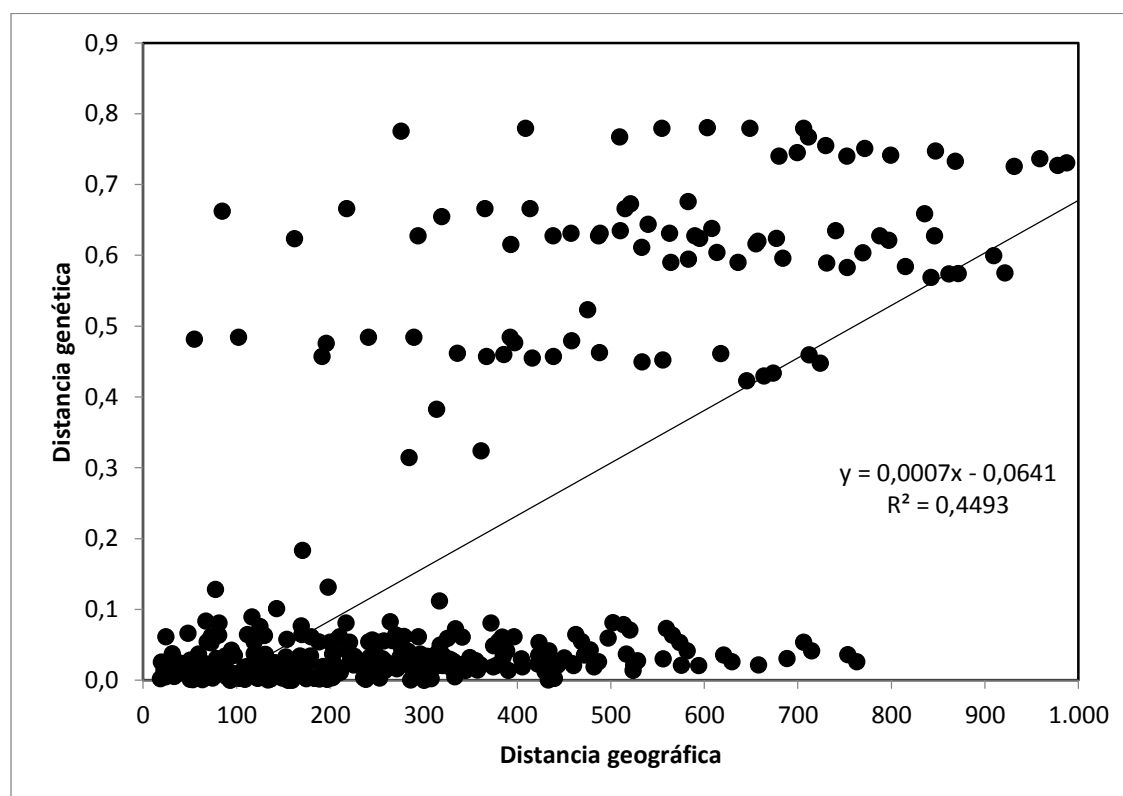


Figura 8. Aislamiento por distancia para ambos genes mitocondriales concatenados. La distancia geográfica (eje x en kilómetros) y distancia genética de Nei (eje y) para las 28 localidades del área de la PBC y los 125 individuos correspondientes al estudio previo realizado por (Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017).

7.2.7 Diversidad haplotípica y nucleotídica

Se estimó la diversidad haplotípica y nucleotídica para cada uno de los genes mitocondriales individuales y concatenados, así como para los grupos (linajes) genéticos obtenidos con los análisis de estructura genética (PCS, PN y EUS). Los genes concatenados presentaron mayores valores de diversidad haplotípica y nucleotídica, así como un mayor número de sitios

polimórficos y número de haplotipos. El grupo (linaje) EUS correspondiente a la parte más norteña de la PBC, suroeste de EU y el este de Sonora presento mayores valores de diversidad haplotípica pero el menor valor de diversidad nucleotídica (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de diversidad genética para los fragmentos de ADNmt de los genes COI, CytB y concatenados.

		n	S	H	h	π
Especie	COI	147	37	19	0.833	0.024
	Cytb	147	72	44	0.915	0.039
	Concatenado	147	109	58	0.945	0.032
Linajes	PCS	97	74	37	0.885	0.00495
	PN	21	79	9	0.767	0.02111
	EUS	29	22	14	0.909	0.00114

n = tamaño de muestra; S = sitios polimórficos; H = número de haplotipos; h = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica

7.3 Estimar la historia demográfica y los tiempos de divergencia para determinar si las fechas estimadas de diferenciación genética coinciden con los cambios climáticos del Pleistoceno

La especie mostro un largo periodo de estabilidad poblacional de ~ 640,000 años con un tamaño efectivo poblacional (N_e) de ~ 0.0170, seguido de un evento de expansión demográfica que inicio aproximadamente hace 260,000 años antes del presente con un valor máximo de $N_e = \sim 0.0337$ y un ligero declive aproximadamente hace ~9,000 años con un descenso del $N_e = \sim 0.0325$ (Fig. 9).

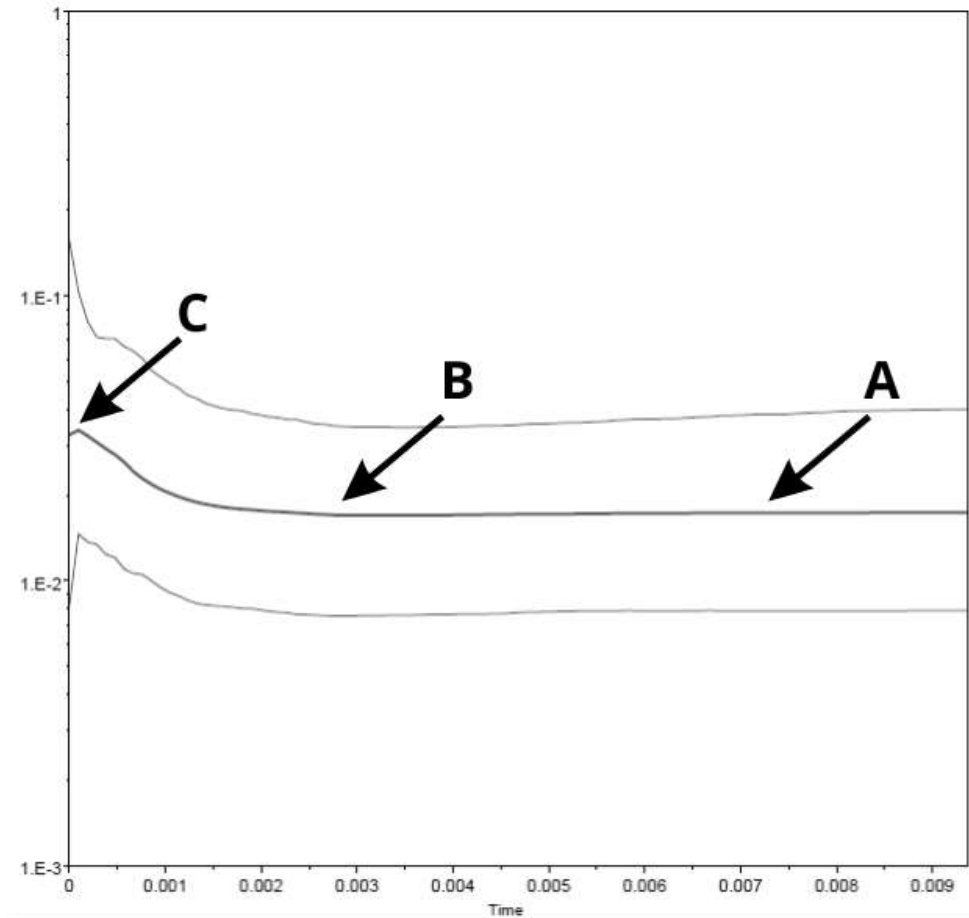


Figura 9. Gráfico de Skylineplot producido a partir de los fragmentos de ADNmt concatenados (COI y CytB) para *Dipsosaurus dorsalis* en la Península de Baja California. El eje X muestra las mutaciones por sitio en el tiempo antes del presente; el eje Y representa el tamaño efectivo poblacional estimado en las unidades de $Ne \mu$ (Ne : tamaño efectivo poblacional, μ : tasa mutacional por haplotipo por generación). La línea central representa el valor medio para el \log_{10} del tamaño poblacional y las líneas de los extremos representan el 95 % superior e inferior de los límites de densidad posterior más altos. A = periodo de estabilidad; B = periodo de expansión y C = disminución poblacional.

En la Figura 10 se presenta el árbol consenso de Máxima Verosimilitud el cual se utilizó para ejemplificar los puntos de divergencia ocurridos. Los círculos en rojo señalan los tres principales eventos divergentes ocurridos en los nodos correspondientes.

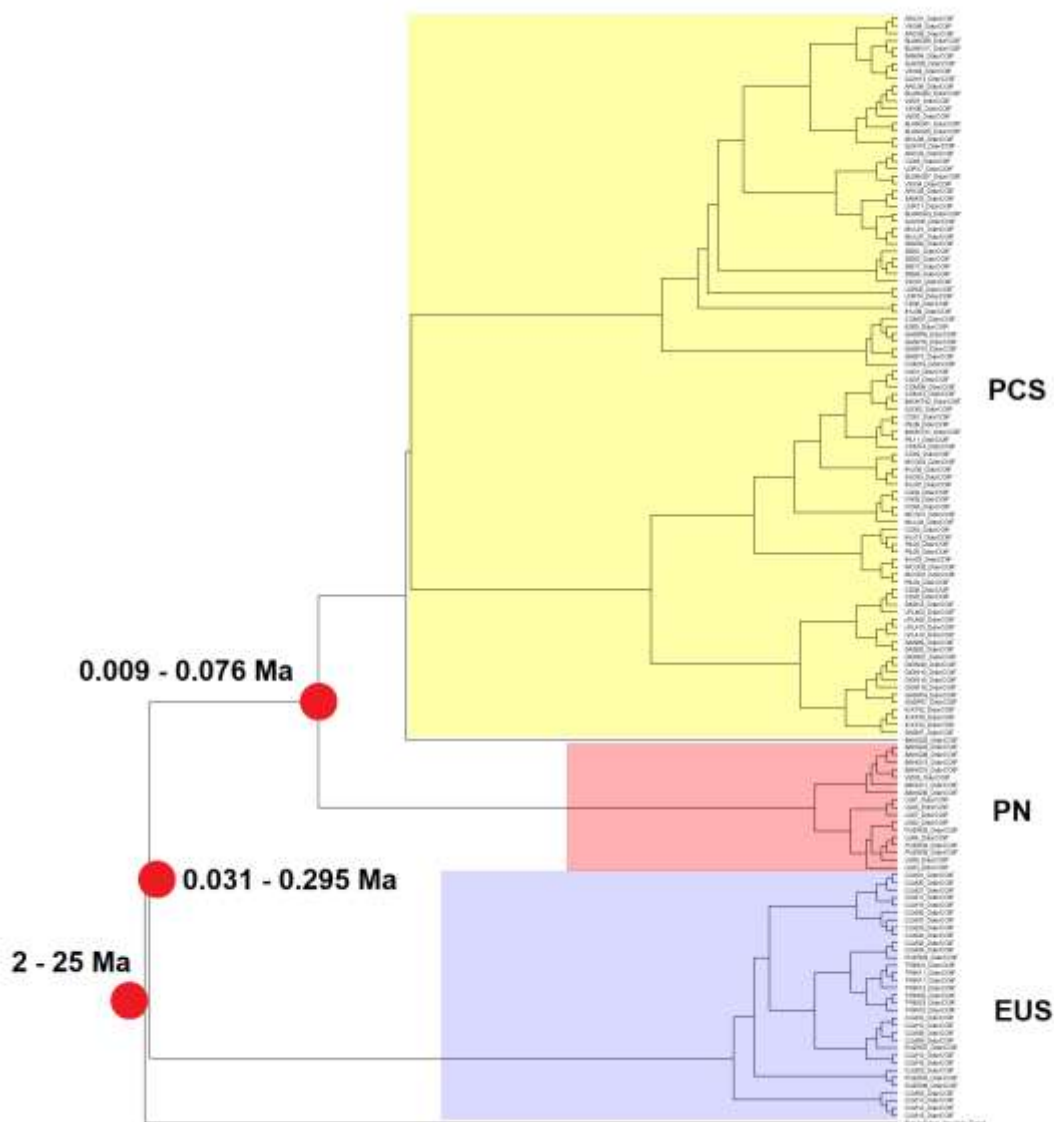


Figura 10. Árbol consenso de Máxima Credibilidad de Clados para ambos fragmentos de ADNmt concatenados (COI y CytB). Los puntos rojos señalan los eventos divergentes de la especie *D. dorsalis* con su intervalo de rango de densidad posterior en millones de años (Ma). Los linajes identificados corresponden a: Península Cetro – Sur (PBC), Península Norte (PN) y Estados Unidos y Sonora (EUS).

El tiempo de divergencia estimado en el que *D. dorsalis* divergió de su especie hermana *B. fasciatus* fue hace aproximadamente entre 2 - 25 millones de años (Ma). Posteriormente el linaje EUS divergió hace aproximadamente 31 – 295 mil años. Por último, PN divergió de PCS aproximadamente hace 9 – 76 mil años.

7.4 Analizar si existe discordancia mitonuclear entre marcadores nucleares y mitocondriales

7.4.1 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)

En la Tabla 5 se muestra los resultados de AMOVA para ambos fragmentos mitocondriales concatenados y los loci microsatélites previamente reportados por Valdivia – Carrillo *et al.* (2017). Se muestra claras diferencias en el porcentaje de variación entre grupos, para los fragmentos concatenados fue de 41 %, mientras que para los microsatélites fue de solo 2 %. Para la varianza explicada dentro de grupos los valores se invierten, la mayor varianza se observó para los microsatélites (85 %) y el concatenado 13 %.

Tabla 5. Resultados de AMOVA para ambos fragmentos mitocondriales concatenados y los loci microsatélites previamente reportados por Valdivia – Carrillo *et al.* (2017). Para ambos análisis se usaron los mismos individuos (125 individuos correspondientes a 27 localidades) y la hipótesis de tres linajes mitocondriales. El porcentaje de variación corresponde a la varianza explicada por la fuente de variación especificada.

Fuente de variación	% Var. Concatenado	% Var. Microsatélites
Entre grupos	41	2
Entre localidades dentro de grupos	46	13
Dentro de grupos	13	85

7.4.2 Análisis de Congruencia entre Matrices de Distancia Genética (CADM)

Las matrices usadas para este análisis se muestran en la Tablas A1, A2 y A3 (Anexo F – H). El CADM arrojó un valor W de 0.537359 con un valor de $p < 0.001$, lo que indica un cierto nivel de congruencia entre las matrices de distancia genética de los genes mitocondriales y los loci microsatélites.

7.4.3 Fenograma usando loci microsatélites

La topología del árbol generado para los loci microsatélites difiere del de los genes mitocondriales (Fig. 5). Para los microsatélites (Fig. 11), los sitios de colecta del centro de la PBC se dividen en tres clados, El grupo más norteño abarca de la región centro hacia el norte e incluye a las localidades SAM – SIS. El grupo sureño incluye a la región centro y hacia el sur e incluye a las localidades CE – COM, pero sin soporte estadístico (Fig. 11). Finalmente, un pequeño grupo que incluye individuos de la región centro CA – MCO y a la localidad del norte

PIL se agrupan en la parte inferior del árbol con bajos niveles de soporte. Algunos de los clados anidados presentan valores de soporte más altos (SAM – ICAT: 75 %; IMO – VIZ: 71 %; MUL – V3V: 63 %).

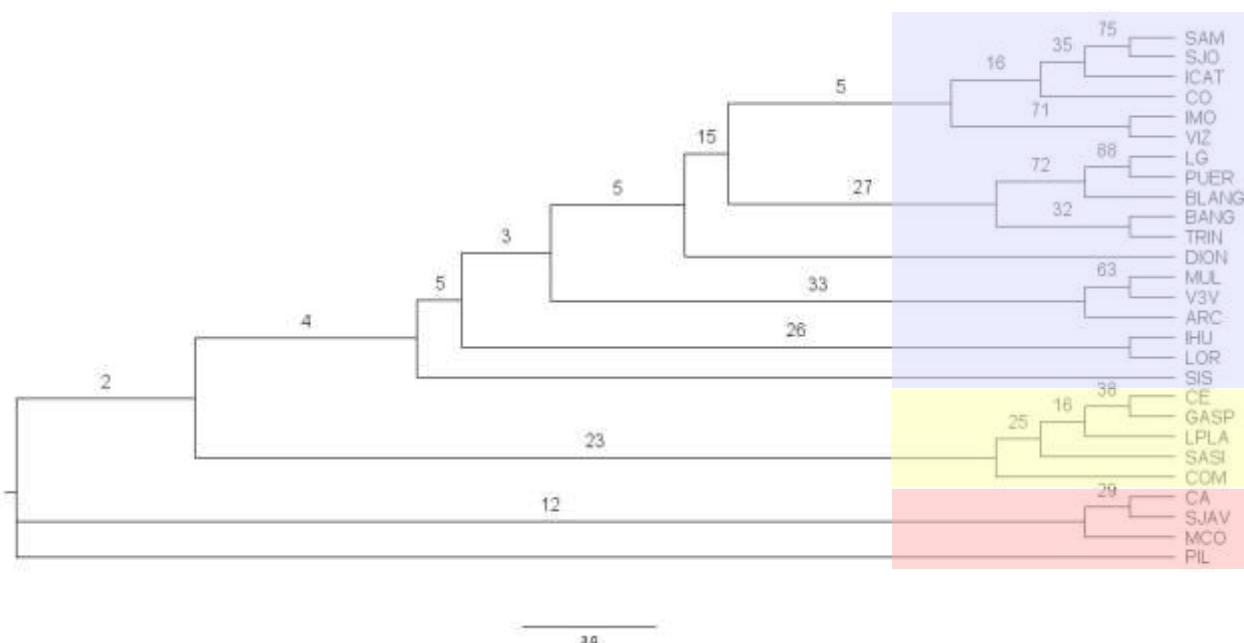


Figura 11. Árbol consenso usando el método de Neighbor Joining y la distancia genética de Cavalli Sforza usando 15 loci microsatélites. Los valores de Bootstrap se muestran junto a las ramas. Grupos genéticos identificados: CES = Centro Este Sur; CEC = Centro Este Central; CEN = Centro Este Norte; NO = Norte; SU = Sur.

7.4.4 Interpolación del paisaje genético

Por último, los patrones de la forma del paisaje genético obtenidos con los marcadores microsatélites (Fig. 12) concuerdan con la estructura obtenida para los marcadores mitocondriales (Fig. 12). Para los microsatélites los picos de mayor diferenciación se encuentran en la región sur y centro de la PBC en las localidades de San Antonio de la Sierra (SASI), Nopoló (LOR) y San Isidro (SIS).

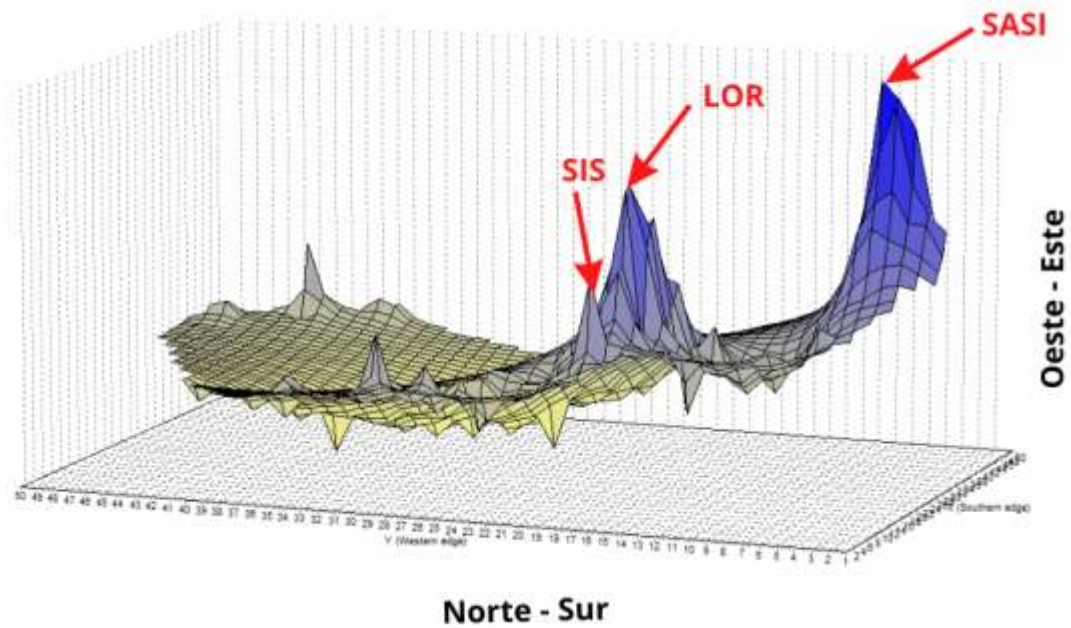


Figura 12. Gráfica de la forma del paisaje genético mostrando los patrones de distancias genéticas corregidas para los 15 loci microsatélites de *Dipsosaurus dorsalis* en la Península de Baja California. Los ejes X y Y corresponden a coordenadas geográficas y el eje Z corresponde a la distancia genética entre individuos. Los picos son indicadores de áreas con mayor diferenciación genética y los valles indican mayor flujo genético.

8. DISCUSIÓN

El presente trabajo corresponde al primer estudio que compara la estructura genética de la especie *D. dorsalis* utilizando dos tipos de marcadores moleculares (ADNmt y microsatélites), complementando un trabajo previo realizado por Valdivia-Carrillo *et al.* (2017) quienes analizaron la estructura genética de la especie *D. dorsalis* mediante el uso de 15 loci microsatélites.

Este estudio permitió identificar a partir de los marcadores mitocondriales COI y CytB que *D. dorsalis* está constituido por tres linajes mitocondriales a lo largo de su área de distribución: el linaje Península Centro – Sur (PCS), el de Península Norte (PN) y el de Estados Unidos y Sonora (EUS). El linaje EUS divergió hace ~ 31 – 295 mil años, mientras que PCS y PN divergieron más recientemente hace ~ 9 – 76 mil años. *D. dorsalis* mostró un largo periodo de estabilidad poblacional (~ 640 mil) pero hace 260 mil años antes del presente sufrió una expansión con un ligero declive más recientemente hace ~ 9,000 años. Los análisis de comparación de divergencia genética entre los tipos de marcadores revelan un patrón de discordancia mitonuclear.

8.1 Muestras biológicas

Leigh *et al.*, (2021) resaltan que los diseños de muestreo han encarecido los estudios de genética poblacional y filogeografía en al menos una docena de grupos biológicos. Lo anterior no es de sorprender, ya que la robustez de un análisis radica en la densidad del muestreo en la que está basado, por lo cual si no se cuenta con un tamaño de muestra considerable, difícilmente se podrá llevar a cabo un estudio con suficiencia estadística, además de que puede traer consigo un sesgo en los resultados obtenidos y generar problemas en el desarrollo de ciertos análisis (Dolby *et al.*, 2015). La especie *D. dorsalis* presenta un amplio rango de distribución (> 1200 km) por lo cual resulta complicado cubrir toda el área geográfica en la cual se distribuye, sin embargo, gracias al esfuerzo de muestreo realizado previamente por Valdivia-Carrillo *et al.* (2017) y a la donación de las muestras correspondientes a las localidades del noroeste del país y el suroeste de Estados Unidos fue posible abarcar casi por completo el área de distribución de la especie. Y a pesar de que ciertos sitios de recolecta contaban con un bajo

número de muestreo, se logró llevar a cabo el trabajo de laboratorio y los análisis bioestadísticos correspondientes.

8.2 Secuencias de ADN

A partir de la técnica de secuenciación Sanger se obtuvieron los fragmentos mitocondriales del gen Citocromo Oxidasa subunidad I y del gen Citocromo B para 155 individuos dentro del área de distribución de *D. dorsalis*. Ambos fragmentos fueron analizados de manera individual y concatenada. En total 147 secuencias fueron utilizadas para realizar los análisis estadísticos. Ocho de las secuencias obtenidas no cumplieron con el control de calidad establecido, por lo que fueron retiradas del estudio. Es posible que los errores dentro de las secuencias sean producto de fallas en las condiciones de extracción y amplificación de los fragmentos durante las PCR, por lo cual se sugiere para futuros análisis la verificación de la idoneidad del material biológico y mantener estrictos estándares en el proceso de resguardo y procesamiento del ADN para producir un mayor éxito de amplificación.

8.3 Estructura Genética

La PBC es un área que por su historia geológica y la heterogeneidad del paisaje ha generado grandes cambios en la conformación de la estructura genética poblacional de las diferentes especies que en ella habitan (Riddle et al. 2002). En estudios anteriores se ha propuesto a los eventos históricos vicariantes como explicación ante las discontinuidades filogeográficas en la PBC (Munguía-Vega, 2011). Sin embargo, los rompimientos genealógicos pueden formarse incluso en especies con una distribución continua, debido al modo de herencia del ADNmt, de tal manera que, si se presenta el tiempo suficiente, y con niveles reducidos de flujo genético, no se necesita invocar un evento vicariante para explicar la divergencia de poblaciones en un área longitudinalmente extensa como la PBC (Lindell et al., 2006). Es interesante remarcar que el patrón filogeográfico aquí revelado para *D. dorsalis* solo coincide geográficamente con el evento vicariante de la transgresión marina al norte de la PBC. No obstante, existe controversia respecto a la datación de este evento (un periodo que va desde hace 3 Ma , hasta 7 Ma o más según evidencia fósil (Bryson et al., 2012). Los resultados sobre los tiempos de divergencia entre los linajes mitocondriales obtenidos en este estudio (31 – 295 mil años), no corresponden con

los intervalos de tiempo vicariantes propuestos. Por lo cual, parece ser que el mecanismo causal de la estructura filogeográfica de *D. dorsalis* está ligado a algún fenómeno que ocurrió a un tiempo más reciente. Actualmente existe evidencia que respalda un hipótesis alternativa no vicariante para explicar los patrones de estructuración genética, en la que las oscilaciones climáticas del Pleistoceno pudieron tener un fuerte efecto en la conformación de la estructura genética actual de diferentes especies (Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017; Gasca-Pineda *et al.*, 2020). Los diferentes análisis que determinaron la estructura poblacional del ADNmt (ACoP, fenogramas, redes haplotípicas, AMOVA y aislamiento por distancia) revelaron la existencia de tres principales linajes filogeográficos para la especie *D. dorsalis*: el de la Península Centro – Sur (PCS) que abarca desde el sur hasta por encima del centro de la PBC; en de la Península Norte (PN) que ocupa una pequeña fracción al noreste de la PBC; y el de Estados Unidos y Sonora (EUS) que incluye al sitio de muestreo más al norte de la PBC y todas las localidades correspondientes al suroeste de EUA y oeste de Sonora. Cabe destacar que los porcentajes de variación explicados por los primeros dos componentes del ACoP (más del 95 %, tanto en los genes analizados de manera individual como concatenado con eigenvalores > 1 , Fig. 3, Tabla 2); el alto valor de soporte de los nodos para los tres linajes en el análisis de Neighbour Joining (> 90 %, Fig. 5); y la alta varianza explicada entre grupos del AMOVA (85.52 %, Tabla 4), refuerza la hipótesis de los tres linajes.

La PBC es una región que se caracteriza por una gran heterogeneidad ambiental, compuesta por más de 14 biomas (González-Abraham *et al.* 2010), aunado a su estructura alargada puede generar que las poblaciones geográficamente más distantes sean más diferenciadas debido al limitado flujo genético, produciendo patrones de estructuración que respondan a los gradientes ambientales (Cádiz *et al.*, 2018). El análisis del paisaje genético es un método que permitió identificar las áreas geográficas de interrupción en la continuidad del flujo genético, resaltando áreas de mayor divergencia genética entre los linajes obtenidos, como las observadas al sur de la PBC en las localidades de DION, SASI y GASP, así como en la parte central en las localidades de LOR y SIS (Fig. 7).

Las variables ambientales y biológicas que influyen en idoneidad del hábitat de *D. dorsalis* son: temperatura promedio anual, elevación del terreno y tipo de vegetación (Morán *et al.*, 2021).

En tanto que el modelo de idoneidad del hábitat realizado por Moran *et al.* (2021) utilizando estas variables reveló que las localidades DION, SASI y GASP se encuentran rodeadas de discontinuidades espaciales como la Sierra de la Laguna (Fig. 13), la cual puede alcanzar una altura de hasta 2090 m.s.n.m. (González-Abraham *et al.*, 2010). También las localidades de LOR y SIS en medio de la península se encuentran entre los límites de la región de la Sierra de la Giganta, con una altura de hasta 2088 m.s.n.m y las planicies de Magdalena (González-Abraham *et al.*, 2010). Ambas regiones coinciden con el área de mayores índices de diferenciación en el análisis del paisaje genético (Fig. 7). *D. dorsalis* muestra resistencia a altas temperaturas y es una especie herbívora no estricta, sin embargo, difícilmente ocurre fuera de los rangos de altitud de 0 a los 1500 m.s.n.m. (Templeton *et al.*, 1972; Lara-Resendiz *et al.*, 2019). Por lo que las dos áreas con un abrupto incremento en la elevación del terreno podrían explicar la estructuración de los linajes. Chan *et al.* (2009) observan un patrón parecido en *Sceloporus arenicolus* quien muestra una diferenciación genética influenciada por las complejidades topográficas de su hábitat. Estos resultados soportan la hipótesis de que la heterogeneidad ambiental es la causa de la diferenciación de los linajes identificados.

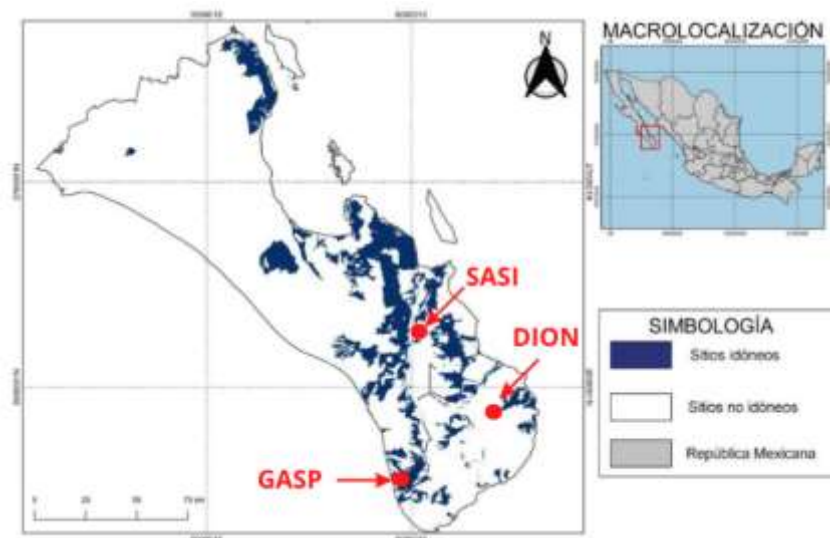


Figura 13. Modelo de sitios de idoneidad para *Dipsosaurus dorsalis* en el sur de la península de Baja California. Los sitios en azul corresponden a la combinación de las variables temperatura promedio anual, elevación del terreno, tipo de suelo y tipo de vegetación. En rojo se señalan las localidades identificadas con patrones de diferenciación inter e intra poblacional (Morán *et al.*, 2021).

Por otro lado, es interesante resaltar que los resultados del análisis de aislamiento por distancia revelaron un patrón complejo donde además de demostrar la influencia de la distancia geográfica, también se detectan los tres linajes mitocondriales (Norte, Centro y Sur), los cuales muestran diferentes valores de distancias genéticas (Fig. 8). Las distancias genéticas pequeñas (<0.1) que las presentan localidades del Gaspareño (GASP) al sur de la PBC hasta el entronque a Bahía de los Ángeles (BLANG) se encuentran dentro de un área de ~ 0 a ~ 750 km. Las intermedias (0.3 - 0.6) incluyen a las localidades de Puertecitos (PUER), Luis Gonzaga (LG) y Bahía de los Ángeles (BANG) en un área de ~ 50 a ~ 900 km. Y finalmente las grandes (> 0.7) incluyen únicamente a la localidad Valle Trinidad (TRIN) a lo largo de un rango geográfico de ~ 150 a 1000 kilómetros.

La PBC consta de una longitud de ~ 1300 km y un ancho que varía de ~ 40 a ~ 320 km (Rojas-Soto *et al.*, 2003), dicha conformación puede generar un tipo de dispersión semejante al modelo de trampolín (Stepping Stone en inglés), en el cual cada subpoblación existe en un conjunto uni o bidireccional e intercambiando migrantes con sus vecinos más cercanos y produciendo menores niveles de diferenciación local (Wiegand y Moloney, 2004). Este modelo nulo espacialmente explícito de trampolín puede ayudar a explicar de mejor manera el patrón de diferenciación genética observado. Esto concuerda también con los resultados del análisis de la estructura del paisaje genético (Fig.7), ya que salvo por los puntos de diferenciación identificados en la parte sur y centro de la PBC, los linajes muestran homogeneidad genética al interior de cada uno de ellos.

Los haplotipos identificados como ancestrales en los análisis de redes haplotípicas debido a su frecuencia y posición en la red (Joy *et al.*, 2003) corresponden al haplotipo 1 que incluye a 26 individuos de las localidades ARC, BLANG, CO, LOR, SAM, SJAV, V3V y VIZ; el haplotipo 8 que incluye a 20 individuos de las localidades CA, CO, COM, IHU, IMONT, MCO, PIL y SJO; y el haplotipo 13 en el cual se incluyen dos individuos de localidades del estado de Arizona (CLM2 y CLM4) así como un individuo de Puertecitos (PUER). Los resultados indican que las localidades se agrupan conforme a tres linajes, el haplotipo 8 incluye las localidades de CO hasta COM que corresponden a la parte sur de la PBC. El haplotipo 1 abarca desde la localidad BLANG hasta SAM, cubriendo la parte central de la PBC. Finalmente, el haplotipo 13 incluye a individuos que

van desde la localidad PUER hasta CLM02 y CLM04 (Arizona, EUA) lo que corresponde al linaje más norteño. Además, la red de haplotipos obtenida a partir del análisis del gen COI (Fig. A3, A; Anexo C) revela de manera más clara la estructura de los haplotipos ancestrales y los linajes incluyen a los mismos individuos identificados en los análisis previos donde el haplotipo 3 corresponde al linaje PCS, el haplotipo 2 al linaje PN y los haplotipos 5, 6 y 19 al linaje EUS. Por lo cual, parece ser que los linajes más antiguos o ancestrales corresponden a los provenientes del sur de la PBC (linaje PCS) y el norte de la PBC y suroeste de EUA (linaje EUS).

En concordancia con lo anterior, los resultados del análisis de diversidad (Tabla 3) identifican que las localidades al norte de la PBC, suroeste de EUA y Sonora (EUS) corresponden a las de mayores niveles de diversidad haplotípica (h) pero menor grado de diversidad nucleotídica (π) ($h = 0.909$; $\pi = 0.001$), dichos valores corresponden a poblaciones que ha sufrido una expansión poblacional después de un periodo con un bajo tamaño efectivo poblacional (Grant y Bowen 1998; Rosetti y Remis, 2012). Esta expansión a lo largo de la heterogeneidad del paisaje de la PBC hizo que *D. dorsalis* se haya fragmentado, generando diferenciación genética entre los diferentes linajes. Estos resultados también apoyan la hipótesis de expansión hacia el sur por parte de un linaje norteño ancestral (Murphy, 1983). Estos resultados concuerdan con el análisis Skyline plot, e indican que la especie presentó valores bajos de tamaño efectivo (N_e), seguido de un abrupto incremento en su N_e , este incremento pudo ser favorecido por las oscilaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno.

8.4 Demografía histórica y tiempos de divergencia

Los periodos inter glaciales que caracterizan el Pleistoceno estuvieron acompañados de cambios importantes en las condiciones climáticas. El último de ellos correspondiente al Último Máximo Glacial (~ 20 mil años) (Lindell *et al.*, 2006). Los resultados de demografía histórica (Fig. 9) indican que *D. dorsalis* permaneció en un largo periodo de estabilidad durante ~ 640 mil años, seguido de un acelerado evento de expansión demográfica hace ~ 260 mil años. Los ciclos glaciales más recientes (~ 740 mil años) comenzaron a tener intervalos de periodicidad cada vez mayores durante el Pleistoceno (de ~ 41 a 100 mil años) provocando periodos de clima cálido más largos y cambios en el nivel del mar (Dolby *et al.*, 2015; McDonough *et al.*, 2022). Estos

fenómenos climáticos históricos provocaron importantes cambios en la conformación de la estructura genética actual de muchas especies (Munguía-Vega, 2011; Fontanella *et al.*, 2012; Jezkova *et al.*, 2015; Malone *et al.*, 2017; Valdivia-Carrillo *et al.*, 2017). Por ejemplo, Jezkova *et al.* (2015) determinaron mediante secuencias del ADNmt que las oscilaciones climáticas ocurridas durante el UMG produjeron un evento de expansión poblacional en *Phrynosoma platyrhinos* en la región de Norte América. Por su parte, *D. dorsalis* sufrió un incremento en el N_e hace ~ 260 mil años dentro del periodo denominado Pleistoceno Medio (0.78 – 0.13 Ma).

A pesar de que diversos estudios han analizado los efectos de las oscilaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno (Jansen *et al.*, 1986; Vázquez-Selem, 1997; Ehlers y Gibbard, 2008; McDonough *et al.*, 2022), no se ha explorado mucho más allá de los cambios paulatinos en la periodicidad de las oscilaciones climáticas y fenómenos relacionados con el UMG (Dolby *et al.*, 2015; McDonough *et al.*, 2022). Por lo que el periodo donde se ubica el incremento del N_e no corresponde con ningún evento puntual que haya tenido lugar en ese intervalo de tiempo.

Tomando en cuenta los progresivos cambios que dieron lugar a un ambiente desértico al norte de la PBC y el aumento en el N_e , en concordancia con la hipótesis de una expansión de norte a sur planteada por Murphy (1983), *D. dorsalis* pudo haberse expandido hacia el sur de la PBC impulsado por el incremento en la temperatura y posterior aumento en la aridez de la costa oeste (Dolby *et al.*, 2015), siguiendo las afinidades del clima desértico favorecido por la modificación en la vegetación en el periodo que comprende el Pleistoceno medio (0.78 – 0.13 Ma), permitiéndole adentrarse más hacia el desierto de Sonora. Dichos procesos de expansión post glacial han sido documentados en otras especies que se distribuyen en la región (Mulcahy *et al.*, 2012; Jezkova *et al.*, 2015) y parecen corresponder a eventos recurrentes durante los periodos interglaciares del Pleistoceno.

Después de la reducción del tamaño efectivo poblacional de la iguana del desierto, se observó un ligero descenso del $N_e = \sim 0.0325$ hace ~ 9 mil años. A pesar de que el tiempo estimado no concuerda con la datación del UMG (~ 0.02 Ma) (Ehlers y Gibbard, 2008), es posible que la reducción en el N_e haya sido impulsada por los efectos remanentes de cambio climático ocurridos durante el UMG. Según, Ehlers y Gibbard (2008) los efectos de las oscilaciones

climáticas afectaron las regiones del mundo de diferente manera debido a su posición geográfica, por lo que la datación de los eventos en algunos casos ha resultado problemática. Mientras que en el hemisferio sur las glaciaciones del Pleistoceno medio (0.78 – 0.13 Ma) comenzaron en Nueva Zelanda hace ~ 0.37 Ma – 0.13 Ma, en Norte América datan de ~ 0.70 – 0.60 Ma en las regiones más norteñas del continente (Alaska, Canadá), sin embargo, no fue hasta el periodo conocido como glaciación de Riss o glaciación de Illinois (~ 0.20 – 0.13 Ma) que se ha encontrado evidencia del efecto de las glaciaciones en todo Norte América. Por lo cual, a pesar de las diferencias en los periodos de tiempo estimados en el análisis de Skylineplot con respecto al UMG, es posible que la disminución del N_e haya sido provocada por el efecto remanente del último periodo de cambio climático durante el UMG, favoreciendo el agrupamiento de individuos en áreas con condiciones más idóneas para organismos adaptados a climas cálidos, favoreciendo la formación de refugios.

Grismer (2002), por su parte, menciona que la compleja historia fisiográfica de la PBC en conjunto con los cambios geológicos y climáticos han ocasionado el aislamiento de organismos, pudiendo dar lugar a áreas de refugio. Los resultados del modelado de nicho ecológico (MNE) durante el periodo del UMG identificaron un área al norte de la PBC como posible segundo refugio para *D. dorsalis* (Valdivia – Carrillo *et al.* 2017) además del primero ubicado al sur de la PBC en la región del Cabo. La reciente disminución en el N_e hace ~ 9 mil años, en conjunto con los resultados del análisis de diversidad (Tabla 3) los cuales indican que las localidades al norte de la PBC, suroeste de EUA y Sonora (linaje EUS) corresponden a las de mayores niveles de diversidad haplotípica, apoya la hipótesis sobre que los cambios climáticos ocurridos durante el UMG pudieron dar lugar a la formación de un segundo refugio al norte de la PBC. Dicho refugio estaría ubicado entre 31 °N y 34 °N y va más allá de la región planteada por Dolby *et al.* (2015) como punto de diversidad para los reptiles en la PBC, ya que mencionan que este se ubica entre los 28 °N y 30 °N.

Anteriormente, se propuso la existencia de dos refugios en la PBC como alternativa a una migración unidireccional post glacial. Dolby *et al.* (2015) al revisar la literatura mencionan que se han observado expansiones a partir de refugios en la región norte y sur de la PBC en organismos vegetales (Nason *et al.*, 2002; Fehlberg y Ranker, 2009; Garrick *et al.*, 2009).

Además, las evidencias fósiles de reptiles, mamíferos e invertebrados que datan del UMG fueron encontrados en los estados de California y Arizona, lo que indica su presencia en la parte norte de la PBC en periodos recientes (Whorley *et al.*, 2004; González-Trujillo *et al.*, 2016). Por lo cual es posible que muchos animales de la región desértica no estuvieran sujetos únicamente a refugios en la parte sureña durante el UMG, si no que pudieron haber mantenido una permanencia en áreas de refugio ubicadas más al norte del país y/o suroeste de EUA.

D. dorsalis divergió de su especie hermana *Brachylophus fasciatus* hace $\sim 2 - 25$ Ma, según Malone *et al.* (2017) esto ocurrió ~ 38 Ma; las diferencias en la datación posiblemente se deban al método de calibración utilizado (Leaché y Mulcahy, 2007). Malone *et al.* (2017) utilizaron los parámetros propuestos por Townsend *et al.* (2011) y 29 genes codificantes para proteínas de iguánidos y 29 grupos externos para generar una aproximación bayesiana de la filogenia de diversas especies. Por su parte, en el presente estudio se utilizaron dos fragmentos de ADNmt (COI y CytB), un modelo de reloj molecular relajado con un modelo de coalescencia Bayesian Skyline con los parámetros por default y se usó como grupo externo la especie hermana *B. fasciatus* para calibrar la aproximación del árbol de genes. A pesar de que los relojes moleculares relajados y la calibración fósil han mejorado las estimaciones de tiempos de divergencia, se ha identificado que los enfoques basados en árboles de genes concatenados pueden generar inconsistencias en las aproximaciones temporales debido a que la discordancia topológica entre genes es algo común, además de que la datación de la divergencia de genes necesariamente pre data los eventos de especiación (McCormack *et al.*, 2011). De tal forma que las diferencias en el tipo de marcador utilizado, así como los parámetros de calibración, posiblemente influyeron en la estimación de los tiempos de divergencia de la especie. Además, hay que considerar que tanto el tiempo de divergencia estimado por Townsend *et al.* (2011) y Malone *et al.* (2017) se realizaron a nivel inter especie de diferentes iguánidos, a diferencia del tiempo estimado aquí, el cual se realizó al interior de la especie *D. dorsalis*. Es así que dependiendo del tipo de marcador y los parámetros de calibración se podrá obtener una aproximación más puntual de los tiempos de divergencia. Sin embargo, Knowles (2009) sugiere que para generar aproximaciones más precisas en la datación de la diversificación de especies se utilice enfoques coalescentes multi locus.

El segundo evento divergente ocurrió entre el grupo EUS y PN y tuvo lugar hace $\sim 31 - 295$ mil años abarcando un periodo entre el Pleistoceno Medio (0.78 – 0.13 Ma) y el Pleistoceno Tardío (0.13 Ma – Presente). Este periodo coincide con la señal de expansión poblacional encontrada en el análisis de demografía histórica donde EUS es el grupo más divergente (Fig. 10). McDonough *et al.* (2022) mencionan que el zorrillo *Spilogale leucoparia* que se distribuyen en el estado de Sonora muestra una divergencia entre clados en un periodo aproximado de $\sim 0.42 - 0.30$ Ma, que coincide parcialmente con el denominado evento medio de Brunhes (0.45 Ma) (Berger y Wefer, 2003), caracterizado por abruptas modificaciones en la temperatura y gases de efecto invernadero similares al UMG hace $\sim 0.1 - 0.02$ Ma (Attig *et al.*, 2011). Si bien el periodo antes mencionado no coincide con los tiempos de divergencia estimados en este estudio, es posible que, dada la naturaleza del fenómeno y su cercanía temporal, haya tenido un efecto en la estructura filogeográfica de *D. dorsalis* y otras especies de reptiles (p.ej. *Phrynosoma platyrhinos*) y mamíferos (p.ej. *Ammospermophilus leucurus*) en la PBC (Whorley *et al.*, 2004; Jezkova *et al.*, 2015). De tal manera que si se considera los progresivos cambios que dieron lugar a un ambiente desértico al norte de la PBC durante el Pleistoceno, el aumento en el N_e hace ~ 260 mil años y que el linaje norteño (EUS) es el de mayor diversidad haplotípica, apoyan la hipótesis de expansión de norte a sur, pero en un periodo distinto (Pleistoceno medio) al establecido previamente.

Por último, el tercer evento de divergencia ocurrió $\sim 9 - 76$ mil años (Pleistoceno Tardío – Holoceno) entre el grupo PN y PCS. De igual forma el periodo coincide con los eventos estimados a partir del análisis de demografía histórica donde hubo un declive en el N_e hace ~ 9 mil años, así como con el periodo en el que ocurrió el UMG (~ 20 mil años) pero dentro de un intervalo de tiempo más amplio.

A pesar de las tasas de mutación distintas entre el ADNm y los microsatélites (Galtier *et al.*, 2009), ambos marcadores coinciden con el patrón de diferenciación genética de tres linajes o poblaciones distintas, lo que puede interpretarse de tal manera que la estructura genética observada se ha mantenido por un largo periodo de tiempo. Sin embargo, el uso de métodos de calibración como el registro fósil, eventos geológicos, el uso de técnicas de secuenciación de

nueva generación o análisis multi locus se recomiendan para confirmar estos resultados e incluso obtener una datación más precisa.

8.5 Discordancia mitonuclear

El uso combinado de marcadores nucleares y mitocondriales ha mejorado el poder de los análisis moleculares para evaluar hipótesis filogeográficas, sin embargo, dadas las características inherentes de cada marcador se pueden obtener señales de estructura genética distintas, dando paso a la discordancia mitonuclear (Toews y Brelsford, 2012).

Los cuatro análisis estadísticos realizados determinaron inconsistencia sobre congruencia entre los marcadores mitocondriales y microsatélites para determinar áreas de diferenciación genética.

El análisis de AMOVA indicó incongruencias en cuanto al porcentaje de varianza explicada a cierto nivel jerárquico de diferenciación genética, mientras con el ADNmt explica un porcentaje de variación entre los tres grupos del 41 %, los microsatélites solo lo hacen con el 2 % (Tabla 5) y estos últimos revelan un porcentaje de variación del 85 % al interior de los grupos. Sheng *et al.* (2005) sugiere que cuando se observan mayores niveles de diferenciación al interior de los grupos, puede deberse a altos niveles de flujo genético, lo cual concuerda con el análisis de STRUCTURE realizado por Valdivia – Carrillo *et al.* (2017). Si bien *D. dorsalis* no presenta un amplio rango hogareño o largos procesos migratorios (O'Neil, 1977) es posible que los efectos de la expansión poblacional hace ~ 260 mil años aún persistan reflejándose en los niveles actuales de flujo genético entre linajes.

El análisis de CADM indicó congruencia entre las matrices de distancia genética de los marcadores mitocondriales y los loci microsatélites. Si bien estos análisis son indicadores de similitud o diferencia entre dos o más conjuntos de datos, no es un reflejo de diferenciación genética ya que únicamente representa el nivel de congruencia en los valores de las matrices genéticas utilizadas. Un valor de $W = 0.537359$ ($p < 0.001$) no indica necesariamente congruencia entre los dos tipos de marcadores, simplemente es indicador de similitud en al menos dos de las matrices analizadas (Campbell *et al.*, 2009). Si bien el resultado obtenido en

cuanto a la congruencia entre matrices resultó en un valor medio, las diferencias en la topología de los árboles obtenidos para ambos genes mitocondriales y los microsatélites (Figs. 5 y 11) mostraron claras diferencias.

Tres principales causas pueden estar invocadas para explicar los patrones de incongruencia cuando se analizan árboles de genes: 1) Errores de muestreo aleatorio, 2) La presencia de errores sistemáticos o 3) La existencia de diferencias reales debido a diferentes historias evolutiva (Campbell *et al.*, 2009). Planet (2006) menciona que los árboles inferidos incluso a partir de diferentes porciones del mismo gen suelen reflejar diferencias topológicas así como en los patrones de sus ramas. Los resultados obtenidos en este estudio concuerdan con lo mencionado por Campbell *et al.* (2009) donde plantean que cada árbol inferido a partir de cierto tipo de marcador puede resultar en topologías diferentes debido a los distintos procesos evolutivos a los que se encuentra sujeto cada marcador (p.ej. tasas de mutación, segregación incompleta de genes, etc.). De tal manera que las diferencias nucleotídicas en diferentes sitios del genoma, pueden causar distintos tipos de historias para cada región (ANDmt vs ADNn). Por lo cual, al considerar los modos de herencia y bajo N_e inherente que presenta el ADMmt (Galtier *et al.*, 2009), es posible que la existencia de diferentes historias evolutivas entre los dos tipos de marcadores produzca una topología distinta a la de los microsatélites.

Una historia evolutiva similar es un indicador de que ambos tipos de marcadores han estado sujetos al efecto de ciertos eventos en las relaciones evolutivas de cada uno dando lugar a cierto grado de congruencia entre ellos. Sin embargo, cuando dos árboles presentan considerables diferencias tanto topológicas como en las longitudes de sus ramas, se recomienda considerarlo como incongruencia (Campbell *et al.*, 2009). Por lo tanto, la congruencia observada entre matrices de distancia genética, pero incongruencias topológicas, se interpreta como una discordancia mitonuclear entre los marcadores mitocondriales y microsatélites producida posiblemente por las diferencias en las historias evolutivas de cada uno, sin descartar la posibilidad de que existan errores de muestreo aleatorio en la construcción de los árboles.

El análisis de la forma del paisaje genético presentó concordancia entre los resultados del ADNmt y los microsatélites (Figs. 7 y 12), ambos mostraron altos niveles de diferenciación

dentro de las poblaciones del sur (SASI, GASP y DION) y las poblaciones del centro (LOR y SIS). Esto podría deberse a la heterogeneidad del paisaje, principalmente en cuanto a diferencias de la topografía del terreno, las cuales presuntamente mantuvieron áreas de diferenciación durante un periodo de tiempo largo (al menos ~31 – 295 mil años), sirviendo como barreras geográficas incluso en el periodo donde hubo un incremento en el N_e .

De los mecanismos que generan una discordancia mitonuclear (Toews y Brelsford, 2012; Pavlova *et al.*, 2013), en este estudio se inclina por las tasas de mutación distintas y modos de herencia de ambos marcadores. El ADNmt al ser un genoma haploide uniparental que se hereda matrilinealmente (Galtier *et al.*, 2009), presenta un tamaño efectivo poblacional más pequeño y muestra tasas de mutación más elevada que el de ADN nuclear (Toews y Brelsford, 2012) pero más lentas que los loci microsatélites. Estas tasas de mutación diferentes pueden generar una segregación incompleta de alelos diferencial entre ambos marcadores (Rheindt y Edwards, 2011) y por lo tanto producir topologías distintas y asimetrías demográficas (Toews y Brelsford, 2012; Toews *et al.*, 2014). Además, el alto polimorfismo de los loci microsatélites hace que en los análisis de AMOVA, el porcentaje de variación explicado para el nivel jerárquico dentro poblaciones sea muy alto.

Para discernir entre ambas posibilidades se requiere de usar técnicas modernas de secuenciación de genomas para dilucidar el patrón de congruencias entre los dos genomas tanto mitocondrial como nuclear.

8.6 Implicaciones para la Conservación

Actualmente *Dipsosaurus dorsalis* no se encuentra bajo ninguna categoría de protección especial en México (CONABIO, 2018) y se ubica dentro de una categoría de preocupación menor por la IUCN (IUCN, 2021). Sin embargo se ha identificado que una de las principales amenazas para la especie puede ser la potencial pérdida de hábitat (Lara-Resendiz *et al.*, 2019). A partir de los resultados obtenidos en los análisis de estructura genética, se recomienda prestar especial atención a los individuos que habitan dentro del linaje PN (en las localidades BANG, LG y PUER identificadas), ya que presentan los niveles más bajos de diversidad genética, además de que el espacio geográfico que habitan corresponde solo a una pequeña parte del

norte de la PBC, por lo que el desplazamiento o la reducción en el hábitat de esta región podría conllevar a la pérdida de diversidad genética.

Así mismo, se espera que los resultados obtenidos en este estudio, sumen al conocimiento de la biodiversidad del noroeste del país y permita entender las potenciales causas que dieron lugar a la diferenciación genética de la fauna de la PBC.

9. CONCLUSIONES

- 1) Se identificaron tres grupos poblacionales o linajes filogeográficos, el linaje Península Centro – Sur (PCS), el Península Norte (PN) y el de Estados Unidos y Sonora (EUS).
- 2) El linaje EUS divergió hace ~ 31 – 295 mil años, mientras que PCS y PN divergieron más recientemente hace ~ 9 – 76 mil años. *D. dorsalis* mostró un largo periodo de estabilidad poblacional (~ 640 mil) pero hace 260 mil años antes del presente sufrió una expansión con un ligero declive más recientemente hace ~9,000 años. Se sugiere que la estructura genética contemporánea puede haber sido influenciada por los cambios climáticos producidos durante las glaciaciones del Pleistoceno.
- 3) Los análisis de congruencia mito-nuclear no son conclusivos, sin embargo, el modo de herencia y las tasas de mutación de los marcadores podrían explicar parte de los resultados presentados. No obstante, la heterogeneidad ambiental de la PBC sugiere la persistencia en el tiempo de regiones de mayor diferenciación genética.

10. LITERATURA CITADA

- Al-Samarai, F.R. y Al-Kazaz, A.A. (2015). Molecular Markers: an Introduction and Applications. *European Journal of Molecular Biotechnology*, 9(3): 118–130. doi: 10.13187/ejmb.2015.9.118.
- Aljanabi, S.M. y Martinez, I. (1997). Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, 25(22): 4692–4693.
- Allio, R., Donega, S., Galtier, N. y Nabholz, B. (2017). Large variation in the ratio of mitochondrial to nuclear mutation rate across animals: Implications for genetic diversity and the use of mitochondrial DNA as a molecular marker. *Molecular Biology and Evolution*, 34(11): 2762–2772. doi: 10.1093/molbev/msx197.
- Andrews, C.A. (2010). Natural selection, genetic drift, and gene flow do not act in isolation in natural populations. *Nature Education Knowledge*, 3(10): 1 - 5.
- Attig, J.W., Bricknell, M., Carson, E.C., Clayton, L., Johnson, M.D. y Syverson, K.M. (2011). Glaciation of Wisconsin. *Wisconsin Geological and Natural History Survey*, 36(4): 4.
- Avise, J.C. (2009). Phylogeography: Retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36(1): 3–15. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x.
- Baer, C.F., Miyamoto, M.M. y Denver, D.R. (2007). Mutation rate variation in multicellular eukaryotes: Causes and consequences. *Nature Reviews Genetics*, 8(8): 619–631. doi: 10.1038/nrg2158.
- Baird, S. y Girard, C. (1852). Characteristics of some new reptiles in the Museum of the Smithsonian Institution, part 2. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 6: 125–129. doi: 10.1093/nq/s5-vi.146.318i.
- Balloux, F. y Lugon-Moulin, N. (2002). The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 11(2): 155–165.
- Bandelt, H.J., Forster, P. y Röhl, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Conservation genetics*, 16(1): 37–48. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.00129.x.
- Bar-Yaacov, D., Hadjivasiliou, Z., Levin, L., Barshad, G., Zarivach, R., Bouskila, A. y Mishmar, D. (2015). Mitochondrial involvement in vertebrate speciation? The Case of mito-nuclear genetic divergence in chameleons. *Genome Biology and Evolution*, 7(12): 3322–3336. doi: 10.1093/gbe/evv226.
- Berger, W.H. y Wefer, G. (2003). On the dynamics of the ice ages: Stage-11 paradox, mid-brunhes climate shift, and 100-ky cycle. *Geophysical Monograph Series*, 137: 41–59. doi: 10.1029/137GM04.
- Bernardo, P.H., Sánchez-Ramírez, S., Sánchez-Pacheco, S.J., Álvarez-Castañeda, S.T., Felipe, Aguilera-Miller, E.F., Mendez-De la Cruz, F.R. y Murphy, R.W. (2019). Extreme mito-nuclear discordance in a peninsular lizard: the role of drift, selection, and climate. *Heredity*, 123(3): 359–370. doi: 10.1038/s41437-019-0204-4.
- Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F.K., Müller, N.F., Ogilvie, H.A., Du Plessis, L., Poppinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Suchard, M.A., Wu, C.H., Xie, D., Zhang, C., Stadler, T. y Drummond, A.J. (2019). BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 15(4): 1–28. doi: 10.1371/journal.pcbi.1006650.
- Bryson, R.W., Jaeger, J.R., Lemos-Espinal, J.A. y Lazcano, D. (2012). A multilocus perspective on the speciation history of a North American aridland toad (*Anaxyrus punctatus*). *Molecular*

- Phylogenetics and Evolution*, 64(3): 393–400. doi: 10.1016/j.ympbev.2012.04.014.
- Buckley, L., De Queiroz, K., Grant, T., Hollingsworth, B., Iverson, J., Pasachnik, S. y Stephen, C. (2016). A checklist of the iguanas of the world (Iguanidae; Iguaninae). *Herpetological Conservation and Biology*, 11: 4–46.
- Cádiz, A., Nagata, N., Díaz, L.M., Suzuki-Ohno, Y., Echenique-Díaz, L.M., Akashi, H.D., Makino, T. y Kawata, M. (2018). Factors affecting interspecific differences in genetic divergence among populations of *Anolis* lizards in Cuba. *Zoological Letters*, 4(1): 1–12. doi: 10.1186/s40851-018-0107-x.
- Cadotte, M.W. (2006). Dispersal and species diversity: A meta-analysis. *American Naturalist*, 167(6): 913–924. doi: 10.1086/504850.
- Campbell, V., Legendre, P. y Lapointe, F.J. (2009). Assessing congruence among ultrametric distance matrices. *Journal of Classification*, 26(1): 103–117. doi: 10.1007/s00357-009-9028-x.
- Chan, L.M., Fitzgerald, L.A. y Zamudio, K.R. (2009). The scale of genetic differentiation in the Dunes Sagebrush-Lizard (*Sceloporus arenicolus*), an endemic habitat specialist. *Conservation Genetics*, 10(1): 131–142. doi: 10.1007/s10592-008-9537-x.
- Chevron, Z.A. y Brumfield, R.T. (2008). Migration-selection balance and local adaptation of mitochondrial haplotypes in rufous-collared sparrows (*Zonotrichia capensis*) along an elevational gradient. *Evolution*, 63(6): 1593–1605. doi: 10.1111/j.1558-5646.2009.00644.x.
- CONABIO. (2018). Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB). Registros de ejemplares, versión 2017-12. Publicación en el Geoportal y Enciclovida. México. Disponible en: http://www.snib.mx/dev_snib/ejemplares/docs/CONABIO-SNIB-DocumentacionExtraccionDatosGeoportal-201603.pdf.
- Curtis, H. y Adriana, S. (2008). *Biología*. 7a Ed. ed. Médica Panamericana, Buenos Aires.
- Cutter, A.D. (2013). Integrating phylogenetics, phylogeography and population genetics through genomes and evolutionary theory. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69(3): 1172–1185. doi: 10.1016/j.ympbev.2013.06.006.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. y Posada, D. (2012). JModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8): 772. doi: 10.1038/nmeth.2109.
- Dibble, C.J., Smith, G.R. y Lemos-Espinal, J.A. (2008). Diet and sexual dimorphism of the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*, from Sonora, Mexico. *Western North American Naturalist*, 68(4): 521–523. doi: 10.3398/1527-0904-68.4.521.
- Dobzhansky, T. (1955). A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 20: 1–15. doi: 10.1101/SQB.1955.020.01.003.
- Dolby, G.A., Bennett, S.E., Lira-Noriega, A., Wilder, B.T. y Munguía-Vega, A. (2015). Assessing the geological and climatic forcing of biodiversity and evolution surrounding the Gulf of California. *Journal of the Southwest*, 57(2–3): 391–455. doi: 10.1353/jsw.2015.0005.
- Duret, L. (2008). Neutral theory: the null hypothesis of molecular evolution. *Nature Education*, 1(1): 218. Disponible en: <https://www.nature.com/scitable/topicpage/neutral-theory-the-null-hypothesis-of-molecular-839/> [consulta:el 11 de abril de 2022].
- Egeland, T., Kling, D. y Mostad, P. (2016). Basics. En: *Statistical methods in forensic genetics*. Academic press, Amsterdam, pp. 11–50.
- Eguiarte, L.E., Aguirre-Liguori, J.A., Jardón-Barbolla, L., Aguirre-Planter, E. y Souza, V. (2013). Genómica de Poblaciones: Nada en Evolución va a tener sentido si no es a la luz de la Genómica, y nada en Genómica tendrá sentido si no es a la luz de la Evolución. *Tip*, 16(1): 42–

56. doi: 10.1016/s1405-888x(13)72077-1.
- Ehlers, J. y Gibbard, P. (2008). Extent and chronology of Quaternary glaciation. *Episodes*, 31(2): 211–218. doi: 10.18814/epiiugs/2008/v31i2/004
- Etheridge, R. y De Queiroz, K. (1988). A phylogeny of iguanidae. En: *Phylogenetic relationships of the lizard families: Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, California, pp. 283 - 367.
- Excoffier, L., Smouse, P.E. y Quattro, J.M. (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131(2): 479–491 Disponible en: <https://academic.oup.com/genetics/article/131/2/479/6007328>.
- Fedorenko, O.M., Gritskikh, M.V., Topchieva, L.V. y Lebedeva, O.N. (2011). Comparative Analysis of Genetic Structure in Natural Populations of Two Arabidopsis Species with Different Degree of Panmixia. *Russian Journal of Genetics*, 47(4): 446–452. doi: 10.1134/S1022795411030033.
- 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.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence Limits on Phylogenies : An Approach Using the Bootstrap. *Evolution*, 39(4): 783–791. doi: <https://doi.org/10.2307/2408678>.
- Fontanella, F.M., Feltrin, N., Avila, L.J., Sites, J.W. y Morando, M. (2012). Early stages of divergence: Phylogeography, climate modeling, and morphological differentiation in the South American lizard *Liolaemus petrophilus* (Squamata: Liolaemidae). *Ecology and Evolution*, 2(4): 792–808. doi: 10.1002/ece3.78.
- Galtier, N., Nabholz, B., Glémin, S. y Hurst, G.D. (2009). Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: A reappraisal. *Molecular Ecology*, 18(22): 4541–4550. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04380.x.
- Garrick, R.C., Nason, J.D., Meadows, C.A. y Dyer, R.J. (2009). Not just vicariance: Phylogeography of a Sonoran Desert euphorb indicates a major role of range expansion along the Baja peninsula. *Molecular Ecology*, 18(9): 1916–1931. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04148.x.
- Gasca-Pineda, J., Velez, P. y Hosoya, T. (2020). Phylogeography of post-Pleistocene population expansion in *Dasyscyphella longistipitata* (Leotiomyces, Helotiales), an endemic fungal symbiont of *Fagus crenata* in Japan. *MycKeys*, 65: 1–24. doi: 10.3897/mycokeys.65.48409.
- Godoy, J.A. (2009). La genética, los marcadores moleculares y la conservación de especies. *Ecosistemas*, 18(1): 23–33. doi: 10.7818/73.
- Goldstein, D.B., Ruiz, A., Cavalli-Sforza, L.L. y Feldman, M.W. (1995). Evaluation of Genetic Distances. *Generations Journal Of The American Society On Aging*, 139(January): 463–471.
- González-Abraham, C.E., Garcillán, P.P. y Ezcurra, E. (2010). Ecorregiones de la península de Baja California: Una síntesis. *Botanical Sciences*, 87: 69. doi: 10.17129/botsci.302.
- González-Rubio, C., García-De León, F.J. y Rodríguez-Estrella, R. (2016). 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-Trujillo, R., Correa-Ramírez, M.M., Ruiz-Sanchez, E., Salinas, E.M., Jiménez, M.L. y García-De León, 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 California Peninsula. *Journal of Arachnology*, 44(3): 367–379. doi: 10.1636/R15-84.1.

- Grant, W.S. y Bowen, B.W. (1998). Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes : insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 89(5): 415–426. <https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.415>.
- Grismer, L. (1999). An Evolutionary Classification of Reptiles on Islands in the Gulf of California, México. *Herpetologica*, 55(4): 446–469.
- Grismer, L.L. (2002). Amphibians and reptiles of Baja California, including its pacific islands and the islands in the sea of Cortés. University of California Press, California.
- Hallowell. (1854). Dipsosaurus. *Proceedings of the Academy of natural sciences of Philadelphia*. 7: 92 - 93. doi: 10.1093/nq/s5-vi.146.318i.
- Hamilton, M.B. (2021). *Population genetics*. 2th. ed. Wiley. Hoboken, Nueva Jersey.
- Henke, L. y Henke, J. (2006). Supplemented data on mutation rates in 33 autosomal short tandem repeat polymorphisms. *Journal of Forensic Sciences*, 51(2): 446–447. doi: 10.1111/j.1556-4029.2006.00094.x.
- Higgins, K. y Lynch, M. (2001). Metapopulation extinction caused by mutation accumulation. *PNAS*, 98(5): 2928 - 2933. doi: 10.1073/pnas.031358898.
- IUCN. (2021). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-3. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org>. [consulta: 27 mayo 2022].
- Janes, J.K. y Batista, P.D. (2016). The role of population genetic structure in understanding and managing pine beetles. *Advances in Insect Physiology*, 50: 75 - 100. doi: 10.1016/bs.aip.2016.01.001.
- Jansen, J.H., Kuijpers, A. y Troelstra, S.R. (1986). A mid-Brunhes climatic event: Long-term changes in global atmosphere and ocean circulation. *Science*, 232(4750): 619–622. doi: 10.1126/science.232.4750.619.
- Jezkova, T., Jaeger, J.R., Oláh-Hemmings, V., Jones, K.B., Lara-Resendiz, R.A., Mulcahy, D.G. y Riddle, B.R. (2015). Range and niche shifts in response to past climate change in the desert horned lizard *Phrynosoma platyrhinos*. *Ecography*, 39(5): 437–448. doi: 10.1111/ecog.01464.
- Joy, D.A., Feng, X., Mu, J., Furuya, T., Chotivanich, K., Krettli, A.U., Ho, M., Wang, A., White, N.J., Suh, E., Beerli, P. y Su, X.Z. (2003). Early origin and recent expansion of *Plasmodium falciparum*. *Science*, 300(5617): 318–321. doi: 10.1126/science.1081449.
- Kimura, M. (1968). Evolutionary Rate at the Molecular Level. *Nature*, 217: 624–626. doi: 10.1038/217624a0.
- Kingman, J.F. (1982). The coalescent. *Stochastic Processes and their Applications*, 13(3): 235–248. doi: 10.1016/0304-4149(82)90011-4.
- Knowles, L.L. (2009). Estimating species trees: Methods of phylogenetic analysis when there is incongruence across genes. *Systematic Biology*, 58(5): 463–467. doi: 10.1093/sysbio/syp061.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. y Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6): 1547–1549. doi: 10.1093/molbev/msy096.
- Kuo, C.H. y Avise, J.C. (2005). Phylogeographic breaks in low-dispersal species: The emergence of concordance across gene trees. *Genetica*, 124(2): 179–186. doi: 10.1007/s10709-005-2095-y.
- Lai, Y. y Sun, F. (2003). The Relationship between Microsatellite Slippage Mutation Rate and the Number of Repeat Units. *Molecular Biology and Evolution*, 20(12): 2123–2131. doi: 10.1093/molbev/msg228.
- Lamb, T., Jones, T.R. y Avise, J.C. (1992). Phylogeographic histories of representative

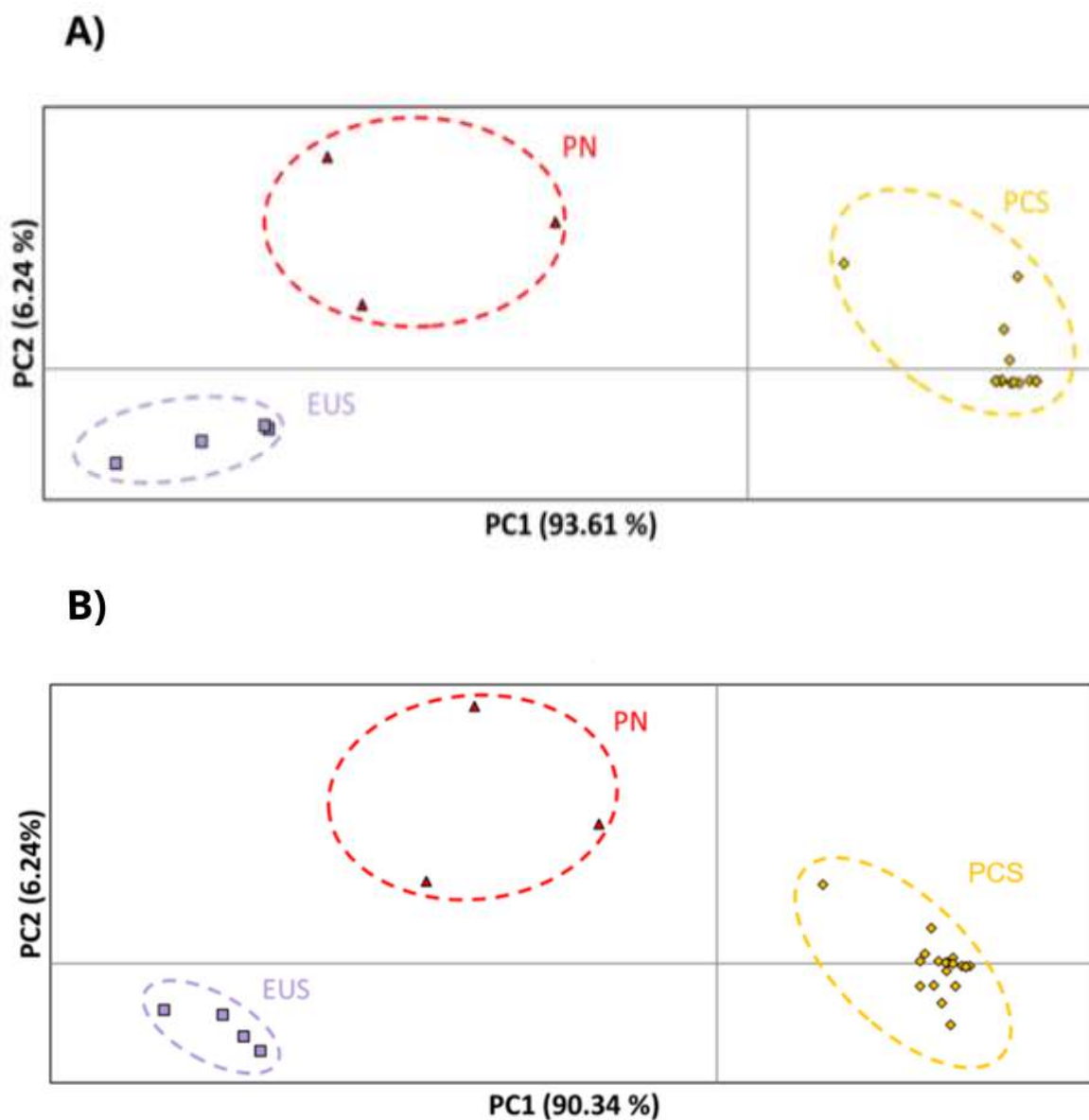
- herpetofauna of the southwestern U.S.: mitochondrial DNA variation in the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) and the chuckwalla (*Sauromalus obesus*). *Journal of Evolutionary Biology*, 5(3): 465–480. doi: 10.1046/j.1420-9101.1992.5030465.x.
- Lara-Resendiz, R.A., Galina-Tessaro, P., Gisel Pérez-Delgado, A., Valdez-Villavicencio, J.H. y Méndez-De La Cruz, F.R. (2019). Effects of climate change on a widely distributed thermophilic lizard (*Dipsosaurus dorsalis*): an ecophysiological approach. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90. doi: 10.22201/ib.20078706e.2019.90.2888.
- Lazcano, D., Arnaud, G., Cruz, O. y García-Padilla, E. (2011). Notes on the herpetofauna of the northwest of Mexico: Herpetofauna of Isla El Muerto, Ensenada, Baja California, Mexico. *Bulletin Chicago Herpetological Society*, 46(10): 129–133.
- Leaché, A.D. y McGuire, J.A. (2006). Phylogenetic relationships of horned lizards (*Phrynosoma*) based on nuclear and mitochondrial data: Evidence for a misleading mitochondrial gene tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(3): 628–644. doi: 10.1016/j.ympev.2005.12.016
- Leaché, A.D. y Mulcahy, D.G. (2007). Phylogeny, divergence times and species limits of spiny lizards (*Sceloporus magister* species group) in western North American deserts and Baja California. *Molecular Ecology*, 16(24): 5216–5233. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03556.x.
- Leigh, D.M., Van Rees, C.B., Millette, K.L., Breed, M.F., Schmidt, C., Bertola, L.D., Hand, B.K., Hunter, M.E., Jensen, E.L., Kershaw, F., Liggins, L., Luikart, G., Manel, S., Mergeay, J., Miller, J.M., Segelbacher, G., Hoban, S. y Paz-Vinas, I. (2021). Opportunities and challenges of macrogenetic studies. *Nature Reviews Genetics*, 22(12): 791–807. doi: 10.1038/s41576-021-00394-0.
- Leigh, J.W. y Bryant, D. (2015). POPART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9): 1110–1116. doi: 10.1111/2041-210X.12410.
- Lewontin, R.C. (1985). Population Genetics. *Museum of Comparative Zoology*, 19: 81–102. doi: 10.5005/jp/books/12643_8.
- Lindell, J., Méndez-De La Cruz, F.R. y Murphy, R.W. (2005). Deep genealogical history without population differentiation: Discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36(3): 682–694. doi: 10.1016/j.ympev.2005.04.031.
- Lindell, J., Ngo, A. y Murphy, R.W. (2006). Deep genealogies and the mid-peninsular seaway of Baja California. *Journal of Biogeography*, 33(8): 1327–1331. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01532.x.
- Macey, J.R., Wang, Y., Ananjeva, N.B., Larson, A. y Papenfuss, T.J. (1999). Vicariant Patterns of Fragmentation among Gekkonid Lizards of the Genus *Teratoscincus* Produced by the Indian Collision: A Molecular Phylogenetic Perspective and an Area Cladogram for Central Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12(3): 320–332. doi: 10.1006/mpev.1999.0641.
- 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.
- Marske, K.A. (2016). Phylogeography. En: *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. Elsevier, Waltham, MA. pp. 291 - 296.
- Mc Cormack, J.E., Heled, J., Delaney, K.S., Peterson, A.T. y Knowles, L.L. (2011). Calibrating divergence times on species trees versus gene trees: Implications for speciation history of *Aphelocoma* jays. *Evolution*, 65(1): 184–202. doi: 10.1111/j.1558-5646.2010.01097.x.

- Mc Donald, B.A. (1997). The population genetics of fungi: Tools and techniques. *Phytopathology*, 87(4): 448–453. doi: 10.1094/PHYTO.1997.87.4.448.
- Mc Donough, M.M., Ferguson, A.W., Dowler, R.C., Gompper, M.E. y Maldonado, J.E. (2022). Phylogenomic systematics of the spotted skunks (Carnivora, Mephitidae, Spilogale): Additional species diversity and Pleistocene climate change as a major driver of diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 167:107266. doi: 10.1016/j.ympev.2021.107266.
- Mc Guire, J.A., Linkem, C.W., Koo, M.S., Hutchison, D.W., Lappin, A.K., Orange, D.I., Lemos-Espinal, J., Riddle, B.R. y Jaeger, J.R. (2007). Mitochondrial introgression and incomplete lineage sorting through space and time: Phylogenetics of crotaphytid lizards. *Evolution*, 61(12): 2879–2897. doi: 10.1111/j.1558-5646.2007.00239.x.
- Miller, M.P. (2005). Alleles In Space (AIS): Computer software for the joint analysis of interindividual spatial and genetic information. *Journal of Heredity*, 96(6): 722–724. doi: 10.1093/jhered/esi119.
- Minnich, J.E. y Shoemaker, V.H. (1970). Diet, Behavior and Water Turnover in the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *The American Midland Naturalist*, 84(2): 496–509.
- Morales, H.E., Pavlova, A., Amos, N., Major, R., Kilian, A., Greening, C. y Sunnucks, P. (2018). Concordant divergence of mitogenomes and a mitonuclear gene cluster in bird lineages inhabiting different climates. *Nature Ecology and Evolution*, 2(8): 1258–1267. doi: 10.1038/s41559-018-0606-3.
- Morán, M.J., Barraza, I.K. y Arano, V.M. (2021). *Propuesta de sitios de idoneidad para el cachorón güero Dipsosaurus dorsalis (Baird & Girard, 1852) en la región del Cabo y La Paz*. Proyecto final de curso en Sistemas de Información Geográfica, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Baja California Sur.
- Mulcahy, D.G., Noonan, B.P., Moss, T., Townsend, T.M., Reeder, T.W., Sites, J.W. y Wiens, J.J. (2012). Estimating divergence dates and evaluating dating methods using phylogenomic and mitochondrial data in squamate reptiles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(3): 974–991. doi: 10.1016/j.ympev.2012.08.018.
- Munguía-Vega, A. (2011). *Habitat fragmentation in small vertebrates from the Sonoran Desert in Baja California*. Doctoral dissertation. The University of Arizona, School of Natural Resources and the Environment, Arizona.
- Murphy, R.W. (1983). Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California herpetofauna. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, 137: 1–48.
- 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.
- Norris, K.S. (1953). The Ecology of the Desert Iguana *Dipsosaurus Dorsalis*. *Ecology*, 34(2): 265–287.
- O’Neil, K. (1977). Homing in the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Herpetologica*, 33(1): 123–127.
- Oliveira, E.F., Martinez, P.A., São-Pedro, V.A., Gehara, M., Burbrink, F.T., Mesquita, D.O., Garda, A.A., Colli, G.R. y Costa, G.C. (2018). Climatic suitability, isolation by distance and river resistance explain genetic variation in a Brazilian whiptail lizard. *Heredity*, 120(3): 251–265. doi: 10.1038/s41437-017-0017-2.
- Paradis, E. (2018). Analysis of haplotype networks: The randomized minimum spanning tree

- method. *Methods in Ecology and Evolution*, 9: 1308–1317. doi: 10.1111/2041-210X.12969
- Paradis, E., Claude, J. y Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2): 289–290. doi: 10.1093/bioinformatics/btg412
- Pavlova, A., Amos, J.N., Joseph, L., Loynes, K., Austin, J.J., Keogh, J.S., Stone, G.N., Nicholls, J.A. y Sunnucks, P. (2013). Perched at the mito-nuclear crossroads: Divergent mitochondrial lineages correlate with environment in the face of ongoing nuclear gene flow in an Australian bird. *Evolution*, 67(12): 3412–3428. doi: 10.1111/evo.12107.
- Peakall, R. y Smouse, P.E. (2006). GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6(1): 288–295. doi: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x.
- Petit, R.J. y Excoffier, L. (2009). Gene flow and species delimitation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(7): 386–393. doi: 10.1016/J.TREE.2009.02.011.
- Piraino, S.W., Thomas, V., O'Donovan, P. y Furney, S.J. (2019). Mutations: Driver versus passenger. En: *Encyclopedia of Cancer*. 3th ed. Elsevier, Oxford, pp. 551 - 562.
- Planet, P.J. (2006). Tree disagreement: Measuring and testing incongruence in phylogenies. *Journal of Biomedical Informatics*, 39: 86–102. doi: 10.1016/j.jbi.2005.08.008.
- 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. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 13–93. doi: 10.1186/1471-2148-13-93.
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, AUT. <https://www.r-project.org/>.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G. y Suchard, M.A. (2018). Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5): 901–904. doi: 10.1093/sysbio/syy032.
- Rheindt, F.E. y Edwards, S.V. (2011). Genetic introgression: An integral but neglected component of speciation in birds. *Auk*, 128(4): 620–632. doi: 10.1525/auk.2011.128.4.620.
- 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 of the United States of America*, 97(26): 14438–14443. doi: 10.1073/pnas.250413397.
- Rojas-Soto, O.R., Alcántara-Ayala, O. y Navarro, A.G. (2003). Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography*, 30(3): 449–461. doi: 10.1046/j.1365-2699.2003.00836.x.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sanchez-DelBarrio, J.C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S.E. y Sanchez-Gracia, A. (2017). DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 34(12): 3299–3302. doi: 10.1093/molbev/msx248.
- Saitou, N. y Nei, M. (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4(4): 406–425. Disponible en: <https://academic.oup.com/mbe/article/4/4/406/1029664> [consulta:el 8 de abril de 2022].
- Okasha, S. (2016). Population Genetics. En: *The Stanford encyclopedia of philosophy*. Metaphysics Research Lab, Stanford University, Stanford, California.
- Savage, J.M. (1960). Evolution of a peninsular herpetofauna. *Systematic Zoology*, 9(3–4): 184–212. doi: 10.2307/2411967.
- Selkoe, K.A. y Toonen, R.J. (2006). Microsatellites for ecologists: A practical guide to using and

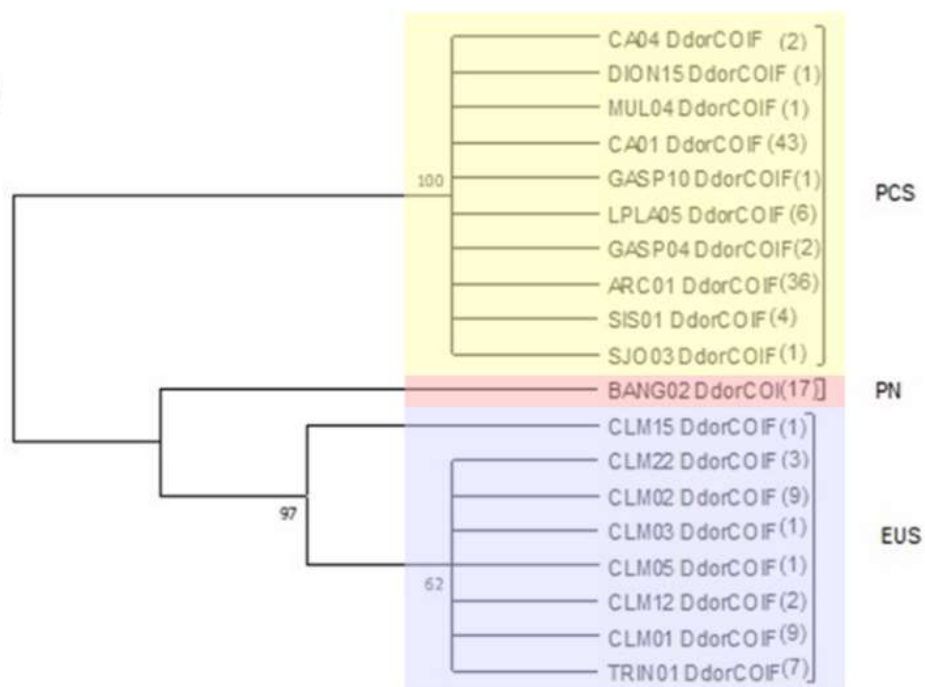
- evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters*, 9(5): 615–629. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00889.x.
- Sharma, R., Kishore, A., Mukesh, M., Ahlawat, S., Maitra, A., Pandey, A.K. y Tantia, M.S. (2015). Genetic diversity and relationship of Indian cattle inferred from microsatellite and mitochondrial DNA markers. *BMC Genetics*, 16(1): 1–12. doi: 10.1186/s12863-015-0221-0.
- Sheng, Y., Zheng, W., Pei, K. y Ma, K. (2005). Genetic variation within and among populations of a dominant desert tree *Haloxylon ammodendron* (Amaranthaceae) in China. *Annals of Botany*, 96(2): 245–252. doi: 10.1093/aob/mci171.
- Tajima, F. y Nei, M. (1984). Estimation of evolutionary distance between nucleotide sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 1(3): 269–285.
- Templeton, A.R. (2021). *Population genetics and microevolutionary theory*. 2th. ed. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- Templeton, J.R., Murrish, D.E., Randall, E.M. y Mugaas, J.N. (1972). Salt and water balance in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis* I. The effect of dehydration, rehydration, and full hydration. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 76: 245–254.
- Thompson, R. y Townsend, C. (2006). A Truce with Neutral Theory: Local Deterministic Factors, Species Traits and Dispersal Limitation Together Determine Patterns of Diversity in Stream Invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 75(2): 476–484.
- Toews, D.P. y Brelsford, A. (2012). The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals. *Molecular Ecology*, 21(16): 3907–3930. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05664.x
- Toews, D.P., Mandic, M., Richards, J.G. y Irwin, D.E. (2014). Migration, mitochondria, and the yellow-rumped warbler. *Evolution*, 68(1): 241–255. doi: 10.1111/evo.12260.
- Townsend, T.M., Mulcahy, D.G., Noonan, B.P., Sites, J.W., Kuczynski, C.A., Wiens, J.J. y Reeder, T.W. (2011). Phylogeny of iguanian lizards inferred from 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species-tree approaches for an ancient, rapid radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(2): 363–380. doi: 10.1016/j.ympev.2011.07.008.
- Valdivia-Carrillo, T., García-De León, F.J., Blázquez, M.C., Gutiérrez-Flores, C. y Zamorano, P.G. (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.
- Van Denburgh, J. (1922). *Dipsosaurus*. En: *Occasional papers of the California Academy of Sciences*, California Academy of Sciences, California. pp. 71:92.
- Vázquez-Selem, L. (1997). Late quaternary glaciations of Táyotl volcano, Central Mexico. *Quaternary International*, 43–44(97): 67–73. doi: 10.1016/s1040-6182(97)00022-0.
- Viguera, E., Canceill, D. y Ehrlich, S.D. (2001). Replication slippage involves DNA polymerase pausing and dissociation. *EMBO Journal*, 20(10): 2587–2595. doi: 10.1093/emboj/20.10.2587.
- 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.
- Wiegand, T. y Moloney, K.A. (2004). Rings, circles, and null models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104: 209–229.
- Zuur, A., Ieno, E. y Smith, G. (2007). *Analysin Ecological Data*. En: *Statistics for biology and health*. Springer, New York, pp. 259–264.

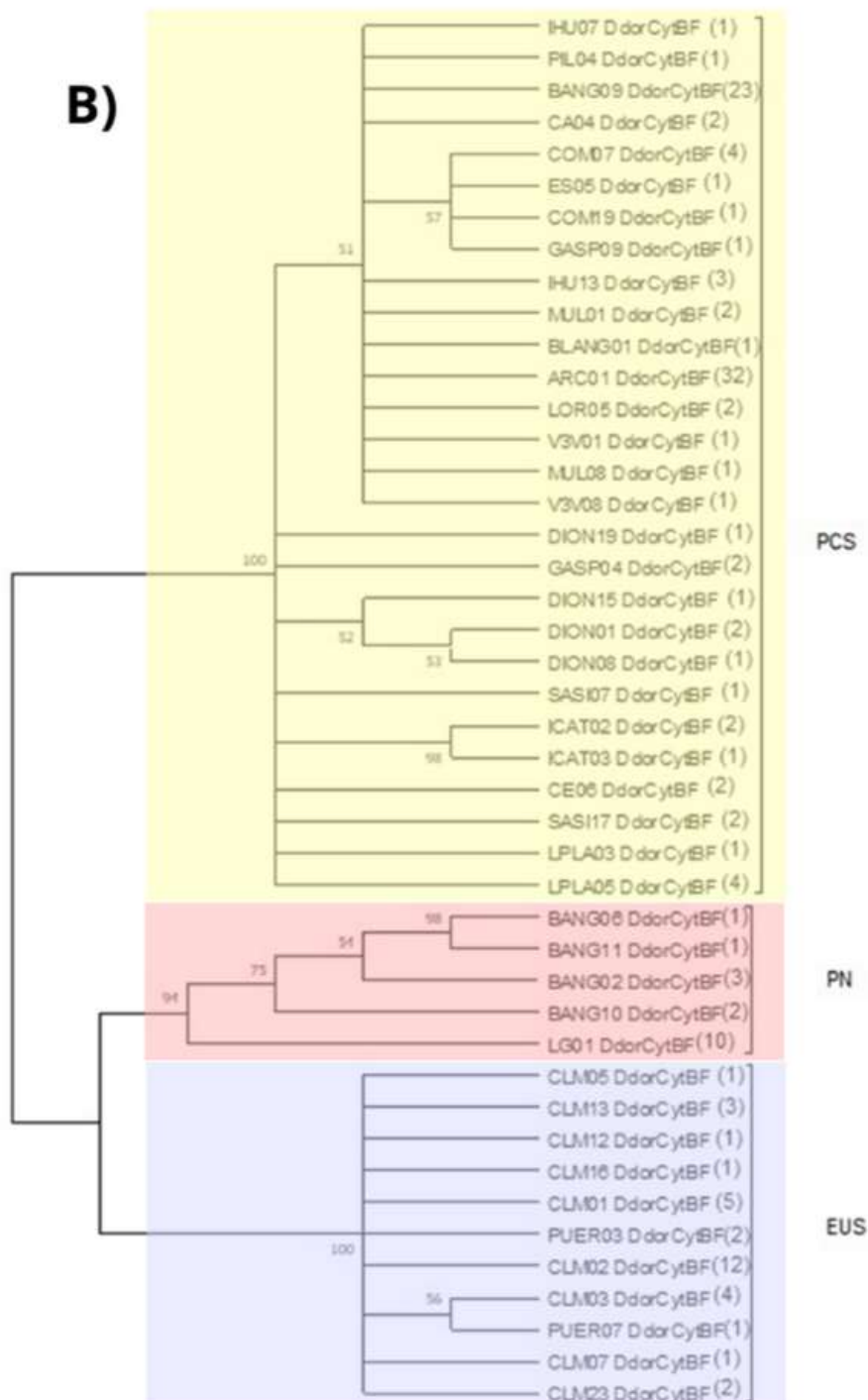
11. ANEXOS



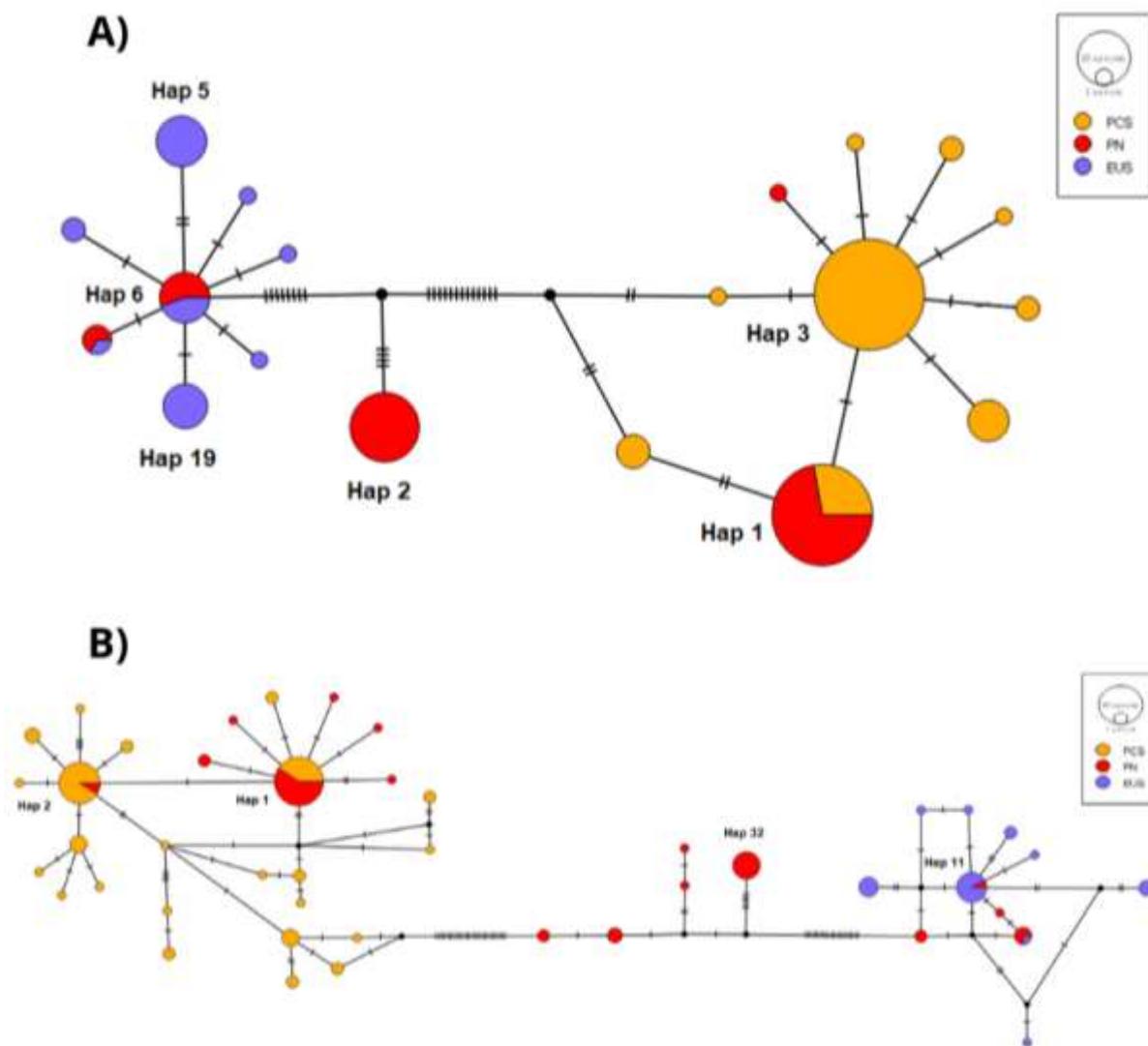
Anexo A. Figura A1. Análisis de Coordenadas Principales para el fragmento mitocondriales COI (A) y CytB (B). Grupos genéticos identificados: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.

A)

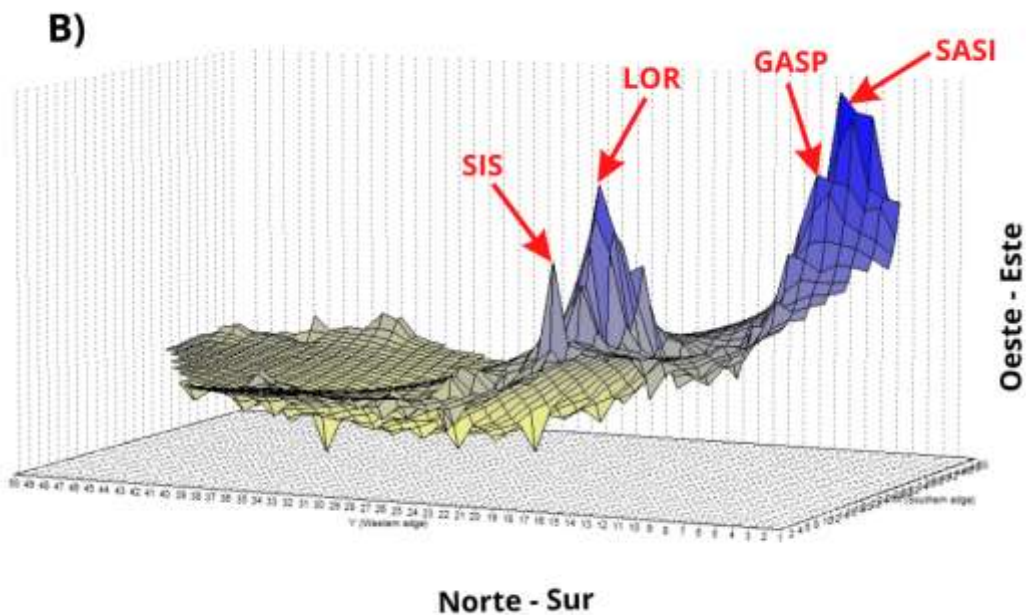
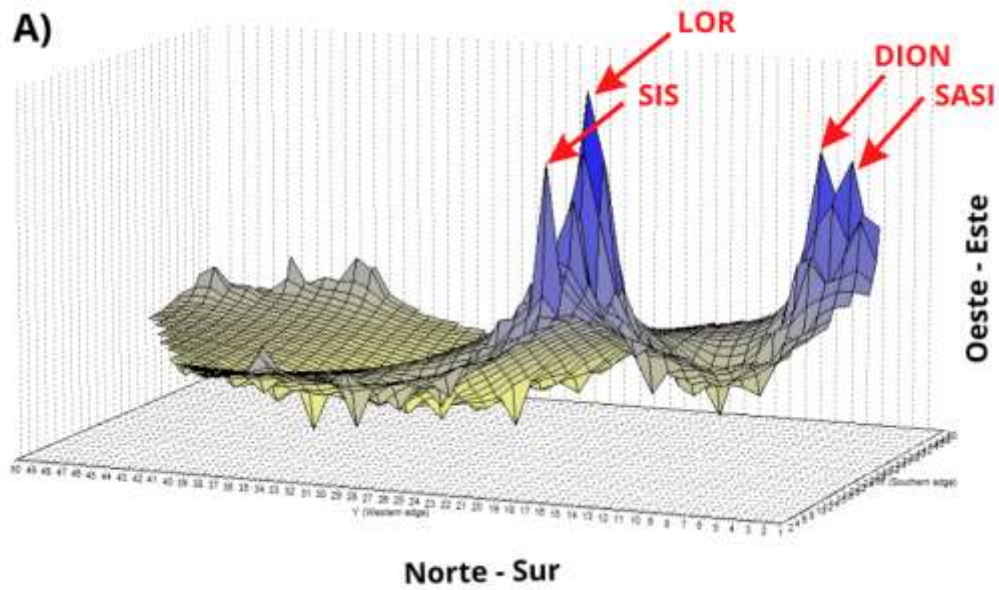




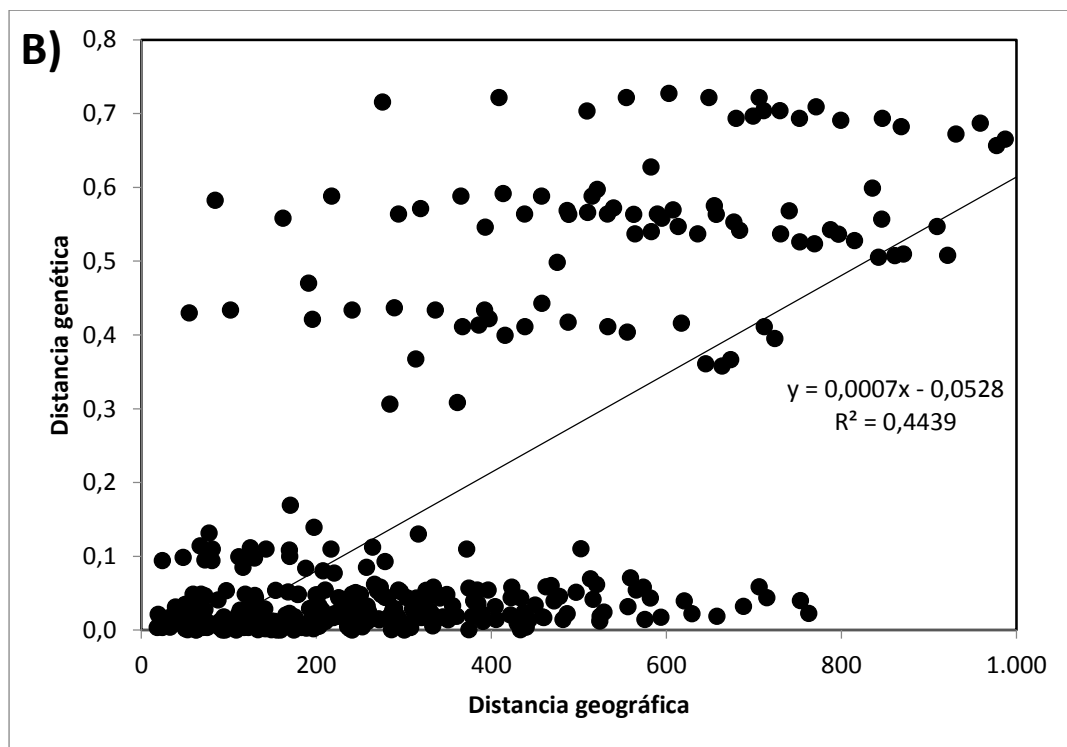
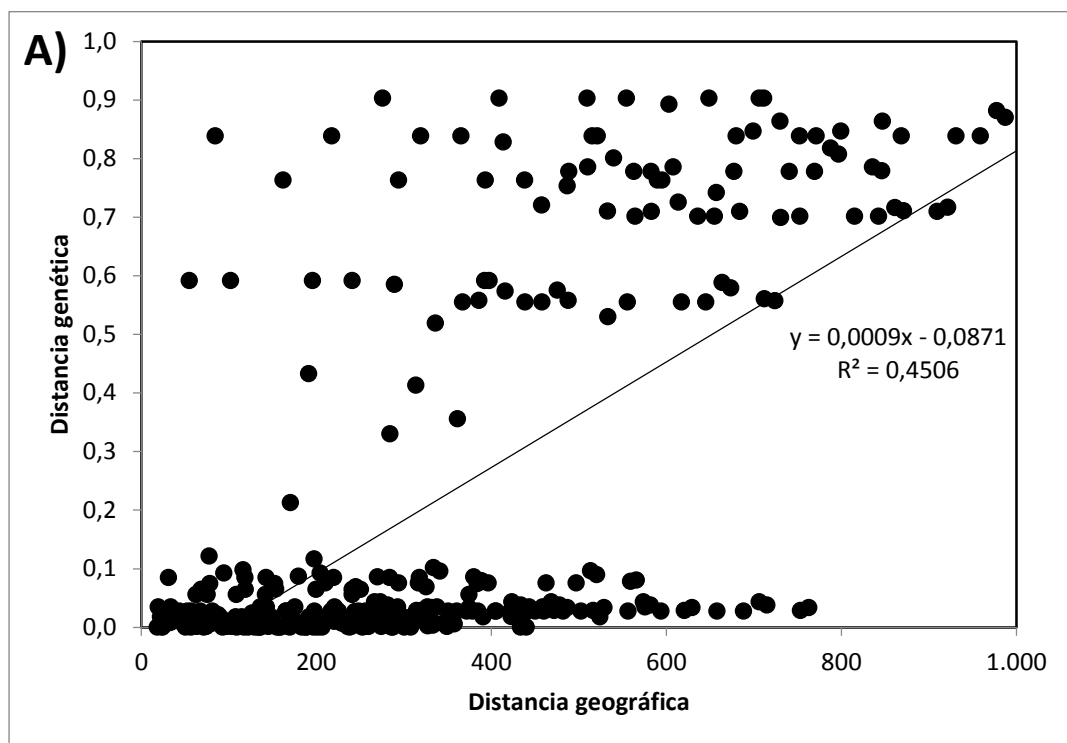
Anexo B. Figura A2. Árboles consenso usando el método de Neighbor Joining y la distancia genética de Nei inferido a partir de 1000 réplicas. A para el gen COI; B para el gen CytB. Los valores de bootstrap se muestran junto a las ramas. El número de individuos que contiene cada haplotipo se muestra entre paréntesis. Los linajes mitocondriales identificados corresponden a los siguientes: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.



Anexo C. Figura A3. Red de haplotipos para el gen COI (A); el gen CytB (B). Cada círculo representa un haplotipo y el tamaño de los círculos corresponde con la frecuencia haplotípica. Linajes identificados: PCS = Península Centro – Sur; PN = Península Norte; EUS = Estados Unidos y Sonora.



Anexo D. Figura A4. Gráfica de la forma del paisaje genético mostrando los patrones de distancias genéticas corregidas para el gen COI (A) y Cytb (B) de *D. dorsalis* en la Península de Baja California. Los ejes X y Y corresponden a coordenadas geográficas y el eje Z corresponde a la distancia genética entre individuos. Los picos son indicadores de áreas con mayor diferenciación genética y los valles indican mayor flujo genético.



Anexo E. Figura A5. Aislamiento por distancia usando el gen COI = A; CytB = B. La distancia geográfica (eje x en kilómetros) y distancia genética de Nei (eje y) para las 27 localidades del área de la PBC y los 125 individuos correspondientes al estudio previo realizado por (Valdivia-Carrillo et al., 2017).

Anexo F. Tabla A1. Matriz de distancia genética de Cavalli Sforza para 15 loci microsatélites. Se utilizó 27 localidades y 125 individuos de *Dipsosaurus dorsalis* en la Península de Baja California.

Localidad	ARC	BANG	BLANG	CA	CE	CO	COM	DION	GASP	ICAT	IHU	IMONT	LG	LOR	LPLA	MCO	MUL	PIL	PUER	SAM	SASI	SIS	SJAV	SJO	TRIN	V3V	VIZ		
ARC	0.00																												
BANG	0.36	0.00																											
BLANG	0.40	0.42	0.00																										
CA	0.48	0.54	0.55	0.00																									
CE	0.47	0.50	0.54	0.60	0.00																								
CO	0.49	0.50	0.55	0.59	0.58	0.00																							
COM	0.34	0.41	0.45	0.49	0.45	0.50	0.00																						
DION	0.35	0.44	0.42	0.56	0.49	0.54	0.38	0.00																					
GASP	0.41	0.50	0.49	0.54	0.42	0.56	0.35	0.46	0.00																				
ICAT	0.46	0.52	0.56	0.67	0.56	0.54	0.55	0.48	0.58	0.00																			
IHU	0.29	0.36	0.42	0.46	0.46	0.48	0.29	0.37	0.39	0.50	0.00																		
IMONT	0.54	0.54	0.58	0.62	0.59	0.62	0.55	0.60	0.61	0.64	0.57	0.00																	
LG	0.44	0.43	0.35	0.62	0.55	0.52	0.49	0.46	0.54	0.54	0.44	0.60	0.00																
LOR	0.37	0.42	0.42	0.48	0.53	0.49	0.37	0.41	0.47	0.56	0.30	0.52	0.50	0.00															
LPLA	0.38	0.45	0.48	0.51	0.40	0.53	0.35	0.44	0.35	0.56	0.35	0.55	0.50	0.43	0.00														
MCO	0.37	0.41	0.47	0.46	0.45	0.53	0.32	0.45	0.37	0.58	0.31	0.56	0.51	0.38	0.37	0.00													
MUL	0.31	0.39	0.42	0.50	0.54	0.55	0.37	0.40	0.44	0.52	0.31	0.55	0.46	0.37	0.43	0.38	0.00												
PIL	0.33	0.41	0.47	0.50	0.46	0.52	0.32	0.41	0.41	0.54	0.29	0.57	0.51	0.38	0.38	0.33	0.36	0.00											
PUER	0.48	0.40	0.39	0.64	0.57	0.54	0.52	0.51	0.59	0.55	0.49	0.62	0.37	0.52	0.54	0.55	0.51	0.52	0.00										
SAM	0.53	0.53	0.56	0.62	0.64	0.62	0.56	0.56	0.62	0.56	0.53	0.59	0.56	0.51	0.59	0.59	0.50	0.53	0.57	0.00									
SASI	0.41	0.47	0.49	0.53	0.47	0.56	0.37	0.45	0.39	0.54	0.41	0.60	0.54	0.47	0.35	0.39	0.43	0.40	0.55	0.58	0.00								
SIS	0.33	0.41	0.43	0.51	0.41	0.50	0.32	0.39	0.37	0.54	0.30	0.53	0.48	0.35	0.36	0.32	0.36	0.35	0.53	0.53	0.42	0.00							
SJAV	0.38	0.42	0.51	0.47	0.47	0.53	0.35	0.45	0.46	0.56	0.35	0.58	0.51	0.39	0.42	0.34	0.37	0.36	0.52	0.53	0.46	0.35	0.00						
SJO	0.49	0.51	0.57	0.64	0.58	0.61	0.56	0.54	0.60	0.52	0.50	0.63	0.58	0.49	0.57	0.57	0.47	0.50	0.55	0.50	0.59	0.49	0.51	0.00					
TRIN	0.36	0.36	0.43	0.57	0.48	0.49	0.41	0.43	0.50	0.49	0.40	0.57	0.40	0.45	0.43	0.45	0.44	0.45	0.43	0.57	0.47	0.41	0.44	0.56	0.00				
V3V	0.28	0.33	0.44	0.48	0.48	0.47	0.35	0.40	0.43	0.46	0.28	0.54	0.46	0.35	0.39	0.35	0.29	0.34	0.47	0.50	0.43	0.35	0.36	0.48	0.41	0.00			
VIZ	0.44	0.49	0.49	0.55	0.59	0.54	0.50	0.54	0.53	0.57	0.46	0.51	0.58	0.43	0.49	0.49	0.45	0.48	0.56	0.58	0.55	0.45	0.50	0.56	0.48	0.46	0.00		

Anexo G. Tabla A2. Matriz de distancia genética de Nei para 27 localidades y 125 individuos secuenciados con el gen mitocondrial COI para *Dipsosaurus dorsalis* en la Península de Baja California.

Localidad	ARC	BANG	BLANG	CA	CE	CO	COM	DION	GASP	ICAT	IHU	IMONT	LG	LOR	LPLA	MCO	MUL	PIL	PUER	SAM	SASI	SIS	SJAV	SJO	TRIN	V3V	VIZ	
ARC	0.00																											
BANG	0.59	0.00																										
BLANG	0.00	0.59	0.00																									
CA	0.03	0.57	0.03	0.00																								
CE	0.03	0.55	0.03	0.01	0.00																							
CO	0.02	0.56	0.02	0.01	0.00	0.00																						
COM	0.03	0.55	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00																					
DION	0.03	0.56	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00																				
GASP	0.03	0.56	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01																			
ICAT	0.03	0.55	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00																		
IHU	0.02	0.56	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00																	
IMONT	0.03	0.55	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00																
LG	0.84	0.01	0.84	0.80	0.78	0.79	0.78	0.79	0.78	0.78	0.79	0.78	0.00															
LOR	0.00	0.59	0.00	0.03	0.03	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.02	0.03	0.84	0.00														
LPLA	0.04	0.59	0.04	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.82	0.04	0.00													
MCO	0.03	0.55	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.78	0.03	0.02	0.00												
MUL	0.00	0.59	0.00	0.02	0.02	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	0.02	0.83	0.00	0.03	0.02	0.00											
PIL	0.03	0.55	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.78	0.03	0.02	0.00	0.02	0.00										
PUER	0.76	0.12	0.76	0.73	0.70	0.71	0.70	0.71	0.72	0.70	0.71	0.70	0.12	0.76	0.72	0.70	0.75	0.70	0.00									
SAM	0.00	0.59	0.00	0.03	0.03	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.02	0.03	0.84	0.00	0.04	0.03	0.00	0.03	0.76	0.00								
SASI	0.04	0.58	0.04	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	0.81	0.04	0.00	0.01	0.03	0.01	0.71	0.04	0.00							
SIS	0.06	0.52	0.06	0.09	0.08	0.07	0.08	0.09	0.08	0.08	0.07	0.08	0.72	0.06	0.10	0.08	0.06	0.08	0.71	0.06	0.10	0.00						
SJAV	0.00	0.59	0.00	0.03	0.03	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.02	0.03	0.84	0.00	0.04	0.03	0.00	0.03	0.76	0.00	0.04	0.06	0.00					
SJO	0.03	0.53	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.74	0.03	0.02	0.01	0.02	0.01	0.70	0.03	0.02	0.09	0.03	0.00				
TRIN	0.90	0.41	0.90	0.86	0.84	0.85	0.84	0.85	0.87	0.84	0.85	0.84	0.43	0.90	0.88	0.84	0.89	0.84	0.10	0.90	0.87	0.90	0.90	0.86	0.00			
V3V	0.00	0.59	0.00	0.03	0.03	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.02	0.03	0.84	0.00	0.04	0.03	0.00	0.03	0.76	0.00	0.04	0.06	0.00	0.03	0.90	0.00		
VIZ	0.06	0.21	0.06	0.09	0.08	0.07	0.08	0.08	0.08	0.08	0.07	0.08	0.33	0.06	0.10	0.08	0.07	0.08	0.36	0.06	0.09	0.09	0.06	0.07	0.58	0.06	0.00	

Anexo H. Tabla A3. Matriz de distancia genética de Nei 27 localidades y 125 individuos secuenciados con el gen mitocondrial CytB para *Dipsosaurus dorsalis* en la Península de Baja California.

Localidad	ARC	BANG	BLANG	CA	CE	CO	COM	DION	GASP	ICAT	IHU	IMONT	LG	LOR	LPLA	MCO	MUL	PIL	PUER	SAM	SASI	SIS	SJAV	SJO	TRIN	V3V	VIZ
ARC	0.00																										
BANG	0.43	0.00																									
BLANG	0.00	0.43	0.00																								
CA	0.02	0.40	0.02	0.00																							
CE	0.03	0.36	0.03	0.03	0.00																						
CO	0.01	0.41	0.01	0.00	0.03	0.00																					
COM	0.02	0.42	0.02	0.01	0.03	0.00	0.00																				
DION	0.04	0.41	0.04	0.05	0.03	0.04	0.05	0.00																			
GASP	0.02	0.40	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.00																		
ICAT	0.11	0.44	0.11	0.10	0.08	0.09	0.10	0.09	0.09	0.00																	
IHU	0.01	0.42	0.01	0.01	0.03	0.00	0.01	0.05	0.02	0.10	0.00																
IMONT	0.01	0.41	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.05	0.02	0.09	0.00	0.00															
LG	0.59	0.11	0.58	0.57	0.52	0.57	0.57	0.60	0.56	0.63	0.57	0.56	0.00														
LOR	0.00	0.42	0.00	0.02	0.04	0.01	0.02	0.04	0.03	0.11	0.02	0.02	0.60	0.00													
LPLA	0.06	0.36	0.06	0.05	0.01	0.04	0.05	0.03	0.04	0.08	0.05	0.04	0.54	0.06	0.00												
MCO	0.01	0.41	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.05	0.02	0.09	0.00	0.00	0.56	0.02	0.04	0.00											
MUL	0.01	0.44	0.01	0.02	0.03	0.01	0.02	0.04	0.02	0.11	0.01	0.01	0.59	0.01	0.06	0.01	0.00										
PIL	0.02	0.40	0.02	0.01	0.03	0.00	0.01	0.05	0.02	0.10	0.00	0.00	0.55	0.02	0.05	0.00	0.02	0.00									
PUER	0.56	0.14	0.56	0.55	0.51	0.54	0.53	0.55	0.51	0.57	0.54	0.54	0.13	0.56	0.51	0.54	0.57	0.53	0.00								
SAM	0.00	0.43	0.00	0.02	0.03	0.01	0.02	0.04	0.02	0.11	0.01	0.01	0.59	0.00	0.06	0.01	0.01	0.02	0.56	0.00							
SASI	0.04	0.37	0.04	0.03	0.01	0.03	0.03	0.03	0.03	0.08	0.03	0.03	0.54	0.05	0.01	0.03	0.04	0.03	0.51	0.04	0.00						
SIS	0.00	0.43	0.00	0.02	0.03	0.01	0.02	0.04	0.02	0.11	0.01	0.01	0.59	0.00	0.06	0.01	0.01	0.02	0.56	0.00	0.04	0.00					
SJAV	0.00	0.43	0.00	0.02	0.03	0.01	0.02	0.04	0.02	0.11	0.01	0.01	0.59	0.00	0.06	0.01	0.01	0.02	0.56	0.00	0.04	0.00	0.00				
SJO	0.01	0.41	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.05	0.02	0.09	0.00	0.00	0.56	0.02	0.04	0.00	0.01	0.00	0.54	0.01	0.03	0.01	0.01	0.00			
TRIN	0.72	0.37	0.72	0.70	0.69	0.70	0.67	0.68	0.66	0.71	0.69	0.69	0.47	0.70	0.66	0.69	0.73	0.68	0.08	0.72	0.67	0.72	0.72	0.69	0.00		
V3V	0.00	0.42	0.00	0.02	0.03	0.01	0.02	0.04	0.02	0.11	0.01	0.02	0.57	0.01	0.06	0.02	0.01	0.02	0.55	0.00	0.05	0.00	0.00	0.02	0.70	0.00	
VIZ	0.05	0.17	0.05	0.05	0.05	0.05	0.06	0.07	0.05	0.13	0.05	0.05	0.31	0.05	0.07	0.05	0.05	0.05	0.31	0.05	0.06	0.05	0.05	0.05	0.50	0.05	0.00