



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

**FILOGEOGRAFÍA Y MODELACIÓN  
DE NICHO ECOLÓGICO EN LA IGUANA  
DEL DESIERTO *Dipsosaurus dorsalis* (BAIRD  
Y GIRARD, 1852) EN LA PENÍNSULA DE  
BAJA CALIFORNIA**

**TESIS**

Que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales

Presenta

**TANIA VALDIVIA CARRILLO**

La Paz, Baja California Sur, mayo de 2014

## ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10:00 horas del día 7 del Mes de abril del 2014, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**"FILOGEOGRAFÍA Y MODELACIÓN DE NICHOS ECOLÓGICOS EN LA IGUANA DEL DESIERTO *Dipsosaurus dorsalis* (BAIRD Y GIRARD) EN LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA"**

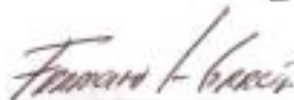
Presentada por el alumno:

**TANIA VALDIVIA CARRILLO**

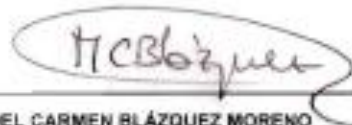
Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN ECOLOGÍA DE ZONAS ÁRIDAS

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

### LA COMISION REVISORA



FRANCISCO JAVIER GARCÍA DE LEÓN  
DIRECTOR DE TESIS



MARÍA DEL CARMEN BLÁZQUEZ MORENO  
CO-TUTOR



PEDRO PEÑA GARCILLÁN  
CO-TUTOR



DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,  
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

## **COMITÉ TUTORIAL**

Dr. Francisco Javier García de León

Director de Tesis

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, B.C.S.

Dra. María del Ma. Carmen Blázquez

Co-Tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, B.C.S

Dr. Pedro Peña Garcillán

Co-Tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, B.C.S

## **COMITÉ REVISOR DE TESIS**

Dr. Francisco Javier García de León

Dra. María del Ma. Carmen Blázquez

Dr. Pedro Peña Garcillán

## **JURADO EN EXAMEN DE GRADO**

Dr. Francisco Javier García de León

Dra. María del Ma. Carmen Blázquez

Dr. Pedro Peña Garcillán

## **SUPLENTE**

Gustavo Alberto Arnaud Franco

## RESUMEN

Este estudio representa el primer análisis acerca de los patrones de diversidad y estructura genética en la iguana del desierto (*Dipsosaurus dorsalis*) en la península de Baja California (PBC), en el que se incorpora la utilización de nuevos marcadores moleculares como lo son los microsátélites y también se añade información independiente obtenida de la modelación de nicho ecológico. Se obtuvo que *Dipsosaurus dorsalis* muestra regiones con alta diversidad genética lo cual se considera una huella genética poblacional relacionada con una historia demográfica más antigua. Esta zona se presenta en la región del Cabo, al este de la sierra de la Laguna. Por su parte, los análisis de estructuración genética revelan la existencia de tres grupos genéticos geográficamente discretos: Norte, Centro y Sur, los cuales tienen una concordancia geográfica con los filogrupos reportados para especies como características de la biota de la PBC. Sin embargo, *Dipsosaurus dorsalis* es una especie de origen reciente que no estuvo presente durante los eventos vicariantes propuestos tradicionalmente para explicar las discontinuidades filogeográficas en la región.

Mediante la modelación de nicho ecológico se identificaron tres grupos que presentaron una distribución potencial distinta entre sí, además de presentar una completa concordancia con los grupos genéticos identificados previamente. Asimismo la distribución potencial generada con la proyección al Último Máximo Glacial (hace aprox. 21 mil años) apoya la hipótesis de que *Dipsosaurus dorsalis* persistió en un refugio reducido al sur de la PBC durante esta época. A partir de los resultados obtenidos se sugiere que la heterogeneidad ambiental presente de manera clinal en la PBC dejó huellas genéticas similares a la obtenidas en otras especies con filogrupos similares, resaltando el hecho de que existen explicaciones alternativas al paradigma hegemónico de vicarianza que han predominado en los estudios filogeográficos de la región. La información obtenida en este estudio brinda la posibilidad de comprender procesos históricos poblacionales e identificar regiones de alta diversidad genética intra específica, lo cual es información relevante aplicable a estrategias de conservación necesarias para asegurar el potencial evolutivo de las especies en el futuro.

**Palabras clave:** *Dipsosaurus dorsalis*, especiación, heterogeneidad ambiental, vicarianza.

## ABSTRACT

This study represents the first analysis of the patterns of genetic diversity and the genetic structure of the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) in Baja California peninsula (PBC), in which the use of new molecular markers such as microsatellites is incorporated and also independent information obtained from ecological niche modeling. *Dipsosaurus dorsalis* shows a region with high genetic diversity which is considered a population genetic fingerprint associated with an older demographic history. This area occurs in the Cape region, east of the Sierra de la Laguna. On the other hand, the analysis of genetic structure revealed the existence of three genetic groups geographically discrete: North, Central and South, which are consistent with the geographic phylogroups reported for species of the PBC. However, *Dipsosaurus dorsalis* is a species of recent origin that was not present during the vicariant events traditionally proposed to explain the phylogeographic discontinuities in the region.

Using ecological niche modeling (ENM) three groups were identified, each one shows a different potential distribution, and present a complete concordance with previously identified genetic groups. Likewise, the potential distribution generated with the projection to the Last Glacial Maximum (aprox. 21,000 years ago) supports the hypothesis that *Dipsosaurus dorsalis* persisted in a small refugia south of the PBC during this time. From the results obtained it is suggested that present clinal environmental heterogeneity in the PBC, resemble the genetic traces in other species with similar phylogroups, highlighting the fact that there are alternative explanations to the hegemonic paradigm of phylogeographic vicariance that have dominated studies of the region. The information obtained in this study provides the opportunity to understand historical processes and identify regions of high intraspecific genetic diversity, which is relevant information applicable to conservation strategies necessary to ensure the evolutionary potential of the species.

**Keywords:** *Dipsosaurus dorsalis*, speciation, environmental heterogeneity, vicariance.

## **DEDICATORIA**

**A los paisajes de la península de Baja California  
y a todos los seres vivos que habitan en ella**

**A Lulú, Rafael, Eréndira y Arturo**

## **AGRADECIMIENTOS**

Al CIBNOR como institución receptora de los estudios de maestría y al CONACyT por la beca otorgada bajo el número de registro CVU 290839 durante este periodo. Al proyecto "Filogeografía Comparada en el Noroeste de México" y al Laboratorio de Genética para la Conservación del CIBNOR por acogerme en sus hipnotizantes brazos.

Al Dr. Francisco García de León por vincularme al proyecto desde el inicio como técnico y después como estudiante, por contagiarme con su pasión por el estudio y por enseñarme que un investigador tiene más tareas que estar dentro de un laboratorio. A la Dra. Ma. Carmen Blázquez enseñarme sobre reptiles y también por llevarme a perseguir lagartijas a lo largo de la península de Baja California. Al Dr. Pedro Peña Garcillán por escuchar mis ideas revueltas y ayudarme a darles orden y sentido (..también del humor). A los tres porque además de todo son mis amigos.

A los técnicos de campo Abelino Cota y Franco Cota por su gran experiencia y amabilidad, y por su habilidad para agarrar lagartijas, sin ustedes hubiera sido muy difícil conseguir todas las muestras para el trabajo. También a los demás compañeros que participaron en alguna salida de campo (Marisol Lares y Oscar Cruz, y a los demás que participaron y que no conocí). Al técnico del Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica Dra. Patricia Zamorano por escuchar mis ideas, interesarse, animarme y enseñarme muchas cosas, sin ella no habría podido lograr mis metas con el uso de SIG. Al técnico del Laboratorio de Cómputo Horacio Sandoval por sacarme de apuros en innumerables ocasiones. Al personal del Posgrado del CIBNOR por siempre estar atentos al desarrollo académico. Al Dr. Octavio Rojas Soto y al Dr. Enrique Martínez Meyer y por el curso de modelación en el INECOL.

A los compañeros del Laboratorio de Genética para la Conservación del CIBNOR: Carina Gutierrez, Paulina Mejía, Paulina Díaz, Carolina Galván (Dra.), Cristina González-Rubio, Saraf Esquivel, Fausto Valenzuela, David Paz, Emiliano Méndez, Adrián Lozano y Ricardo González, por compartir los gajes y daños colaterales del oficio y por su apoyo y amistad dentro y fuera del laboratorio. A mis amigos del CIBNOR: Laura Nájera, Oscar Cruz, Fermín Mercado, Juan Martín León, Pilar Rivas, Eliza Martínez, Ana Bricia Guzmán-Castellanos, Pablo Hernández, Charlotte González-Abraham, Norma Estrada. A mi amiga Elfilia Sandoval.

A Istar Vignal, Alejandro Abitia y Leelou, la estancia en La Paz no sería lo mismo sin ustedes, ya se la saben carnales. Los quiero mucho.

A mis papás, mi hermanita (y la nena) y mi demás loca familia (...hasta los de Xalapa). Los amo hasta el infinito.

A Arturo, por todo su apoyo siempre, sin él esto no hubiera sido posible. Te amo.

A mis amigas y amigos que se encuentran lejos pero que siempre de los siempre tengo presentes. A los que no están.

¡¡Muchas gracias a todos de corazón!!

## ÍNDICE

|  |             |
|--|-------------|
| <b>ÍNDICE</b> .....  | <b>viii</b> |
| <b>FIGURAS</b> .....   | <b>x</b>    |
| <b>TABLAS</b> .....  | <b>xv</b>   |
| <b>ECUACION</b> .....  | <b>xvi</b>  |
| <b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....   | <b>3</b>    |
| <b>2. ANTECEDENTES</b> .....   | <b>7</b>    |
| GENÉTICA DE POBLACIONES .....  | 7           |
| Estructura Genética Poblacional .....  | 8           |
| FILOGEOGRAFÍA .....  | 10          |
| Patrones de estructuración filogenética en la biota de la Península de Baja California . | 12          |
| MARCADORES MOLECULARES .....   | 18          |
| Los microsatélites y su uso en estudios filogeográficos .....                            | 18          |
| MODELACIÓN DE NICHOS ECOLÓGICOS .....  | 19          |
| El concepto de nicho .....   | 19          |
| Modelación de nicho ecológico .....  | 20          |
| Modelación de nicho ecológico en estudios filogeográficos .....                          | 22          |
| ESPECIE.....   | 25          |
| La iguana del desierto ( <i>Dipsosaurus dorsalis</i> , Baird y Girard 1852).....         | 25          |
| Historia evolutiva de la especie .....   | 29          |
| <b>3. OBJETIVOS</b> .....  | <b>30</b>   |
| OBJETIVOS GENERALES .....  | 30          |
| OBJETIVOS PARTICULARES .....   | 30          |
| <b>4. HIPÓTESIS</b> .....  | <b>31</b>   |
| <b>5. JUSTIFICACIÓN</b> .....  | <b>32</b>   |
| <b>6. MÉTODO</b> .....   | <b>33</b>   |
| ÁREA DE ESTUDIO: PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA .....                                      | 33          |
| Historia geológica .....   | 33          |
| El pleistoceno.....  | 35          |
| El presente.....   | 38          |
| Islas .....  | 40          |
| RECOLECTA DEL MATERIAL BIOLÓGICO .....   | 42          |



|  |            |
|--|------------|
| TRABAJO DE LABORATORIO .....   | 47         |
| Extracción de ácidos nucleicos .....   | 47         |
| Pirosecuenciación .....  | 47         |
| Optimización de la reacción de amplificación de microsatélites para lectura en geles de poliacrilamida .....                           | 47         |
| Optimización de la reacción de amplificación de microsatélites para lectura en analizador genético ABI 310 (Applied Biosystems®) ..... | 50         |
| ANÁLISIS DE DATOS GENÉTICOS .....  | 51         |
| Calidad y utilidad de marcadores.....  | 51         |
| Análisis de estructuración poblacional .....   | 53         |
| <b>7. RESULTADOS .....</b>   | <b>59</b>  |
| TRABAJO DE LABORATORIO .....   | 59         |
| Extracción de ácidos nucleicos .....   | 59         |
| Pirosecuenciación .....  | 59         |
| Optimización de la reacción de amplificación de microsatélites para lectura en geles de acrilamida.....                                | 61         |
| Optimización de la reacción de amplificación de microsatélites para lectura en analizador genético ABI 310 (Applied Biosystems®) ..... | 63         |
| ANÁLISIS DE DATOS GENÉTICOS .....  | 65         |
| Calidad y utilidad de marcadores.....  | 65         |
| Análisis de estructuración poblacional .....   | 82         |
| Modelación de nicho ecológico .....  | 94         |
| <b>8. DISCUSIÓN .....</b>  | <b>101</b> |
| <b>9. CONCLUSIONES .....</b>   | <b>123</b> |
| <b>10. REFERENCIAS.....</b>  | <b>127</b> |
| <b>11. ANEXOS.....</b>   | <b>145</b> |

## FIGURAS

- Figura 1** Mapa de la historia de la Península de Baja California mostrando los eventos vicariantes postulados por Riddle et al., 2000 a partir de datos filogeográficos de la región (imagen tomada del artículo original)..... 4
- Figura 2** La filogeografía como punto de unión entre disciplinas micro y macro evolutivas, así como las principales áreas que la componen y definen (Tomado de Eguiarte et al., 2007 cap. 14)..... 11
- Figura 3** Distribución de las discontinuidades genéticas a través de la PBC. Se muestran los grados latitudinales, una barra en la que se ilustra con un gradiente de color gris la frecuencia en la presencia de discontinuidades, y un mapa en el que se marcan la localización de las discontinuidades filogenéticas que coinciden con los canales intra peninsulares propuestos por 1) Upton y Murphy, 1997; 2) Nason et al., 2002; 3) Álvarez-Castañeda y Patton 2004; 4) Lindell et al., 2005; 5) Crews y Hedin 2006; y 6) Lindell et al., 2008. \* representa el área entre 27° 20' y 27° 30' con 12 discontinuidades filogenéticas. (Tomado de Munguía-Vega 2011)..... 14
- Figura 4** Cladograma en el que se presentan las localidades del mapa (der.). Las barras verticales indican los clados norte y sur encontrados en los análisis genéticos en el estudio del género *Uta*, se muestra también el canal marino medio peninsular en la zona del Vizcaíno (Upton y Murphy, 1997)..... 16
- Figura 5** Cladograma en el que se presentan las localidades del mapa agrupando los filogrupos norte, centro y sur encontrados en los análisis genéticos de la especie *Callisaurus draconoides*. Se muestra también el mapa con los números de las localidades y las respectivas discontinuidades genéticas (a, b y c)(tomada de Lindell et al., 2005) . ..... 17
- Figura 6** Esquema que muestra el nicho funcional (cuadro gris claro) y el realizado (cuadro gris oscuro) de una especie, a partir de la relación de dos variables ambientales (humedad y temperatura). ..... 20
- Figura 7** Ejemplo esquemático de como diferentes factores pueden afectar la distribución de las especies a través de varias escalas espaciales. Se muestran las extensiones aproximadas en las categorías de dominios de escala. Tomado de Pearson y Dawson (2003)..... 22
- Figura 8** *Dipsosaurus dorsalis* en campo (Foto: Ma. Carmen Blázquez) ..... 26
- Figura 9** Distribución potencial de la especie *Dipsosaurus dorsalis* (Imagen: Tania Valdivia Carrillo para el presente trabajo) ..... 27

|   |    |
|---|----|
| <b>Figura 10</b> Historia geológica de la Península de Baja California (a) la rRegión del Cabo se separa del continente, (b) la sección norte de la península se separa del continente y se mueve hacia el norte, (c) la porción norte de la península se une a Norteamérica (Co), la extensión del golfo alcanza Baja California Sur, (d) la península se une en una gran masa de tierra formando el Golfo de California (GC). Las regiones sombreadas representan regiones montañosas. Puntos de referencia: LA: Los Ángeles; LP: La Paz (tomado de Mulcahy y Macey, 2009). | 35 |
| <b>Figura 11</b> Ecorregiones de la Península de Baja California según la síntesis realizada por González-Abraham et al. (2010).  | 39 |
| <b>Figura 12</b> Localidades de muestreo, lo numeros indican sitios de muestreo, para mayor información ver <b>Tabla III</b> .  | 43 |
| <b>Figura 13</b> Ecorregiones de la WWF ( <i>World Wildlife Foundation</i> , en inglés) seleccionadas para determinar el área de estudio de la modelación de nicho ecológico (izquierda). Área de referencia M, y las ocurrencias de la especie obtenidas de la GBIF ( <i>Global Biodiversity Information System</i> , en inglés) (derecha).  | 56 |
| <b>Figura 14</b> Regiones geográficas seleccionadas para modelar el nicho ecológico de cada grupo genético identificado. Los puntos negros son las ocurrencias obtenidas de la GBIF ( <i>Global Biodiversity Information System</i> , en inglés). Se muestra en escala de grises la altura sobre el nivel del mar.  | 58 |
| <b>Figura 15</b> Gel de agarosa obtenido para la visualización de la extracción de ADN en <i>Dipsosaurus dorsalis</i> .   | 59 |
| <b>Figura 16</b> Distribución de frecuencias del tamaño de las secuencias producidas por la pirosecuenciación 454 con la química Titanium GS-FLX.   | 60 |
| <b>Figura 17</b> Gel de poliacrilamida en el que se observa la amplificación de dos loci microsatélites Ddor 06 y Ddor01. Se muestran los genotipos de 11 individuos y su respectiva talla alélica.   | 61 |
| <b>Figura 18</b> Electroferogramas obtenidos de la amplificación por PCR multiplex de 5 loci de microsatélite con el analizador genético ABI 310 (Applied Biosystems®) de un capilar visualizados con el software GeneMapper V 4.1 (Applied Biosystems®).   | 63 |
| <b>Figura 19</b> Porcentajes de error y éxito de amplificación por PCR en las reacciones multiplex.   | 65 |
| <b>Figura 20</b> Resultado de la prueba de neutralidad para 15 loci microsatélite para el reptil <i>Dipsosaurus dorsalis</i> en la PBC. El análisis se realizó con el programa LOSITAN (Antao et al. 2008). El área gris es el área de neutralidad, el área roja en donde se encuentran los candidatos a selección positiva y el área amarilla en donde se encuentran los candidatos a selección balanceadora.  | 67 |

- Figura 21** Valores promedio de A: Heterocigosidad esperada; B: Número de alelos; C: Riqueza alélica; y D: Coeficiente de parentesco, por localidad. .... 81
- Figura 22** Análisis factorial de correspondencia realizado con las frecuencias alélicas de 10 loci de microsatélites para *Dipsosaurus dorsalis* en la PBC. Cada punto representa un individuo proveniente de las 26 localidades analizadas. Se muestran los ejes uno (18.1%) y dos (10.13%) resultantes del análisis. Para la construcción del gráfico se utilizó el programa GENETIX v 4.05 (Belkhir, 2004). .... 82
- Figura 23** Resultados del análisis factorial de correspondencia(derecha) realizado con las frecuencias alélicas de 10 loci de microsatélites para *Dipsosaurus dorsalis* en la PBC. Cada punto representa un individuo proveniente de las 26 localidades analizadas, agrupadas en los tres grupos identificados mediante los análisis bayesianos K Norte (naranja), K Centro (morado), K Sur (azul). En la gráfica se muestran los ejes uno (58.9%) y dos (41.1%) resultantes del análisis. Para construir el gráfico se utilizó el programa GENETIX v 4.05 (Belkhir, 2004). Izquierda agrupaciones genéticas identificadas mediante análisis Bayesiano ubicadas en un mapa K Norte (naranja), K Centro (morado), K Sur (azul)..... 84
- Figura 24** Diferenciación genética poblacional ( $F_{ST}$ ) dentro y entre los grupos genéticos identificados mediante el análisis de 10 marcadores microsatélite en la especie *Dipsosaurus dorsalis* con el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003). Se muestra la significancia estadística ( $p = 0.0003$ ). Se utilizó el programa Statistica para realizar la comparación..... 85
- Figura 25** Dendograma construido mediante el método del vecino más cercano (NJ) usando el programa PHYLIP (Felsenstein, 2005) y las distancias genéticas de Cavalli-Sforza (Cavalli-Sforza y Edwards, 1967) calculada a partir de las frecuencias alélicas de 10 loci microsatélites en las localidades de la PBC (derecha). En cada nodo se muestra los valores de soporte obtenidos con un muestreo de 10,000 repeticiones. Distribución potencial de las agrupaciones genéticas identificadas mediante análisis bayesiano con el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003) (izquierda)..... 88
- Figura 26** Número de grupos genéticos homogéneos encontrados como más probables (K, número posible de grupos) calculado a partir de la  $\Delta K$  según el método de Evanno et al. (2005) con 10 loci microsatélites para 26 localidades muestreadas en la PBC. Los análisis se realizaron con el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003). .... 89
- Figura 27** Gráfico de barras de las probabilidades de membresía de los 356 individuos de las 26 localidades de muestreo genotipificadas con 10 loci microsatelites para *Dipsosaurus dorsalis* de la PBC. Cada barra vertical representa un individuo con su probabilidad de membresía de pertenecer a tal grupo. El valor  $Q < 0.6$  se toma como el umbral para la asignación del individuo a un grupo K. En tono naranja se muestra la K Norte, en magenta la K Centro y en azul la K Sur. En la parte inferior del gráfico se muestran los nombres de las localidades analizadas. Para la construcción del graficos se utilizaron los programas STRUCTURE v 2.1 (Pritchard

et al., 2000; Falush et al., 2003), STRUCTURE HARVESTER (Earl y VonHoldt, 2012), CLUMMP v 1.1.2 (Jakobsson y Rosenberg, 2007) y DISTRUCT v 1.1 (Rosenberg, 2004). ..... 90

**Figura 28** Arriba: Número de grupos genéticos homogéneos encontrados para K Norte, K Centro y K Sur, calculado a partir de la  $\Delta K$  según el método de Evanno et al., 2005. Abajo: Gráfico de barras de las probabilidades de membresía de los 356 individuos mostrando las probabilidades de membresía para la K Norte, K Central y K Sur que fueron analizadas por separado. Cada barra vertical corresponde a un individuo y cada color corresponde a la proporción de la probabilidad de pertenecer a cada grupo (para cada grupo norte  $\Delta K =$  cuatro, centro  $\Delta K =$  tres y sur  $\Delta K =$  tres respectivamente mostrados en diferentes tonalidades). Se utilizaron los programas STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003), STRUCTURE HARVESTER (Earl y VonHoldt, 2012), CLUMMP v 1.1.2 (Jakobsson y Rosenberg, 2007) y DISTRUCT v 1.1 (Rosenberg, 2004). ..... 91

**Figura 29** Correlación entre la distancia geográfica (eje x) y distancia genética (eje y) para las 26 localidades peninsulares y los 356 individuos de estudio en el reptil *Dipsosaurus dorsalis* con 10 loci de microsatélites. Se utilizaron los programas GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012) y Isolation By Distance IBD de la Universidad de San Diego (Jensen et al., 2005). ..... 93

**Figura 30** Porcentaje de la varianza explicada por nivel jerárquico para cada modelo evaluado (**Tabla XIII**). Los modelos evaluados representan el de subpoblación por localidad (Localidades), dos subpoblaciones: norte y sur (canal del Vizcaíno), y tres subpoblaciones: norte, centro y sur (canal del Vizcaíno e Istmo de La Paz). El análisis se realizó con 26 localidades en la PBC y 356 individuos de estudio en el reptil *Dipsosaurus dorsalis* y 10 loci de microsatélites. .... 94

**Figura 31** Distribución potencial de la especie *Dipsosaurus dorsalis* realizada con las ocurrencias obtenidas de la Global Biodiversity Information System (GBIF) y las 19 variables climáticas obtenidas del WorldClim (Hijmans et al., 2005). Se muestra en verde la distribución potencial de la especie, y en escala de grises la altura sobre el nivel de mar. .... 95

**Figura 32** Distribución potencial de los tres grupos genéticos para la especie *Dipsosaurus dorsalis* identificados con programa STRUCTURE (Pritchard et al., 2000): K norte (naranja), K centro (morado) y K sur (azul) obtenidas mediante modelación de nicho ecológico utilizando el programa Maxent (Phillips et al., 2004). Se muestra también la altura sobre el nivel de mar en escala de grises. Distribución potencial realizada con las ocurrencias obtenidas de la Global Biodiversity Information System (GBIF) y las 19 variables climáticas obtenidas del WorldClim (Hijmans et al., 2005). ..... 97

**Figura 33** Reconstrucción mediante modelación de nicho ecológico de la distribución potencial de la especie *Dipsosaurus dorsalis* durante el Último Máximo Glacial. Se muestra el porcentaje de idoneidad del hábitat en. La parte terrestre en color

gris se refiere a la extensión continental y peninsular durante este periodo de tiempo en el que los niveles del mar fueron menores. .... 99

**Figura 34** Comparación de los valores de heterocigosidad esperada ( $H_E$ ) entre los tres grupos genéticos identificados mediante el análisis de 10 marcadores microsatélite en la especie *Dipsosaurus dorsalis* con el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003). .... 110

**Figura 35** Izq: Resultados obtenidos a partir de los análisis de agrupación genética con la utilización de 10 marcadores microsatélite utilizando el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003) (izquierda); el mapa de distribución potencial de cada grupo genético identificado K Norte (naranja), K Centro (morado) y K Sur (azul) (centro); y las ecorregiones desérticas en el trabajo de González-Abraham et al. (2010, imagen tomada del artículo original) (derecha). .... 122

**Figura 36** Distribución potencial del grupo genético K Norte (naranja) obtenida mediante modelación de nicho ecológico utilizando el programa Maxent (Phillips et al., 2004) se muestra la altura sobre el nivel del mar en escala de grises (izquierda). Diferentes paisajes encontrados en las diferentes ecorregiones A: valle de la Trinidad; B: Puertecitos; C: San Luis Gonzaga; D: Bahía de los Ángeles (Fotografías de Tania Valdivia Carrillo) (izquierda). .... 145

**Figura 37** Distribución potencial del grupo genético K Centro (morado), obtenida mediante modelación de nicho ecológico utilizando el programa Maxent (Phillips et al., 2004). Se muestra la altura sobre el nivel del mar en escala de grises (izquierda). Diferentes paisajes encontrados en las diferentes ecorregiones A: El Arco; B: Vizcaíno; C: volcán de Las Tres Vírgenes; D: Mulegé; y D: Pilar (derecha) (Fotografías de Tania Valdivia Carrillo). .... 146

**Figura 38** Distribución potencial del grupo genético K Sur (azul) obtenida mediante modelación de nicho ecológico utilizando el programa Maxent (Phillips et al., 2004). Se muestra la altura sobre el nivel del mar en escala de grises (izquierda). Diferentes paisajes encontrados en las diferentes ecorregiones A: Los Planes; B: San Antonio de la Sierra; C: San Dionisio; D: El Gaspareño (Fotografías obtenidas de internet) (derecha). .... 147

**Figura 39** Alelogramas obtenidos para los 15 loc microsatélites estudiados en *Dipsosaurus dorsalis* en la PDC.. .... 150

## TABLAS

|   |    |
|---|----|
| <b>Tabla I</b> Grupos taxonómicos, número de especies en cada grupo ( <i>N<sub>sp</sub></i> ), entre paréntesis el número de filogrupos ( <i>N<sub>F</sub></i> ) y el número promedio de filogrupos encontrados por grupo taxonómicos ( <i>F</i> ) según la revisión de Munguía-Vega (2011). ....   | 12 |
| <b>Tabla II</b> Islas estudiadas en la presente tesis y sus características (Capítulo 2 y 8, Case et al., 2002). ....   | 41 |
| <b>Tabla III</b> Localidades de muestreo en la península de Baja California e islas del Golfo de California visitadas para el análisis genético del presente estudio. Se muestra el número de cada sitio, la clave de identificación de la localidad ( <i>id</i> ), ecorregión (según clasificación de González-Abraham et al., 2010), coordenadas geográficas ( <i>X</i> , <i>Y</i> ), el tamaño de la muestra ( <i>N</i> ) y la fecha en que se realizó la recolecta. ....  | 45 |
| <b>Tabla IV</b> Datos para 15 loci de microsatélite para la especie <i>Dipsosaurus dorsalis</i> . Temperatura de alineamiento ( <i>T<sub>a</sub></i> (°C)), número de individuos ( <i>N</i> ), número de alelos observados ( <i>NA</i> ), heterocigosidad observada y esperada ( <i>H<sub>o</sub></i> and <i>H<sub>e</sub></i> , respectivamente), significancia estadística de la desviación del equilibrio de Hardy–Weinberg ( <i>HWE</i> ) (Valdivia Carrillo et al., 2013). * ( <i>p</i> < 0.05). ....  | 49 |
| <b>Tabla V</b> 19 Variables climáticas de WorldClim (Hijmans et al., 2005). ....  | 57 |
| <b>Tabla VI</b> Condiciones de amplificación para loci de microsatélite. Se detallan las condiciones óptimas para su amplificación y visualización en geles de acrilamida: motivo de repetición, temperatura de alineamiento <i>T<sub>m</sub></i> (°C), concentración de cloruro de magnesio <i>MgCl<sub>2</sub></i> (mM) y flurocromo seleccionado para su marcaje...  | 62 |
| <b>Tabla VII</b> Reacciones multiplex realizadas con los primers de microsatélite que presentaron condiciones de amplificación por PCR similares. ....  | 64 |
| <b>Tabla VIII</b> Porcentajes de error y éxito de amplificación por PCR en las reacciones multiplex. ....   | 64 |
| <b>Tabla IX</b> Frecuencia de alelos nulos por loci por localidad, para 15 loci microsatelites probados en <i>Dipsosaurus dorsalis</i> de la península de Baja California, estimaciones de frecuencia de alelos nulos estimados con el software FreeNA (Chapuis y Estoup, 2007). En gris son los valores > 0.2 (Freeland, 2005). ....   | 66 |
| <b>Tabla X</b> Se muestran los resultados obtenidos por locus y por población de los parámetros de diversidad genética para 10 loci microsatelites probados en <i>Dipsosaurus dorsalis</i> en la península de Baja California. Se muestran los valores de tamaño de muestra ( <i>N</i> ), heterocigosidad observada ( <i>H<sub>o</sub></i> ), heterocigosidad esperada ( <i>H<sub>e</sub></i> ), probabilidad de desequilibrio HW ( <i>P</i> , en negritas <i>p</i> < 0.0001), número de alelos ( <i>A</i> ), riqueza alélica ponderada por tamaño de muestra ocho ( <i>AR</i> ), la frecuencia alélica de alelos nulos ( <i>AN</i> ), y el índice de endogamia <i>F<sub>IS</sub></i> . Los loci marcados con gris están sujetos a selección natural positiva (gris claro) y balanceadora (gris oscuro). Los analisis se realizaron en el programa ARLEQUIN V 3.5.1.2 (Excoffier y Lischer, 2010), para el cálculo de <i>AR</i> se uso FSTAT V 2.9.3.2 (Goudet, 2002), y para el cálculo de alelos nulos FREENA (Chapuis y Estoup 2007). .... | 71 |

- Tabla XI** Se muestran los valores de diversidad genética multilocus para cada localidad de muestreo. En la parte izquierda de la tabla se muestran las localidades, posteriormente el tamaño de muestra (N), la heterocigosidad observada (H<sub>o</sub>), la heterocigosidad esperada (H<sub>e</sub>), probabilidad de desequilibrio de H-W (P), número de alelos (A), riqueza alélica ponderada por tamaño de muestra ocho (AR), la frecuencia alélica de alelos privados (AP), y el índice de endogamia F<sub>IS</sub> y el coeficiente de parentesco de Ritland (R) y la frecuencia de alelos nulos (AN). Las localidades marcadas con \* mostraron un déficit de heterocigotos significativo (p < 0.001). Los analisis se realizaron en los programas ARLEQUIN V 3.5.1.2 (Excoffier y Lischer, 2010), para el cálculo de AR se uso FSTAT v 2.9.3.2 (Goudet, 2002), para el cálculo de alelos nulos FREENA (Chapuis y Estoup 2007), y para el cálculo de déficit de He el programa GENEPOP v4.0 (Rousset 2008)..... 80
- Tabla XII** Comparaciones pareadas de F<sub>ST</sub> linearizado de Slatkin (p < 0.05) estimadas con el programa ARLEQUIN V 3.5.1.2. El gris claro indica valores de F<sub>ST</sub> ≤ 0.05, medio de < 0.25, y oscuro ≥ 0.25 según la clasificación general de Freeland (2005). ..... 86
- Tabla XIII** Resultados de AMOVA para los distintos modelos probados según las hipótesis de la presencia de canales transpeninsulares en la historia geologica de la PBC, se analizaron 26 localidades peninsulares y 356 individuos en el reptil *Dipsosaurus dorsalis* con 10 loci de microsatélites. Los porcentajes corresponden a la varianza explicada por el nivel jerárquico especificado. Los modelos evaluados representan el de subpoblación por localidad (Localidades), dos subpoblaciones: norte y sur (canal del Vizaíno), y tres subpoblaciones: norte, centro y sur (canal del Vizcaíno e Istmo de La Paz). ..... 94
- Tabla XIV** Porcentaje de contribución (%) de cada variable bioclimática (BIO) para cada uno de los cinco modelos analizados (*D. dorsalis*, grupo genético K Norte, grupo genético K Centro, grupo genético K Sur y la proyección del modelo de *D. dorsalis* a las condiciones climáticas del Último Máximo Glacial, UMG). En la última fila se muestra el valor de AUC ó valor de confiabilidad de cada modelo. .... 100
- Tabla XV** Localidades de muestreo donde se detectó al menos un locus en desequilibrio H-W, la frecuencia de alelos nulos, la presencia de locus bajo selección, déficit de heterocigotos, índice de endogamia (F<sub>IS</sub>) y el coeficiente de parentesco (R). .... 104
- Tabla XVI** Estudios realizados con microsatélites en la familia Iguanidae. N: tamaño de muestra, Loc: número de localidades, número de loci, A: Número de alelos, H<sub>o</sub>: heterocigosidad observada, y H<sub>e</sub>: heterocigosidad esperada. .... 107

## ECUACION

$F_{ST} = 1/4Nm+1$ (Ecuación 1) ..... 10



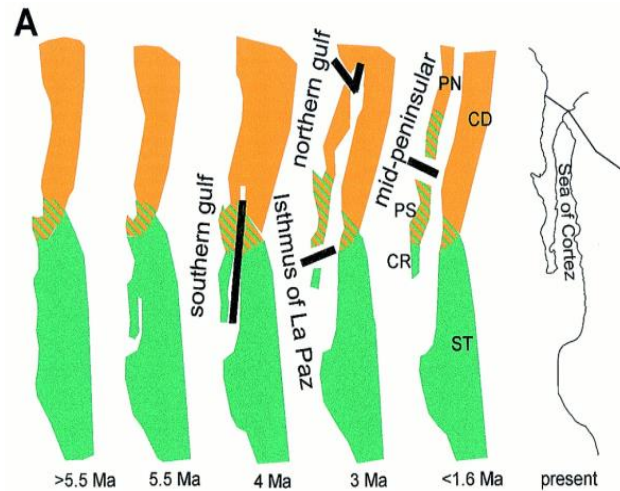
## 1. INTRODUCCIÓN

La variación genética a través del espacio y el tiempo constituye la base del cambio evolutivo de las especies, es por eso que su análisis ha sido de gran interés en diversos campos de la biología como la genética de poblaciones, la filogeografía y, en años recientes, la genética del paisaje. Estas ramas de conocimiento se enfocan en su estudio, pero cada una se orienta hacia diferentes aspectos de la misma. En este sentido, el objetivo principal de la genética de poblaciones es el estudio del origen, la cantidad y la distribución de la variación genética presente en poblaciones de organismos, así como la influencia de las fuerzas micro evolutivas que la modelan (e.g. mutación, deriva génica, flujo génico y selección natural). La filogeografía investiga los principios y los procesos que rigen las distribuciones geográficas de los linajes genéticos, especialmente dentro de una especie, o entre especies relacionadas. Estos procesos incluyen la dispersión, la vicarianza y las extinciones (Eguiarte et al., 2007). Por su parte la genética del paisaje, combina herramientas de la ecología del paisaje y la genética de poblaciones para conocer la relación que existe entre la estructura del paisaje y la variación genética espacial (Manel et al., 2003).

La Península de Baja California (PBC) ha sido objeto de una amplia variedad de estudios filogeográficos acerca de la distribución de la variación genética en la biota de la región. Estos estudios han servido como marco conceptual para establecer hipótesis explicativas acerca del arreglo espacial de los linajes genéticos en el espacio. En ellos, la idea preponderante sugerida para explicar la estructuración genética espacial encontrada es mediante el proceso de vicarianza (Murphy, 1983; Upton y Murphy, 1997; Grismer, 2000; Riddle et al., 2000; Lindell et al., 2006; Flores-Villela, 2009), esto debido principalmente a la historia geológica de la región, la cual se propone que ha impactado de manera importante la estructura genética de diversos organismos (e.g. Zink, 1996; Riddle et al., 2000, 2008; Nason et al., 2002; Riddle y Hafner, 2010, entre otros).

Riddle y colaboradores (2000), basándose en datos moleculares, geológicos y paleo ecológicos, sintetizaron una hipótesis temporal y espacialmente explícita sobre los eventos vicariantes en la región (Fig. 1). En ella señalaron cuatro eventos puntuales que se piensa que han promovido la divergencia genética de las especies adaptadas al ambiente árido-desértico: 1) la formación de Mar de Cortés (4 m.a); 2) la incursión marina a través del istmo de La Paz (3 m.a); 3) la transgresión del Mar de Cortés hacia áreas bajas del sur de California y Arizona (3

m.a); y 4) la presencia de un canal medio peninsular que separó la parte norte y central de la PBC (aprox. 1.6 ma.).



**Figura 1** Mapa de la historia de la Península de Baja California mostrando los eventos vicariantes postulados por Riddle et al., 2000 a partir de datos filogeográficos de la región (imagen tomada del artículo original).

A pesar de que el canal medio peninsular es el evento vicariante mayormente socorrido (aprox. 12 estudios lo han referido) para explicar la divergencia genética observada en las diversas especies (Munguía-Vega, 2011), la evidencia geológica para este canal, así como su localización exacta, ha sido ampliamente discutida y poco validada (Jacobs et al., 2004; Lindell et al., 2006; Garrick et al., 2009). Además, a esto se suma la complejidad y heterogeneidad ambiental presente en la PBC, compuesta por un mosaico de biomas que van desde los bosques templados hasta los desiertos de diferentes tipos (González-Abraham et al., 2010). Asimismo, la evidencia genética con la que se han realizado las comparaciones es discutible debido a los diferentes tipos de taxa comparados, los marcadores moleculares restringidos, las diferentes tasas evolutivas de los mismos y los aspectos ecológicos muchas veces subestimados de las especies estudiadas, entre otras características (Munguía-Vega, 2011). Igualmente, la mayoría de las veces tampoco se han tomado en cuenta los procesos de cambios climáticos más recientes, ocurridos durante el Pleistoceno, los cuales también debieron influenciar fuertemente la estructura genética de las poblaciones (Grismer, 2000; Jacobs et al., 2004). Por lo anterior se piensa que la información generada hasta el momento en los estudios filogeográficos de la PBC, no ha sido suficiente para entender y explicar la compleja evolución biológica de la región. Es por esto que han sido cada vez más debatidos los efectos de la historia geológica de la PBC en

la estructuración genética de las especies (Hewitt, 2004a; Lindell et al., 2006; Queiroz y Lawson, 2008; Garrick et al., 2009) por lo cual se ha considerado necesario proponer el uso de nuevos métodos y herramientas de análisis, así como el estudio de nuevas taxa y la utilización de marcadores moleculares con distintas tasas mutacionales para contrastar las hipótesis que han predominado el estudio filogeográfico de esta región; todo esto con la finalidad de formular nuevas explicaciones para el agrupamiento espacial de los linajes genéticos.

En años recientes, han surgido una amplia gama de herramientas de análisis que nos permiten contrastar hipótesis de diversas índoles, es el caso de la modelación de nicho ecológico, la cual se basa en detectar las relaciones no aleatorias entre dos conjuntos de datos: 1) los registros georreferenciados de la presencia de una especie; y 2) la información digitalizada de variables de diversos tipos (climáticas, topográficas, entre otras) potencialmente pertinentes para determinar la distribución potencial de la especie de estudio a una determinada escala de análisis (Ibarra-Montoya et al., 2012). Este acercamiento se ha comenzado a utilizar como herramienta en estudios filogeográficos aportando información relevante acerca de las distribuciones geográficas de las especies o linajes genéticos y su relación con la distribución espacial de la diversidad genética (Alvarado-Serrano y Knowles, 2013).

El objeto de estudio de la presente investigación es la especie de lagartija *Dipsosaurus dorsalis*, característica de los Desiertos Sonorense y de Mojave, la cual ha sido estudiada debido a sus atributos fisiológicos y ecológicos principalmente, y en la cual sus aspectos evolutivos han sido poco trabajados (en especial sus características genéticas poblacionales). Esta especie es particularmente interesante para contrastar los estudios filogeográficos herpetofaunísticos de la región ya que parece tener una historia reciente en la ocupación de la PBC (Savage, 1960; Grismer, 2002). Savage (1960) indicó que pudo haber llegado a ella a partir de una zona desértica ancestral en el Alto Golfo, formada durante el Plioceno tardío hace 3.4 -1.6 m.a. Posteriormente, como resultado de los fenómenos climáticos cíclicos de enfriamiento y calentamiento del Pleistoceno, ocurrieron cambios en la composición vegetal de la PBC, los cuales permitieron la dispersión de la especie hacia el sur (Murphy, 1983). Esta colonización reciente de la especie hacia la península, la hace interesante como modelo para plantear y explorar nuevas explicaciones sobre los factores que han determinado la estructuración genética en la biota de la región, debido a que alcanzó su área de distribución actual en un tiempo posterior a los eventos geológicos vicariantes que se piensa han moldeado la distribución de los linajes genéticos (Riddle et al., 2000; Grismer, 2002).

El presente estudio pretende profundizar en el estado actual de conocimiento para contestar la pregunta de investigación ¿Qué factores han definido la estructuración genética poblacional en la especie *Dipsosaurus dorsalis* en la Península de Baja California? Para esto se analizó la estructura genética poblacional en la especie *Dipsosaurus dorsalis* en la PBC con el uso de 15 marcadores moleculares de tipo microsatélite (generados a partir de secuenciación de última generación), los cuales resultan ser herramientas poco usadas en los estudios filogeográficos de la PBC (Correa Ramírez, 2010; Garrick et al., 2013; Méndez, 2013), logrando obtener una resolución temporal más fina y en una ventana de tiempo más reciente que con marcadores genéticos mitocondriales. Asimismo, se llevó a cabo la modelación de nicho ecológico de la especie, así como de cada grupo genético identificado, para conocer sus preferencias climáticas presentes. Posteriormente se proyectó el modelo de nicho ecológico de la especie hacia las condiciones climáticas del último periodo de máximo enfriamiento (Último Máximo Glacial, UMG, aprox. hace 21,000 años) para conocer si existen diferencias en las distribuciones potenciales actuales y pasadas, estudiadas y para identificar zonas potenciales de refugio en esta época. Finalmente, al usar los resultados independientes derivados de los análisis genéticos y de la modelación de nicho ecológico, se identificó el efecto de la heterogeneidad climática de la PBC en los patrones de estructuración genética de *Dipsosaurus dorsalis* en el presente y los efectos que pudieron tener los cambios climáticos ocurridos durante el UMG tanto en la distribución potencial como en la diversidad genética de la misma.

## 2. ANTECEDENTES

### GENÉTICA DE POBLACIONES

Debido a que el ADN (ácido desoxirribonucleico) se replica, además de existir en varias copias en los individuos, es transferido de una generación a la siguiente por medio de la reproducción, es por esto que los genes existen en un espacio y tiempo que trasciende a los individuos que los contienen, esto es la base de la evolución (Templeton, 2006). Como resultado de lo anterior podemos afirmar que la evolución solo es posible al nivel de poblaciones reproductivas, sin embargo, el significado exacto de lo que es una población no es claro y depende de las preguntas que se planteen (Templeton, 2006; Waples y Gaggiotti, 2006). En general, existen dos tipos de definiciones: aquellas que reflejan el *paradigma* (sensu T. Kuhn, 1971) ecológico y aquellas que reflejan un paradigma evolutivo (Waples y Gaggiotti, 2006). El paradigma ecológico se refiere a un grupo de individuos de la misma especie que co ocurre en espacio y en tiempo, en donde los individuos tienen la oportunidad de interactuar entre ellos; y el paradigma evolutivo se refiere a un grupo de individuos de la misma especie, que viven cercanamente y en el que cualquier miembro del grupo potencialmente puede aparearse con cualquier otro miembro del mismo grupo (Waples & Gaggiotti 2006). En genética de poblaciones, el concepto de población se apega al segundo paradigma, en donde una población se caracteriza por agrupar individuos que se reproducen y que comparten sistemas de entrecruzamiento (Templeton, 2006).

La genética poblacional ha jugado un papel muy importante dentro de la biología evolutiva debido a que estudia los procesos a partir de los cuales ocurre la evolución en las poblaciones. En esta rama de estudio, la evolución se define como el cambio en las frecuencias alélicas a través de las generaciones (Futuyma, 2005; Templeton, 2006). Para esto es necesario comprender que asociado a cada población existe un acervo genético (*pool genético*, en inglés) el cual contiene un conjunto de genes que son compartidos colectivamente por los individuos que la componen y puede ser descrito y estudiado mediante las frecuencias de las diversas formas de genes que presenta.

La dinámica evolutiva de las especies en condiciones naturales está mediada principalmente por la estructura genética espacial de sus poblaciones (Templeton, 2006), es

decir, por la distribución de alelos en un área determinada como resultado de la acción (independiente o en sinergia) de diferentes procesos denominados fuerzas evolutivas (la mutación, la deriva génica, la migración y la selección natural). La influencia de estas fuerzas evolutivas varía en su magnitud dependiendo de factores de diversas índoles, por ejemplo: la dispersión limitada de propágulos sexuales (e.g. Epperson, 2007), los tamaños poblacionales variables (e.g. expansiones o contracciones poblacionales; Pulgarín-R y Burg, 2012), los factores geográficos (e.g. eventos de dispersión o eventos vicariantes; Hughes et al., 2005), ecológicos (e.g. preferencia de hábitat; Loera, Sosa, y Ickert-Bond, 2012) o conductuales (e.g. selección sexual; Méndez, 2013), entre otros, es por eso que su estudio es central para comprender la evolución de las especies.

## **ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL**

Las poblaciones de la mayoría de las especies muestran diferentes grados de estructuración genética. Las barreras ambientales, los procesos históricos e historias de vida pueden contribuir, en diversa medida, en la conformación de esta estructura (Hewitt, 1996a, 2000). Además, debido a que las especies generalmente presentan un área de distribución de mayor extensión que la capacidad de dispersión de los individuos que la conforman, las poblaciones generalmente muestran un patrón de aislamiento genético por distancia (poblaciones más cercanas son genéticamente más similares que poblaciones lejanas) (Balloux y Lugon-Moulin, 2002).

Cuando las poblaciones de una especie se encuentran diferenciadas geográficamente, la principal fuerza evolutiva responsable de la estructuración genética espacial de las poblaciones es el flujo genético. Si el flujo genético es alto, es decir, hay una alta conectividad poblacional, las poblaciones tenderán a ser homogéneas y sin adaptaciones locales, lo cual impide el proceso de especiación. Sin embargo, el flujo genético genera nuevos polimorfismos en las poblaciones e incrementa el tamaño efectivo poblacional, oponiéndose a su vez a la deriva génica, generando nuevas combinaciones de genes sobre los cuales puede actuar la selección natural (Balloux y Lugon-Moulin, 2002; Templeton, 2006). Por lo contrario, cuando el flujo genético es bajo, se producirá una diferenciación genética entre las poblaciones dando origen a linajes evolutivos distintos. Así, la estructuración genética poblacional, y el establecimiento de linajes evolutivamente independientes, está fuertemente influenciada por los patrones de intercambio genético (flujo genético) dentro y entre poblaciones (Schaal et al., 1998).

La estructura genética de las poblaciones puede describirse bajo alguno de los dos modelos poblacionales generales: continuo o discreto (Latter, 1972). El primero asume que las poblaciones naturales presentan una distribución no interrumpida como la predicha por panmixia (reproducción al azar), lo que implica alta homogeneidad en la frecuencia y distribución de los alelos. Por otro lado, el modelo discreto, asume que las poblaciones se encuentran distribuidas de manera discontinua y más o menos independiente. Este segundo modelo, a su vez, puede tener dos modalidades: 1) el de islas, donde los organismos de cada población tienen acceso a cualquiera de las subpoblaciones (modelo de islas de Wright); y 2) el modelo de saltos (*stepping stone*, en inglés), en donde los organismos de cada población solo tienen acceso a las poblaciones adyacentes (Kimura, 1953). Las barreras geográficas y/o ecológicas acentúan la subdivisión poblacional, y en combinación con las características biológicas de las especies, como la capacidad de dispersión de las mismas, pueden reducir la panmixia en una o varias poblaciones que se encuentren distribuidas en áreas geográficas grandes (Templeton, 1998) y que posteriormente actuarían como grupos aislados (aislamiento por distancia). En estos casos la frecuencia y la distribución alélica serán heterogéneas.

Como se mencionó anteriormente, la estructura genética poblacional de las especies se ha estudiado mediante los valores de frecuencias alélicas y su desviación de los valores esperados bajo el equilibrio de Hardy-Weinberg (Freeland, 2005). Este modelo nulo describe una población en la que no actúan las fuerzas evolutivas (mutación, selección natural, deriva génica y flujo genético) y se refiere a una población ideal en la que las frecuencias genotípicas y fenotípicas se mantienen constantes, por lo tanto se encuentra en equilibrio. Sin embargo, estos principios con frecuencia no se cumplen en poblaciones naturales, por lo que es interesante preguntarse qué pasa cuando alguno de estos supuestos no se cumplen y qué inferencias acerca de la historia poblacional se pueden hacer mediante el estudio de las frecuencias alélicas presentes en una población.

Otra medida para cuantificar la estructuración genética poblacional es el parámetro  $F_{ST}$ , el cual se refiere a la correlación entre dos alelos elegidos al azar dentro de una población con respecto a los alelos elegidos al azar de la población total. Sewall Wright (1951) demostró que existe una relación no lineal entre la cantidad de flujo genético y el grado de diferenciación entre poblaciones y la describió mediante este estadístico (Templeton, 1998). Cuando una especie se encuentra subdividida en poblaciones de tamaño  $N$ , con una proporción  $m$  de cada población que migra aleatoriamente entre las demás poblaciones, el valor esperado de  $F_{ST}$  es:

$$F_{ST} = 1/4Nm+1(\text{Ecuación 1})$$

En donde  $Nm$  es el número de migrantes efectivos por generación. Cuando se presenta equilibrio entre la migración y deriva, si  $m = 1/(Ne)$  (un individuo reproductor por población es un migrante por generación), entonces  $Nm = 1$ , y  $F_{ST} = 0.20$ . Es por eso que aún con valores bajos de flujo genético, pueden mantenerse las poblaciones genéticamente similares. Este parámetro permite calcular indirectamente la cantidad de flujo genético en poblaciones naturales. Sin embargo, es importante conocer si los marcadores moleculares utilizados para los que se calcula, son selectivamente neutros, ya que se puede subestimar el flujo genético si la selección natural se encuentra actuando de manera diferencial sobre ellos (Futuyma, 2005).

## **FILOGEOGRAFÍA**

La filogeografía utiliza la información genética para entender la historia de los linajes evolutivos<sup>1</sup> (Beheregaray, 2008). En sentido estricto, la filogeografía es una rama de la biogeografía histórica que estudia los procesos que rigen las distribuciones geográficas de los linajes genealógicos o filogenéticos (Avise, 2000), es decir enfatiza los aspectos históricos de la distribución actual de los linajes genéticos (Morrone, 2007). Este análisis se puede llevar a cabo a nivel intraespecífico o entre especies cercanamente relacionadas. Surgió hace poco más de dos décadas como resultado del mejoramiento de los aspectos tecnológicos (obtención de herramientas moleculares) y teóricos de la biología evolutiva moderna (por ejemplo, aplicación de la teoría de coalescencia a los procesos micro evolutivos) (Lanteri, 2000). Esta área de estudio integra conceptos y técnicas de la genética molecular, genética de poblaciones, demografía, geología, geografía histórica, sistemática filogenética, etología y paleontología; por lo tanto, para llevar a cabo su estudio es necesario adquirir una visión interdisciplinaria entre el conocimiento micro y macro evolutivo (Fig. 2; Avise, 2000; Hickerson et al., 2010). Esta disciplina surgió a partir de los estudios sobre variación genética realizados con aloenzimas, polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados (por sus siglas en inglés, RAPD's), polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción (por sus siglas en inglés, RFLP's) y el descubrimiento del ADN mitocondrial (ADNmt) como principal molécula informativa (Avise,

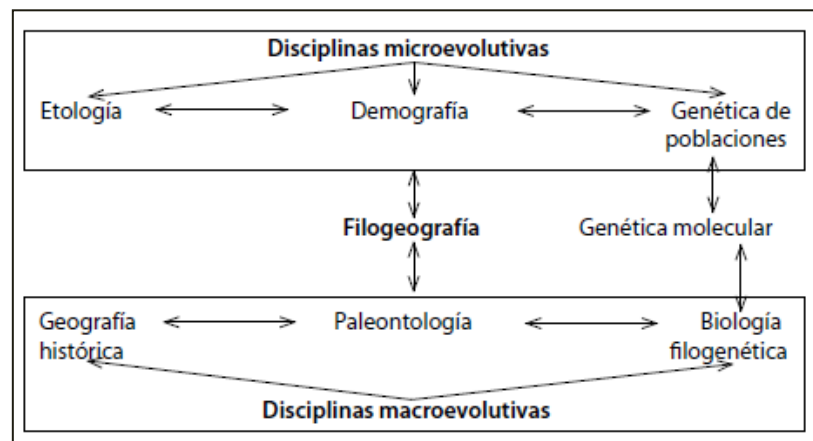
---

<sup>1</sup> Según el concepto evolutivo de especie (Simpson 1961; Wiley 1978) un linaje se refiere a una secuencia ancestro-descendiente de poblaciones que evolucionan por separado de otras y mantienen sus propias tendencias evolutivas. Las especies representan linajes y, por tanto, los organismos pertenecientes a una especie comparten una historia común, comparten ancestros, y esto es lo que los liga como miembros de una especie (Espinoza et al. 2002).



2000). Los estudios realizados con ADNmt proporcionaron los primeros datos de genealogías de genes a nivel intra-específico lo cual forjó un puente empírico y conceptual entre la genética de poblaciones (micro-evolución) y la filogenética tradicional (Avice, 2000). Sin embargo, como menciona Beheregaray (2008) en las últimas décadas la diversidad de métodos, grupos taxonómicos, ambientes, tiempos y marcadores genéticos utilizados en estudios filogeográficos, se ha incrementado, abriendo las posibilidades para responder preguntas de carácter histórico en el estudio de la biodiversidad (Koskinen et al., 2002; Waltari et al., 2007; Rodríguez et al., 2010; Charruau et al., 2011).

Se piensa que los patrones biogeográficos contemporáneos de variación genética son determinados por los procesos históricos de dispersión y vicarianza entre poblaciones (Hewitt, 2004a), por lo que estos últimos se deben ver reflejados en su estructura genética poblacional y filogeográfica, proveyendo información para inferir escenarios evolutivos que sirvan para entender y explicar los patrones de diferenciación genética en las especies. El enfoque filogeográfico establece un marco conceptual en el que éstos dos procesos juegan un papel preponderante dentro de las causas históricas de la distribución de los linajes genéticos.



**Figura 2** La filogeografía como punto de unión entre disciplinas micro y macroevolutivas, así como las principales áreas que la componen y definen (tomado de Eguiarte et al., 2007 cap. 14).

**PATRONES DE ESTRUCTURACIÓN FILOGENÉTICA EN LA BIOTA DE LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA**

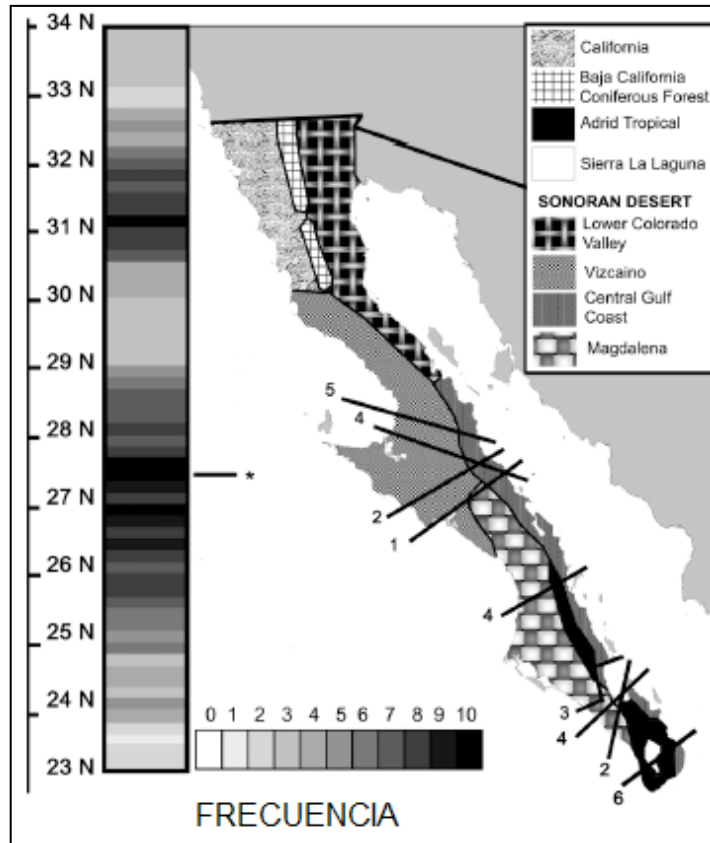
En la revisión realizada por Munguía-Vega (2011) encontró 48 especies en las que se han realizado estudios filogeográficos en la PBC. A la fecha existen ya del orden de 60 estudios sobre el tema, pero las tendencias encontradas por Munguía-Vega (2011) se mantienen. Este autor analizó diversos elementos como la frecuencia encontrada de las discontinuidades genéticas, la localización geográfica de las mismas y la congruencia en las presencias de las discontinuidades entre los genomas de diferentes grupos de organismos estudiados. En el análisis de la frecuencia de las discontinuidades filogeográficas encontró que para las 48 especies analizadas 36 (75%) de ellas presentaron por lo menos 2 filogrupos (una discontinuidad genética o más), siendo el número promedio de filogrupos en todos los organismos de 2.2 (Tabla I y Fig. 3).

**Tabla I** Grupos taxonómicos, número de especies en cada grupo (*NSP*), entre paréntesis el número de filogrupos (*NF*) y el número promedio de filogrupos encontrados por grupo taxonómicos (*F*) según la revisión de Munguía-Vega (2011).

| <b>GRUPO</b>         | <b>NSP</b> | <b>NF</b>                             | <b>F</b> |
|----------------------|------------|---------------------------------------|----------|
| <b>MAMÍFEROS</b>     | 9          | 1 (1)<br>8 ( $\geq 2$ )               | 2.3      |
| <b>AVES</b>          | 7          | 3 (1)<br>4 (2)                        | 1.6      |
| <b>REPTILES</b>      | 18         | 3 (1)<br>10 (2 - 3)<br>4 (4)<br>1 (5) | 2.7      |
| <b>ANFIBIOS</b>      | 2          | 1 (2)<br>1 (3)                        | 2.5      |
| <b>INVERTEBRADOS</b> | 8          | 2 (1)<br>5 (2)<br>1 (3)               | 1.9      |
| <b>PLANTAS</b>       | 4          | 3 (1)<br>1 (3)                        | 1.5      |

Como resultado del trabajo anterior, el autor menciona varios puntos relevantes para el presente estudio, que vale la pena recapitular:

- a. La biota de la PBC muestra un alto grado de estructura filogeográfica.
- b. El número de filogrupos diferentes depende de las características biológicas de los organismos, especialmente la capacidad de dispersión.
- c. En general, en pocas especies existe sobrelapamiento de filogrupos en la misma latitud, lo que sugiere que existen barreras biológicas permanentes que mantienen a los filogrupos separados.
- d. La mayor parte de las discontinuidades genéticas presentes en la península (82%) fueron identificadas a partir de fragmentos de genes de ADN mitocondrial, y hasta ahora hay evidencias limitadas en cuanto a la congruencia entre estos resultados y los obtenidos mediante otros marcadores.
- e. Basándose en la evidencia paleontológica y geológica, los canales peninsulares que son apoyados por la información biológica son: el canal medio peninsular (como extensión de la laguna de San Ignacio) entre los  $26^{\circ} 00'N$  -  $29^{\circ} 00'N$  (con la mayor cantidad de discontinuidades presentes (12), esta región coincide con lo propuesto por Riddle y Hafner (2005). Otro evento vicariante propuesto es el ocurrido en el istmo de La Paz durante el Plioceno tardío (Riddle et al., 2000; Murphy y Aguirre-León, 2002).
- f. Aunque la mayoría de los estudios han invocado al Mioceno tardío o eventos vicariantes del Plioceno y Pleistoceno para explicar los patrones filogeográficos en la PBC, Munguía . sugiere que estos patrones también podrían atribuirse a otro tipo de eventos generadores de discontinuidades genéticas profundos. Por ejemplo, los cambios climáticos, la topografía y vegetación representan otros factores que pueden interrumpir el flujo genético y producir las mismas señales genéticas. Estas otras hipótesis pueden ser invocadas como explicación para la zona con gran densidad de discontinuidades genéticas como el llamado canal medio peninsular del Vizcaíno, en donde se encuentra una zona de particular entre dos regiones fitogeográficas contrastantes: la región húmeda y fría de California y la subdivisión Vizcaíno del desierto de Sonora (González-Abraham et al., 2010).

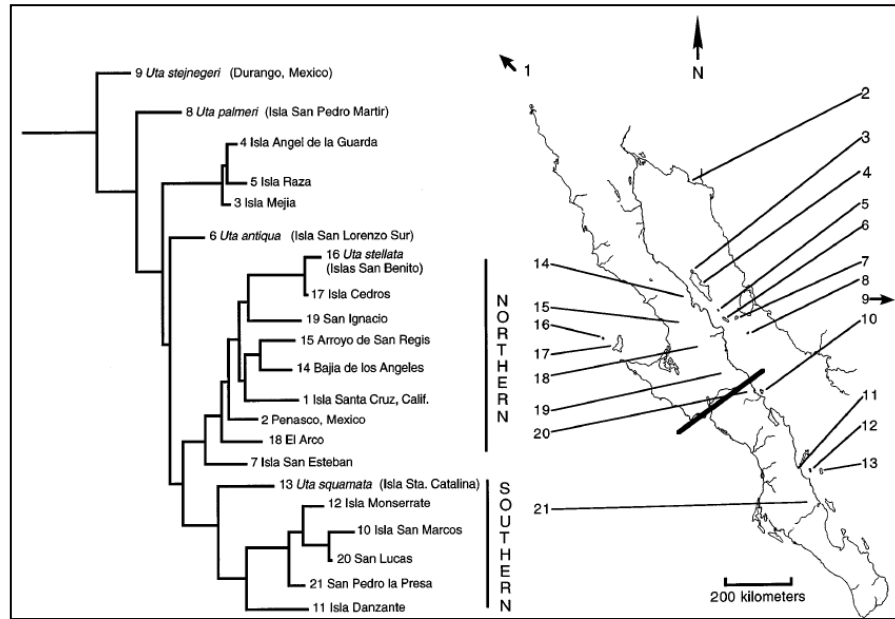


**Figura 3** Distribución de las discontinuidades genéticas a través de la PBC. Se muestran los grados latitudinales y una barra en la que se ilustra con un gradiente de color gris la frecuencia en la presencia de discontinuidades, y un mapa en el que se marcan la localización de las discontinuidades filogenéticas que coinciden con los canales intra-peninsulares propuestos por 1) Upton y Murphy, 1997; 2) Nason et al., 2002; 3) Álvarez-Castañeda y Patton 2004; 4) Lindell et al., 2005; 5) Crews y Hedin 2006; y 6) Lindell et al., 2008. \* representa el área entre 27° 20'N y 27° 30'N con 12 discontinuidades filogenéticas (tomado de Munguía-Vega 2011).

Un aspecto a resaltar de los anteriores estudios, es la manera en cómo se interpretan los patrones filogeográficos y la estructuración genética en torno a las hipótesis biogeográficas. Estas interpretaciones están bajo debate porque existe un pobre conocimiento sobre la diversidad de filogrupos en especies estrechamente relacionadas, lo cual puede ocasionar subestimaciones o sobrestimaciones sobre el papel que tienen los eventos vicariantes. Por lo anterior, es apropiado el comentario de Zink (1996), quien puntualiza que cuanto mayor número de taxa y ecosistemas se comparen, mejor serán las generalizaciones y predicciones sobre la biodiversidad regional.

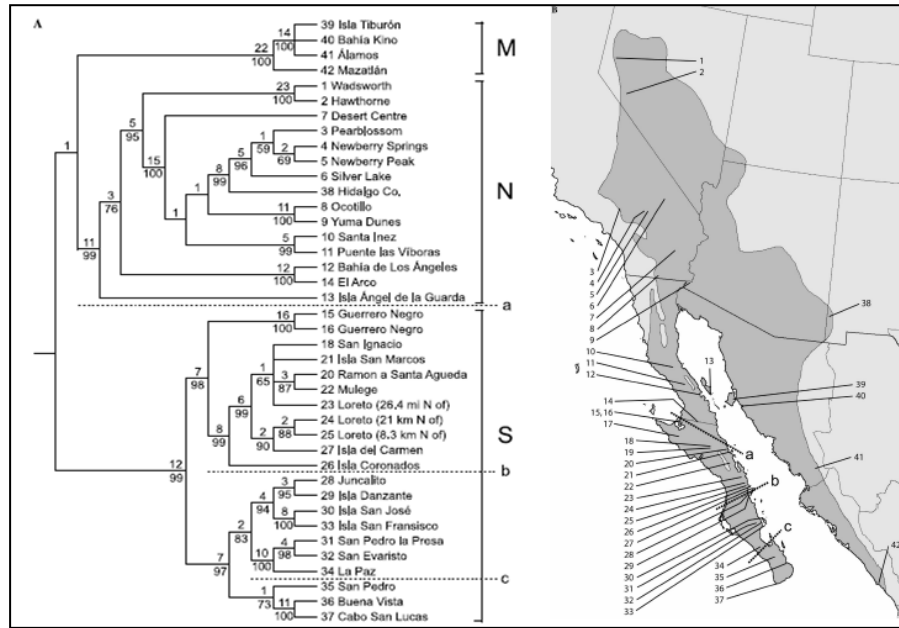
Para el caso de los reptiles se han desarrollado hipótesis filogenéticas principalmente mediante el uso de secuencias de ADNmt y aloenzimas. A partir de esto, se ha intentado explicar los eventos que han dado origen a los patrones cladogénicos observados en la herpetofauna de esta región.

Por ejemplo, en el trabajo de Upton y Murphy (1997) (uno de los más importantes en el tema citado en 106 ocasiones), se estudió el género de lagartija *Uta* en la PBC y algunas de sus islas, mediante el uso del marcador *Cytb* del ADNmt (555 pb) y del gen *ATPasa 6* (335 pb). Los autores encontraron que las poblaciones de esta especie forman dos filogrupos distintivos: el primero en la región norte de la PBC, y el segundo en la región sur (Fig. 4). La discontinuidad genética encontrada, la ubicaron en una región de aproximadamente 70 km de ancho, entre San Ignacio y Santa Rosalía. A partir de estos resultados los autores proponen dos posibles explicaciones: Primero, la formación de linajes genéticos distintos como resultado de cambios ecológicos y climáticos, los cuales debieron prevenir que las lagartijas tuvieran contacto en esta región media peninsular. Estos cambios climáticos pudieron estar asociados con las glaciaciones del Pleistoceno, donde se conoce que surgieron ambientes méxicos transpeninsulares (Savage, 1960; Betancourt et al., 1990) . Sin embargo, debido a que *Uta* habita en una gran variedad de ambientes, esta explicación climática no fue aceptada. La única alternativa que los autores toman como posible explicación es la presencia de una barrera geográfica en la región media peninsular. Aunque los autores toman la presencia de esta barrera como la más plausible, aceptan que no existen datos estratigráficos conclusivos. Otras observaciones relevantes que realizan estos autores son que la especie *Uta squamata* de la Isla Santa Catalina se encuentra como taxón hermano del clado sur peninsular, además de que en el cladograma las poblaciones peninsulares aparecen más cercanamente relacionadas con las poblaciones insulares que con algunas de sus localidades peninsulares contiguas.



**Figura 4** Cladograma en el que se presentan las localidades del mapa (der.). Las barras verticales indican los clados norte y sur encontrados en los análisis genéticos en el estudio del género *Uta*, se muestra también el canal trans-peninsular en la zona del Vizcaíno (Upton y Murphy, 1997).

En otro trabajo, Lindell y colaboradores (2005) estudiaron la especie *Callisaurus draconoides* en la PBC, mediante los marcadores mitocondriales (*Cytb*, 1087 pb y *ATPasa* 866 pb). A diferencia del estudio mencionado anteriormente, los autores encuentran tres filogrupos: 1) localidades de Baja California Sur desde Cabo San Lucas hasta San Ignacio y Guerrero Negro; 2) localidades de Baja California, desde El Arco hasta Estados Unidos; y 3) la región de Sonora y Sinaloa en México continental. Al mismo tiempo, estos autores encuentran subdivisiones dentro de estos clados mayores. Como posible explicación a la discontinuidad genética observada en la zona media peninsular, los autores recurren a las hipótesis de vicarianza ocasionada por la presencia del canal trans-peninsular en la zona del Vizcaíno. Sin embargo mencionan que posiblemente este canal no ocurrió hace 1 m.a., como diversos autores mencionan (Murphy y Aguirre-León 2002), sino hace 7 m.a. durante el Mioceno. Como consecuencia de lo anterior mencionan que a partir de esta información ya no es razonable hipotetizar cambios en las distribuciones asociadas a las oscilaciones climáticas del Cuaternario o adaptaciones a los regímenes de selección como factores responsables de las distribuciones actuales de las especies y de las discontinuidades genéticas en la PBC (Fig. 5).



**Figura 5** Cladograma en el que se presentan las localidades del mapa agrupando los filogrupos norte, centro y sur encontrados en los análisis genéticos de la especie *Callisaurus draconoides*. Se muestra también el mapa con los números de las localidades y las respectivas discontinuidades genéticas (a, b y c) (tomada de Lindell et al., 2005).

Como estos dos ejemplos en los que las explicaciones a las discontinuidades genéticas son dadas a partir de la presencia de barreras geográficas al flujo genético (como el canal trans-peninsular del Vizcaíno), existen varios más (> 18 estudios filogeográficos en herpetofauna de la PBC) que siguen el mismo patrón interpretativo. Esto es de suma importancia debido a la forma somera en que se han explorado explicaciones alternativas (como los procesos ecológicos), lo cual lleva a pensar que la presencia de canales trans-peninsulares como únicos determinantes de los patrones genéticos encontrados en la biota de la región, puede ser cuestionable a la luz de las nuevas metodologías. En años recientes se han incrementado los cuestionamientos y propuestas sobre el uso de nuevos marcadores moleculares, taxa y herramientas de análisis para explorar nuevas hipótesis biogeográficas (Queiroz y Lawson, 2008; Wood et al., 2008; Garrick et al., 2009).

## MARCADORES MOLECULARES

### LOS MICROSATÉLITES Y SU USO EN ESTUDIOS FILOGEOGRÁFICOS

Existen zonas en el genoma de los organismos, principalmente regiones no codificantes, que se consideran que no están sujetas a la selección natural (por ello se les conoce como regiones neutrales), como en el caso de los microsatélites (Li et al., 2004), aunque en ocasiones se presentan cerca de regiones codificantes (Li et al., 2004). En ellos, la prevalencia del polimorfismo se explica por una combinación entre la mutación (que genera variantes) y la deriva génica (la cual puede actuar fijando o perdiendo alguna de estas variantes). La interacción de estas dos fuerzas evolutivas, junto con el flujo genético y la endogamia, moldea la variación de los mismos dentro de las poblaciones (Futuyma, 2005).

Los microsatélites son iteraciones de 1 a 6 pares de bases, presentes en los genomas de todos los organismos. Su tasa de mutación es difícil de conocer (para especies particulares es usualmente desconocida), sin embargo, se asume que estas regiones altamente polimórficas varían a una tasa de entre  $10^{-2}$  y  $10^{-6}$  mutaciones/locus/generación (Ellegren, 2004; Selkoe y Toonen, 2006). De la misma manera es importante recalcar que las tasas de mutación varían también entre tipos de repeticiones (di-, tri- y tetranucleótidos) y de tipos de microsatélites (perfecto, compuesto) (Li et al., 2002).

El ADN contiguo al locus del microsatélite es denominado región flanqueante (o *flanking region*, en inglés), que suele ser una región conservada dentro de una especie y, en algunas ocasiones, en individuos de especies diferentes. Los oligonucleótidos o *primers* son secuencias cortas de ADN que están diseñadas para unirse específicamente a las regiones flanqueantes de los microsatélites, y así guiar la amplificación del mismo durante la reacción conocida como reacción en cadena de la polimerasa (por sus siglas en inglés, PCR). Cada par de primers está diseñado para amplificar un microsatélite en particular. A diferencia de las regiones adyacentes, las repeticiones en las secuencias de los microsatélites se originan por errores en la replicación del ADN a lo largo de su historia evolutiva (Li et al., 2002; Ellegren, 2004; Selkoe y Toonen, 2006; Bhargava y Fuentes, 2010). El número de repeticiones determina el tamaño de los fragmentos, produciendo múltiples alelos para cada locus de microsatélite. Debido a que los alelos difieren en tamaño, pueden ser distinguidos mediante la electroforesis vertical o la electroforesis de capilar (Ellegren, 2004; Selkoe y Toonen, 2006).

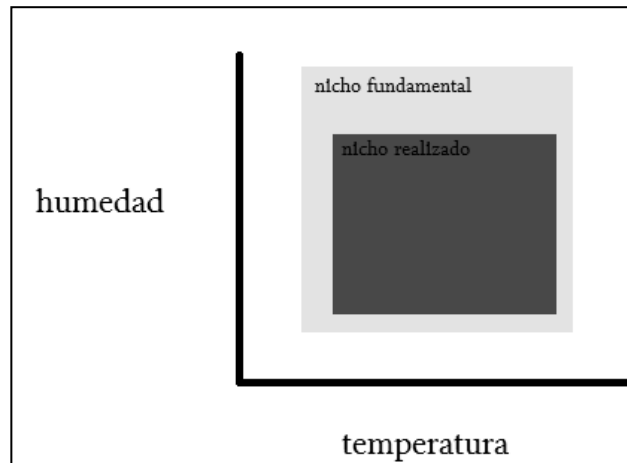


Los estudios filogeográficos se han hecho casi en su totalidad con ADN citoplásmico (mitocondrial y de cloroplasto; pero ver Correa Ramírez 2010; Méndez 2013), que debido a sus tasas mutacionales más lentas, presenta una resolución temporal más antigua que los microsátélites. Por esta razón, se han utilizado también en estudios sobre identificación, taxonomía y sistemática de los taxa a varios niveles jerárquicos (familia, género y especie), ayudando a entender los procesos de especiación (Correa Ramírez, 2010). La información generada mediante la utilización de estos marcadores es de gran valor, sobre todo cuando se utilizan varios loci independientes y puede ser comparada con lo obtenido mediante el estudio de genomas citoplásmicos (Avice, 2009b). Por ello el uso de marcadores nucleares neutrales en estudios filogeográficos es cada vez más frecuente y exitoso, logrando información de mayor resolución temporal sobre las características poblacionales intra-específicas, como los patrones de estructuración genética poblacional, el flujo genético, la expansión poblacional, entre otros (Eguiarte et al., 2007). Debido a su tasa promedio de mutación, estos marcadores pueden ser de gran utilidad para determinar patrones de estructuración genética producidos durante el Pleistoceno tardío (1 millón a 700 mil años) a la fecha. Sin embargo los eventos vicariantes de los canales trans-peninsulares del Vizcaíno y el istmo de La Paz se estima que ocurrieron hace 3 a 1 millón de años y por lo tanto no serían registrados con esta herramienta.

## **MODELACIÓN DE NICHOS ECOLÓGICOS**

### **EL CONCEPTO DE NICHOS**

Definir nicho ecológico no es una tarea fácil. En la historia de la ciencia ha habido un amplio desarrollo del concepto. El ecólogo G. Evelyn Hutchinson (Hutchinson, 1957) llevó a cabo un paso revolucionario en la teoría del nicho ecológico al definir como *nicho fundamental* la suma de todos los factores ambientales que actúan sobre un organismo y lo conceptualizó como una región con  $n$  dimensiones en el hiperespacio, donde cada uno de los  $n$  factores ambientales (dimensiones) es representado por un eje del hipervolumen (Hutchinson, 1957). El espacio ecológico se refiere a esta región conceptual cuyos ejes incluyen todas las variables que afectan a la especie (Pearson y Dawson, 2003), y representan el rango de condiciones en donde una especie pueden existir. A continuación, Hutchinson definió *nicho realizado* como la parte del nicho fundamental donde las especies son restringidas debido a las interacciones bióticas (Fig. 6).



**Figura 6** Esquema que muestra el nicho funcional (cuadro gris claro) y el realizado (cuadro gris oscuro) de una especie, a partir de la relación de dos variables ambientales (humedad y temperatura).

## MODELACIÓN DE NICHOS ECOLÓGICOS

Los modelos de nicho ecológico (MNE) son un grupo heterogéneo de técnicas utilizadas para modelar las distribuciones geográficas de las especies. Los MNE pueden ser divididos en los que presentan un enfoque correlativo y los de enfoque mecanicista (Peterson, 2011). El enfoque mecanicista utiliza las propiedades biofísicas de los organismos para entender su relación con las condiciones ambientales que determinan las áreas en donde existen las especies. Por su parte, el enfoque correlativo trata de identificar las asociaciones estadísticas entre la distribución de las especies y las condiciones ambientales, sin la identificación de los factores causales (Kearney y Porter, 2009). Los segundos son los más usados debido a que se basan en dos tipos de datos relativamente sencillos de conseguir: las observaciones de las especies en el campo y las variables predictoras ambientales (Guisan y Zimmermann, 2000). Los datos observacionales de las especies (ocurrencias) pueden ser sólo presencias, o presencias y ausencias, incluso observaciones de abundancia (Guisan y Thuiller, 2005). Por su parte, las variables predictoras o ambientales se requieren en forma de capas de información digitalizadas, derivadas de datos de campo o sensores remotos (Alvarado-Serrano et al., 2013). Éstas pueden ejercer efectos directos o indirectos en las especies, por lo que conocer la influencia que tiene cada una en la biología de los organismos requiere de un conocimiento previo sobre ellos. Las relaciones identificadas con estas técnicas proveen una descripción de la optimalidad de cada combinación de variables predictoras ambientales para el mantenimiento de las poblaciones de las especies, en términos de su tasa intrínseca de crecimiento, la cual debe ser positiva, lo que

indica que las poblaciones se mantienen en el tiempo (Soberón, 2007; Soberón y Nakamura, 2009).

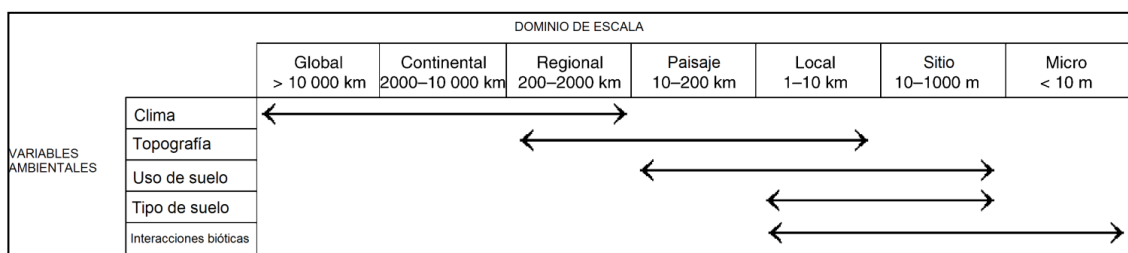
El procedimiento para la MNE idealmente implica seis pasos: i) la conceptualización: definición del modelo conceptual y el sistema que será simulado, así como la selección del método de modelación y la resolución y extensión del área de estudio; ii) preparación de la información; iii) desarrollo del algoritmo de modelación y ajuste del modelo; iv) evaluación del modelo; v) predicciones espaciales; y vi) aplicación del modelo (Guisan y Zimmermann, 2000). Aunque el procedimiento puede variar dependiendo de factores como el tipo de algoritmos usados, todos ellos establecen e identifican el espacio ambiental en que se encuentran las especies, el cual es proyectado posteriormente al espacio geográfico para encontrar las áreas en donde se presentan estas condiciones ambientales favorables para las mismas (Alvarado-Serrano et al., 2013).

Como resultado de los MNE se obtienen las áreas de distribución potencial de las especies, generalmente representadas como mapas de *distribución potencial*, los cuales son abstracciones de los patrones espaciales y temporales del nicho ecológico de los organismos (Soberón, 2007). Una vez obtenidos los modelos, también pueden ser proyectados a diferentes regiones y/o diferentes periodos de tiempo (Alvarado-Serrano et al., 2013).

Soberón (2007) describe tres factores importantes que determinan los patrones de distribución: i) las capacidades de dispersión de las especies; ii) la distribución espacial de las condiciones ambientales óptimas para el mantenimiento de la especie; y iii) el ambiente biótico constituido por los competidores, depredadores, patógenos, entre otros. Este último factor determina la estructura fina de las distribuciones, y puede también modificar los límites determinados por los otros dos factores, sin embargo es difícil cuantificar y en la mayoría de los modelos no se toma en cuenta.

En cuanto a los factores ambientales es útil conocer la diferencia entre variables del nicho como recursos o como condiciones. Los primeros pueden ser consumidos, y las poblaciones pueden impactarlos y competir por ellos. Estas variables son llamadas *bionómicas*. En cambio, las variables *escenopoéticas* se refieren a las condiciones ambientales en que las interacciones bióticas no son relevantes. Un ejemplo de este tipo de variables es el clima

(Hutchinson, 1978), que constituye una de las causas primordiales en la determinación de los patrones de distribución espacial en los organismos. Es por esto que la mayoría de los MNE están basados en las hipótesis de cómo los factores climáticos controlan la distribución de las especies (Guisan y Zimmermann, 2000). Pearson y Dawson (2003) introdujeron un punto de vista jerárquico en el que sugieren que, para definir las *distribuciones potenciales* de las especies, las variables climáticas pueden ser de mayor importancia en los dominios de escala grandes (Fig. 7). Como consecuencia de ello, la extensión espacial y la escala de trabajo condicionan la selección de las variables a incluir en la modelación.



**Figura 7** Ejemplo esquemático de cómo diferentes factores pueden afectar la distribución de las especies a través de varias escalas espaciales. Se muestran las extensiones aproximadas en las categorías de dominios de escala. Tomado de Pearson y Dawson (2003).

## MODELACIÓN DE NICHOS ECOLÓGICOS EN ESTUDIOS FILOGEOGRÁFICOS

Generalmente en los estudios genéticos el componente espacial se ha limitado a las distancias geográficas, las cuales ignoran gran parte de la complejidad ambiental que impacta los taxones (Kozak et al., 2008). Así como la distancia y el aislamiento geográfico, la variación espacio-temporal de los factores ambientales también puede causar la diferenciación genética (Quintero y Wiens, 2013; Wiens et al., 2013). Sin embargo, entender qué papel específico juegan los factores ambientales en esta diferenciación ha sido complicado (Pease et al., 2009). Los avances recientes en las tecnologías de sistemas de información geográfica (SIG) y estadísticos espaciales han incrementado el poder predictivo de estos análisis al refinar las posibilidades de identificar y cuantificar la relación entre las variables ambientales y la diversidad genética (Gaggiotti et al., 2004; Joost, 2006; Thomassen et al., 2010; Knowles et al. 2007; Losos 2008; entre otros).

En particular, se ha combinado la filogeografía y la modelación de nicho ecológico para entender la relación que existe entre las distribuciones de los nichos ecológicos y la diversidad genética, identificar la localización de poblaciones pasadas (Knowles et al., 2007), caracterizar preferencias y tolerancias ambientales (Wooten y Gibbs, 2012), evaluar adaptaciones locales a condiciones ambientales en distintas poblaciones (Fournier-Level et al., 2011), probar si la divergencia de nichos es seguida por divergencia de especies, o viceversa (Kalkvik et al., 2012) y evaluar hipótesis biogeográficas alternativas sobre respuestas al cambio climático (Lawing y Polly, 2011), y, finalmente, para identificar la distribución geográfica de linajes genéticos y explorar las posibles causas del aislamiento genético (Kozak et al., 2008). Por ejemplo, se ha examinado la relación entre el clima y la similitud genética de las poblaciones para entender si la especiación simpátrica de tipo parapátrica<sup>2</sup> entre linajes hermanos se encuentra asociada con la selección natural diferencial en gradientes climáticos (Kozak et al., 2008).

Recientemente gran parte de la discusión sobre el comportamiento evolutivo del nicho ecológico en las especies ha estado dominada por dos hipótesis: 1) el conservadurismo de nicho y 2) la divergencia del nicho ecológico. El primero predice que los taxa cercanamente relacionados retienen sus afiliaciones ecológicas ancestrales, persistiendo en ambientes similares. Esto puede ser causado por la selección natural estabilizadora, o por la falta de variación en caracteres ancestrales o ambas (Lord et al., 1995; Wiens y Graham, 2005). Se ha demostrado que la divergencia en taxa alopátricos hermanos se caracteriza frecuentemente por el conservadurismo de nicho; es decir, el aislamiento geográfico determina el proceso de especiación y esto puede ocurrir sin cambios en las dimensiones del nicho (Peterson et al., 1999; Peterson, 2001; Kozak y Wiens, 2006). La hipótesis alternativa, la divergencia de nichos, predice que los taxa hermanos ocuparán diferentes nichos. Bajo esta hipótesis, la adaptación a diferentes condiciones ambientales puede promover la divergencia de linajes, aún en simpatria. Existe también evidencia de que los taxa hermanos exhiben divergencia de nichos y que la evolución del nicho puede ser más común de lo que inicialmente se asumió (Losos y Glor, 2003). Un ejemplo de lo anterior se observa en taxa recientemente divergidos que muestran diferencias entre nichos, y que incluso éstas diferencias pueden generarse en tiempos relativamente cortos de  $10^4$ – $10^5$  años (Evans et al., 2009). En estos casos, el ambiente puede

---

<sup>2</sup> En la especiación parapátrica no hay ninguna barrera extrínseca concreta para el flujo génico. La población es continua pero, aun así, el apareamiento no es aleatorio. Es más probable que los individuos se apareen con sus vecinos geográficos que con individuos de otra zona del área de distribución de la población. En este tipo de especiación puede haber divergencia debido a una disminución del flujo génico dentro de la población o a presiones selectivas que varían a lo largo del área de distribución de la población ([http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/\\_0\\_0/speciationmodes\\_04\\_sp](http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/_0_0/speciationmodes_04_sp)).

funcionar como una barrera al flujo genético si uno o más linajes son separados por condiciones sub-óptimas (Rissler y Apodaca 2007). Alternativamente, la adaptación a diferentes ambientes locales y regionales puede prevenir que los linajes interactúen, reduciendo el flujo genético aun cuando exista una distribución simpátrica o parapátrica (Wiens y Graham, 2005).

Las especies con amplia distribución, son ideales para estudiar la relación entre la divergencia de linajes y la divergencia de nichos. Estas taxa usualmente muestran patrones de estructuración genética a través de gradientes ambientales, y la heterogeneidad espacial tiende a promover la adaptación a las distintas condiciones (Avice, 2000). En Norteamérica y Europa, muchas especies de amplia distribución se encuentran divididas en distintos linajes que tienen distribuciones parapátricas o alopátricas (Brunsfeld et al., 2000; Vázquez-Domínguez et al., 2006; Randi, 2007). Sin embargo, se ha puesto poca atención a la posible influencia del ambiente en la diversificación y mantenimiento de los mismos.

## ESPECIE

### LA IGUANA DEL DESIERTO (*DIPSOSAURUS DORSALIS*, BAIRD Y GIRARD 1852)

La iguana del desierto, también conocida como cachorón güero, pertenece al género *Dipsosaurus*. En cuanto a su status taxonómico la CONABIO (CONABIO, 2012) reconoce dos especies: *Dipsosaurus dorsalis* y *Dipsosaurus catalinensis*, los cuales forman un linaje basal en el la familia *Iguanidae* (Etheridge y de Queiroz, 1988). Sin embargo, para otra instancias como la lista Especies 2000 & ITIS Catalogue of Life: April 2013 (<http://www.catalogueoflife.org/>) identifican que existen reportadas cuatro subespecies: *D. d. dorsalis* (distribución norteña; Baird y Girard, 1852; Crother, 2002), *D. d. catalinensis* (endémica de la Isla Santa Catalina; Van Denburgh, 1922; Soulé y Sloan, 1966), *D.d. lucasensis* (sur de la PBC; Van Denburgh, 1922; Soulé y Sloan, 1966) y *D. d. sonoriensis* (Desierto Sonorense continental; Taylor, 1938), todas descritas a partir de caracteres morfológicos y de coloración.

En cuanto a su morfología, esta especie de lagartija puede distinguirse de las demás lagartijas en la región por tener una cresta pequeña (característica de las iguanas) que va desde el cuello hasta la cola, un cuerpo redondeado en sección transversal, una región gular con rayas y manchas oscuras (Fig. 8; Grismer 2002), y su cola es un poco comprimida lateralmente y presenta un patrón de coloración anillado (Grismer, 2002).



**Figura 8** *Dipsosaurus dorsalis* en campo, vistas ventral y lateral. Se muestra la variación en la coloración en cuatro sitios diferentes: A) Valle de la Trinidad, B) Volcán de Las Tres Vírgenes, C) Isla Santa Catalina, y D) El Pilar (Fotos: Ma. Carmen Blázquez y Tania Valdivia Carrillo).

La coloración dorsal varía entre diferentes zonas de su distribución geográfica y va desde el blanco a gris cubierto de color marrón rojizo (Norris, 1953; Scudder et al., 1983). En el cuerpo también presenta un patrón de color reticulado, el cual se vuelve más denso en los costados. En las patas traseras se encuentra un patrón similar color marrón rojizo, que también es variable entre diferentes regiones. La región gular tiene un patrón reticulado oscuro, de forma irregular, el cual varía a lo largo de su distribución; el color ventral es amarillo pálido, y el vientre a veces es más oscuro en los adultos (Grismer, 2002).



*D. dorsalis* se distribuye en los desiertos de Mojave y Sonorense del suroeste de los Estados Unidos y el noroeste de México (Fig. 9; Norris 1953). En la PBC *D. dorsalis* es transpeninsular, es decir, se encuentra a lo largo de la mayor parte de las regiones áridas hasta la Región del Cabo. *D. dorsalis* no se encuentra a lo largo de la costa oeste del estado de Baja California y tampoco hay reportes en el desierto del Vizcaíno, excepto en algunas áreas registradas en la Sierra de Santa Clara, en la sección sur de este desierto (Grismer, 2002). En el Golfo de California, es conocida en las Islas Ángel de la Guarda, del Carmen, Cerralvo, Coronados, Espíritu Santo, Monserrat, Partida Sur, San José, San Luis, San Marcos y Santiago; también se encuentra en las islas del Pacífico, Magdalena y Santa Margarita (Grismer, 1999, 2002; Case et al., 2002), y su ausencia en la isla Tiburón es enigmática.



**Figura 9** Distribución de la especie *Dipsosaurus dorsalis* (Imagen: <http://maps.iucnredlist.org/>).

En el desierto, esta iguana, como todos los reptiles de la región, habita en un segmento del hábitat disponible, lo cual es resultado de diversas adaptaciones a diferentes ambientes. En el suroeste de Estados Unidos, el noroeste de Sonora y noreste de Baja California, *D. dorsalis* está restringido totalmente a las áreas de desierto, y en porciones más sureñas de su distribución, esta especie puede habitar matorral árido tropical y zonas de arbustos. A través de la mayor parte de su área de distribución, pero principalmente en las zonas norteñas, la especie de planta gobernadora (*Larrea tridentata*) se encuentra asociada fuertemente con *D. dorsalis*, esto debido a que es uno de sus alimentos principales (Minnich y Shoemaker, 1970), además de proveer protección en contra de depredadores y el calor excesivo durante el verano. La asociación con la gobernadora probablemente ha llevado a que esta especie presente un patrón de coloración de la

cola y cuerpo parecido al de las ramas de la planta (Norris, 1953). En las partes más sureñas de la distribución de la especie, la gobernadora no es tan abundante, y en su lugar se presenta matorral árido tropical compuesto de diversas especies espinosas (*Fouquieria* ssp.), agaves, cactáceas (como *Stenocereus* ssp., *Pachycereus pringlei*, *Ferocactus* ssp., *Lophocereus* ssp., *Opuntia* ssp., *Cylindropuntia* ssp.), y torotes (*Bursera* ssp.), entre otras. En estas zonas *D. dorsalis* no está tan asociado con alguna especie de planta en particular, sino con las condiciones del suelo y de humedad (Norris, 1953).

Es un animal herbívoro no estricto, y no requiere más agua que la que consume en alimentos sólidos. En primavera, los adultos y juveniles se alimentan de una gran variedad de plantas anuales, principalmente de sus flores, pero en la zona de California las flores de la plantas perennes *Larrea tridentata* y *Psorothamnus schottii*, sus favoritas. Durante el verano y otoño, los adultos tienden a alimentarse de hojas de otras especies como *Ambrosia dumosa*, *Tiquilia palmeri*, *Psorothamnus emoryi*, y *P. schottii*, mientras que los juveniles y recién nacidos se alimentan de flores de *Tiquilia palmeri* (Cowles, 1946; Mautz et al., 1987). En otras zonas de su distribución, la alimentación varía según la disponibilidad de plantas y otros recursos como larvas o heces de mamíferos (Minnich, 1970).

Esta lagartija evita los extremos de temperatura, sin embargo se sabe que presenta temperaturas corporales elevadas, en comparación con otras especies (Cowles, 1946; Norris, 1953). Tiene un periodo de hibernación que va de noviembre a marzo aproximadamente, en el que se refugia en hoyos contruidos en el suelo o entre raíces por la misma especie o por otras especies de reptiles o mamíferos pequeños (Norris, 1953). Su ciclo reproductivo es anual y su temporada reproductiva se presenta durante los meses de junio y julio. En este tiempo las hembras preñadas se retiran bajo el suelo hasta que los huevos se desarrollan, y hacia finales de julio y principios de agosto las hembras depositan de 3 a 8 huevos. Los recién nacidos emergen del suelo a mediados de agosto y permanecen activos hasta que las temperaturas alcanzan su umbral inferior de tolerancia (38 °C; Norris 1953) y tanto adultos como juveniles comienzan la hibernación de nuevo (Norris, 1953).

*Dipsosaurus dorsalis* no presenta evidencia de un comportamiento agresivo territorial ya que lo adultos se mezclan libremente. Se mantiene durante toda su vida cerca de su lugar de nacimiento, es decir se presenta poca migración en las poblaciones (O'Neil Krekorian, 1984).

Asimismo se sabe que el rango hogareño entre hembras y machos es similar, contrario a lo que ocurre en otras especies de lagartijas en donde el rango hogareño del macho es mayor al de la hembra (O'Neil Kerkorian, 1976). En esta especie el rango hogareño promedio en machos es de 1,462 m<sup>2</sup> (desde 201 hasta 4,365 m<sup>2</sup>) y en hembras de 1,558 m<sup>2</sup> (desde 223 hasta 4,244 m<sup>2</sup>) (O'Neil Kerkorian, 1976). La densidad poblacional de la especie alcanza valores de 426-700 individuos por hectárea (O'Neil Kerkorian, 1984).

## **HISTORIA EVOLUTIVA DE LA ESPECIE**

En cuanto a la historia evolutiva de *Dipsosaurus dorsalis* existe poca información. Savage (1960) la considera descendiente del Elemento Norteño Joven (ENJ), el cual piensa que se originó *in situ* en las regiones de desierto recién formadas en la zona del Alto Golfo, a partir de ancestros tropicales desde el Eoceno, estableciéndose completamente en áreas con climas áridos durante el Mioceno. Posteriormente este ENJ se dispersó hacia la PBC durante el Plioceno medio, cuando se incrementó la tendencia árida de la región, dando origen a dos componentes herpetofaunísticos: el Elemento herpetofaunístico del Madreano y el Elemento herpetofaunístico del Desierto y Planicies, se piensa que el género *Dipsosaurus* se originó durante y posterior a esta época (Norris, 1953).

### **3. OBJETIVOS**

#### **OBJETIVOS GENERALES**

Evaluar la variación genética poblacional y su distribución espacial en la especie de reptil *Dipsosaurus dorsalis*, con la ayuda de marcadores moleculares microsatélite. Posteriormente evaluar si la estructuración genética poblacional observada presenta alguna relación con la heterogeneidad climática presente y pasada en el área de estudio.

#### **OBJETIVOS PARTICULARES**

- a. Obtener marcadores microsatélite específicos para la especie *Dipsosaurus dorsalis* con la técnica de secuenciación de última generación.
- b. Evaluar la distribución de la diversidad genética de *D. dorsalis* en las localidades de estudio para conocer si se encuentra una estructuración genética poblacional en la península de Baja California.
- c. Obtener información sobre ocurrencia de la especie en bases de datos y realizar la validación espacial pertinente.
- d. Seleccionar y obtener la información de las variables escenopoéticas para realizar la modelación.
- e. Modelar el nicho ecológico de la especie para determinar las áreas con condiciones climáticas óptimas para el mantenimiento de las poblaciones de la iguana del desierto mediante el algoritmo de máxima entropía.
- f. Proyectar los modelos al Último Máximo Glaciar para conocer la distribución potencial de la especie en este periodo de tiempo y contrastarlo con la información sobre diversidad genética actual.

#### **4. HIPÓTESIS**

Las condiciones climáticas presentes afectan la estructura genética en el reptil *Dipsosaurus dorsalis*, por lo cual se espera encontrar una relación entre el patrón espacial de la estructura genética y el patrón espacial de las condiciones climáticas. Así mismo, la dispersión limitada provoca un patrón de aislamiento por distancia en especies con amplia distribución, por lo que se espera encontrar que la distancia genética aumente al aumentar la distancia geográfica en cualquier dirección del espacio. Finalmente, las condiciones climáticas del UMG provocaron una reducción en el rango de distribución de la especie hacia áreas de refugio. Por lo tanto se espera encontrar regiones con alta diversidad genética y alelos privados como consecuencia de una historia demográfica más larga.

## 5. JUSTIFICACIÓN

*Dipsosaurus dorsalis* es un especie abundante en la región. Esta especie presenta características fisiológicas y requerimientos ambientales particulares, lo cual la hace una especie adecuada para este estudio. Sin embargo, por motivos desconocidos, sus aspectos poblacionales y biológicos han sido poco estudiados. En cuanto a aspectos de conservación es una especie que no se encuentra enlistada en la NOM 059 mexicana, y se encuentra categorizada a nivel internacional como en menor preocupación por la IUCN. Sin embargo al existir poco conocimiento acerca del estado poblacional de la especie, este aspecto no ha sido tomado en cuenta para la asignación de sus categorías de riesgo por las diversas instituciones.

Por otro lado, se han realizado diversos estudios filogeográficos en muchas especies de vertebrados con el uso de marcadores moleculares citoplasmáticos (ADNmt), los cuales han encontrado patrones de estructuración genética compartidos en algunos organismos, no obstante recientemente se ha resaltado la necesidad de evaluar la estructura filogeográfica de la especies de la región implementando el uso de marcadores moleculares con diferentes tasas evolutivas para entender mejor los patrones encontrados. Además es fundamental el uso de nuevas metodologías de análisis que brinden información adicional y soporte al conocimiento de a biota de la región. Es por esto que el presente trabajo se enfoca en el estudio y desenmascaramiento de los patrones filogeográficos en la especie de reptil *Dipsosaurus dorsalis* con la utilización de marcadores moleculares de tipo microsatélite, lo cual permitirá obtener gran cantidad de información derivada del estudio de los patrones de la distribución de la diversidad genética de esta especie. Asimismo, permitirá el estudio de las relaciones genéticas que se encuentren en las poblaciones de estudio, para finalmente obtener una visión histórica tanto de la especie en la PBC, como contribuir con los estudios anteriores que se han realizado para entender los factores que han contribuido en la conformación de la biota peninsular. Asimismo, la utilización de herramientas novedosas como la secuenciación de última generación para generar microsatélites y la modelación de nicho ecológico, permitirá conocer y analizar sus preferencias climáticas presentes y pasadas, para finalmente, al usar los resultados independientes derivados de los análisis genéticos y de la modelación, conocer evaluar qué efecto ha tenido la heterogeneidad climática, presente y pasada, de la PBC en los patrones de estructuración genética de *Dipsosaurus dorsalis*.

## **6. MÉTODO**

### **ÁREA DE ESTUDIO: PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA**

#### **HISTORIA GEOLÓGICA**

La PBC ocupa aproximadamente 1,300 km desde su parte más norteña en el sur del estado de California (EUA), hasta su parte más sureña en Cabo San Lucas (BCS) (INEGI, 2010). Existen amplias discusiones acerca de los procesos geológicos que han determinado la historia de esta región, sin embargo se sabe que su fisiografía y su clima no han sido siempre como los conocemos hoy (Durham y Allison, 1960). A partir de los estudios geológicos se determinó que la actividad de las placas tectónicas (de Norteamérica, de Farallón y del Pacífico), provocó la formación de la Península de Baja California (PBC) y del Golfo de California (GC) (Mulcahy y Macey, 2009). Durante el Mioceno temprano (22 m.a.) la placa de Farallón se subdujo bajo la placa de Norteamérica, dividiéndose y formando las placas Juan de Fuca, Rivera y de Cocos (Carreño y Helenes, 2002). Después (18 m.a.), la zona de contacto entre estas placas comenzó a expandirse (Atwater 1970; Valencia-Moreno y Ortega-Rivera 2011), generando lo que hoy se conoce como falla de San Andrés (Fig. 10).

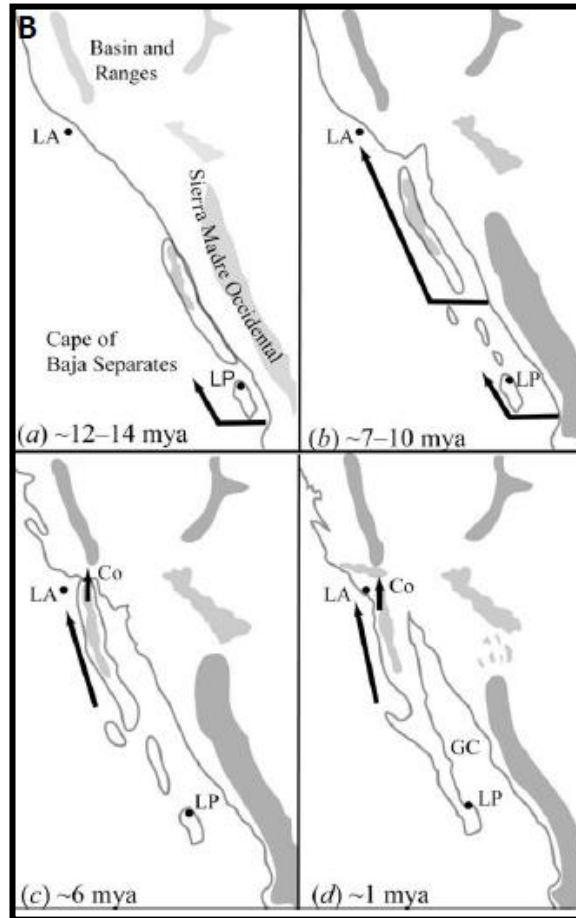
Posteriormente como consecuencia de estos eventos geológicos, la Región del Cabo (RC) se separó (probablemente en forma de isla; Stock y Hodges, 1989; Ferrari 1995), de la costa este de lo que ahora es la parte continental de México, cerca de la zona de Puerto Vallarta y de la costa de Nayarit (Gastil y Jensky, 1973). Tres fechas aproximadas se han postulado para este evento: 5.5 m.a (Curry y Moore, 1984), 7.5-8.2 m.a. (Oskin y Stock, 2003) y 12-14 m.a. (Ferrari, 1995; Henry y Aranda-Gómez, 2000). Posteriormente durante el Pleistoceno temprano (~ 2 m.a.), la RC se unió a la PBC (Murphy y Aguirre-León, 2002), presumiblemente por el surgimiento de volcanes que finalmente unieron la PBC. Es importante señalar que hay dos opiniones sobre la estructura de la PBC en esta época, algunos mencionan que se encontraba en forma de archipiélago (Hausback 1984; Aguirre et al., 1999), mientras que otros consideran que estaba como una porción continua (Fig. 10; Murphy y Aguirre-León, 2002).

Por su parte durante el Mioceno, la porción norte de la PBC se separó de la parte continental de México y se movió en dirección noroeste para unirse con la parte del sur de

California. Asimismo durante esta época, el Golfo de California se extendió más hacia el norte que en la actualidad, con su máximo norteño ocurrido hace 6.3-6.5 m.a (McDougal et al., 1999), aislando la porción norte peninsular de los desiertos del noroeste de Norteamérica. Otro dato importante acerca de la formación de la PBC es la presencia de canales marinos trans-peninsulares, los cuales han sido ampliamente citados en los estudios filogeográficos; sin embargo las evidencias geológicas no han sido contundentes en la mayoría de los casos. La evidencia geológica a partir de depósitos marinos sugiere que durante el Mioceno tardío (7 m.a) en la región central de la PBC existió un canal trans-peninsular (canal trans-peninsular del Vizcaíno) que iba desde el Pacífico cerca de la Laguna de San Ignacio, hacia el proto-Golfo, cerca de Santa Rosalía. Este canal pudo haber existido en más de una ocasión, siendo el último evento hace 1 m.a. (Upton y Murphy, 1997; Oskin y Stock, 2003).

Finalmente, durante el Plioceno temprano (5.3 - 3.4 m.a) la interacción de las placas se aceleró moviendo la extensión peninsular aproximadamente 300 km al norte, provocando que la parte más sureña del GC se abriera (Carreño y Helenes, 2002) y que la PBC quedara en una conformación parecida a como la encontramos actualmente (Murphy y Aguirre-León, 2002).





**Figura 10** Historia geológica de la península de Baja California (a) la Región del Cabo se separa del continente, (b) la sección norte de la península se separa del continente y se mueve hacia el norte, (c) la porción norte de la península se une a Norteamérica (Co), la extensión del golfo alcanza Baja California Sur, (d) la península se une en una gran masa de tierra formando el Golfo de California (GC). Las regiones sombreadas representan regiones montañosas. Puntos de referencia: LA: Los Ángeles; LP: La Paz (tomado de Mulcahy y Macey, 2009).

## EL PLEISTOCENO

El Pleistoceno (2.5 m.a.-11,000 años atrás), se caracterizó por tener fluctuaciones climáticas muy marcadas en ciclos periódicos (Ahmadzadeh et al., 2012). Estos ciclos se manifestaron en la alternancia de etapas más frías que el clima actual (en promedio, 8°C menos); conocidas como glaciales, y etapas en las que el clima fue similar o un poco más cálido (2°C a 3°C mayor) que el presente, conocidas como interglaciares (Caballero et al., 2010). Durante los periodos glaciales, los casquetes de hielo del planeta crecieron y se expandieron hacia posiciones más ecuatoriales que las actuales (aprox. 40°N en Norteamérica). En

consecuencia, el nivel del mar descendió ~130 m en relación al nivel actual (Caballero et al., 2010).

Es intrigante indagar sobre la respuesta de las especies ante estos cambios ambientales, ya que representan un estado del clima global diferente al actual que mantuvo un equilibrio durante varios milenios, y por ello pudo tener un impacto relevante en la distribución de las especies en todo el mundo (Avice et al., 1998; Hewitt, 1996). Se piensa que en estos periodos glaciales, las especies con afinidad tropical pudieron sobrevivir a los cambios climáticos habitando zonas de refugio en donde las condiciones no fueran tan extremas (Hewitt, 2004b; Provan y Bennett, 2008), y posteriormente recolonizando cuando el clima fue óptimo. A este principio se le conoce como Modelo de Expansión-Constricción (EC). Esta dinámica en los cambios del paisaje a través de grandes regiones pudo haber tenido un profundo efecto en la evolución de la biota, con los refugios jugando un papel importante (Pepper, Ho, Fujita, y Scott Keogh, 2011).

El modelo básico de EC es un herramienta útil para realizar predicciones sobre los niveles y patrones de diversidad genética que se observan en las áreas de refugio potenciales y en las áreas que han sido posteriormente colonizadas (Provan y Bennett, 2008). Sin embargo su complejidad aumenta cuando se toman en cuenta factores como las diferencias en los nichos ecológicos de las especies, las tasas de dispersión y las interacciones entre comunidades (Provan y Bennett, 2008).

Un gran número de estudios moleculares ha resaltado la importancia de los refugios del Pleistoceno en la generación y mantenimiento de la diversidad genética de los organismos en los ecosistemas tropicales (Hewitt, 1996a; Hughes et al., 2005; Waltari et al., 2007; Ahmadzadeh et al., 2012; Barlow et al., 2013; Duckett y Stow, 2013; Ramírez-Barahona y Eguiarte, 2013). Estos estudios permiten comprender cómo la diversidad genética se ha acumulado en estas zonas debido a los movimientos repetidos de las poblaciones hacia ellas, resultando en regiones de alta diversidad genética (Hewitt, 2004b). Los estudios señalan a su vez, que las zonas de refugio también sirvieron como fuentes a partir de las cuales las regiones aledañas se re-colonizaron durante épocas en donde las condiciones climáticas mejoraron. Se piensa que estas rápidas expansiones post-glaciales resultaron en áreas geográficas con una

menor diversidad genética (Milá et al., 2000). El episodio de expansión más reciente conocido fue después del UMG (hace aproximadamente 21,000 años; Clark et al., 2009).

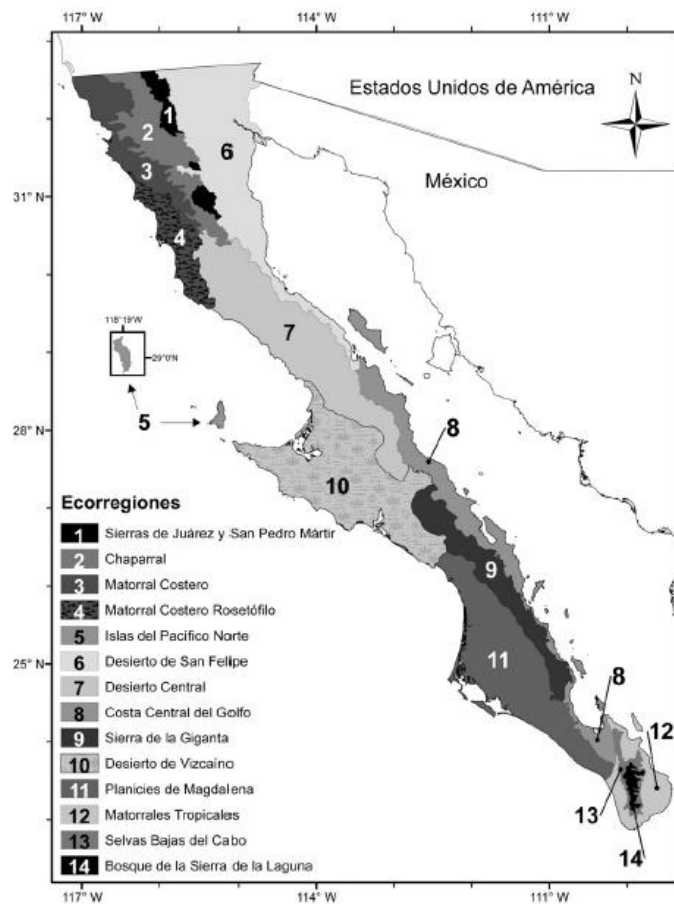
Los refugios usualmente ocurren en regiones con una heterogeneidad topográfica alta y sirven como centros de prevalencia para especies adaptadas a climas cálidos, al retener cierta estabilidad climática durante periodos de clima hostil (Hewitt, 1996b). Por su parte, Grismer (2002) argumenta que ha sido la intrincada evolución fisiográfica de la PBC, junto con su compleja historia geológica y los regímenes climáticos presentes, lo que ha ocasionado el aislamiento de organismos en regiones particulares en diversos momentos en la historia, permitiendo también la invasión y re-invasión hacia otra áreas en otros periodos. Sin embargo existen evidencias que apuntan a una explicación diferente. Se han encontrado nidos fósiles de rata recolectora en California y Arizona que datan del UMG, que contienen especies del Desierto Sonorense como los reptiles *Sauromalus obesus*, *Uta stansburiana*, *Aspidoscelis tigris*, *Trimorphodon biscutatus*, *Hypsiglena torquata*, *Lichanura trivirgata*, y los anfibios *Bufo punctatus*, y mamíferos *Dipodomys merriami*, *Neotoma lepida*, *Chaetodipus baileyi*, *Thomomys bottae*, *Peromyscus* sp. y *Ammospermophilus* sp. (Van Devender, 1990; Mead et al., 1983). Lo anterior sugiere que muchos animales del desierto no estaban restringidos a refugios sureños durante los periodos glaciales (Van Devender y Mead, 1978). Estas observaciones indican que, en contraste con otras regiones del mundo (e.g. Hewitt 1999), los patrones filogeográficos observados en algunos reptiles y mamíferos en la PBC probablemente no fueron causados por procesos de extinción y recolonización a partir de refugios sureños, sino tal vez por adaptaciones locales y selección natura o incluso por la permanencia de regiones áridas más localizadas a lo largo de la península.

Es importante señalar que aunque la huella genética de los refugios glaciales y recolonización puede ser evidente en muchos escenarios filogeográficos observados, otros escenarios pueden ser hipotetizados. Por ejemplo, la mezcla de linajes genéticos debido a la recolonización a partir de múltiples refugios puede dar lugar a regiones de alta diversidad genética que podrían confundirse con áreas de refugio (Provan y Bennett, 2008).

## EL PRESENTE

En la actualidad la PBC se dispone en sentido noroeste-sureste con un área total aproximada de 143,400 km<sup>2</sup>. Su tamaño, su compleja topografía y su localización, determinan que se encuentre bajo la influencia de diferentes fuentes de humedad provocando a su vez diferentes patrones climáticos característicos: los frentes de invierno en el norte y las tormentas y huracanes de verano y otoño en el sur. Estas características hacen que la PBC presente regiones biogeográficas resultado de las diferentes interacciones ecológicas entre el suelo, el clima y la biota de la región, así como con otros factores como los geológicos-históricos (Grismer, 2002; González-Abraham et al., 2010). Por ejemplo, una comparación entre la distribución de la herpetofauna y las regiones fitogeográficas de la región, revela amplia coincidencia (Grismer, 2002), por lo que se considera que existe una fuerte inter-dependencia entre ellos.

En uno de los últimos esfuerzos por sintetizar el conocimiento generado sobre la regionalización biogeográfica de la PBC, González-Abraham et al. (2010) realizaron una revisión y regionalización de la PBC en donde intentan capturar la complejidad de la misma, basándose en sus características particulares: 1) un gradiente norte-sur, resultante de un clima templado en el noroeste y tropical en el sur, con una región de transición entre ambas; 2) un gradiente este-oeste, resultante de la combinación de las cadenas montañosas distribuidas casi continuamente a lo largo de la península sumado a la influencia de las dos masas de agua marina (las frías aguas del Océano Pacífico y las cálidas del Golfo de California). A partir de estas informaciones realizan una propuesta de regiones ecológicas en las que definen 14 ecorregiones agrupadas en tres grandes regiones: región Mediterránea, región Desértica (Desierto Sonorense) y región Tropical (Región del Cabo) (González-Abraham et al., 2010) (Fig. 11).



**Figura 11** Ecorregiones de la Península de Baja California según la síntesis realizada por González-Abraham et al. (2010).

**1.- Región Mediterránea:** Dentro de esta región se encuentran las ecorregiones de las Sierras de Juárez y San Pedro Mártir, Chaparral, Matorral Costero, Matorral Costero Rosetófilo y también incluye a las Islas del Pacífico Norte. Está situada al noroeste de la PBC y presenta dos periodos de precipitación: invierno y primavera. Esta región se caracteriza por presentar alturas máximas de 1,200 m y 3,100 m en las zonas de sierras, clima de tipo mediterráneo con inviernos fríos y lluviosos, y veranos secos y cálidos (González-Abraham et al., 2010).

**2.- Región Desértica (Desierto Sonorense):** Zona de transición entre los ecosistemas templado mediterráneo del norte y tropical del sur. Precipitación escasa e irregular, con lluvias de invierno y verano. De manera semejante al Desierto Sonorense continental presenta una elevada cobertura arbórea. Sus ecorregiones están determinadas por el patrón de precipitación norte-sur, y por su proximidad al Golfo de California (González-Abraham et al., 2010). Dentro de esta región se encuentran las ecorregiones Desierto de San Felipe o del Bajo Colorado, el

Desierto Central, Costa Central del Golfo, la Sierra de la Giganta, el Desierto de Vizcaíno y los Llanos de Magdalena.

**3.- Región Tropical (Región del Cabo):** Ocupa el extremo sur de la PBC. La precipitación en la esta región es mayoritariamente derivada de tormentas ciclónicas tropicales que alcanzan la región a finales de verano y otoño. Ecorregiones presentes en esta región son la Sierra de la Laguna (2,090 m de altitud) ), Selva Baja Caducifolia y Matorrales Tropicales (González-Abraham et al., 2010).

## ISLAS

Las islas asociadas con la PBC varían en edad, origen y composición geológica. En el Golfo de California (GC) existen tres tipos principales de islas: oceánicas, continentales y con puentes terrestres (**Tabla II**).

Las islas oceánicas nunca han estado conectadas con la parte continental ni peninsular,. Su origen pudo haber sido por levantamiento de la corteza terrestre (ocasionado por los movimientos de las placas tectónicas) o por depósitos volcánicos del fondo oceánico. Las islas continentales son aquellas que estuvieron en algún momento de la historia, conectadas a la parte continental de México, o a la PBC. Se piensa que estas islas se separaron de los bordes de la PBC durante su desplazamiento hacia el noroeste. Finalmente, el tipo más común de isla presente en el GC son las islas con puentes terrestres, estas islas son relativamente jóvenes que estuvieron conectadas en algún momento de la historia con la zona continental de México o peninsular. Muchas de ellas son formaciones de las zonas costeras las cuales quedaron aisladas por la elevación en el nivel del mar. Ocasionalmente estas islas fueron formadas por subducción costera por movimientos tectónicos o por erosión (Capítulo 2 y 8, Case et al., 2002).

**Tabla II** Islas estudiadas en la presente tesis y sus características (Capítulo 2 y 8, Case et al., 2002).

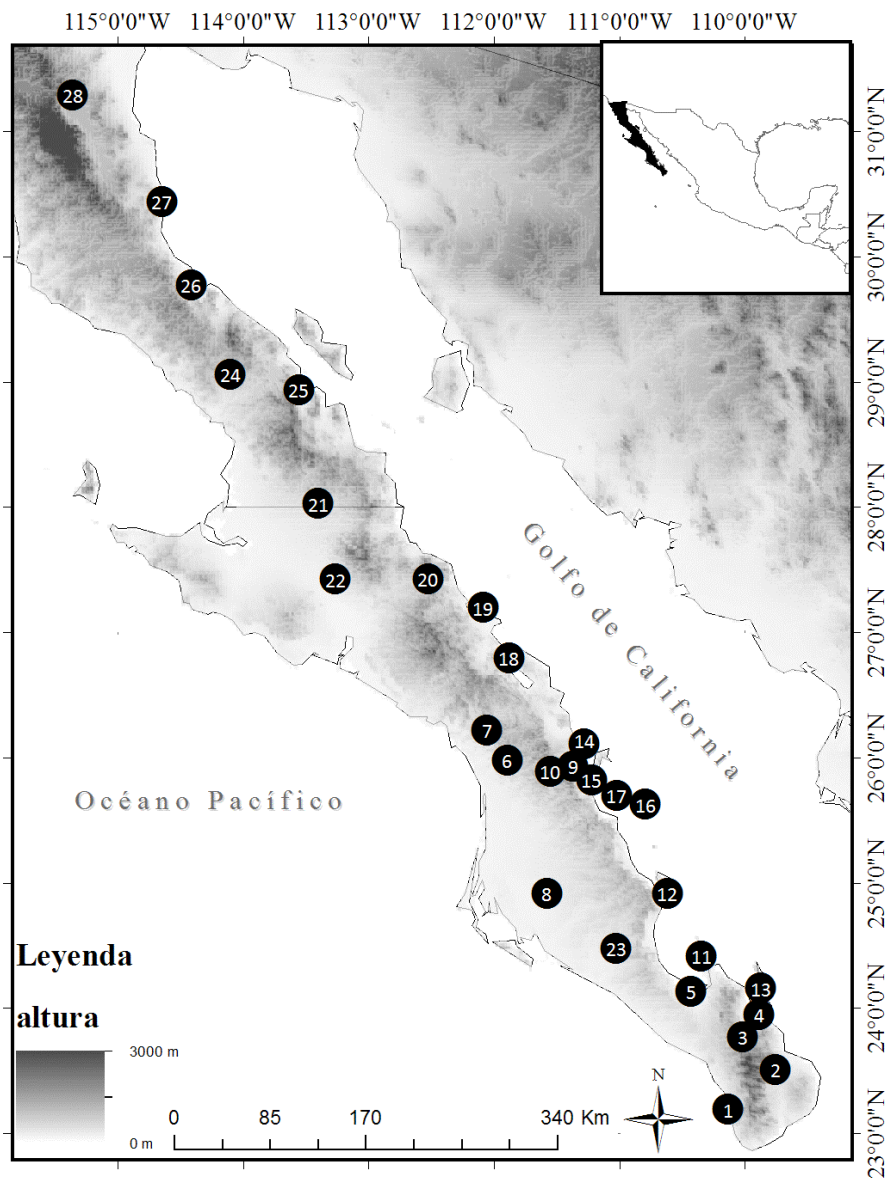
| <b>ISLA</b>           | <b>ÁREA (KM<sup>2</sup>)</b> | <b>DISTANCIA A LA PENÍNSULA (KM)</b> | <b>PROFUNDIDAD DEL CANAL (M)</b> | <b>ORIGEN</b>                       | <b>TIPO DE ISLA</b>          | <b>EDAD DE AISLAMIENTO</b> |
|-----------------------|------------------------------|--------------------------------------|----------------------------------|-------------------------------------|------------------------------|----------------------------|
| <b>San Marcos</b>     | 30.07                        | 4.01                                 | <200                             | Levantamiento                       | Continental/Puente terrestre | Pleistoceno                |
| <b>Carmen</b>         | 143.03                       | 6.03                                 | 250                              | Levantamiento y Vulcanismo          | Continental/Puente terrestre | Pleistoceno-Holoceno       |
| <b>Coronado</b>       | 7.59                         | 2.61                                 | 50                               | Levantamiento, erosión y vulcanismo | Continental/Puente terrestre | Pleistoceno-Holoceno       |
| <b>Montserrat</b>     | 19.86                        | 13.70                                | ~ 200                            | Fallamiento y Levantamiento         | Oceánica                     | Pleistoceno tardío         |
| <b>Santa Catalina</b> | 40.99                        | 25.15                                | 400                              | Fallamiento y erosión               | Continental                  | ?                          |
| <b>San José</b>       | 187.16                       | 4.61                                 | 60                               | Fallamiento y levantamiento         | Continental/Puente terrestre | Plioceno-Pleistoceno       |
| <b>Espíritu Santo</b> | 87.55                        | 6.15                                 | 200                              | Fallamiento y levantamiento         | Continental/Puente terrestre | Pleistoceno                |
| <b>Cerralvo</b>       | 140.46                       | 8.73                                 | 800                              | Levantamiento                       | Continental                  | Pleistoceno                |

## RECOLECTA DEL MATERIAL BIOLÓGICO

La recolecta de tejido de los individuos se llevó a cabo durante tres temporadas de muestreo (Fig. 12 y Tabla III):

- **Primera temporada:** Se realizó durante los meses de agosto, septiembre y octubre del año 2010. Se muestrearon 10 localidades de Baja California Sur: El Comitán (COM), El Gaspareño (GASP), Los Planes (LPLA), San Antonio de la Sierra (SASI), San Dionisio (DION), San Isidro (SIS), Comondú (MCO), Presa Ihuajil (IHU), Loreto (LOR) y San Javier (JAV).
  
- **Segunda temporada:** Se realizó durante el mes de junio del año 2011. Se visitaron 7 islas del Golfo de California: isla Espíritu Santo (ES), isla San José (SJO), isla Cerralvo (CE), isla Coronado (CO), isla del Carmen (CA), isla Santa Catalina (ICAT) e isla Montserrat (IMONT).
  
- **Tercera temporada:** Se realizó durante los meses de mayo y septiembre del año 2012. Se visitaron 10 sitios de la Península de Baja California y una isla del Golfo de California: Mulegé (MUL), Volcán de Las Tres Vírgenes (V3V), El Arco (ARC), El Vizcaíno (VIZ), El Pilar (PIL), Bahía de los Ángeles (BLANG), entronque a Bahía de los Ángeles (BANG), San Luis Gonzaga (LG), Puertecitos (PUER), Valle de la Trinidad (TRIN) e Isla San Marcos (SAM).





**Figura 12** Localidades de muestreo, los números indican sitios de muestreo, para mayor información ver Tabla III.

La búsqueda de individuos se realizó en las localidades seleccionadas por presentar características conocidas asociadas a la especie como existencia de arroyos arenosos o la presencia de plantas como el *Larrea tridentata* (Norris, 1953; Belkin, 1961; Minnich, 1970; Mayhew, 1971; O'Neil Krekorian, 1977; O'Neil Krekorian, 1983; Mautz et al., 1987 y experiencia propia). A las 9 am se iniciaba una caminata y búsqueda visual de los individuos, cuando se encontraba alguno se procedía a llamar a los demás integrantes del trabajo de campo para rodear al animal y para facilitar su captura evitando el escape. Muchas especies de reptiles pueden atraparse manualmente al buscarlas en su ambiente, por ejemplo debajo de arbustos o

afuera de sus madrigueras. El uso de una caña de pescar modificada, con un lazo delgado sujeto al extremo de la misma, es una técnica efectiva para atrapar por el cuello a lagartijas de diversos tamaños y de comportamiento huidizo. Las lagartijas se guardaron en bolsas de tela de algodón delgada, donde permanecieron hasta que se terminó el tiempo de muestreo. El muestreo finalizó al llegar a 20 individuos, o a la hora que se consideró que las lagartijas ya no presentaban actividad (aprox. 4 pm). Sin embargo, no siempre fue posible tomar una muestra grande. En este momento se procedió a tomar las mediciones y los pesos de los individuos y a registrar información descriptiva del sitio visitado. Normalmente se visitó un sitio por día, en algún caso, si no se lograba capturar suficientes individuos (20), se dedicó un día extra. En todas las salidas se recolectó un fragmento de la cola de los animales (1.5-2 cm aproximadamente) con la ayuda de una navaja o bisturí. El tejido se almacenó en tubos de 2 mL con etanol absoluto para su preservación y posterior trabajo en el laboratorio.

**Tabla III** Localidades de muestreo en la península de Baja California e islas del Golfo de California visitadas para el análisis genético del presente estudio. Se muestra el número de cada sitio, la clave de identificación de la localidad (ID), ecorregión (según clasificación de González-Abraham et al., 2010), coordenadas geográficas (X, Y), el tamaño de la muestra (N) y la fecha en que se realizó la recolecta.

| <b>SITIO EN MAPA</b> | <b>LOCALIDAD</b>         | <b>ID</b> | <b>ECORREGIÓN</b>       | <b>X</b>   | <b>Y</b> | <b>N</b> | <b>FECHA</b> |
|----------------------|--------------------------|-----------|-------------------------|------------|----------|----------|--------------|
| 1                    | El Gaspareño             | GASP      | Matorral Tropical       | -110.13607 | 23.18965 | 20       | 30/08/2010   |
| 2                    | Sn Dionisio              | DION      | Selvas Bajas del Cabo   | -109.75764 | 23.51026 | 20       | 03/09/2010   |
| 3                    | San Antonio de la Sierra | SASI      | Selvas Bajas del Cabo   | -110.01608 | 23.76969 | 20       | 01/09/2010   |
| 4                    | Los Planes               | LPLA      | Matorral Tropical       | -109.88602 | 23.94622 | 22       | 31/08/2010   |
| 5                    | El Comitán               | COM       | Costa Central del Golfo | -110.43047 | 24.13418 | 20       | 18/08/2010   |
| 6                    | Comondú                  | MCO       | Planicies de Magdalena  | -111.89496 | 25.97943 | 20       | 09/09/2010   |
| 7                    | San Isidro               | SIS       | Planicies de Magdalena  | -112.0544  | 26.22001 | 23       | 08/09/2010   |
| 8                    | Presa Ihuajil            | IHU       | Planicies de Magdalena  | -111.57798 | 24.9164  | 20       | 04/10/2010   |
| 9                    | Loreto                   | LOR       | Costa Central del Golfo | -111.37039 | 25.9305  | 19       | 06/10/2010   |
| 10                   | San Javier               | SJAV      | Sierra de la Giganta    | -111.54772 | 25.88738 | 21       | 07/10/2010   |
| 11                   | Isla Espíritu Santo      | ES        | Costa Central del Golfo | -110.34588 | 24.41589 | 6        | 07/06/2011   |
| 12                   | Isla San José            | SJO       | Costa Central del Golfo | -110.617   | 24.91479 | 4        | 09/06/2011   |
| 13                   | Isla Cerralvo            | CE        | Matorral Tropical       | -109.87126 | 24.15614 | 20       | 10/06/2011   |
| 14                   | Isla Coronado            | CO        | Costa Central del Golfo | -111.27878 | 26.11128 | 6        | 13/06/2011   |
| 15                   | Isla del Carmen          | CA        | Costa Central del Golfo | -111.22068 | 25.8186  | 6        | 14/06/2011   |

**Continuación de la Tabla III**

| <b>SITIO EN MAPA</b> | <b>LOCALIDAD</b>                 | <b>ID</b> | <b>ECORREGIÓN</b>       | <b>X</b>   | <b>Y</b> | <b>N</b> | <b>FECHA</b> |
|----------------------|----------------------------------|-----------|-------------------------|------------|----------|----------|--------------|
| 16                   | Isla Santa Catalina              | ICAT      | Costa Central del Golfo | -110.79221 | 25.62469 | 6        | 14/06/2011   |
| 17                   | Isla Montserrat                  | IMONT     | Costa Central del Golfo | -111.02102 | 25.69475 | 3        | 16/06/2011   |
| 18                   | Mulegé                           | MUL       | Costa Central del Golfo | -111.87819 | 26.79303 | 21       | 08/05/2012   |
| 19                   | Isla San Marcos                  | SAM       | Costa Central del Golfo | -112.08514 | 27.19611 | 4        | 10/05/2012   |
| 20                   | Volcán de Las Tres Vírgenes      | V3V       | Costa Central del Golfo | -112.52472 | 27.42658 | 20       | 12/05/2012   |
| 21                   | El Arco                          | ARC       | Desierto Central        | -113.39947 | 28.02672 | 17       | 13/05/2012   |
| 22                   | Vizcaíno                         | VIZ       | Desierto de Vizcaíno    | -113.26075 | 27.42264 | 4        | 16/05/2012   |
| 23                   | El Pilar                         | PIL       | Planicies de Magdalena  | -111.02372 | 24.47817 | 15       | 17/05/2012   |
| 24                   | Entronque a Bahía de los Ángeles | BANG      | Desierto Central        | -114.09764 | 29.05994 | 12       | 10/09/2012   |
| 25                   | Bahía de los Ángeles             | BLANG     | Desierto de San Felipe  | -113.55139 | 28.93489 | 16       | 11/09/2012   |
| 26                   | San Luis Gonzaga                 | LG        | Desierto de San Felipe  | -114.41142 | 29.77044 | 21       | 06/09/2012   |
| 27                   | Puertecitos                      | PUER      | Desierto de San Felipe  | -114.64567 | 30.43672 | 10       | 07/09/2012   |
| 28                   | Valle Trinidad                   | TRIN      | Desierto de San Felipe  | -115.35375 | 31.28825 | 23       | 08/09/2012   |

## **TRABAJO DE LABORATORIO**

### **EXTRACCIÓN DE ÁCIDOS NUCLEICOS**

De cada muestra preservada en etanol se tomó aproximadamente 10-20 mg de tejido para extraer el ADN. Para las 419 muestras recolectadas, se utilizó el método de extracción por sales (Aljanabi y Martínez, 1997). La extracción de ADN y su calidad fue visualizada por medio de electroforesis en geles de agarosa al 1% (buffer TAE 1X, 10 mg/L de bromuro de etidio) por 30 minutos a 90 Volts. Las muestras fueron cuantificadas en un espectrofotómetro (Eppendorf modelo D-5000-3000). El ADN concentrado se almacenó en tubos de 1.5 mL a -20° C, etiquetados y depositados en la colección de ADN del Laboratorio de Genética para la Conservación del CIBNOR. Posteriormente, se prepararon diluciones de trabajo con agua milliQ® (Millipore, Billerica, MA., E.U.A.) a una concentración de 40 ng/μL.

### **PIROSECUENCIACIÓN**

Debido a la ausencia de marcadores microsatélite especie-específicos, la fase inicial del trabajo de laboratorio se dirigió a la búsqueda de marcadores mediante el método de pirosecuenciación. Se utilizó una extracción de ADN de *Dipsosaurus dorsalis* (Comitán) con una concentración de 50ng libres de ARN, para secuenciar regiones aleatorias del genoma total por medio de la técnica de pirosecuenciación-454 con la química GS-FLX Titanium (ROCHE®) en el Centro de Secuenciación de la Universidad de California en Santa Cruz. La secuenciación fue realizada en una placa de reacciones que contuvo 8 especies (entre ellas *D. dorsalis*) identificadas por etiquetas genéticas. La metodología para la obtención de primers así como su optimización para reacciones de PCR se reportan en el artículo publicado en la revista Conservation Genetics Resources en febrero de 2013 (Valdivia Carrillo et al., 2013).

### **OPTIMIZACIÓN DE LA REACCIÓN DE AMPLIFICACIÓN DE MICROSATÉLITES PARA LECTURA EN GELES DE POLIACRILAMIDA**

En primer lugar se optimizaron las reacciones de PCR para 25 pares de iniciadores obtenidos de la pirosecuenciación (Ddor01-Ddor25) sobre un total de 3 muestras distintas de ADN, con el fin de obtener bandas nítidas y de detectar la presencia de polimorfismo para los

diversos marcadores. La optimización se llevó a cabo en termocicladores con gradiente (BIORAD MyCycler) utilizando tubos de 0.2  $\mu$ L, en reacciones de 10  $\mu$ L. Cada reacción contuvo 40 ng de ADN, 1X PCR buffer (200mM Tris-HCl pH 8.4, 500 mM KCl), 1.5–2.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.3 mM de dNTPs, 0.3  $\mu$ M de cada primer (*forward* y *reverse*) y 0.02 U de polimerasa (Taq polymerase, Invitrogen). La optimización consistió en probar diferentes temperaturas de alineamiento (60-70°C) y concentraciones de cloruro de magnesio (1.5-2.5 mM). Durante este proceso se lograron amplificar los 25 pares de primers, de los cuales se seleccionaron aquellos 15 en los que la amplificación resultó más sencilla con bandas claras en pocos ensayos.

Para visualizar los productos de PCR en geles de poliacrilamida, se desnaturizó la doble cadena de ADN por medio de un aumento en la temperatura a 95°C por 5 minutos y por la adición de buffer desnaturizante de carga (formamida al 95 %, 10 mM EDTA pH 8, azul de bromofenol al 0.25 % y cianol de xileno al 0.25 %). La electroforesis vertical se realizó en geles de poliacrilamida desnaturizante al 6 % (7 M Urea) con grosor de 0.4 mm (Sequigen GT System, BIORAD). En cada pozo del gel se cargaron 5  $\mu$ L del producto de PCR desnaturizado mezclado con buffer desnaturizante de carga. Para adherir el gel a uno de los vidrios del sistema de secuenciación, se utilizó Bind-Silane (Plusone, Amersham Biosciences), el otro vidrio se trató con Sigmacote (SIGMA) que actúa como teflón para evitar que se pegue el gel. El proceso de electroforesis se llevó a cabo bajo las siguientes condiciones: 1 gel 1800 volts 45 watts; 2 geles 1800 volts 90 watts; 3 geles 1800 volts 135 watts. Al final de la corrida, se procedió a separar los vidrios para realizar la tinción del gel mediante la técnica de Creste et al. (2001) modificada. Cada gel se dejó secar durante toda una noche. El tamaño de los alelos se determinó mediante su identificación y su relación con la escalera de referencia (10 pb, INVITROGEN). Finalmente se escanearon los vidrios con el gel adherido para guardar las imágenes (HP Scanjet 5590).

Posteriormente a la optimización de las reacciones se procedió a genotipificar una población (San Isidro) con 23 individuos y con 15 loci de microsatélites (Ddor01-Ddor15).

**Tabla IV** Datos para 15 loci de microsatélite para la especie *Dipsosaurus dorsalis*. Temperatura de alineamiento (TA (°C)), número de individuos (N), número de alelos observados (NA), heterocigosidad observada y esperada (H<sub>O</sub> y H<sub>E</sub>, respectivamente), significancia estadística de la desviación del equilibrio de Hardy–Weinberg (HWE) (Valdivia Carrillo et al., 2013). \* (p < 0.05).

| LOCUS         | PRIMER SEQUENCE (5'–3')                                 | MOTIVO   | TA (°C) | RANGO ALÉLICO (PB) | N  | NA | H <sub>O</sub> | H <sub>E</sub> | HWE | GENBANK  |
|---------------|---|----------|---------|--------------------|----|----|----------------|----------------|-----|----------|
| <b>Ddor01</b> | F: CGCAGGTCATATTCCAGTGA<br>R: TCCAAAATCTAGTGCATGTCG     | (TCTA)13 | 64      | 120-134            | 21 | 5  | 0.143          | 0.713          | *   | KC514944 |
| <b>Ddor02</b> | F: ATGCCATCACATTTCCGATT<br>R: TGGCTTCTAGGAAGAGTTCAGG    | (AGAT)13 | 62      | 204-244            | 22 | 11 | 0.864          | 0.823          | ns  | KC514945 |
| <b>Ddor03</b> | F: TCCTAGTGCCTCAGAAAGCC<br>R: ATTCCCAAGCCCTGAGAGTT      | (TCTT)18 | 64      | 150-186            | 19 | 8  | 0.737          | 0.823          | ns  | KC514946 |
| <b>Ddor04</b> | F: TGCTGAGCTAAACAGAGGGAG<br>R: AAAAGACATGGCCAGGTGAG     | (CCAT)14 | 70      | 188-212            | 19 | 7  | 0.947          | 0.824          | ns  | KC514947 |
| <b>Ddor05</b> | F: GACAGATGAAAGCAAGGATGC<br>R: TGTCTACCTGCCTGCCTACC     | (ATGG)16 | 64      | 98-130             | 19 | 7  | 0.842          | 0.816          | ns  | KC514948 |
| <b>Ddor06</b> | F: CCCTGAGTCCTGTTGTGGTT<br>R: TCAGGCTCCACTGGAACAAT      | (TCAT)14 | 64      | 124-140            | 20 | 5  | 0.550          | 0.521          | ns  | KC514949 |
| <b>Ddor07</b> | F: CTTCCAGAGGAGGAACCTT<br>R: ACACCCTGGAACCTTCAAAA       | (ATCT)18 | 60      | 134-158            | 22 | 7  | 0.773          | 0.795          | ns  | KC514950 |
| <b>Ddor08</b> | F: CAGGGGTTTCATCAGTAATTGG<br>R: GCAACCCAAATGAGACCTGT    | (CTTT)14 | 60      | 184-204            | 21 | 6  | 0.952          | 0.811          | ns  | KC514951 |
| <b>Ddor09</b> | F: TCCTTAAGTCCTGTGGTGGC<br>R: TAAGTAGCAGCCGGGTATGG      | (ATAA)11 | 60      | 136-160            | 23 | 6  | 0.348          | 0.599          | ns  | KC514952 |
| <b>Ddor10</b> | F: AAGAGACAGCTTGGTGCCTG<br>R: TCAAGTTCCAAAACCTTGCCA     | (TTTC)12 | 60      | 120-152            | 23 | 8  | 0.957          | 0.737          | ns  | KC514953 |
| <b>Ddor11</b> | F: TGAAGTGGCAGGTAGATAGATGG<br>R: AAGCCTATGGATTCTGGCTG   | (GATA)11 | 60      | 112-136            | 22 | 7  | 0.864          | 0.759          | ns  | KC514954 |
| <b>Ddor12</b> | F: AGCTGCGTATGAAAAGGCAT<br>R: CAGCACTCTAGGAGAACAGCAG    | (TTAT)11 | 60      | 110-126            | 23 | 6  | 0.783          | 0.798          | ns  | KC514955 |
| <b>Ddor13</b> | F: TGAACAGAGGATCAATGCAA<br>R: GCATGCTAATTCTTTAAGCAA     | (ATAA)11 | 60      | 110-114            | 19 | 2  | 0.684          | 0.450          | ns  | KC514956 |
| <b>Ddor14</b> | F: AAGATCCTAAGTGGGTGGGA<br>R: CAGGGACAACACAGTTAGCAA     | (AGAT)12 | 60      | 120-140            | 19 | 6  | 0.211          | 0.691          | ns  | KC514957 |
| <b>Ddor15</b> | F: AGACAGCTACAGCTGGGGAG<br>R: TTTGGCTTCTAGTGATTTATCTTTT | (ATCT)15 | 60      | 120-148            | 19 | 8  | 0.789          | 0.837          | *   | KC514958 |

## **OPTIMIZACIÓN DE LA REACCIÓN DE AMPLIFICACIÓN DE MICROSATÉLITES PARA LECTURA EN ANALIZADOR GENÉTICO ABI 310 (APPLIED BIOSYSTEMS®)**

Se procedió a diseñar un protocolo de amplificación por PCR-Multiplex (Deng et al., 2000), que permite la amplificación simultánea de varios loci en una misma reacción de amplificación. Ello permite analizar un elevado número de marcadores en el menor número de reacciones posibles. Para esto se marcaron los primers obtenidos mediante la pirosecuenciación con fluorocromos para ser leídos en un analizador genético ABI 310 (Applied Biosystems®) calibrado con la matriz DS33 de la misma marca. La matriz DS33 es una matriz multi componente requerida para analizar fragmentos marcados con el conjunto de fluorocromos G5: 6-FAM™ (azul), VIC® (verde), NED™ (negro), PET® (rojo), y LIZ® (naranja) (Applied Biosystems®). El desarrollo del protocolo de amplificación por PCR-Multiplex se llevó a cabo en tres fases, con el conjunto de primers publicados en Valdivia Carrillo et al. (2013):

### **Fase 1:**

Se realizaron pruebas de amplificación por PCR para cada primer por separado en la cual se probaron cuatro temperaturas (60, 61.9, 63.7 y 70°C) y tres concentraciones de cloruro de magnesio (1.5, 2 y 2.5 mM). Las PCRs se llevaron a cabo en termocicladores marca BIORAD (MyCycler) utilizando microtubos de 0.2 µL. Estas amplificaciones se llevaron a cabo en reacciones de 10 µL conteniendo 40 ng de ADN, 1X PCR buffer (200 mM Tris-HCl pH 8.4, 500 mM KCl), 1.5–2.5 mM MgCl<sub>2</sub> (50mM), 0.4 mM de dNTPs (10 mM), 0.2-0.5 µM de cada primer (10 µM), 0.5µL de BSA (10x) y 0.2-0.25 U de polimerasa (Taq polymerase, Invitrogen). Los ciclos de amplificación fueron: 1 ciclo de 4 min a 95 °C para la desnaturalización inicial, 30 ciclos de 45 s a 95 °C de desnaturalización, 30 s a temperatura de alineación (gradiente de 60-70 °C Tm), 30 s de extensión a 72 °C y una extensión final de 10 min a 72°C. Posteriormente los productos de PCR se visualizaron en el analizador genético ABI 310 (Applied Biosystems®) del Laboratorio de Genética para la Conservación del CIBNOR, y se seleccionaron como óptimas las mejores morfologías de picos, así como los productos que presentaran una mayor cantidad de producto, medido en intensidad lumínica (unidades RFU).

### **Fase 2:**

Se procedió a agrupar en una sola reacción de PCR Multiplex los primers que presentaron características similares. Para optimizar esta reacción multiplex, se verificó la cantidad de



producto amplificado con todos los primers de la reacción, aumentando o disminuyendo su concentración. Finalmente se obtuvieron cuatro reacciones multiplex en las que se incluyeron 15 pares de primers de microsatélite diferentes.

### **Fase 3:**

Como paso final se amplificaron la totalidad de las muestras con las cuatro reacciones multiplex. Esto se realizó para las 419 muestras en 20 placas de amplificación conteniendo todos los productos, las cuales se mandaron a analizar a la Roy J. Carver Biotechnology Center de la Universidad de Illinois con un analizador genético ABI 3730xl (Applied Biosystems®) de 96 capilares. Para la revisión y edición de genotipos se utilizó el programa GeneMapper® v4.0 (Applied Biosystems®) y se elaboró una base de datos conteniendo los genotipos de las 419 muestras. Para estimar el porcentaje de error por genotipificación y verificar la asignación de alelos y la calidad de los datos se mandó a reanalizar el 5% de los productos de PCR, se compararon los genotipos para generar una base de datos final con los genotipos para todas las muestras.

## **ANÁLISIS DE DATOS GENÉTICOS**

### **CALIDAD Y UTILIDAD DE MARCADORES**

1. ***Alelos nulos.*** Un alelo nulo es un fragmento de ADN que no logró amplificarse, ya sea por problemas en la PCR o por mutaciones sitio-específicas en la región de alineamiento para los iniciadores, su presencia provoca una sobreestimación de los genotipos homocigoto por la ausencia de amplificación; si esta condición es muy persistente, la heterocigosidad será subestimada (Carlsson, 2008). Se evaluó la frecuencia de alelos nulos empleando el algoritmo de maximización de la expectativa de Dempster et al., (1997) mediante el programa FREENA (Chapuis y Estoup 2007). También se corrió el programa MICROCHECKER v.2.2.3 (Oosterhout et al. 2003) para conocer si los alelos nulos podrían ser causados por errores en la genotipificación, presencia de stutters, o pérdida de alelos largos.

2. ***Desequilibrio de ligamiento.*** Para garantizar la segregación independiente entre los alelos de distintos loci, se estimó la probabilidad de que cada par de loci se encuentren ligados mediante el uso de cadenas de Markov de 10,000 permutaciones, aplicando una prueba exacta

de Fisher en el programa GENEPOP v4.0 (10000 dememorización, 100 lotes, 10000 Iteraciones por lote; Rousset 2008) bajo la hipótesis nula de independencia entre los distintos loci en cada localidad. La significancia estadística de esta prueba ( $\alpha = 0.05$ ) se ajustó empleando una prueba secuencial de Bonferroni.

3. **Locus bajo selección.** Para identificar locus bajo selección se utilizó el software LOSITAN (1,000,000 simulaciones, 99.5 intervalo de confianza, submuestra 15; Antao et al. 2008), el cual implementa el método de Beaumont y Nichols (1996), en el que considera los niveles de endogamia que presentan loci neutrales, deben ser iguales debido a su historia demográfica compartida. Tomando en cuenta esto, al proyectar todos los loci en una gráfica de valores de  $F_{ST}$  contra la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ), cualquier loci que se aparte significativamente de esta distribución estaría bajo el efecto de la selección.

4. **Hardy-Weinberg.** Para evaluar si las localidades de *Dipsosaurus dorsalis* presentan desviación del equilibrio HW se utilizó el programa ARLEQUIN V 3.5.1.2 (Excoffier y Lischer, 2010) (10,000 dememorización, 10,000 pasos en la cadena de Markov) por locus por localidad. Se calculó la heterocigosidad observada ( $H_o$ ), heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) y el valor de probabilidad (P) de que los valores de  $H_o$  sean significativamente diferentes a lo esperado bajo el modelo de equilibrio. La significancia estadística ( $\alpha = 0.05$ ) fue ajustada empleando una prueba secuencial de Bonferroni ( $p = 0.0001$ , Rice, 1989). La relación entre el número de individuos heterocigotos observados y el esperado, fue evaluada a partir del coeficiente de endogamia  $F_{IS}$  por locus y por localidad. Asimismo se calculó la presencia de déficit de heterocigotos con el programa GENEPOP v4.0 (10000 dememorización, 100 lotes, 10000 Iteraciones por lote; Rousset 2008).

5. **Diversidad genética por localidad.** Para evaluar la diversidad genética dentro de las poblaciones identificadas se estimaron los parámetros de diversidad genética en términos del número de alelos por locus (A), heterocigosidad observada ( $H_o$ ), heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) y el coeficiente de parentesco de Ritland (1996) con el programa ARLEQUIN V 3.5.1.2 (Excoffier y Lischer, 2010) (10000 dememorización, 10000 pasos en la Cadena de Markov). Asimismo se calculó la riqueza alélica (AR) ponderada por número de muestra, utilizando el programa FSTAT V 2.9.3.2 (Goudet, 1995).

## ANÁLISIS DE ESTRUCTURACIÓN POBLACIONAL

**Análisis Factorial de Correspondencia (AFC).** Se llevó a cabo el análisis canónico multivariado AFC, que permite visualizar cada individuo genotificado en un espacio definido por los valores de una tabla de contingencia construida en factores a partir de las frecuencias alélicas de cada grupo (localidades), de tal forma que, al combinar los factores que mejor explican la varianza entre grupos, se puede representar a la totalidad de muestras utilizadas en una nube de puntos dispuestos según su conjunto de alelos, esto mediante el programa GENETIX v 4.05 (Belkhir, 2004).

**Estimaciones de diferenciación genética poblacional ( $F_{ST}$ ).** Una manera de conocer la estructuración genética de las especies es mediante el análisis de las frecuencias alélicas de las poblaciones propuesta por Sewall Wright (1951), mediante la estimación de los estadísticos  $F$  o correlaciones alélicas. El parámetro  $F_{ST}$  se interpreta como la diferenciación genética entre las poblaciones mediante la comparación de las frecuencias alélicas de los individuos dentro de una subpoblación con respecto a toda la población, y mide la varianza de las frecuencias alélicas entre poblaciones, estandarizada al valor máximo posible dada la media observada de frecuencias alélicas. Se estimó  $F_{ST}$  según Weir y Cockerham (1984) y su nivel de significancia en el programa ARLEQUIN V 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010) (10000 dememorización, 10000 pasos en la cadena de Markov). Se realizó una comparación entre los valores de  $F_{ST}$  obtenidos dentro de las poblaciones y entre las poblaciones identificadas mediante métodos bayesianos (ver más adelante).

**Dendograma de distancia genética.** El dendograma consenso fue construido por el método del vecino más cercano Neighbor-Joining (NJ) con el uso de la distancia genética de Cavalli-Sforza y Edwards (1967) empleando el programa TREEVIEW (<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod.html>).

**Análisis de agrupación bayesiana.** Se utilizó el método de agrupación bayesiana implementado en el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003), para inferir la estructuración poblacional de *Dipsosaurus dorsalis* en la península de Baja California. Este método asigna los individuos (probabilísticamente) a diferentes grupos sin necesidad de conocer *a priori* las unidades y/o límites poblacionales, mediante un índice de

membresía. El programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000) ha sido utilizado para demostrar la presencia de la estructura genética poblacional al identificar las distintas poblaciones genéticas. Para nuestro estudio se utilizó el modelo de mezcla (admixture), que permite que los individuos tengan múltiples orígenes poblacionales (calculando a partir del coeficiente de membresía), también se usó el modelo de frecuencias alélicas correlacionadas (Falush et al., 2003). Para esto se asume un modelo con K poblaciones, cada una de las cuales está caracterizada por unas frecuencias alélicas en cada locus. Los individuos analizados son asignados (probabilísticamente) a poblaciones. El rango de posibles grupos (K) analizados fue de entre 1 a 10, y para cada K se repitió 10 veces para verificar la consistencia de los resultados. La longitud de las iteraciones de cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) y el proceso de calentamiento se fijó en 500000 y 50000 respectivamente. Finalmente se evaluó la probabilidad acumulada y la probabilidad posterior para cada valor de K, introduciendo los resultados de la simulación al servicio en línea STRUCTURE HARVESTER (Earl y VonHoldt, 2012), que permite detectar el número de grupos para datos simulados, empleando el estadístico  $\Delta K$  de Evanno (Evanno et al., 2005). Después de asignar las muestras al grupo para el que representa un mayor porcentaje de pertenencia a membresía (q), se realizó el agrupamiento de resultados de los diez análisis mediante el programa CLUMPP v 1.1.2 (Jakobsson y Rosenberg, 2007). Finalmente se generaron los gráficos con el programa DISTRUCT v 1.1 (Rosenberg, 2004). Es importante reconocer que muestras reducidas de individuos o loci afectan el desempeño del programa (Waples y Gaggiotti, 2006), así como el método de Evanno  $\Delta K$  tiene un buen desempeño con valores de diferenciación genética relativamente altos ( $F_{ST} = 0.15 - 0.4$ ).

**Análisis de Varianza Molecular (AMOVA).** Se llevó a cabo un análisis de varianza molecular AMOVA, el cual permite realizar la partición de la variación genética de las frecuencias alélicas entre diferentes regiones geográficas. El AMOVA consta en determinar la cantidad de variabilidad genética contenida dentro de subgrupos, dentro grupos y entre ellos, por medio de un análisis jerarquizado con una matriz de distancias (Excoffier et al., 1992) a partir de los estadísticos  $F$  de Wright (Weir y Cockerham, 1984) y fueron llevados a cabo en el programa GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012). Se consideraron las regiones geográficas donde se han invocado los eventos vicariantes para explicar las discontinuidades genéticas de los vertebrados en el noroeste como modelos de organización espacial: el canal trans-peninsular del Vizcaíno y el istmo de La Paz (Lindell et al., 2006; Riddle y Hafner, 2006).

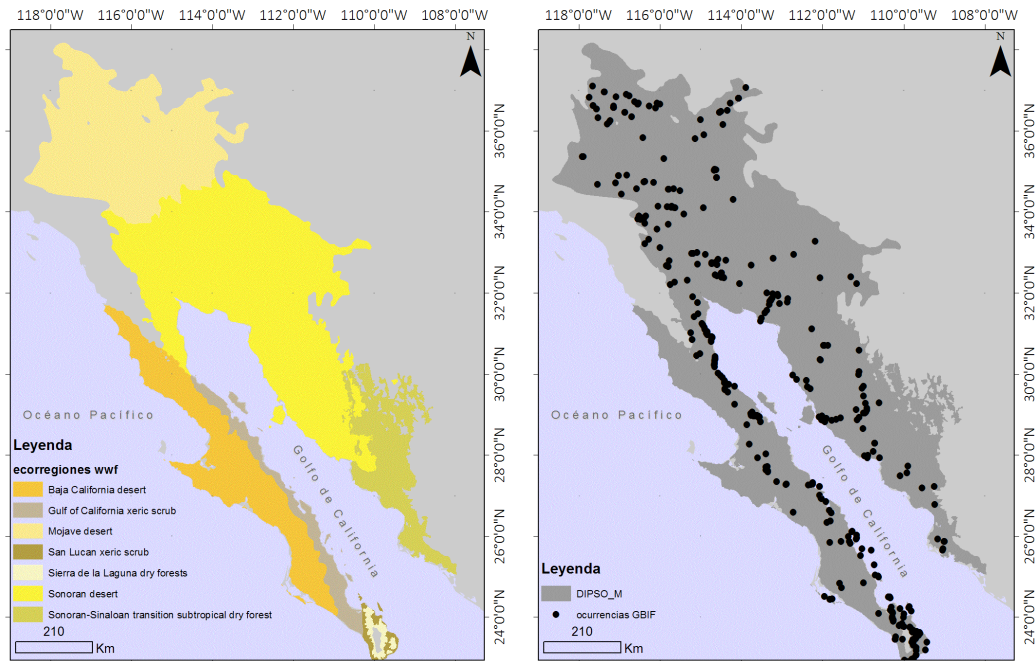
**Aislamiento por distancia.** Para determinar si en las localidades de *Dipsosaurus dorsalis* se observa un patrón de aislamiento por distancia, se llevó a cabo esta prueba con el servicio en línea Isolation By Distance IBD de la Universidad de San Diego (Jensen et al., 2005), usando 5000 permutaciones. Las distancias genéticas de Nei y las distancias geográficas por pares de localidades fue obtenida con el programa GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012).

## MODELACIÓN DE NICHOS ECOLÓGICOS

Para la modelación de nicho ecológico de *Dipsosaurus dorsalis*, así como para los grupos genéticamente homogéneos identificados en la península de Baja California, México, se aplicó el algoritmo de modelación que utiliza un enfoque de máxima entropía con el programa MaxEnt (Phillips et al., 2006). De manera general, lo que hace el programa durante el proceso de modelación es detectar las relaciones no aleatorias entre dos conjuntos de datos: a) los registros geo-referenciados de la presencia de la especie; y b) un conjunto de coberturas tipo *raster*, de información digitalizada de variables climáticas potencialmente pertinentes para determinar la distribución potencial de la especie de estudio a la escala de análisis. Con estas correlaciones se obtiene una nube de puntos de donde se calcula el píxel promedio con sus valores asociados, para todas las variables. El píxel promedio constituye un valor umbral, por encima del cual estarán las posibles presencias a partir de las variables que la especie prefiere. Posteriormente caracteriza la entropía de Shannon de los píxeles de posibles presencias, para elegir la distribución de probabilidades en los píxeles que aumente la entropía (que distribuya de forma homogénea y azarosa la información). La validación del modelo se llevó a cabo mediante curvas de ROC (*Receiver Operating Characteristic*, en inglés, o Característica Receptiva del Operador).

Para la obtención de datos geo-referenciados de la especie se consultó el portal de la Global Biodiversity Information System (GBIF) en la cual se obtuvo una base de datos de 2,834 registros históricos de presencia de la especie (desde 1900 a la fecha). A partir de esta base de datos se llevó a cabo la validación espacial de los mismos (geo referencia, DATUM, localidad, tipo de vegetación) para corroborar la veracidad de las observaciones, y favorecer la calidad de la información ingresada al modelo. Después de la validación de los registros de la especie, se obtuvo una base de datos depurada y validada que contuvo aproximadamente 420 datos de presencia. Para la obtención de las coberturas climáticas de tipo *raster* se consultó el portal de internet de WorldClim (<http://www.worldclim.org>, Hijmans et al., 2005) en el cual se

obtuvieron las 19 coberturas de variables bioclimáticas para el presente (30 arcsec) y para el Último Máximo Glacial (2.5 arcmin, Paleoclimate Modelling Intercomparison Project Phase II, PMIP2) (Tabla V).



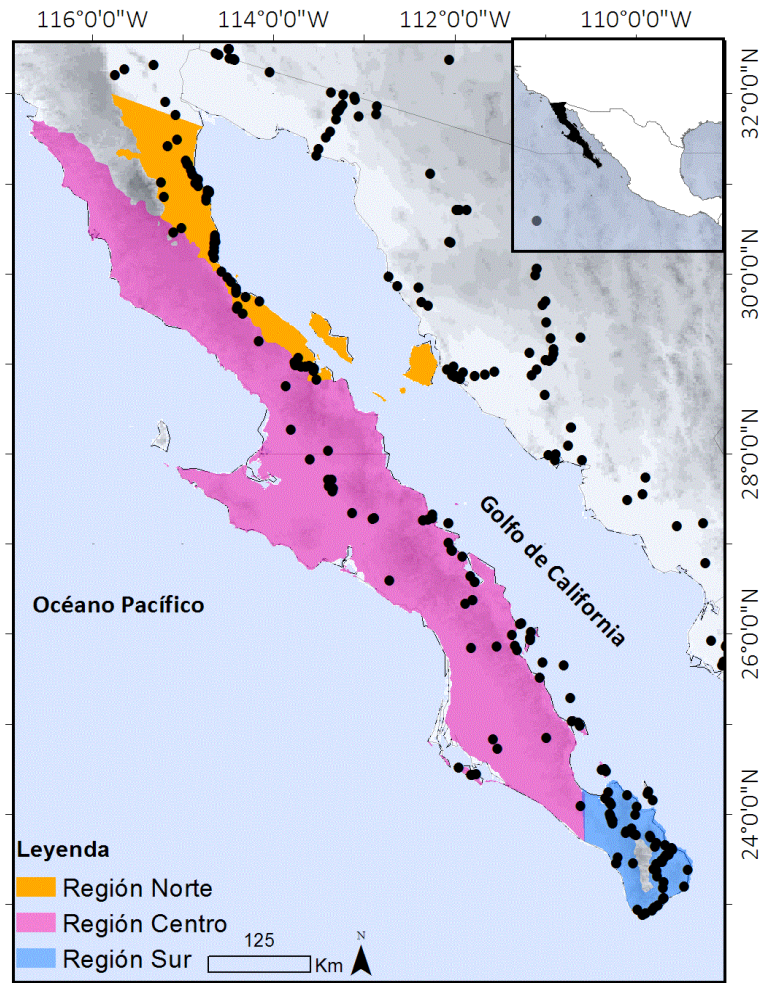
**Figura 13** Ecorregiones de la WWF (*World Wildlife Foundation*, en inglés) seleccionadas para determinar el área de estudio de la modelación de nicho ecológico (izquierda). Área de referencia M, y las ocurrencias de la especie obtenidas de la GBIF (*Global Biodiversity Information System*, en inglés) (derecha).

Para la definición del área de estudio (M) se utilizó la cobertura de ecorregiones de la World Wildlife Foundation (WWF, en inglés), la cual presenta una delimitación particular de las diferentes regiones de interés en el desierto Sonorense y de Mojave (Fig. 13). Se seleccionaron las ecorregiones del desierto Sonorense de Baja California, el Matorral Xerófilo del Golfo de California, Desierto de Mojave, Matorral Xerófilo de San Lucas, Bosque Templado de la Sierra de la Laguna, Desierto Sonorense y el Bosque Subtropical de Sonora – Sinaloa. Estas ecorregiones están relacionadas la especie y corresponden a las regiones geográficas que son accesibles a la especie *Dipsosaurus dorsalis*. Posteriormente, las 19 coberturas bioclimáticas tipo *raster*, fueron cortadas todas con la extensión de M, y la misma resolución 30 arcsec ( $0.0083^\circ$ , o  $1 \text{ km}^2$  aproximadamente).

**Tabla V 19** Variables climáticas de WorldClim (Hijmans et al., 2005).

|              | <b>Descripción</b>   |
|--------------|--|
| <b>BIO1</b>  | Temperatura media anual  |
| <b>BIO2</b>  | Rango medio diario (media mensual (temperatura máxima-temperatura mínima)) |
| <b>BIO3</b>  | Isotermalidad (BIO2/BIO7)  |
| <b>BIO4</b>  | Estacionalidad en la temperatura (Desviación estándar)                     |
| <b>BIO5</b>  | Temperatura máxima del mes más húmedo                                      |
| <b>BIO6</b>  | Temperatura mínima del mes más frío  |
| <b>BIO7</b>  | Rango de temperatura anual (BIO5-BIO6)                                     |
| <b>BIO8</b>  | Temperatura media del trimestre más húmedo                                 |
| <b>BIO9</b>  | Temperatura media del trimestre más seco                                   |
| <b>BIO10</b> | Temperatura media del trimestre más cálido                                 |
| <b>BIO11</b> | Temperatura media del trimestre más frío                                   |
| <b>BIO12</b> | Precipitación anual  |
| <b>BIO13</b> | Precipitación del mes más húmedo   |
| <b>BIO14</b> | Precipitación del mes más seco   |
| <b>BIO15</b> | Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)              |
| <b>BIO16</b> | Precipitación del trimestre más húmedo                                     |
| <b>BIO17</b> | Precipitación del trimestre más seco                                       |
| <b>BIO18</b> | Precipitación del trimestre más cálido                                     |
| <b>BIO19</b> | Precipitación del trimestre más frío                                       |

Se realizaron 4 modelos distintos: 1) toda la especie; y después de haber definido las poblaciones genéticamente diferentes: 2) población norte (K\_Norte), 3) población centro (K\_Centro), y 4) población sur (K\_Sur). Para los modelos 2, 3 y 4 los datos de ocurrencia utilizados fueron los que se ubicaron en la región geográfica en donde se distribuyó el grupo genético modelado (Fig. 14). El procedimiento fue el siguiente: para cada modelo se utilizó el 80% de los registros de presencia como puntos de entrenamiento y el 20% como datos de validación. Se utilizó el umbral de convergencia de  $10^{-5}$  con 1,000 iteraciones como límite superior para cada corrida. Los modelos de distribución potencial para el presente y proyectados hacia el pasado se corrieron de esta manera: Para todos los modelos se eligieron los 10 mejores modelos basándose en dos criterios: 1) los 20 mejores modelos con menos del 10% de error de omisión, y 2) de éstos, se seleccionaron los 10 modelos más cercanos a la media en las zonas donde la especie fue predicha como presente. Posteriormente, los 10 modelos resultantes fueron examinados en un SIG para generar los mapas consenso con los valores de pixel de 0 a 10, donde 10 representa las zonas donde todos los modelos coinciden en la predicción de la especie. Finalmente, se construyeron los mapas binarios de la presencia de la especie para cada población. El formato de salida fue el logístico (0 a 1), que indica “idoneidad” del ambiente de cada pixel, más no la probabilidad de ocurrencia de la especie.



**Figura 14** Regiones geográficas seleccionadas para modelar el nicho ecológico de cada grupo genético identificado. Los puntos negros son las ocurrencias obtenidas de la GBIF (*Global Biodiversity Information System*, en inglés). Se muestra en escala de grises la altura sobre el nivel del mar.

Para estimar la capacidad de predicción de cada modelo, se utilizó el criterio de AUC (área bajo la curva, por sus siglas en inglés), el cual se obtiene como salida del modelo, en donde se observa la capacidad de discriminación de una presencia (sensibilidad) y la capacidad de discriminación de una ausencia (especificidad), los valores que toma AUC van de 0 a 1 y mientras más se acerque a éste último, el modelo será mejor.

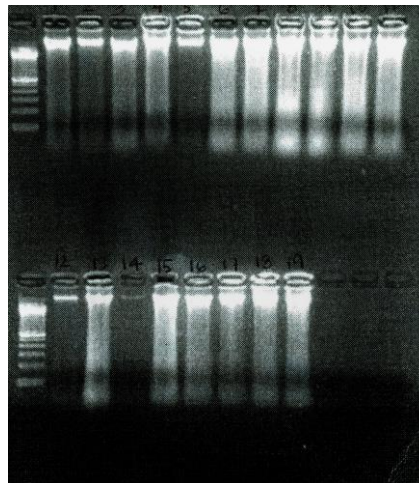


## 7. RESULTADOS

### TRABAJO DE LABORATORIO

#### EXTRACCIÓN DE ÁCIDOS NUCLEICOS

De los 419 individuos en los que se realizó la extracción de ADN se obtuvo un promedio de 561 ng/uL. La calidad de las extracciones fue de alta y con alto peso molecular (Fig. 15). Posteriormente a las extracciones se realizaron diluciones de trabajo a una concentración de 40 ng/uL, con las que se realizaron las amplificaciones de PCR.

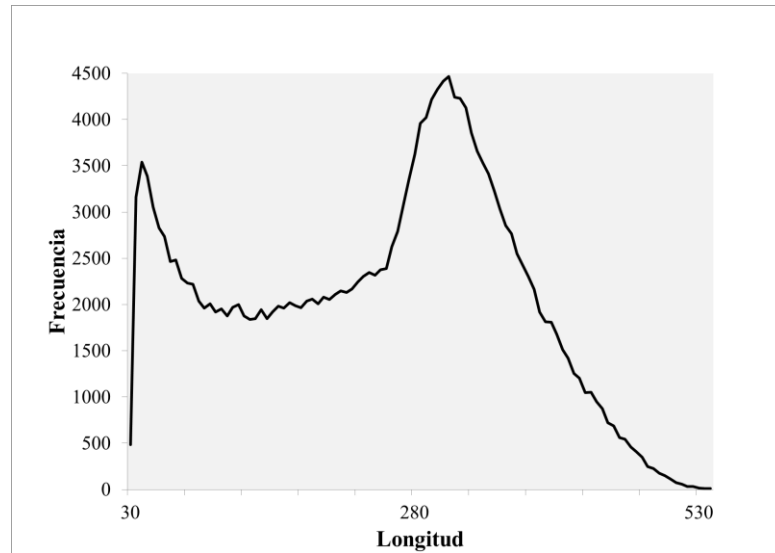


**Figura 15** Gel de agarosa obtenido para la visualización de la extracción de ADN en *Dipsosaurus dorsalis*.

#### PIROSECUENCIACIÓN

La pirosecuenciación arrojó un total de 132,459 lecturas con dos picos de tamaños con alta frecuencia, uno en longitudes pequeñas (30pb), y otro en longitudes grandes (290 pb) (Fig. 16). Dentro de estas lecturas se encontraron 1,411 (1%) que contuvieron secuencias de microsatélite potenciales. Una vez filtradas las lecturas con loci potencialmente útiles, se lograron diseñar 1,906 pares de iniciadores a partir de los cuales se seleccionaron 25 pares para realizar el presente trabajo. Los procedimientos de búsqueda de microsatélites, así como los

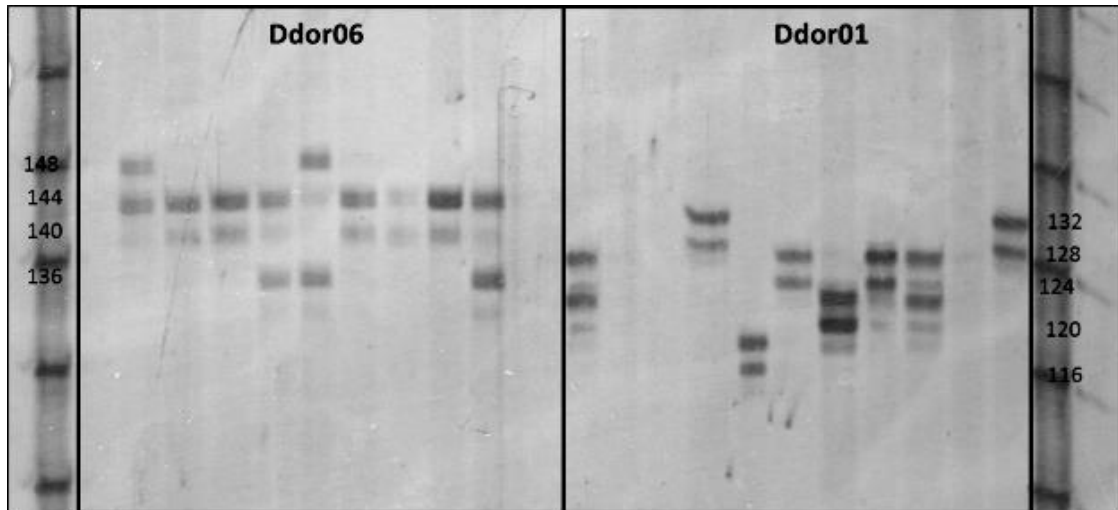
criterios para el diseño de primers de microsatélite se encuentran descritos en el artículo publicado (Valdivia Carrillo et al., 2013).



**Figura 16** Distribución de frecuencias del tamaño de las secuencias producidas por la pirosecuenciación 454 con la química Titanium GS-FLX.

## OPTIMIZACIÓN DE LA REACCIÓN DE AMPLIFICACIÓN DE MICROSATÉLITES PARA LECTURA EN GELES DE ACRILAMIDA

En los ensayos de geles de poliacrilamida se obtuvo una amplificación exitosa con bandas nítidas y presencia de polimorfismo para los diversos marcadores (Fig. 17).



**Figura 17** Gel de poliacrilamida en el que se observa la amplificación de dos loci microsatélites Ddor 06 y Ddor01. Se muestran los genotipos de 11 individuos y su respectiva talla alélica.

Se seleccionaron 15 pares de iniciadores (Ddor01-Ddor15) que se caracterizaron por ser de amplificación sencilla con bandas claras en pocos ensayos en una población de San Isidro (23 individuos). Como resultado de lo anterior se generó una nota llamada “Isolation and characterization of 15 tetranucleotide microsatellite loci in the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*, Baird and Girard) by 454 pyrosequencing”, la cual fue publicada en la revista Conservation Genetics Resources (Springer) en febrero del 2013 (Tabla IV).

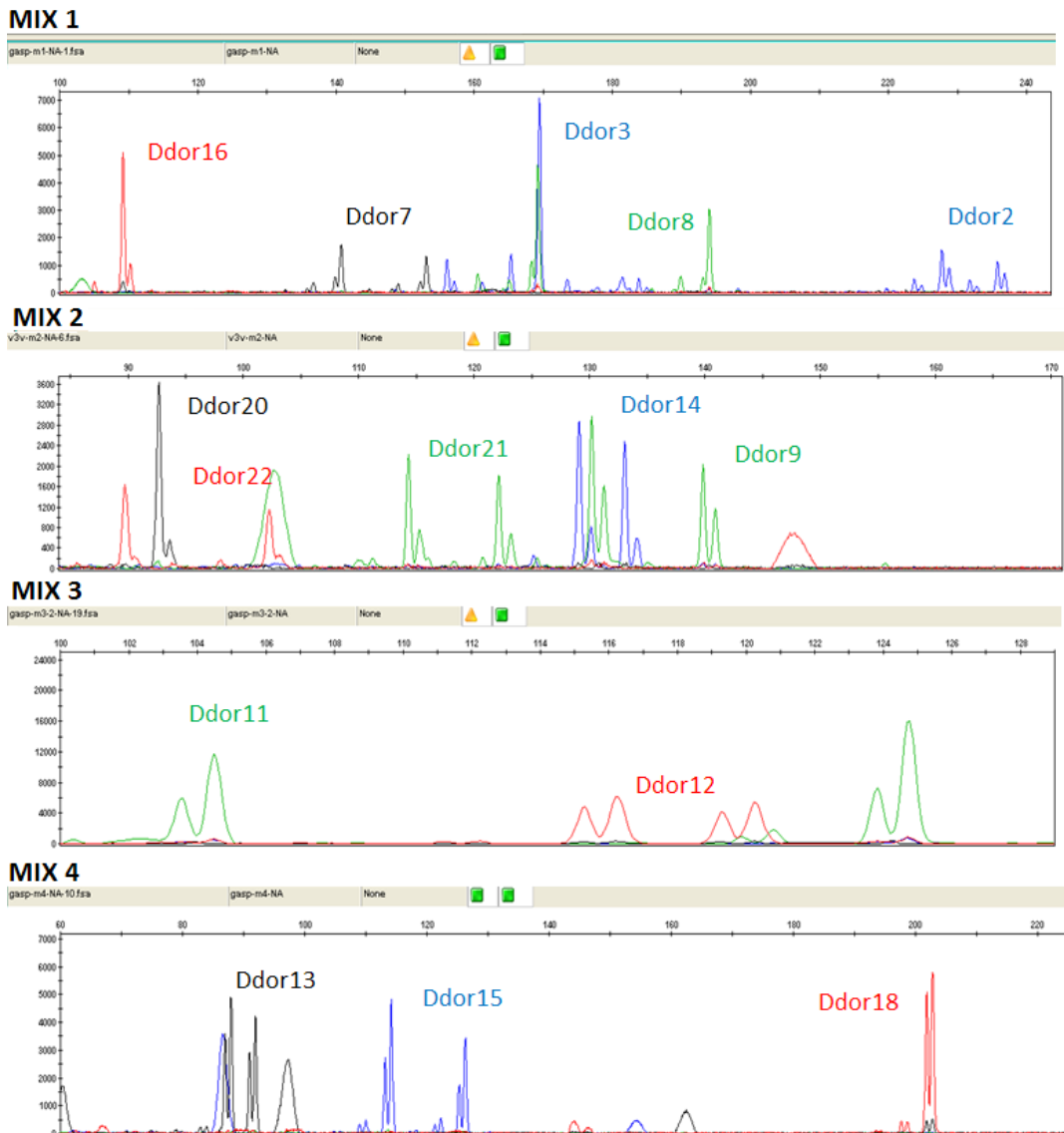
Finalmente, se asignaron los fluorocromos a cada par de primers (solo se marcó uno de ellos) conjuntando a aquellos loci que mostraron condiciones de amplificación semejantes y verificando las tallas alélicas mediante los procedimientos preliminares con geles de poliacrilamida, esto permitió llevar a cabo el análisis de fragmentos en el analizador genético ABI 310 (Applied Biosystems®, Tabla VI).

**Tabla VI** Condiciones de amplificación para loci de microsatélite. Se detallan las condiciones óptimas para su amplificación y visualización en geles de acrilamida: motivo de repetición, temperatura de alineamiento  $T_M$  ( $^{\circ}C$ ), concentración de cloruro de magnesio  $MgCl_2$  (MM) y Fluoróforo seleccionados para su marcaje.

| <b>NOMBRE</b> | <b>MOTIVO DE REPETICIÓN</b> | <b><math>T_M</math> (<math>^{\circ}C</math>)</b> | <b><math>MgCl_2</math> (MM)</b> | <b>FLUORÓFORO</b> |
|---------------|-----------------------------|--|---------------------------------|-------------------|
| <b>Ddor01</b> | AGAT                        | 64   | 2                               | VIC               |
| <b>Ddor02</b> | AGAT                        | 62   | 1.5                             | FAM               |
| <b>Ddor03</b> | AAAG                        | 64   | 2                               | FAM               |
| <b>Ddor04</b> | AGGT                        | 70   | 2.5                             | VIC               |
| <b>Ddor05</b> | ACCT                        | 64   | 1.5                             | NED               |
| <b>Ddor06</b> | AAGT                        | 64   | 2                               | PET               |
| <b>Ddor07</b> | AGAT                        | 60   | 2                               | NED               |
| <b>Ddor08</b> | AAAG                        | 60   | 2                               | VIC               |
| <b>Ddor09</b> | AAAT                        | 60   | 1.5                             | VIC               |
| <b>Ddor10</b> | AAAG                        | 60   | 1.5                             | FAM               |
| <b>Ddor11</b> | AGAT                        | 60   | 2                               | VIC               |
| <b>Ddor12</b> | AAAT                        | 60   | 1.5                             | PET               |
| <b>Ddor13</b> | AAAT                        | 60   | 2                               | NED               |
| <b>Ddor14</b> | AGAT                        | 60   | 1.5                             | FAM               |
| <b>Ddor15</b> | AGAT                        | 60   | 2.5                             | FAM               |
| <b>Ddor16</b> | AAAT                        | 68   | 1.5                             | PET               |
| <b>Ddor17</b> | AAAC                        | 64   | 2                               | NED               |
| <b>Ddor18</b> | AAAG                        | 60   | 1.5                             | PET               |
| <b>Ddor19</b> | AAGT                        | 68   | 2.5                             | VIC               |
| <b>Ddor20</b> | AGAT                        | 68   | 1.5                             | NED               |
| <b>Ddor21</b> | AGAT                        | 60   | 2.5                             | VIC               |
| <b>Ddor22</b> | AAAT                        | 60   | 1.5                             | PET               |
| <b>Ddor23</b> | AGAT                        | 60   | 1.5                             | NED               |
| <b>Ddor24</b> | AAAT                        | 60   | 1.5                             | VIC               |
| <b>Ddor25</b> | AAAC                        | 60   | 1.5                             | FAM               |

## OPTIMIZACIÓN DE LA REACCIÓN DE AMPLIFICACIÓN DE MICROSATÉLITES PARA LECTURA EN ANALIZADOR GENÉTICO ABI 310 (APPLIED BIOSYSTEMS®)

Con los 15 pares de iniciadores se desarrollaron cuatro reacciones multiplex (Tabla VII). Las reacciones de PCR obtenidas se revisaron con el programa GeneMapper (Applied Biosystems®), para evaluar su optimalidad (Fig. 18).



**Figura 18** Electroferogramas obtenidos de la amplificación por PCR multiplex de 5 loci de microsatélite con el analizador genético ABI 310 (Applied Biosystems®) de un capilar visualizados con el software GeneMapper V 4.1 (Applied Biosystems®).

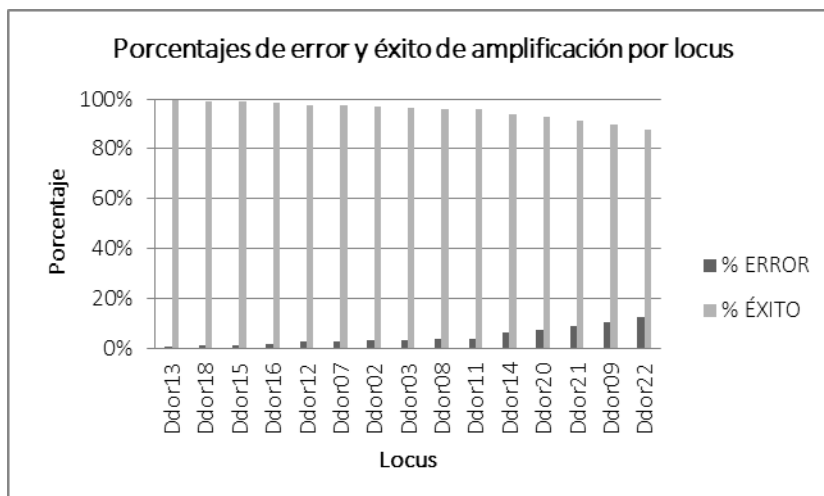
**Tabla VII** Reacciones multiplex realizadas con los primers de microsatélite que presentaron condiciones de amplificación por PCR similares.

|                           | <b>MIX 1</b>   | <b>MIX 2</b>  | <b>MIX3</b>                            | <b>MIX 4</b>                           |
|---------------------------|--|---|--|--|
| <b>Condiciones de PCR</b> | 63.7 °C<br>(2.5 Mm MgCl <sub>2</sub> )                             | 60 °C<br>(2.5 Mm MgCl <sub>2</sub> )                                | 63.7 °C<br>(2.5 Mm MgCl <sub>2</sub> ) | 61.9 °C<br>(2.5 Mm MgCl <sub>2</sub> ) |
| <b>Primers</b>            | Ddor16-PET<br>Ddor07-NED<br>Ddor03-FAM<br>Ddor08-VIC<br>Ddor02-FAM | Ddor 22-PET<br>Ddor20-NED<br>Ddor21-VIC<br>Ddor14-FAM<br>Ddor09-VIC | Ddor11-VIC<br>Ddor12-PET               | Ddor13-NED<br>Ddor15-FAM<br>Ddor18-PET |

Posteriormente se amplificaron las 419 muestras con los cuatro multiplex. Se tuvo una tasa de error de amplificación desde 0% para el locus Ddor13 hasta un 12% para el locus Ddor22, con una mediana del 3% (Tabla VIII y Fig. 19). Se obtuvieron los alelogramas en los que se observó un patrón homogéneo en el tamaño de los alelos sin alelos intermedios (alelogramas en Anexo).

**Tabla VIII** Porcentajes de error y éxito de amplificación por PCR en las reacciones multiplex.

| <b>LOCUS</b>   | <b>NO AMPLIFICADAS</b> | <b>% ERROR</b> | <b>% ÉXITO</b> |
|----------------|------------------------|----------------|----------------|
| <b>Ddor13</b>  | 1                      | 0%             | 100%           |
| <b>Ddor18</b>  | 4                      | 1%             | 99%            |
| <b>Ddor15</b>  | 5                      | 1%             | 99%            |
| <b>Ddor16</b>  | 7                      | 2%             | 98%            |
| <b>Ddor12</b>  | 10                     | 2%             | 98%            |
| <b>Ddor07</b>  | 11                     | 3%             | 97%            |
| <b>Ddor02</b>  | 12                     | 3%             | 97%            |
| <b>Ddor03</b>  | 14                     | 3%             | 97%            |
| <b>Ddor08</b>  | 16                     | 4%             | 96%            |
| <b>Ddor11</b>  | 16                     | 4%             | 96%            |
| <b>Ddor14</b>  | 26                     | 6%             | 94%            |
| <b>Ddor20</b>  | 31                     | 7%             | 93%            |
| <b>Ddor21</b>  | 37                     | 9%             | 91%            |
| <b>Ddor09</b>  | 43                     | 10%            | 90%            |
| <b>Ddor22</b>  | 51                     | 12%            | 88%            |
| <b>MEDIANA</b> | 14                     | 3%             | 97%            |



**Figura 19** Porcentajes de error y éxito de amplificación por PCR en las reacciones multiplex.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con los individuos que tuvieron un 100% de información genotificada. Asimismo se descartaron las localidades de IMONT y SAM por tener muy bajo número de muestra.

## ANÁLISIS DE DATOS GENÉTICOS

### CALIDAD Y UTILIDAD DE MARCADORES

#### 1. Alelos nulos

Con el programa FREENA, del total de loci y localidades (360 comparaciones) se presentó una frecuencia de alelos nulos considerada como alta  $> 0.2$  en el 3% de los casos; en el 59% de los casos se presentó una frecuencia baja de alelos nulos de 0.01-0.19, y en el 38% de los casos no se presentaron alelos nulos. Por su parte, en el programa MICROCHECKER se presentó una frecuencia de alelos nulos considerada como alta,  $> 0.2$  en el 3.5% de los casos, no se detectó errores de genotificación de tipo de tartamudeo o bandas numerarias (*stuttering*, en inglés), ni debido a la pérdida de alelos largos (*large allele dropout*, en inglés) en ningún caso (Tabla IX).

**Tabla IX** Frecuencia de alelos nulos por loci por localidad, para 15 loci microsatélites probados en *Dipsosaurus dorsalis* de la península de Baja California, estimaciones de frecuencia de alelos nulos estimados con el software FreeNA (Chapuis y Estoup, 2007). En gris son los valores > 0.2 (Freeland, 2005).

| Loc   | Ddor02 | Ddor03 | Ddor07 | Ddor16 | Ddor09 | Ddor08 | Ddor11 | Ddor14 | Ddor20 | Ddor21 | Ddor22 | Ddor12 | Ddor13 | Ddor15 | Ddor18 |
|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| ARC   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.03   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.12   |
| BANG  | 0.08   | 0      | 0      | 0.14   | 0.19   | 0.07   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.03   | 0      | 0.07   | 0.06   |
| BLANG | 0      | 0      | 0      | 0.07   | 0.08   | 0.01   | 0.28   | 0      | 0      | 0.16   | 0.1    | 0      | 0      | 0.01   | 0      |
| CA    | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.20   | 0.04   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.04   |
| CE    | 0      | 0.04   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.02   | 0.04   | 0      | 0.11   | 0.16   | 0      | 0.18   | 0.2    |
| CO    | 0      | 0      | 0      | 0.21   | 0.09   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.09   | 0      | 0      | 0      | 0      |
| COM   | 0      | 0      | 0.07   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.02   | 0      | 0.01   | 0.07   | 0.03   | 0      | 0      | 0.05   |
| DION  | 0.13   | 0      | 0.13   | 0.04   | 0.27   | 0.03   | 0.01   | 0.02   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      |
| ES    | 0      | 0      | 0.02   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.11   | 0      | 0      | 0      | 0.2    | 0      | 0      |
| GASP  | 0      | 0.02   | 0      | 0.08   | 0      | 0.05   | 0      | 0      | 0.08   | 0.14   | 0      | 0.11   | 0      | 0      | 0      |
| ICAT  | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.2    | 0      | 0.07   | 0      | 0      | 0      | 0.24   |
| IHU   | 0.02   | 0      | 0      | 0.03   | 0.07   | 0      | 0      | 0.05   | 0.08   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.02   | 0      |
| LG    | 0.08   | 0.03   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.18   | 0.03   | 0      | 0      | 0.07   | 0.22   | 0      | 0.1    | 0      |
| LOR   | 0      | 0      | 0.02   | 0.11   | 0.1    | 0.01   | 0      | 0.07   | 0.01   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      |
| LPLA  | 0      | 0      | 0.04   | 0.04   | 0.07   | 0.02   | 0.07   | 0      | 0.02   | 0      | 0.03   | 0.03   | 0      | 0      | 0.09   |
| MCO   | 0      | 0.04   | 0      | 0      | 0.1    | 0.09   | 0      | 0      | 0.01   | 0      | 0.06   | 0      | 0      | 0      | 0      |
| MUL   | 0.03   | 0      | 0.04   | 0      | 0.01   | 0      | 0.04   | 0      | 0      | 0      | 0.01   | 0.15   | 0      | 0      | 0.01   |
| PIL   | 0.01   | 0      | 0.04   | 0.03   | 0      | 0.03   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.06   | 0      | 0      | 0.05   | 0.06   |
| PUER  | 0.2    | 0      | 0.06   | 0.07   | 0      | 0.09   | 0.17   | 0.1    | 0.17   | 0.09   | 0      | 0.27   | 0      | 0.12   | 0      |
| SASI  | 0.05   | 0.08   | 0.02   | 0.12   | 0.19   | 0      | 0      | 0      | 0.05   | 0.05   | 0      | 0      | 0      | 0.02   | 0      |
| SIS   | 0      | 0.03   | 0      | 0.04   | 0.17   | 0      | 0      | 0.11   | 0      | 0      | 0.14   | 0      | 0      | 0.05   | 0      |
| SJAV  | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.01   | 0.05   | 0.05   | 0      | 0      | 0      | 0.05   | 0.03   | 0.07   | 0.05   |
| TRIN  | 0.14   | 0.06   | 0.01   | 0      | 0.09   | 0.01   | 0.19   | 0      | 0.05   | 0.02   | 0      | 0.19   | 0      | 0.01   | 0.16   |
| V3V   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.07   | 0      | 0      | 0.03   | 0.05   | 0.04   |

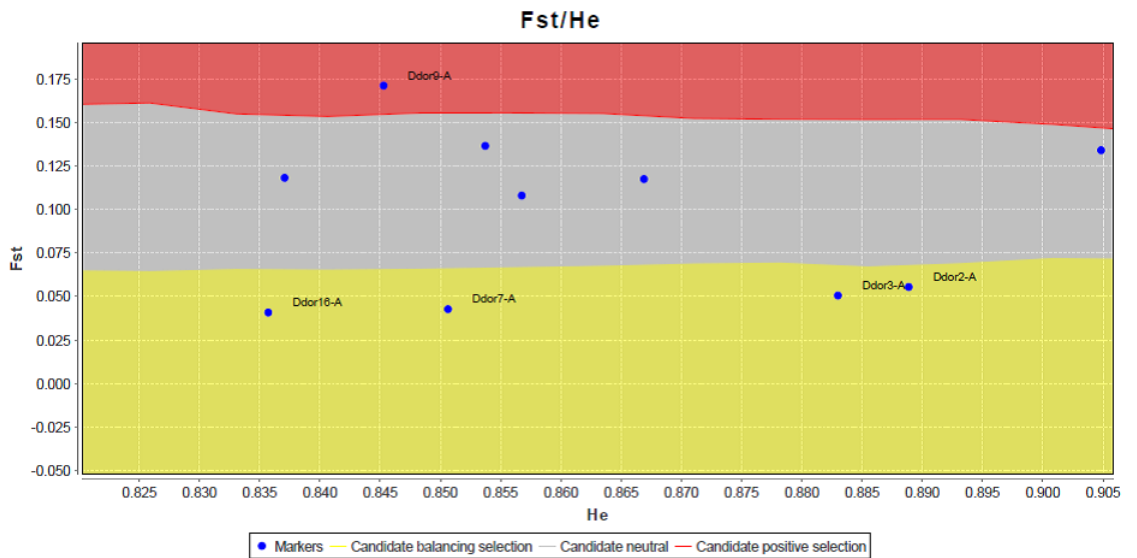


## 2. Desequilibrio de ligamiento

De un total de 2,520 pruebas de disequilibrio de ligamiento, solo el 4% presentó valores significativos ( $p < 0.000$ ) después de corrección de Bonferroni. No se observó que un par de loci en particular mostrara disequilibrio de ligamiento, por lo que se considera que los loci de microsatélite analizados se segregan de manera independiente.

## 3. Test de selección

Cinco de los 15 loci fueron candidatos a estar bajo selección natural de dos tipos: positiva en el locus Ddor09 y balanceadora en los loci Ddor02, Ddor03, Ddor07, Ddor16. Los demás microsatélites analizados se encontraron en la región que se refiere loci neutrales. Los resultados obtenidos fueron similares al utilizar el modelo mutacional de alelos infinitos y el modelo de mutación por pasos, por lo que en la figura se muestran solo los resultados del primero (Fig. 20).



**Figura 20** Resultado de la prueba de neutralidad para 15 loci microsatélite para el reptil *Dipsosaurus dorsalis* en la PBC. El análisis se realizó con el programa LOSITAN (Antao et al. 2008). El área gris es el área de neutralidad, el área roja en donde se encuentran los candidatos a selección positiva y el área amarilla en donde se encuentran los candidatos a selección balanceadora.

#### 4. *Hardy-Weinberg*

Únicamente el 2% de las 360 comparaciones para todos los loci presentaron desviaciones significativas del equilibrio del HW en las localidades: **CE, DION, IHU, LG, SASI** y **TRIN**. No obstante, los test de HW no se concentraron en alguna localidad o locus en particular, ni tampoco los test multilocus presentaron probabilidades significativas de desequilibrio HW para ninguna localidad, por lo que se concluye que los loci están en equilibrio HW.

En la localidad de la isla **CE** el locus Ddor18 presentó desequilibrio de HW con una frecuencia tolerable de alelos nulos (0.20). No es un locus bajo selección, sí presentó un déficit de heterocigotos y el índice de endogamia fue de 0.101 y el coeficiente de parentesco 0.102. En **DION** el locus Ddor09 presentó desequilibrio de HW y una frecuencia alta de alelos nulos (0.27). Es un locus bajo selección de tipo positiva, se presentó un déficit de heterocigotos, el índice de endogamia fue de 0.085 y el coeficiente de parentesco de 0.045. En la localidad **IHU** el locus Ddor02 presentó desequilibrio de ligamiento, presentó una frecuencia baja de alelos nulos (0.02), se encuentra bajo selección. No se presentó déficit de heterocigotos, el índice de endogamia fue 0.021 y el coeficiente de parentesco 0.013. En la localidad de **LG** también mostró desequilibrio de HW en los loci Ddor11 y Ddor12, el locus Ddor11 presentó una frecuencia de alelos nulos de 0.18, mientras que el locus Ddor12 presentó una frecuencia alta (0.22). Ninguno se encuentra bajo selección, en esta localidad se presentó un déficit de heterocigotos, el índice de endogamia fue de 0.168 y el coeficiente de parentesco de 0.123. En la localidad **SASI** mostró el locus Ddor09 en desequilibrio de HW y presentó una frecuencia de alelos nulos de 0.19, es un locus bajo selección de que tipo, se presentó un déficit de heterocigotos, el índice de endogamia fue de 0.111 y el coeficiente de parentesco de 0.060. La localidad **TRIN** mostro el locus Ddor11 en desequilibrio de HW y presentó una frecuencia de alelos nulos de 0.11, no es un locus bajo selección, la localidad presentó un déficit de heterocigotos, un índice de endogamia de 0.134 y un coeficiente de parentesco de 0.071.

No obstante, los test de DHW no se concentraron en alguna localidad o locus en particular, además los test multilocus no mostraron DHW para ninguna localidad (hay que hacer estos), por lo que se concluye que los loci están en equilibrio HW, y los alelos nulos no afectaron de forma importante los test de HW.

### 5. *Diversidad genética por localidad*

El tamaño de muestra (N) varió en localidades peninsulares desde dos (VIZ) hasta 21 (TRIN), con un promedio de 15; y en las islas desde un mínimo de tres (SJO) hasta 19 (CE). Todos los loci fueron polimórficos con un número de alelos (A) que varió desde un mínimo de tres alelos (VIZ, SJO, CO, CA), cuatro alelos (PUER, ICAT y ES), cinco alelos (CE, LG), seis alelos (GASP, LPLA, SJAV, SIS, MUL, LOR, V3V, ARC, BANG y BLANG), siete alelos (TRIN, DION e IHU), hasta un máximo de ocho (COM y SASI), con un promedio de cinco en todas las localidades (Tabla XI, Fig. 21).

La riqueza alélica multilocus ponderada por número de muestra de ocho individuos (AR), varió de cinco alelos en CE, GASP, PIL, LOR, MCO, MUL, SJAV, V3V, BLANG, LG, TRIN; seis alelos en las localidades DION, COM, LPLA, SIS, IHU, BANG y ARC; hasta siete alelos en la localidad SASI (Tabla XI, Fig. 21). En las islas no se pudo calcular este parámetro debido a que el número de muestras fue menor a ocho, excepto en la isla Cerralvo (CE). El promedio de todas las localidades fue de seis (Tabla XI).

Se encontraron 17 alelos privados en las localidades analizadas, desde una frecuencia baja de 0.067 en las localidades ARC, GASP, LG, LPLA, MUL, PUER, TRIN, V3V y CE todas con un alelo; frecuencia media de 0.133 en DION y ES con dos alelos; y una localidad con la frecuencia máxima de alelos privados de 0.267 en SASI con cuatro alelos (Tabla XI).

Por su parte, la heterocigosidad observada multilocus ( $H_O$ ) varió en localidades peninsulares desde de un mínimo de 0.567 en PUER hasta un máximo de 0.811 en ARC. En localidades insulares el mínimo fue de 0.580 en SJO y el máximo de 0.693 en ES, con un promedio de 0.696. Por su parte, la heterocigosidad esperada multilocus ( $H_E$ ) varió en localidades peninsulares desde un mínimo de 0.508 en VIZ, hasta un máximo de 0.828 en SASI. En localidades insulares varió desde 0.590 en CA hasta 0.719 en SJO. El promedio para todas las localidades fue de 0.733 (Tabla XI, Fig. 21).

En los análisis realizados para probar si existe un déficit de heterocigotos, resultó significativo ( $p < 0.05$ ) en las localidades BLANG, DION, LG, PUER, SASI, TRIN y CE (Tabla XI).

El índice de fijación  $F_{IS}$  varió desde -0.362 en VIZ hasta 0.226 en PUER, y en localidades insulares desde -0.051 en CO hasta 0.167 en SJO (Tabla XI). El promedio para todas las localidades fue de 0.165 ( $p < 0.05$ ).

Para el estimador del coeficiente de parentesco de Ritland (1996)  $R$  se observó en localidades peninsulares un valor mínimo en VIZ (0.008), en tanto que la localidad con valor mayor fue LG (0.123). Para localidades insulares el valor menor fue en la localidad SJO (0.60), y el mayor en ES (0.161). El valor promedio para todas las localidades fue de 0.060 (Tabla XI, Fig. 21).

**Tabla X** Se muestran los resultados obtenidos por locus y por población de los parámetros de diversidad genética para 10 loci microsatélites probados en *Dipsosaurus dorsalis* en la península de Baja California. Se muestran los valores de tamaño de muestra (N), heterocigosidad observada ( $H_O$ ), heterocigosidad esperada ( $H_E$ ), probabilidad de desequilibrio HW (P, en negritas  $p < 0.0001$ ), número de alelos (A), riqueza alélica ponderada por tamaño de muestra ocho (AR), la frecuencia alélica de alelos nulos (AN), y el índice de endogamia  $F_{IS}$ . Los loci marcados con gris están sujetos a selección natural positiva (gris claro) y balanceadora (gris oscuro). Los análisis se realizaron en el programa ARLEQUIN V 3.5.1.2 (Excoffier y Lischer, 2010), para el cálculo de AR se usó FSTAT V 2.9.3.2 (Goudet, 2002), y para el cálculo de alelos nulos FREENA (Chapuis y Estoup 2007).

| Loc         |     | Ddor02 | Ddor03  | Ddor07  | Ddor16  | Ddor09  | Ddor08  | Ddor11  | Ddor14  | Ddor20  | Ddor21  | Ddor22  | Ddor12  | Ddor13  | Ddor15  | Ddor18  |
|-------------|-----|--------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| <b>ARC</b>  | N   | 13     | 13      | 13      | 13      | 13      | 13      | 13      | 13      | 12      | 13      | 13      | 13      | 13      | 13      | 13      |
|             | Ho  | 0.83   | 1       | 0.75    | 1       | 0.92    | 0.92    | 0.75    | 1       | 0.75    | 0.75    | 0.83    | 0.83    | 0.5     | 0.75    | 0.58    |
|             | He  | 0.83   | 0.86    | 0.85    | 0.86    | 0.77    | 0.82    | 0.84    | 0.85    | 0.77    | 0.69    | 0.83    | 0.82    | 0.43    | 0.66    | 0.67    |
|             | P   | 0.845  | 0.9785  | 0.36649 | 0.85829 | 0.35663 | 0.47165 | 0.82023 | 0.26457 | 0.71476 | 0.67495 | 0.4136  | 0.43367 | 1       | 0.56013 | 0.70122 |
|             | A   | 7      | 8       | 7       | 7       | 6       | 7       | 6       | 7       | 6       | 5       | 8       | 6       | 4       | 4       | 5       |
|             | AR  | 6      | 7       | 6       | 6       | 5       | 6       | 6       | 6       | 5       | 4       | 7       | 6       | 4       | 4       | 5       |
|             | AN  | 0      | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0.03    | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0.12    |
|             | FIS | 0      | -0.17   | 0.12    | -0.17   | -0.2    | -0.12   | 0.11    | -0.19   | 0.03    | -0.09   | -0.01   | -0.02   | -0.17   | -0.14   | 0.13    |
| <b>BANG</b> | N   | 11     | 11      | 11      | 11      | 10      | 11      | 10      | 11      | 11      | 11      | 11      | 11      | 11      | 10      | 11      |
|             | Ho  | 0.63   | 0.88    | 0.88    | 0.38    | 0.38    | 0.63    | 0.5     | 0.88    | 0.75    | 0.88    | 0.75    | 0.75    | 0.75    | 0.63    | 0.75    |
|             | He  | 0.84   | 0.9     | 0.79    | 0.72    | 0.81    | 0.88    | 0.73    | 0.83    | 0.77    | 0.79    | 0.85    | 0.8     | 0.64    | 0.82    | 0.72    |
|             | P   | 0.1413 | 0.79071 | 0.43587 | 0.08071 | 0.0008  | 0.0028  | 0.11787 | 0.32342 | 0.49716 | 0.80471 | 0.05051 | 0.71557 | 0.44127 | 0.06836 | 0.37099 |
|             | A   | 6      | 7       | 5       | 4       | 6       | 7       | 5       | 5       | 6       | 5       | 6       | 6       | 4       | 6       | 6       |
|             | AR  | 6      | 7       | 5       | 4       | 6       | 7       | 5       | 5       | 6       | 5       | 6       | 6       | 4       | 6       | 6       |
|             | AN  | 0.08   | 0       | 0       | 0.14    | 0.19    | 0.07    | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0.03    | 0       | 0.07    | 0.06    |
|             | FIS | 0.27   | 0.03    | -0.11   | 0.49    | 0.55    | 0.3     | 0.33    | -0.07   | 0.02    | -0.11   | 0.13    | 0.07    | -0.18   | 0.25    | -0.05   |

| Loc          |     | Ddor02  | Ddor03  | Ddor07  | Ddor16  | Ddor09  | Ddor08  | Ddor11 | Ddor14  | Ddor20  | Ddor21  | Ddor22  | Ddor12  | Ddor13  | Ddor15  | Ddor18 |
|--------------|-----|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|
| <b>BLANG</b> | N   | 15      | 15      | 15      | 15      | 13      | 15      | 14     | 15      | 15      | 15      | 15      | 15      | 15      | 15      | 14     |
|              | Ho  | 0.82    | 0.82    | 0.82    | 0.64    | 0.36    | 0.91    | 0.45   | 0.73    | 0.73    | 0.27    | 0.45    | 0.73    | 0.64    | 0.73    | 0.73   |
|              | He  | 0.89    | 0.81    | 0.77    | 0.85    | 0.54    | 0.84    | 0.89   | 0.72    | 0.8     | 0.46    | 0.68    | 0.62    | 0.69    | 0.84    | 0.68   |
|              | P   | 0.40161 | 0.46866 | 0.36931 | 0.20405 | 0.28984 | 0.17532 | 0.0032 | 0.06807 | 0.21751 | 0.02172 | 0.22622 | 0.19249 | 0.88923 | 0.70612 | 1      |
|              | A   | 8       | 5       | 5       | 7       | 3       | 7       | 9      | 7       | 7       | 4       | 4       | 5       | 4       | 6       | 6      |
|              | AR  | 8       | 5       | 5       | 7       | 3       | 6       | 8      | 6       | 6       | 4       | 4       | 4       | 4       | 6       | 5      |
|              | AN  | 0       | 0       | 0       | 0.07    | 0.08    | 0.01    | 0.28   | 0       | 0       | 0.16    | 0.1     | 0       | 0       | 0.01    | 0      |
|              | FIS | 0.09    | -0.01   | -0.07   | 0.26    | 0.34    | -0.09   | 0.5    | -0.01   | 0.1     | 0.42    | 0.34    | -0.18   | 0.08    | 0.14    | -0.07  |
| <b>CA</b>    | N   | 5       | 5       | 5       | 5       | 5       | 5       | 5      | 5       | 5       | 5       | 5       | 5       | 5       | 5       | 5      |
|              | Ho  | 0.8     | 0.8     | 1       | 0.8     | 0.2     | 0.6     | 0.8    | 0.6     | 0.2     | 0.4     | 0.2     | 0.8     | 0.4     | 0.8     | 0.6    |
|              | He  | 0.8     | 0.76    | 0.73    | 0.69    | 0.51    | 0.78    | 0.64   | 0.64    | 0.2     | 0.36    | 0.2     | 0.64    | 0.36    | 0.73    | 0.8    |
|              | P   | 0.47    | 0.49    | 0.75    | 1       | 0.11    | 0.19    | 0.62   | 1       | 1       | 1       | 1       | 0.62    | 1       | 0.74    | 0.47   |
|              | A   | 5       | 5       | 4       | 3       | 3       | 4       | 3      | 3       | 2       | 2       | 2       | 3       | 2       | 4       | 5      |
|              | AR  |         |         |         |         |         |         |        |         |         |         |         |         |         |         |        |
|              | AN  | 0       | 0       | 0       | 0       | 0.2     | 0.04    | 0      | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0.04   |
|              | FIS | 0       | -0.07   | -0.43   | -0.19   | 0.64    | 0.25    | -0.28  | 0.08    | 0       | -0.14   | 0       | -0.28   | -0.14   | -0.1    | 0.27   |
| <b>CE</b>    | N   | 19      | 19      | 19      | 19      | 19      | 19      | 19     | 19      | 19      | 19      | 18      | 19      | 19      | 19      | 18     |
|              | Ho  | 0.88    | 0.53    | 0.88    | 0.82    | 0.53    | 0.82    | 0.94   | 0.82    | 0.47    | 0.76    | 0.53    | 0.59    | 0.41    | 0.12    | 0.35   |
|              | He  | 0.76    | 0.62    | 0.84    | 0.82    | 0.57    | 0.78    | 0.84   | 0.82    | 0.51    | 0.71    | 0.76    | 0.79    | 0.4     | 0.32    | 0.74   |
|              | P   | 0.02    | 0.52    | 0.62    | 0.64    | 0.82    | 0.73    | 1      | 0.11    | 0.57    | 0.28    | 0.1     | 0.02    | 1       | 0.01    | 0.00   |
|              | A   | 6       | 5       | 9       | 6       | 3       | 6       | 7      | 7       | 3       | 6       | 5       | 7       | 2       | 4       | 4      |
|              | AR  | 5       | 4       | 7       | 6       | 3       | 5       | 6      | 6       | 2       | 4       | 5       | 6       | 2       | 3       | 4      |
|              | AN  | 0       | 0.04    | 0       | 0       | 0       | 0       | 0      | 0.02    | 0.04    | 0       | 0.11    | 0.16    | 0       | 0.18    | 0.2    |
|              | FIS | -0.17   | 0.15    | -0.05   | -0.01   | 0.08    | -0.06   | -0.13  | 0       | 0.08    | -0.08   | 0.31    | 0.26    | -0.03   | 0.64    | 0.53   |

| Loc         |     | Ddor02  | Ddor03  | Ddor07 | Ddor16  | Ddor09 | Ddor08 | Ddor11 | Ddor14  | Ddor20 | Ddor21  | Ddor22 | Ddor12 | Ddor13 | Ddor15 | Ddor18 |
|-------------|-----|---------|---------|--------|---------|--------|--------|--------|---------|--------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|
| <b>CO</b>   | N   | 5       | 5       | 5      | 5       | 5      | 5      | 5      | 5       | 5      | 5       | 5      | 5      | 5      | 4      | 5      |
|             | Ho  | 0.75    | 1       | 1      | 0.25    | 0.5    | locus  | 0.25   | 0.75    | 1      | 0.75    | 0.5    | 0.25   | 0.75   | 0.75   | 0.75   |
|             | He  | 0.86    | 0.79    | 0.75   | 0.82    | 0.68   | -      | 0.25   | 0.75    | 0.86   | 0.75    | 0.46   | 0.25   | 0.54   | 0.61   | 0.71   |
|             | P   | 0.65524 | 0.05789 | 1      | 0.02857 | 1      |        | 1      | 0.65773 | 0.6586 | 0.31564 | 1      | 1      | 1      | 1      | 1      |
|             | A   | 5       | 4       | 4      | 4       | 3      | 1      | 2      | 3       | 5      | 4       | 3      | 2      | 2      | 3      | 3      |
|             | AR  |         |         |        |         |        |        |        |         |        |         |        |        |        |        |        |
|             | AN  | 0       | 0       | 0      | 0.21    | 0.09   | 0      | 0      | 0       | 0      | 0       | 0.09   | 0      | 0      | 0      | 0      |
|             | FIS | 0.14    | -0.33   | -0.41  | 0.73    | 0.29   | N.A.   | 0      | 0       | -0.2   | 0       | -0.09  | 0      | -0.5   | -0.29  | -0.06  |
| <b>COM</b>  | N   | 20      | 20      | 20     | 20      | 20     | 20     | 20     | 20      | 20     | 20      | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     |
|             | Ho  | 0.9     | 0.95    | 0.7    | 0.85    | 0.85   | 0.95   | 0.85   | 0.85    | 0.85   | 0.75    | 0.7    | 0.7    | 0.55   | 0.85   | 0.7    |
|             | He  | 0.9     | 0.89    | 0.84   | 0.82    | 0.79   | 0.92   | 0.79   | 0.9     | 0.89   | 0.78    | 0.85   | 0.76   | 0.58   | 0.88   | 0.8    |
|             | P   | 0.71    | 0.13    | 0.27   | 0.44    | 0.86   | 0.84   | 0.52   | 0.49    | 0.66   | 0.57    | 0.05   | 0.35   | 0.9    | 0.06   | 0.02   |
|             | A   | 10      | 11      | 8      | 7       | 11     | 13     | 6      | 10      | 9      | 5       | 8      | 5      | 4      | 10     | 7      |
|             | AR  | 8       | 8       | 6      | 6       | 7      | 9      | 5      | 8       | 8      | 5       | 7      | 5      | 3      | 7      | 6      |
|             | AN  | 0       | 0       | 0.07   | 0       | 0      | 0      | 0      | 0.02    | 0      | 0.01    | 0.07   | 0.03   | 0      | 0      | 0.05   |
|             | FIS | 0       | -0.07   | 0.17   | -0.04   | -0.07  | -0.04  | -0.08  | 0.05    | 0.04   | 0.04    | 0.18   | 0.09   | 0.05   | 0.03   | 0.13   |
| <b>DION</b> | N   | 19      | 19      | 19     | 19      | 19     | 19     | 19     | 19      | 19     | 19      | 19     | 19     | 19     | 19     | 19     |
|             | Ho  | 0.63    | 0.84    | 0.58   | 0.74    | 0.11   | 0.68   | 0.74   | 0.84    | 0.68   | 0.68    | 0.95   | 0.84   | 0.63   | 0.95   | 0.58   |
|             | He  | 0.89    | 0.84    | 0.83   | 0.81    | 0.49   | 0.8    | 0.8    | 0.87    | 0.74   | 0.7     | 0.86   | 0.71   | 0.57   | 0.83   | 0.56   |
|             | P   | 0.004   | 0.1     | 0.01   | 0.86    | 0.00   | 0.36   | 0.15   | 0.91    | 0.54   | 0.41    | 0.69   | 0.1    | 0.67   | 0.82   | 0.27   |
|             | A   | 10      | 9       | 8      | 7       | 6      | 6      | 7      | 8       | 6      | 5       | 9      | 4      | 3      | 10     | 4      |
|             | AR  | 8       | 7       | 6      | 6       | 4      | 5      | 5      | 7       | 5      | 5       | 7      | 4      | 3      | 7      | 3      |
|             | AN  | 0.13    | 0       | 0.13   | 0.04    | 0.27   | 0.03   | 0.01   | 0.02    | 0      | 0       | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      |
|             | FIS | 0.3     | 0       | 0.31   | 0.09    | 0.79   | 0.15   | 0.09   | 0.04    | 0.08   | 0.02    | -0.11  | -0.19  | -0.11  | -0.14  | -0.04  |

| Loc         |     | Ddor02 | Ddor03 | Ddor07 | Ddor16 | Ddor09 | Ddor08 | Ddor11 | Ddor14 | Ddor20 | Ddor21 | Ddor22 | Ddor12 | Ddor13 | Ddor15 | Ddor18 |  |
|-------------|-----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--|
| <b>ES</b>   | N   | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      |  |
|             | Ho  | 1      | 0.8    | 0.6    | 0.8    | 0.8    | 1      | 0.8    | 0.8    | 0.6    | 0.6    | 0.4    | 0.8    | 0.4    | 0.8    | 0.2    |  |
|             | He  | 0.82   | 0.71   | 0.71   | 0.78   | 0.89   | 0.87   | 0.73   | 0.76   | 0.87   | 0.71   | 0.51   | 0.6    | 0.53   | 0.8    | 0.38   |  |
|             | P   | 0.9    | 1      | 1      | 1      | 0.61   | 1      | 1      | 1      | 0.29   | 1      | 0.33   | 1      | 1      | 0.65   | 0.11   |  |
|             | A   | 5      | 4      | 4      | 4      | 6      | 5      | 4      | 5      | 5      | 3      | 3      | 3      | 2      | 4      | 3      |  |
|             | AR  |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |  |
|             | AN  | 0      | 0      | 0.02   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.11   | 0      | 0      | 0      | 0.2    | 0      | 0      |  |
|             | FIS | -0.25  | -0.14  | 0.17   | -0.03  | 0.11   | -0.18  | -0.1   | -0.07  | 0.33   | 0.17   | 0.24   | -0.39  | 0.27   | 0      | 0.5    |  |
| <b>GASP</b> | N   | 13     | 12     | 13     | 13     | 13     | 13     | 13     | 13     | 13     | 13     | 13     | 13     | 13     | 13     | 13     |  |
|             | Ho  | 0.83   | 0.83   | 0.92   | 0.67   | 0.75   | 0.75   | 0.83   | 0.92   | 0.75   | 0.42   | 0.83   | 0.5    | 0.67   | 0.83   | 0.75   |  |
|             | He  | 0.85   | 0.87   | 0.82   | 0.81   | 0.7    | 0.88   | 0.81   | 0.9    | 0.84   | 0.75   | 0.81   | 0.7    | 0.69   | 0.66   | 0.74   |  |
|             | P   | 0.67   | 0.4    | 0.13   | 0.53   | 0.34   | 0.07   | 1      | 0.41   | 0.56   | 0.03   | 0.07   | 0.36   | 1      | 0.93   | 0.65   |  |
|             | A   | 7      | 8      | 6      | 6      | 5      | 8      | 6      | 9      | 6      | 4      | 6      | 6      | 3      | 4      | 4      |  |
|             | AR  | 6      | 7      | 6      | 6      | 4      | 7      | 6      | 8      | 6      | 4      | 6      | 5      | 3      | 4      | 4      |  |
|             | AN  | 0      | 0.02   | 0      | 0.08   | 0      | 0.05   | 0      | 0      | 0.08   | 0.14   | 0      | 0.11   | 0      | 0      | 0      |  |
|             | FIS | 0.02   | 0.04   | -0.12  | 0.18   | -0.08  | 0.15   | -0.03  | -0.02  | 0.11   | 0.46   | -0.03  | 0.3    | 0.04   | -0.28  | -0.02  |  |
| <b>ICAT</b> | N   | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 4      | 5      |  |
|             | Ho  | 0.75   | 1      | 1      | 0.75   | 1      | 0.75   | 1      | 0.75   | 0      | 0.5    | 0.75   | 0.75   | 0.5    | 0.5    | 0      |  |
|             | He  | 0.64   | 0.93   | 0.89   | 0.75   | 0.82   | 0.89   | 0.82   | 0.82   | 0.43   | 0.43   | 0.79   | 0.68   | 0.57   | 0.61   | 0.57   |  |
|             | P   | 1      | 1      | 1      | 0.66   | 0.77   | 0.43   | 1      | 0.77   | 0.14   | 1      | 1      | 1      | 1      | 0.43   | 0.09   |  |
|             | A   | 4      | 6      | 5      | 3      | 4      | 6      | 4      | 4      | 2      | 2      | 4      | 3      | 2      | 3      | 2      |  |
|             | AR  |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |  |
|             | AN  | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.2    | 0      | 0.07   | 0      | 0      | 0      | 0.24   |  |
|             | FIS | -0.2   | -0.09  | -0.14  | 0      | -0.26  | 0.18   | -0.26  | 0.1    | 1      | -0.2   | 0.05   | -0.13  | 0.14   | 0.2    | 1      |  |



| Loc        |     | Ddor02 | Ddor03 | Ddor07 | Ddor16 | Ddor09 | Ddor08 | Ddor11 | Ddor14 | Ddor20 | Ddor21 | Ddor22 | Ddor12 | Ddor13 | Ddor15 | Ddor18 |
|------------|-----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| <b>IHU</b> | N   | 18     | 18     | 18     | 18     | 17     | 18     | 18     | 18     | 18     | 18     | 18     | 18     | 18     | 18     | 18     |
|            | Ho  | 0.82   | 0.94   | 0.76   | 0.82   | 0.65   | 0.82   | 0.76   | 0.65   | 0.71   | 0.94   | 0.76   | 0.82   | 0.47   | 0.76   | 0.94   |
|            | He  | 0.88   | 0.87   | 0.81   | 0.85   | 0.82   | 0.85   | 0.76   | 0.78   | 0.83   | 0.78   | 0.78   | 0.78   | 0.57   | 0.76   | 0.77   |
|            | P   | 0.00   | 0.98   | 0.05   | 0.26   | 0.01   | 0.55   | 0.28   | 0.06   | 0.23   | 0.03   | 0.11   | 0.09   | 0.82   | 0.59   | 0.63   |
|            | A   | 10     | 10     | 6      | 8      | 6      | 9      | 6      | 8      | 9      | 6      | 6      | 6      | 3      | 6      | 6      |
|            | AR  | 8      | 8      | 5      | 7      | 5      | 7      | 5      | 6      | 7      | 5      | 5      | 5      | 3      | 5      | 5      |
|            | AN  | 0.02   | 0      | 0      | 0.03   | 0.07   | 0      | 0      | 0.05   | 0.08   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.02   | 0      |
|            | FIS | 0.06   | -0.08  | 0.06   | 0.03   | 0.21   | 0.03   | 0      | 0.18   | 0.15   | -0.22  | 0.02   | -0.06  | 0.18   | -0.01  | -0.23  |
| <b>LG</b>  | N   | 16     | 14     | 16     | 16     | 16     | 16     | 14     | 16     | 16     | 15     | 14     | 16     | 16     | 16     | 16     |
|            | Ho  | 0.67   | 0.78   | 0.78   | 0.67   | 0.78   | 0.78   | 0.56   | 0.89   | 0.67   | 0.56   | 0.56   | 0.11   | 0.44   | 0.67   | 0.44   |
|            | He  | 0.85   | 0.85   | 0.82   | 0.73   | 0.79   | 0.83   | 0.84   | 0.87   | 0.76   | 0.47   | 0.66   | 0.59   | 0.66   | 0.84   | 0.52   |
|            | P   | 0.06   | 0.48   | 0.49   | 0.84   | 0.46   | 0.11   | 0.00   | 0.77   | 0.33   | 1      | 0.5    | 0.00   | 0.12   | 0.61   | 0.42   |
|            | A   | 7      | 7      | 5      | 5      | 7      | 7      | 6      | 6      | 4      | 4      | 5      | 4      | 5      | 6      | 3      |
|            | AR  | 7      | 7      | 5      | 5      | 7      | 7      | 6      | 6      | 4      | 4      | 5      | 4      | 5      | 6      | 3      |
|            | AN  | 0.08   | 0.03   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.18   | 0.03   | 0      | 0      | 0.07   | 0.22   | 0      | 0.1    | 0      |
|            | FIS | 0.23   | 0.09   | 0.05   | 0.09   | 0.02   | 0.07   | 0.35   | -0.02  | 0.14   | -0.19  | 0.17   | 0.82   | 0.34   | 0.22   | 0.16   |
| <b>LOR</b> | N   | 19     | 19     | 19     | 19     | 18     | 19     | 19     | 19     | 19     | 19     | 16     | 19     | 19     | 19     | 19     |
|            | Ho  | 0.73   | 0.93   | 0.6    | 0.6    | 0.2    | 0.8    | 0.67   | 0.53   | 0.73   | 0.93   | 0.8    | 0.6    | 0.47   | 0.93   | 0.87   |
|            | He  | 0.84   | 0.88   | 0.75   | 0.73   | 0.36   | 0.85   | 0.71   | 0.79   | 0.72   | 0.76   | 0.78   | 0.61   | 0.54   | 0.9    | 0.68   |
|            | P   | 0.52   | 0.91   | 0.3    | 0.44   | 0.04   | 0.56   | 0.37   | 0.06   | 0.64   | 0.25   | 0.26   | 0.45   | 0.6    | 0.24   | 0.61   |
|            | A   | 8      | 9      | 5      | 6      | 4      | 8      | 4      | 6      | 5      | 6      | 6      | 6      | 3      | 9      | 4      |
|            | AR  | 7      | 7      | 5      | 5      | 3      | 6      | 4      | 5      | 5      | 5      | 5      | 5      | 3      | 8      | 4      |
|            | AN  | 0      | 0      | 0.02   | 0.11   | 0.1    | 0.01   | 0      | 0.07   | 0.01   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      |
|            | FIS | 0.13   | -0.06  | 0.21   | 0.18   | 0.45   | 0.06   | 0.06   | 0.33   | -0.02  | -0.24  | -0.03  | 0.02   | 0.15   | -0.04  | -0.29  |

| <b>Loc</b>  |     | Ddor02 | Ddor03 | Ddor07 | Ddor16 | Ddor09 | Ddor08 | Ddor11 | Ddor14 | Ddor20 | Ddor21 | Ddor22 | Ddor12 | Ddor13 | Ddor15 | Ddor18 |
|-------------|-----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| <b>LPLA</b> | N   | 13     | 13     | 13     | 13     | 11     | 13     | 13     | 12     | 13     | 12     | 13     | 13     | 13     | 13     | 13     |
|             | Ho  | 1      | 0.78   | 0.67   | 0.67   | 0.78   | 0.78   | 0.56   | 1      | 0.89   | 0.78   | 0.67   | 0.56   | 0.33   | 0.22   | 0.44   |
|             | He  | 0.84   | 0.88   | 0.84   | 0.88   | 0.82   | 0.9    | 0.78   | 0.9    | 0.88   | 0.73   | 0.77   | 0.76   | 0.31   | 0.31   | 0.65   |
|             | P   | 0.92   | 0.66   | 0.59   | 0.34   | 0.77   | 0.46   | 0.07   | 0.9    | 0.71   | 0.93   | 0.1    | 0.3    | 1      | 0.17   | 0.09   |
|             | A   | 7      | 7      | 7      | 7      | 6      | 9      | 5      | 10     | 6      | 4      | 7      | 5      | 4      | 3      | 4      |
|             | AR  | 7      | 7      | 7      | 7      | 6      | 9      | 5      | 9      | 6      | 4      | 7      | 5      | 4      | 3      | 4      |
|             | AN  | 0      | 0      | 0.04   | 0.04   | 0.07   | 0.02   | 0.07   | 0      | 0.02   | 0      | 0.03   | 0.03   | 0      | 0      | 0.09   |
|             | FIS | -0.2   | 0.12   | 0.21   | 0.25   | 0.06   | 0.14   | 0.3    | -0.13  | -0.02  | -0.08  | 0.14   | 0.28   | -0.07  | 0.29   | 0.33   |
| <b>MCO</b>  | N   | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     | 16     |
|             | Ho  | 1      | 0.69   | 0.94   | 0.81   | 0.38   | 0.56   | 0.81   | 0.94   | 0.56   | 0.81   | 0.69   | 0.75   | 0.31   | 0.81   | 0.69   |
|             | He  | 0.91   | 0.83   | 0.82   | 0.86   | 0.61   | 0.78   | 0.76   | 0.79   | 0.61   | 0.72   | 0.84   | 0.72   | 0.36   | 0.82   | 0.59   |
|             | P   | 0.65   | 0.47   | 0.08   | 0.83   | 0.02   | 0.01   | 0.77   | 0.84   | 0.8    | 0.71   | 0.12   | 0.96   | 0.57   | 0.37   | 0.89   |
|             | A   | 10     | 9      | 7      | 8      | 5      | 9      | 6      | 6      | 4      | 4      | 8      | 6      | 3      | 8      | 5      |
|             | AR  | 9      | 7      | 6      | 7      | 4      | 7      | 5      | 5      | 4      | 4      | 7      | 5      | 2      | 6      | 4      |
|             | AN  | 0      | 0.04   | 0      | 0      | 0.1    | 0.09   | 0      | 0      | 0.01   | 0      | 0.06   | 0      | 0      | 0      | 0      |
|             | FIS | -0.1   | 0.17   | -0.14  | 0.05   | 0.4    | 0.28   | -0.07  | -0.2   | 0.08   | -0.13  | 0.19   | -0.04  | 0.15   | 0.01   | -0.17  |
| <b>MUL</b>  | N   | 21     | 21     | 21     | 21     | 21     | 21     | 21     | 21     | 21     | 21     | 20     | 21     | 21     | 21     | 21     |
|             | Ho  | 0.85   | 0.8    | 0.7    | 0.8    | 0.7    | 0.85   | 0.7    | 0.75   | 0.7    | 0.8    | 0.75   | 0.4    | 0.65   | 0.8    | 0.65   |
|             | He  | 0.86   | 0.86   | 0.81   | 0.78   | 0.75   | 0.85   | 0.76   | 0.7    | 0.58   | 0.69   | 0.81   | 0.71   | 0.67   | 0.81   | 0.74   |
|             | P   | 0.07   | 0.11   | 0.17   | 0.84   | 0.58   | 0.14   | 0.35   | 0.21   | 0.79   | 0.66   | 0.9    | 0.003  | 0.97   | 0.26   | 0.62   |
|             | A   | 8      | 9      | 7      | 7      | 7      | 9      | 6      | 6      | 5      | 5      | 6      | 5      | 4      | 7      | 5      |
|             | AR  | 7      | 7      | 6      | 5      | 5      | 7      | 5      | 5      | 4      | 4      | 5      | 4      | 4      | 6      | 4      |
|             | AN  | 0.03   | 0      | 0.04   | 0      | 0.01   | 0      | 0.04   | 0      | 0      | 0      | 0.01   | 0.15   | 0      | 0      | 0.01   |
|             | FIS | 0.01   | 0.07   | 0.13   | -0.02  | 0.07   | 0      | 0.08   | -0.08  | -0.21  | -0.16  | 0.07   | 0.44   | 0.03   | 0.01   | 0.12   |

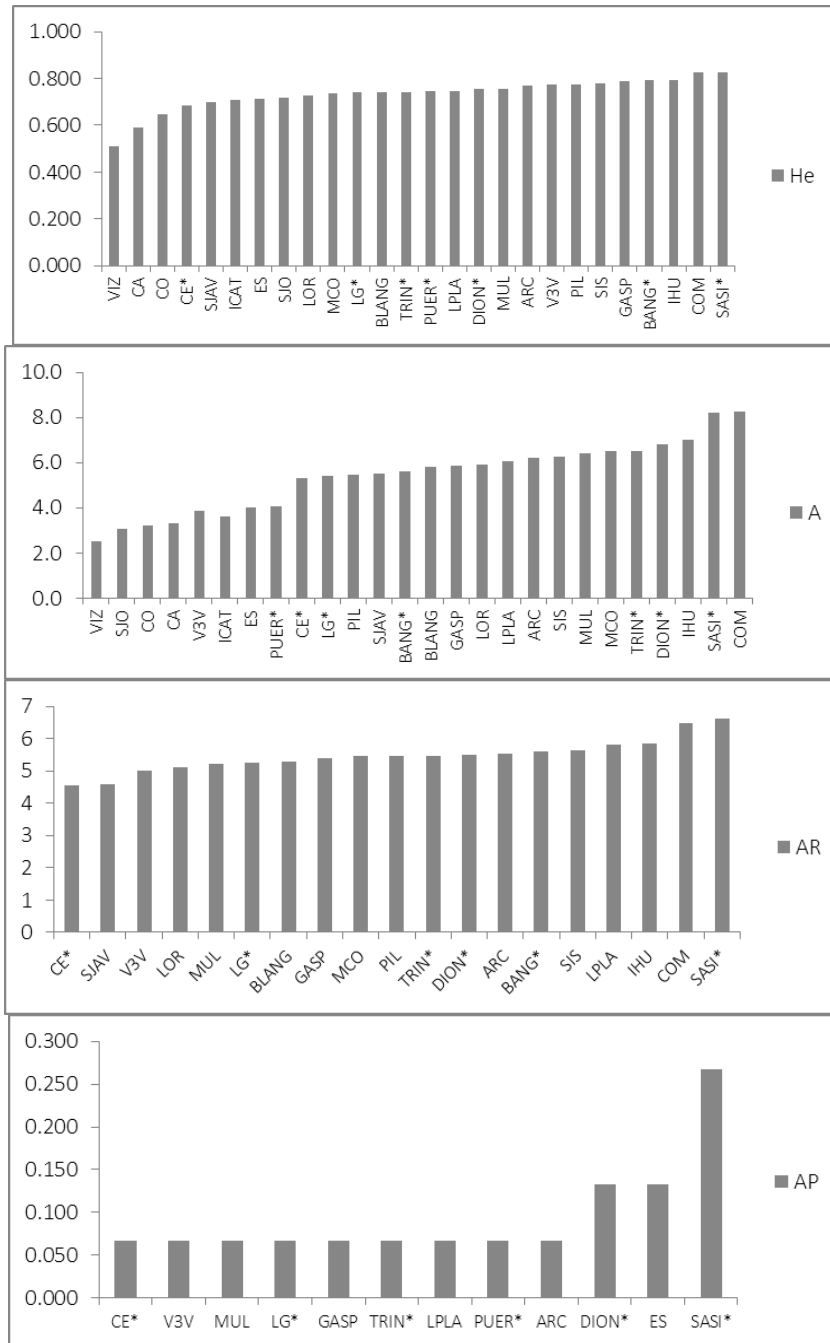
| Loc         |     | Ddor02 | Ddor03 | Ddor07 | Ddor16 | Ddor09 | Ddor08 | Ddor11 | Ddor14 | Ddor20 | Ddor21 | Ddor22 | Ddor12 | Ddor13 | Ddor15 | Ddor18 |
|-------------|-----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| <b>PIL</b>  | N   | 10     | 10     | 10     | 10     | 10     | 10     | 10     | 10     | 10     | 10     | 8      | 10     | 10     | 10     | 10     |
|             | Ho  | 1      | 0.88   | 0.63   | 0.88   | 0.75   | 0.75   | 0.75   | 1      | 1      | 0.75   | 0.63   | 0.88   | 0.63   | 0.75   | 0.63   |
|             | He  | 0.92   | 0.87   | 0.8    | 0.87   | 0.62   | 0.67   | 0.73   | 0.83   | 0.78   | 0.63   | 0.79   | 0.81   | 0.78   | 0.83   | 0.75   |
|             | P   | 0.71   | 0.33   | 0.35   | 0.66   | 1      | 0.78   | 0.64   | 0.94   | 0.25   | 1      | 0.16   | 0.74   | 0.28   | 0.13   | 0.73   |
|             | A   | 9      | 6      | 5      | 7      | 6      | 5      | 6      | 5      | 6      | 3      | 5      | 5      | 4      | 5      | 5      |
|             | AR  | 9      | 6      | 5      | 7      | 6      | 5      | 6      | 5      | 6      | 3      | 5      | 5      | 4      | 5      | 5      |
|             | AN  | 0.01   | 0      | 0.04   | 0.03   | 0      | 0.03   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.06   | 0      | 0      | 0.05   | 0.06   |
|             | FIS | -0.1   | -0.01  | 0.23   | -0.01  | -0.24  | -0.14  | -0.02  | -0.23  | -0.3   | -0.22  | 0.22   | -0.09  | 0.2    | 0.1    | 0.18   |
| <b>PUER</b> | N   | 9      | 10     | 10     | 10     | 10     | 10     | 7      | 10     | 10     | 10     | 8      | 10     | 10     | 10     | 10     |
|             | Ho  | 0.5    | 0.75   | 0.5    | 0.75   | 1      | 0.75   | 0.25   | 0.25   | 0.75   | 0.25   | 1      | 0      | 0.5    | 0.5    | 0.75   |
|             | He  | 0.68   | 0.89   | 0.82   | 0.86   | 0.75   | 0.89   | 0.89   | 0.75   | 0.89   | 0.25   | 0.89   | 0.71   | 0.46   | 0.86   | 0.61   |
|             | P   | 1      | 0.43   | 0.32   | 0.66   | 1      | 0.12   | 0.01   | 0.14   | 0.12   | 1      | 1      | 0.03   | 1      | 0.09   | 1      |
|             | A   | 3      | 6      | 4      | 5      | 4      | 5      | 5      | 3      | 5      | 2      | 5      | 3      | 3      | 5      | 3      |
|             | AR  |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
|             | AN  | 0.2    | 0      | 0.06   | 0.07   | 0      | 0.09   | 0.17   | 0.1    | 0.17   | 0.09   | 0      | 0.27   | 0      | 0.12   | 0      |
|             | FIS | 0.29   | 0.18   | 0.43   | 0.14   | -0.41  | 0.18   | 0.75   | 0.7    | 0.18   | 0      | -0.14  | 1      | -0.09  | 0.45   | -0.29  |
| <b>SASI</b> | N   | 19     | 19     | 19     | 19     | 18     | 19     | 19     | 19     | 19     | 17     | 18     | 19     | 19     | 19     | 19     |
|             | Ho  | 0.67   | 0.67   | 0.8    | 0.67   | 0.4    | 0.8    | 0.87   | 0.93   | 0.8    | 0.8    | 0.8    | 0.73   | 0.53   | 0.87   | 0.73   |
|             | He  | 0.9    | 0.84   | 0.83   | 0.86   | 0.83   | 0.87   | 0.85   | 0.89   | 0.79   | 0.84   | 0.84   | 0.7    | 0.71   | 0.89   | 0.78   |
|             | P   | 0.07   | 0.48   | 0.07   | 0.02   | 0.00   | 0.81   | 0.11   | 0.06   | 0.63   | 0.7    | 0.9    | 0.19   | 0.16   | 0.66   | 0.79   |
|             | A   | 11     | 11     | 8      | 9      | 8      | 9      | 8      | 10     | 8      | 7      | 7      | 6      | 4      | 9      | 8      |
|             | AR  | 8      | 8      | 7      | 7      | 7      | 7      | 7      | 8      | 6      | 6      | 6      | 5      | 4      | 7      | 6      |
|             | AN  | 0.05   | 0.08   | 0.02   | 0.12   | 0.19   | 0      | 0      | 0      | 0.05   | 0.05   | 0      | 0      | 0      | 0.02   | 0      |
|             | FIS | 0.27   | 0.21   | 0.04   | 0.23   | 0.53   | 0.08   | -0.02  | -0.05  | -0.01  | 0.05   | 0.05   | -0.05  | 0.26   | 0.02   | 0.06   |

| Loc         |     | Ddor02 | Ddor03 | Ddor07 | Ddor16 | Ddor09 | Ddor08 | Ddor11 | Ddor14 | Ddor20 | Ddor21 | Ddor22 | Ddor12 | Ddor13 | Ddor15 | Ddor18 |
|-------------|-----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| <b>SIS</b>  | N   | 15     | 15     | 15     | 15     | 15     | 15     | 15     | 15     | 15     | 15     | 12     | 15     | 15     | 15     | 15     |
|             | Ho  | 0.75   | 0.83   | 0.83   | 0.67   | 0.42   | 0.83   | 0.83   | 0.58   | 0.92   | 0.83   | 0.58   | 0.83   | 0.67   | 0.83   | 0.92   |
|             | He  | 0.87   | 0.89   | 0.84   | 0.82   | 0.67   | 0.79   | 0.81   | 0.73   | 0.74   | 0.66   | 0.85   | 0.83   | 0.59   | 0.84   | 0.74   |
|             | P   | 0.39   | 0.8    | 0.8    | 0.09   | 0.14   | 0.88   | 0.2    | 0.11   | 0.6    | 0.93   | 0.004  | 0.43   | 0.62   | 0.51   | 0.77   |
|             | A   | 9      | 9      | 7      | 7      | 5      | 6      | 6      | 7      | 6      | 4      | 6      | 6      | 3      | 7      | 6      |
|             | AR  | 8      | 8      | 6      | 6      | 4      | 6      | 5      | 6      | 5      | 4      | 6      | 6      | 3      | 6      | 5      |
|             | AN  | 0      | 0.03   | 0      | 0.04   | 0.17   | 0      | 0      | 0.11   | 0      | 0      | 0.14   | 0      | 0      | 0.05   | 0      |
|             | FIS | 0.14   | 0.07   | 0      | 0.2    | 0.39   | -0.06  | -0.03  | 0.21   | -0.25  | -0.29  | 0.32   | 0      | -0.13  | 0.01   | -0.25  |
| <b>SJAV</b> | N   | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     | 20     |
|             | Ho  | 0.74   | 0.63   | 0.95   | 0.79   | 0.68   | 0.84   | 0.63   | 0.58   | 0.47   | 0.47   | 0.74   | 0.63   | 0.58   | 0.63   | 0.68   |
|             | He  | 0.78   | 0.74   | 0.85   | 0.75   | 0.63   | 0.88   | 0.73   | 0.66   | 0.5    | 0.54   | 0.76   | 0.61   | 0.64   | 0.73   | 0.7    |
|             | P   | 0.82   | 0.4    | 0.09   | 0.84   | 0.64   | 0.44   | 0.65   | 0.83   | 0.69   | 0.45   | 0.16   | 0.79   | 0.86   | 0.2    | 0.02   |
|             | A   | 8      | 6      | 8      | 6      | 3      | 9      | 5      | 4      | 5      | 4      | 6      | 5      | 4      | 6      | 4      |
|             | AR  | 5      | 5      | 7      | 5      | 3      | 8      | 4      | 3      | 4      | 3      | 5      | 4      | 4      | 5      | 4      |
|             | AN  | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.01   | 0.05   | 0.05   | 0      | 0      | 0      | 0.05   | 0.03   | 0.07   | 0.05   |
|             | FIS | 0.05   | 0.15   | -0.12  | -0.05  | -0.1   | 0.05   | 0.13   | 0.12   | 0.06   | 0.13   | 0.03   | -0.03  | 0.1    | 0.14   | 0.02   |
| <b>SJO</b>  | N   | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      | 3      |
|             | Ho  | 1      | 0.67   | 1      | 0.33   | 0.67   | 1      | 1      |        | 0.67   | 0.67   | 0      | 0      | 0.67   | 0.67   | 0.33   |
|             | He  | 0.93   | 0.8    | 0.87   | 0.73   | 0.73   | 0.73   | 0.87   | -      | 0.8    | 0.6    | 0.53   | 0.53   | 0.53   | 0.8    | 0.6    |
|             | P   | 1      | 0.6    | 1      | 0.2    | 1      | 1      | 1      | -      | 0.6    | 1      | 0.2    | 0.2    | 1      | 0.6    | 1      |
|             | A   | 5      | 4      | 4      | 3      | 3      | 3      | 4      | 1      | 4      | 3      | 2      | 2      | 2      | 4      | 2      |
|             | AR  |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
|             | AN  | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.2    | 0.04   | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.04   |
|             | FIS | -0.09  | 0.2    | -0.2   | 0.6    | 0.11   | -0.5   | -0.2   | N.A.   | 0.2    | -0.14  | 1      | 1      | -0.33  | 0.2    | 0.5    |

| Loc         |     | Ddor02 | Ddor03 | Ddor07 | Ddor16 | Ddor09 | Ddor08 | Ddor11 | Ddor14 | Ddor20 | Ddor21 | Ddor22 | Ddor12 | Ddor13 | Ddor15 | Ddor18 |
|-------------|-----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| <b>TRIN</b> | N   | 21     | 21     | 21     | 21     | 18     | 21     | 21     | 21     | 20     | 21     | 19     | 21     | 21     | 21     | 21     |
|             | Ho  | 0.6    | 0.8    | 0.87   | 0.8    | 0.73   | 0.33   | 0.4    | 0.87   | 0.8    | 0.53   | 0.87   | 0.4    | 0.53   | 0.6    | 0.53   |
|             | He  | 0.84   | 0.91   | 0.87   | 0.82   | 0.84   | 0.4    | 0.69   | 0.76   | 0.84   | 0.6    | 0.68   | 0.75   | 0.71   | 0.61   | 0.79   |
|             | P   | 0.05   | 0.05   | 0.96   | 0.14   | 0.11   | 0.39   | 0.00   | 0.68   | 0.51   | 0.7    | 0.06   | 0.01   | 0.04   | 0.31   | 0.02   |
|             | A   | 9      | 10     | 8      | 6      | 9      | 4      | 6      | 9      | 7      | 3      | 5      | 5      | 6      | 5      | 6      |
|             | AR  | 7      | 8      | 7      | 6      | 7      | 3      | 5      | 6      | 6      | 3      | 4      | 4      | 5      | 4      | 5      |
|             | AN  | 0.14   | 0.06   | 0.01   | 0      | 0.09   | 0.01   | 0.19   | 0      | 0.05   | 0.02   | 0      | 0.19   | 0      | 0.01   | 0.16   |
|             | FIS | 0.29   | 0.13   | 0.01   | 0.03   | 0.13   | 0.18   | 0.43   | -0.14  | 0.05   | 0.12   | -0.29  | 0.48   | 0.26   | 0.02   | 0.33   |
| <b>V3V</b>  | N   | 19     | 19     | 19     | 19     | 19     | 18     | 19     | 19     | 19     | 19     | 19     | 19     | 19     | 19     | 19     |
|             | Ho  | 0.89   | 0.83   | 0.83   | 0.89   | 0.83   | 0.83   | 0.94   | 0.83   | 0.72   | 0.61   | 0.94   | 0.67   | 0.39   | 0.5    | 0.61   |
|             | He  | 0.82   | 0.87   | 0.79   | 0.78   | 0.74   | 0.86   | 0.78   | 0.83   | 0.73   | 0.67   | 0.85   | 0.83   | 0.57   | 0.72   | 0.76   |
|             | P   | 0.65   | 0.5    | 0.5    | 0.32   | 0.67   | 0.03   | 0.34   | 0.08   | 0.39   | 0.86   | 0.24   | 0.12   | 0.32   | 0.004  | 0.75   |
|             | A   | 7      | 11     | 7      | 5      | 7      | 8      | 5      | 6      | 6      | 5      | 7      | 6      | 3      | 7      | 6      |
|             | AR  | 6      | 8      | 6      | 5      | 5      | 7      | 5      | 6      | 5      | 4      | 6      | 6      | 3      | 5      | 5      |
|             | AN  | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0.07   | 0      | 0      | 0.03   | 0.05   | 0.04   |
|             | FIS | -0.09  | 0.05   | -0.05  | -0.14  | -0.14  | 0.03   | -0.22  | 0      | 0.01   | 0.09   | -0.12  | 0.2    | 0.32   | 0.31   | 0.2    |
| <b>VIZ</b>  | N   | 2      | 1      | 2      | 2      | 2      | 2      | 2      | 2      | 2      | 2      | 2      | 2      | 2      | 2      | 2      |
|             | Ho  | 1      | 1      | 1      | 1      | 0.5    | 0.5    | 1      | 0.5    | 0.5    | 0      | 1      | 0      | 0.5    | 1      | 1      |
|             | He  | 0.625  | 0.5    | 0.75   | 0.625  | 0.375  | 0.625  | 0.625  | 0.375  | 0.375  | 0      | 0.625  | 0.5    | 0.375  | 0.625  | 0.625  |
|             | P   |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
|             | A   | 3      | 2      | 4      | 3      | 2      | 3      | 3      | 2      | 2      | 1      | 3      | 2      | 2      | 3      | 3      |
|             | AR  |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
|             | AN  |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
|             | FIS | -0.6   | -1     | -0.333 | -0.6   | -0.333 | 0.2    | -0.6   | -0.333 | -0.333 |        | -0.6   | 1      | -0.333 | -0.6   | -0.6   |

**Tabla XI** Se muestran los valores de diversidad genética multilocus para cada localidad de muestreo. En la parte izquierda de la tabla se muestran las localidades, posteriormente el tamaño de muestra (N), la heterocigosidad observada (Ho), la heterocigosidad esperada (He), probabilidad de desequilibrio de H-W (P), número de alelos (A), riqueza alélica ponderada por tamaño de muestra ocho (AR), la frecuencia alélica de alelos privados (AP), y el índice de endogamia  $F_{IS}$  y el coeficiente de parentesco de Ritland (R) y la frecuencia de alelos nulos (AN). Las localidades marcadas con \* mostraron un déficit de heterocigotos significativo ( $p < 0.001$ ). Los análisis se realizaron en los programas ARLEQUIN V 3.5.1.2 (Excoffier y Lischer, 2010), para el cálculo de AR se usó FSTAT v 2.9.3.2 (Goudet, 2002), para el cálculo de alelos nulos FREENA (Chapuis y Estoup 2007), y para el cálculo de déficit de He el programa GENEPOP v4.0 (Rousset 2008).

|                 | N  | Ho    | He    | P  | A | AR | AP    | FIS    | R     | AN    |
|-----------------|----|-------|-------|----|---|----|-------|--------|-------|-------|
| <b>ARC</b>      | 13 | 0.811 | 0.770 | ns | 6 | 6  | 0.067 | -0.059 | 0.013 | 0.010 |
| <b>BANG*</b>    | 11 | 0.692 | 0.792 | ns | 6 | 6  | 0.000 | 0.128  | 0.020 | 0.043 |
| <b>BLANG</b>    | 15 | 0.655 | 0.740 | ns | 6 | 5  | 0.000 | 0.124  | 0.110 | 0.047 |
| <b>CA</b>       | 5  | 0.600 | 0.590 | ns | 3 | -  | 0.000 | -0.026 | 0.100 | 0.019 |
| <b>CE*</b>      | 19 | 0.631 | 0.685 | ns | 5 | 5  | 0.067 | 0.101  | 0.102 | 0.050 |
| <b>CO</b>       | 5  | 0.661 | 0.648 | ns | 3 | -  | 0.000 | -0.051 | 0.097 | 0.026 |
| <b>COM</b>      | 20 | 0.800 | 0.825 | ns | 8 | 6  | 0.000 | 0.032  | 0.017 | 0.017 |
| <b>DION*</b>    | 19 | 0.698 | 0.754 | ns | 7 | 6  | 0.133 | 0.085  | 0.045 | 0.042 |
| <b>ES</b>       | 5  | 0.693 | 0.711 | ns | 4 | -  | 0.133 | 0.042  | 0.161 | 0.022 |
| <b>GASP</b>     | 13 | 0.750 | 0.788 | ns | 6 | 5  | 0.067 | 0.048  | 0.106 | 0.032 |
| <b>ICAT</b>     | 5  | 0.667 | 0.710 | ns | 4 | -  | 0.000 | 0.093  | 0.079 | 0.034 |
| <b>IHU</b>      | 18 | 0.776 | 0.792 | ns | 7 | 6  | 0.000 | 0.021  | 0.013 | 0.018 |
| <b>LG*</b>      | 16 | 0.622 | 0.739 | ns | 5 | 5  | 0.067 | 0.168  | 0.123 | 0.047 |
| <b>LOR</b>      | 19 | 0.693 | 0.726 | ns | 6 | 5  | 0.000 | 0.061  | 0.051 | 0.021 |
| <b>LPLA</b>     | 13 | 0.674 | 0.748 | ns | 6 | 6  | 0.067 | 0.109  | 0.041 | 0.027 |
| <b>MCO</b>      | 16 | 0.717 | 0.735 | ns | 7 | 5  | 0.000 | 0.032  | 0.039 | 0.020 |
| <b>MUL</b>      | 21 | 0.727 | 0.758 | ns | 6 | 5  | 0.067 | 0.038  | 0.042 | 0.019 |
| <b>PIL</b>      | 10 | 0.792 | 0.777 | ns | 5 | 5  | 0.000 | -0.028 | 0.024 | 0.019 |
| <b>PUER*</b>    | 9  | 0.567 | 0.748 | ns | 4 | -  | 0.067 | 0.226  | 0.085 | 0.089 |
| <b>SASI*</b>    | 19 | 0.738 | 0.828 | ns | 8 | 7  | 0.267 | 0.111  | 0.060 | 0.039 |
| <b>SIS</b>      | 15 | 0.756 | 0.778 | ns | 6 | 6  | 0.000 | 0.022  | 0.018 | 0.036 |
| <b>SJAV</b>     | 20 | 0.670 | 0.701 | ns | 6 | 5  | 0.000 | 0.047  | 0.039 | 0.021 |
| <b>SJO</b>      | 3  | 0.619 | 0.719 | ns | 3 | -  | 0.000 | 0.167  | 0.060 | -     |
| <b>TRIN*</b>    | 21 | 0.644 | 0.741 | ns | 7 | 5  | 0.067 | 0.134  | 0.071 | 0.062 |
| <b>V3V</b>      | 14 | 0.694 | 0.753 | ns | 6 | 5  | 0.067 | 0.083  | 0.023 | 0.013 |
| <b>VIZ</b>      | 2  | 0.700 | 0.508 | ns | 3 | -  | 0.000 | -0.362 | 0.008 | -     |
| <b>promedio</b> | 13 | 0.694 | 0.733 | ns | 5 | 5  | 0.044 | 0.052  | 0.060 | 0.03  |

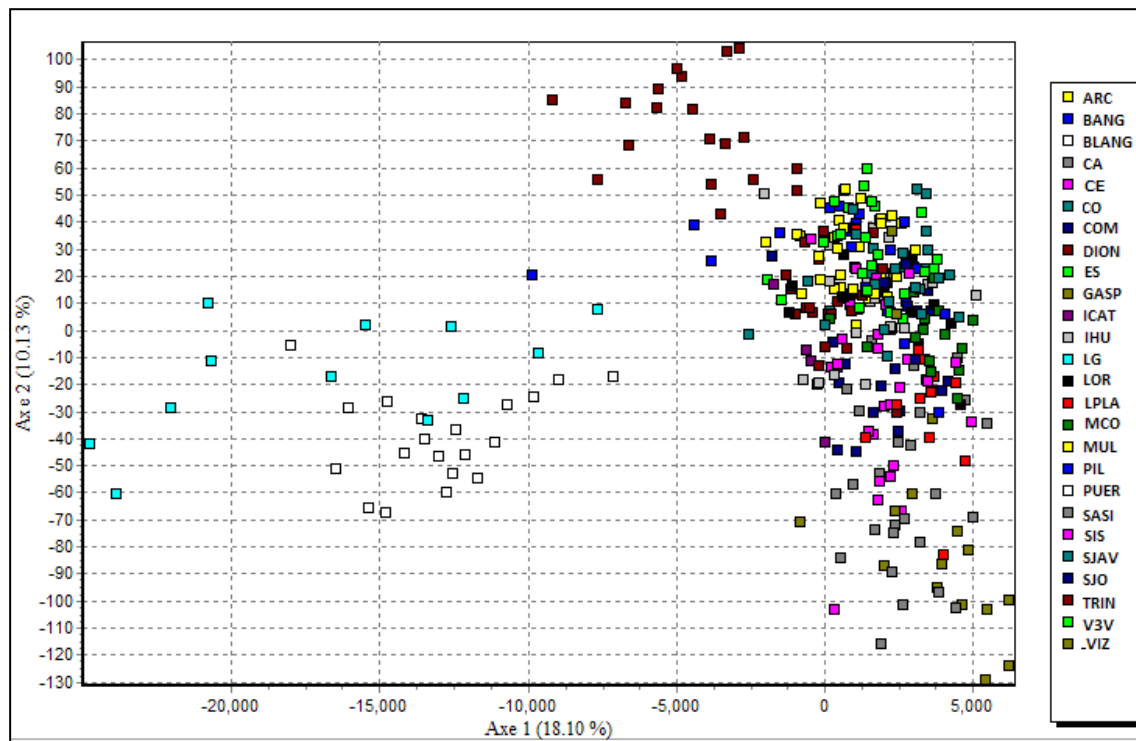


**Figura 21** Valores promedio de A: Heterocigosidad esperada; B: Número de alelos; C: Riqueza alélica; y D: Coeficiente de parentesco, por localidad.

## ANÁLISIS DE ESTRUCTURACIÓN POBLACIONAL

### *Análisis Factorial de Correspondencia (AFC)*

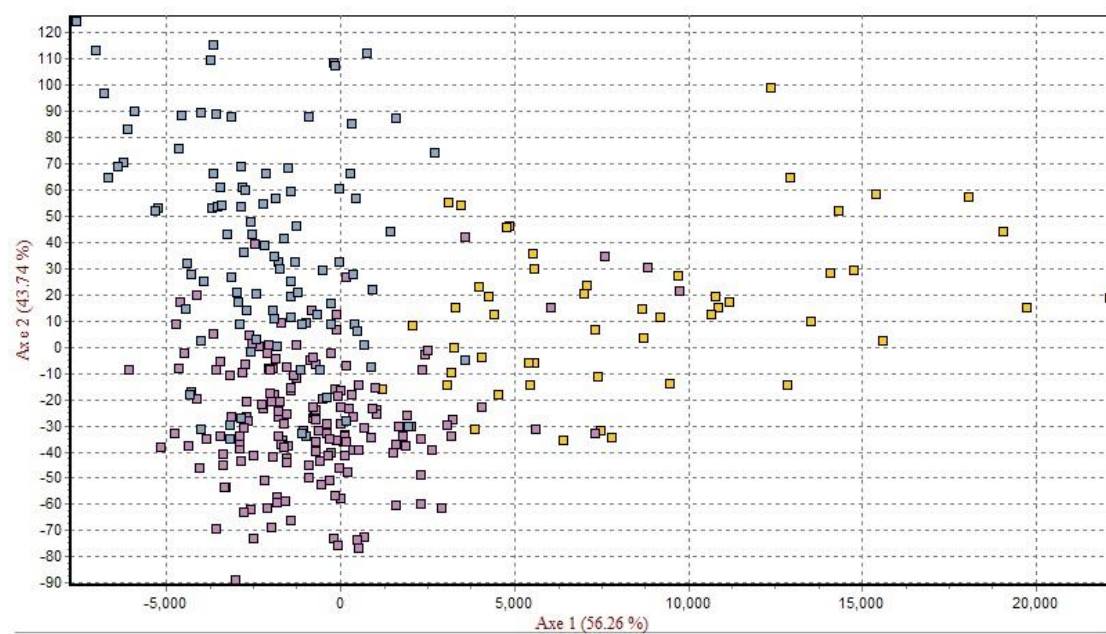
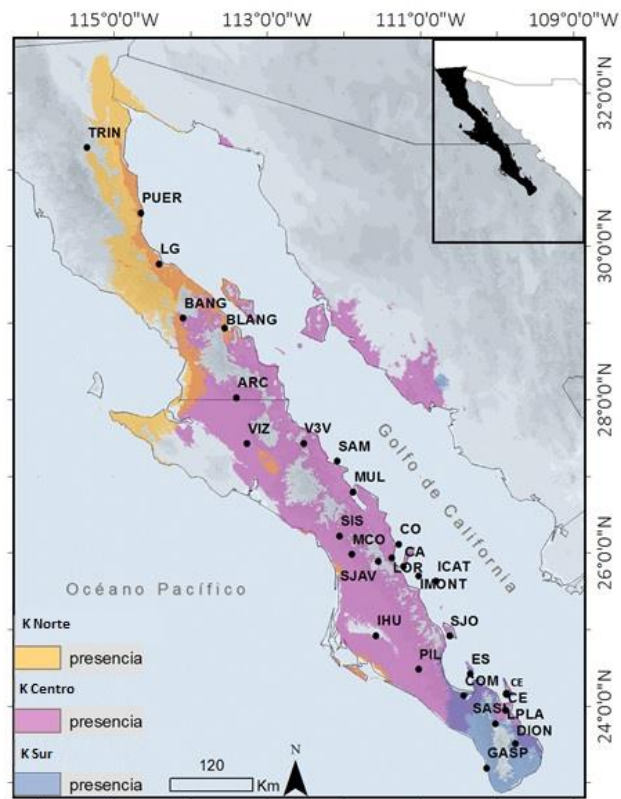
El AFC para las 26 localidades analizadas logró explicar en total 35% de la varianza genética con los primeros tres factores o ejes. Se observa una tendencia a la agrupación de ciertas localidades. En el gráfico de dos factores (Fig. 22) se aprecia una nube de puntos más densa hacia la parte central derecha del eje uno, en donde se encuentran agrupadas las localidades ubicadas en la parte central de la PBC (ICAT, CA, IHU, ARC, ES, CO, LOR, MCO, MUL, PIL, SIS, SJAV, SJO, V3V, VIZ) hacia la parte izquierda de esta nube, se encuentra primero la localidad BANG (norteña) y más a la izquierda las localidades norteñas LG, BLANG y PUER. En la zona centro superior del eje dos, la localidad más norteña TRIN se encuentra bien diferenciada, y hacia la zona centro inferior del mismo eje, se encuentran las localidades sureñas SASI, CE y GASP.



**Figura 22** Análisis factorial de correspondencia realizado con las frecuencias alélicas de 10 loci de microsatélites para *Dipsosaurus dorsalis* en la PBC. Cada punto representa un individuo proveniente de las 26 localidades analizadas. Se muestran los ejes uno (18.1%) y dos (10.13%) resultantes del análisis. Para la construcción del gráfico se utilizó el programa GENETIX v 4.05 (Belkhir, 2004).



Por otro lado, se realizó el mismo análisis, pero agrupando las localidades de acuerdo a los resultados de los análisis bayesianos (ver más adelante), en el grupo K Norte, K Centro y K Sur. En este análisis se aprecia una mejor separación de los grupos, así como que la varianza total explicada fue del 100% en los dos primeros ejes. El grupo norte se separa del centro y sur con la varianza del eje uno (56.26%) y el grupo K Centro se separa del grupo K Sur por el eje dos (43.74%) (Fig. 23). El orden de importancia en cuanto a la contribución de los loci para la diferenciación de las poblaciones fue: Ddor08, Ddor11, Ddor14, Ddor20, Ddor21, Ddor22, Ddor13, Ddor15 y Ddor18.

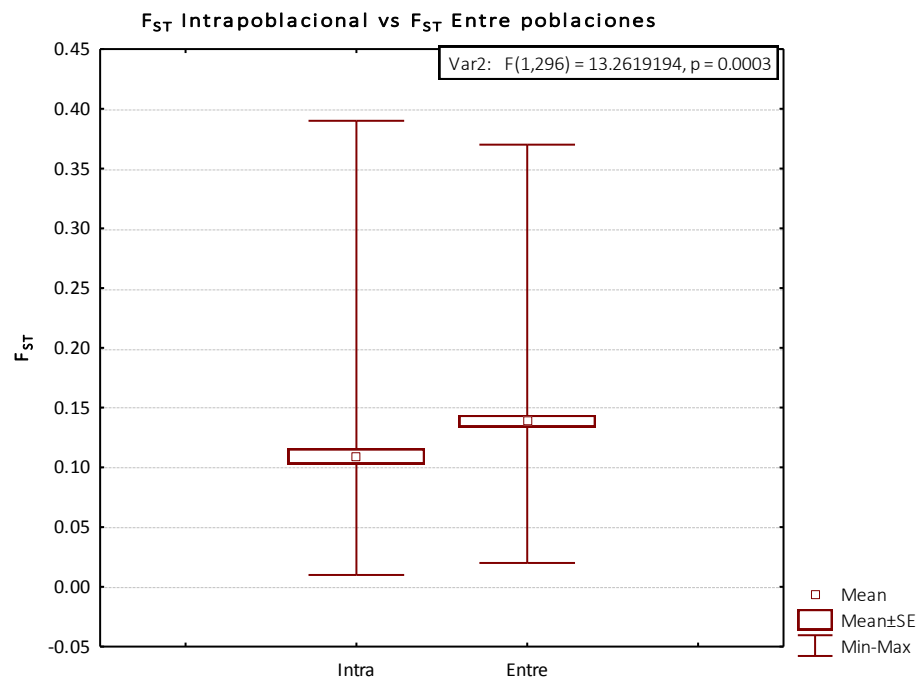


**Figura 23** Resultados del análisis factorial de correspondencia (derecha) realizado con las frecuencias alélicas de 10 loci de microsatélites para *Dipsosaurus dorsalis* en la PBC. Cada punto representa un individuo proveniente de las 26 localidades analizadas, agrupadas en los tres grupos identificados mediante los análisis bayesianos K Norte (naranja), K Centro (morado), K Sur (azul). En la gráfica se muestran los ejes uno (56.26%) y dos (43.74%) resultantes del análisis. Para construir el gráfico se utilizó el programa GENETIX v 4.05 (Belkhir, 2004). Izquierda: agrupaciones genéticas identificadas mediante análisis bayesiano ubicadas en un mapa K Norte (naranja), K Centro (morado), K Sur (azul).

### *Estimaciones de diferenciación genética poblacional ( $F_{ST}$ )*

Los valores de  $F_{ST}$  variaron de 0.01 hasta un máximo de 0.39 y el promedio fue de 0.12. Los valores fueron clasificados según Freeland (2005) en una clasificación general en bajos ( $\leq 0.05$ ), medios ( $< 0.25$ ), y altos ( $\geq 0.25$ ) y presentados en la Tabla XII, todas las comparaciones fueron significativas. Las señales de diferenciación más altas se detectaron principalmente entre las islas y las demás localidades peninsulares (con valores de  $F_{ST} = 0.16 - 0.39$ ). El valor de  $F_{ST}$  más alto ( $F_{ST} = 0.39$ ) fue entre CA (isla del Carmen) con CO (isla Coronado), mientras que la menor fue entre V3V (Volcán de Las Tres Vírgenes) e IHU (Presa Ihuajil) con un valor de  $F_{ST} = 0.01$ .

Los valores de  $F_{ST}$  fueron mayores en las comparaciones por pares de poblaciones entre grupos que las comparaciones por pares de poblaciones dentro de grupos (Fig. 24), siendo estos grupos determinados por métodos bayesianos (ver más adelante).



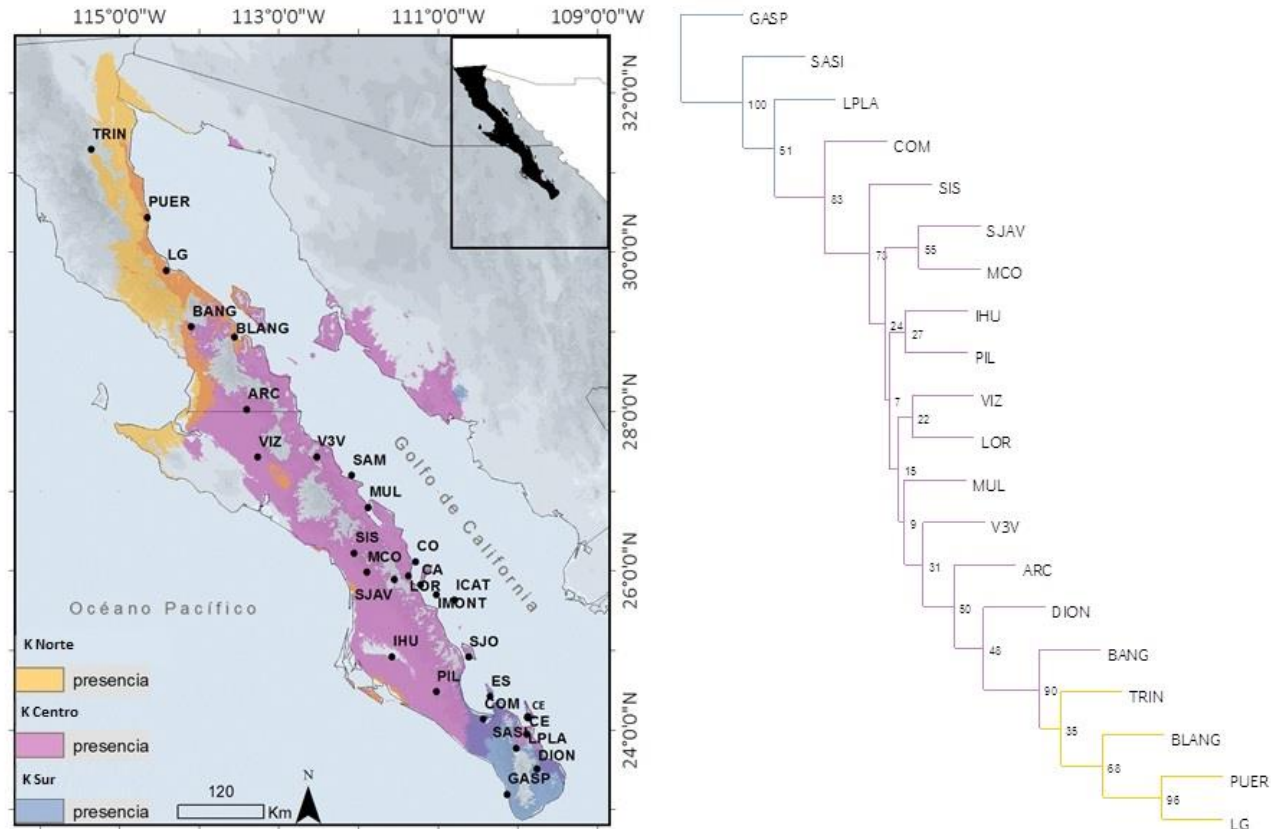
**Figura 24** Diferenciación genética poblacional ( $F_{ST}$ ) dentro y entre los grupos genéticos identificados mediante el análisis de 10 marcadores microsatélite en la especie *Dipsosaurus dorsalis* con el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003). Se muestra la significancia estadística ( $p = 0.0003$ ). Se utilizó el programa Statistica para realizar la comparación.

**Tabla XII** Comparaciones pareadas de  $F_{ST}$  linearizado de Slatkin ( $p < 0.05$ ) estimadas con el programa ARLEQUIN V 3.5.1.2. El gris claro indica valores de  $F_{ST} \leq 0.05$ , medio de  $< 0.25$ , y oscuro  $\geq 0.25$  según la clasificación general de Freeland (2005).

| n     | ARC  | BANG | BLANG | CA   | CE   | CO   | COM  | DION | ES   | GASP | ICAT | IHU  | LG   | LOR  | LPLA | MCO  | MUL  | PIL  | PUER | SASI | SIS  | SJAV | SJO  | TRIN | V3V |
|-------|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|
| ARC   |      |      |       |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| BANG  | 0.03 |      |       |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| BLANG | 0.11 | 0.08 |       |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| CA    | 0.2  | 0.21 | 0.3   |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| CE    | 0.11 | 0.13 | 0.23  | 0.34 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| CO    | 0.18 | 0.16 | 0.27  | 0.39 | 0.3  |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| COM   | 0.03 | 0.04 | 0.1   | 0.13 | 0.12 | 0.14 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| DION  | 0.04 | 0.07 | 0.12  | 0.24 | 0.16 | 0.22 | 0.05 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| ES    | 0.13 | 0.09 | 0.21  | 0.28 | 0.24 | 0.28 | 0.09 | 0.17 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| GASP  | 0.08 | 0.1  | 0.15  | 0.18 | 0.14 | 0.23 | 0.04 | 0.12 | 0.18 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| ICAT  | 0.05 | 0.07 | 0.17  | 0.37 | 0.17 | 0.24 | 0.11 | 0.1  | 0.18 | 0.17 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| IHU   | 0.03 | 0.04 | 0.11  | 0.1  | 0.14 | 0.16 | 0.02 | 0.07 | 0.1  | 0.07 | 0.11 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| LG    | 0.13 | 0.12 | 0.08  | 0.35 | 0.22 | 0.29 | 0.13 | 0.14 | 0.22 | 0.17 | 0.18 | 0.13 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| LOR   | 0.08 | 0.06 | 0.11  | 0.17 | 0.21 | 0.2  | 0.06 | 0.11 | 0.16 | 0.13 | 0.17 | 0.04 | 0.2  |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| LPLA  | 0.06 | 0.1  | 0.18  | 0.2  | 0.09 | 0.25 | 0.05 | 0.11 | 0.18 | 0.08 | 0.15 | 0.06 | 0.18 | 0.14 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| MCO   | 0.09 | 0.08 | 0.15  | 0.13 | 0.18 | 0.21 | 0.05 | 0.13 | 0.18 | 0.09 | 0.21 | 0.03 | 0.22 | 0.06 | 0.1  |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| MUL   | 0.04 | 0.06 | 0.11  | 0.15 | 0.19 | 0.23 | 0.05 | 0.08 | 0.13 | 0.1  | 0.14 | 0.03 | 0.15 | 0.07 | 0.11 | 0.08 |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
| PIL   | 0.05 | 0.04 | 0.12  | 0.14 | 0.17 | 0.2  | 0.02 | 0.06 | 0.09 | 0.08 | 0.11 | 0.03 | 0.16 | 0.08 | 0.09 | 0.08 | 0.07 |      |      |      |      |      |      |      |     |
| PUER  | 0.08 | 0.09 | 0.06  | 0.3  | 0.21 | 0.24 | 0.1  | 0.12 | 0.2  | 0.16 | 0.13 | 0.1  | 0.08 | 0.14 | 0.15 | 0.18 | 0.12 | 0.13 |      |      |      |      |      |      |     |
| SASI  | 0.07 | 0.08 | 0.12  | 0.14 | 0.14 | 0.2  | 0.03 | 0.08 | 0.15 | 0.05 | 0.1  | 0.06 | 0.16 | 0.1  | 0.07 | 0.07 | 0.06 | 0.06 | 0.12 |      |      |      |      |      |     |
| SIS   | 0.04 | 0.04 | 0.11  | 0.18 | 0.11 | 0.14 | 0.03 | 0.08 | 0.11 | 0.07 | 0.11 | 0.03 | 0.16 | 0.06 | 0.07 | 0.04 | 0.05 | 0.07 | 0.11 | 0.06 |      |      |      |      |     |
| SJAV  | 0.09 | 0.09 | 0.17  | 0.15 | 0.17 | 0.24 | 0.05 | 0.12 | 0.16 | 0.12 | 0.21 | 0.05 | 0.21 | 0.08 | 0.11 | 0.04 | 0.07 | 0.06 | 0.18 | 0.09 | 0.05 |      |      |      |     |
| SJO   | 0.12 | 0.1  | 0.2   | 0.37 | 0.24 | 0.29 | 0.12 | 0.18 | 0.19 | 0.2  | 0.16 | 0.13 | 0.24 | 0.13 | 0.19 | 0.2  | 0.08 | 0.13 | 0.21 | 0.13 | 0.1  | 0.18 |      |      |     |
| TRIN  | 0.06 | 0.05 | 0.14  | 0.26 | 0.17 | 0.21 | 0.09 | 0.12 | 0.17 | 0.15 | 0.11 | 0.09 | 0.15 | 0.11 | 0.11 | 0.14 | 0.11 | 0.12 | 0.1  | 0.12 | 0.09 | 0.13 | 0.21 |      |     |
| V3V   | 0.02 | 0.02 | 0.12  | 0.14 | 0.12 | 0.15 | 0.04 | 0.08 | 0.09 | 0.08 | 0.07 | 0.01 | 0.14 | 0.06 | 0.08 | 0.06 | 0.02 | 0.06 | 0.1  | 0.07 | 0.03 | 0.06 | 0.1  | 0.08 |     |

### ***Dendograma de distancia genética***

La conformación general del dendograma muestra un patrón de clados anidados con tres ramificaciones internas (SJAV-MCO (soporte 55%), IHU-PIL (soporte 27%) y VIZ-LOR (soporte 22%). Este patrón de diferenciación espacial es semejante al descrito con los análisis previos. Las poblaciones más cercanas geográficamente son más parecidas genéticamente. Las localidades norteñas (LG, PUER, BLANG y TRIN) y sureñas (GASP, SASI, LPLA y COM) se localizan en los extremos, y las localidades centrales geográficamente se encuentran en las ramas centrales del cladograma. La excepción es DION la cual se encuentra más cercana a las localidades norteñas (Fig. 25).

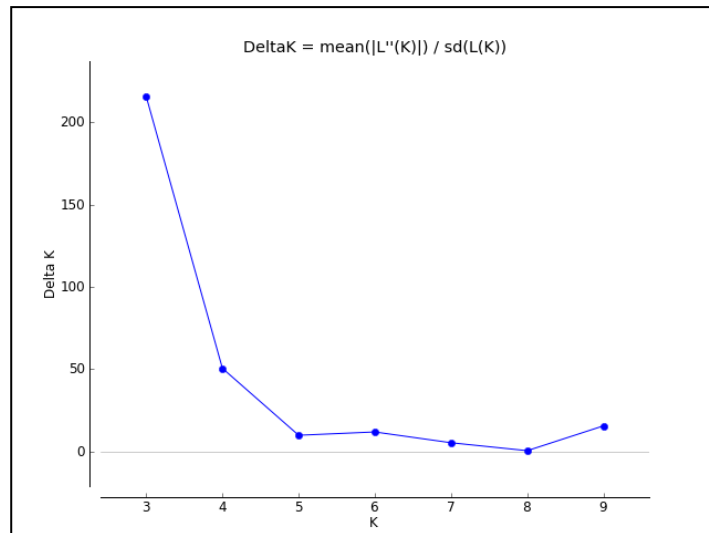


-10

**Figura 25** Dendograma construido mediante el método del vecino más cercano (NJ) usando el programa PHYLIP (Felsenstein, 2005) y las distancias genéticas de Cavalli-Sforza (Cavalli-Sforza y Edwards, 1967) calculada a partir de las frecuencias alélicas de 10 loci microsatélites en las localidades de la PBC (derecha). En cada nodo se muestra los valores de soporte obtenidos con un re muestreo de 10,000 repeticiones. Distribución potencial de las agrupaciones genéticas identificadas mediante análisis bayesiano con el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003) (izquierda).

### *Análisis de agrupación bayesiana*

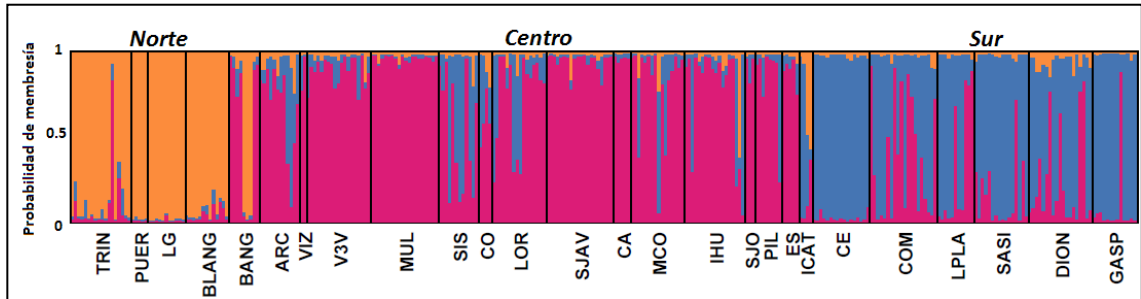
STRUCTURE identificó la separación de grupos genéticamente homogéneos. En la primera evaluación se incluyeron todos los individuos con el 100% de los genotipos para los 10 loci de microsatélite. En esta primera prueba se encontró un número de  $\Delta K = 3$  con la probabilidad posterior más alta (Fig. 26).



**Figura 26** Número de grupos genéticos homogéneos encontrados como más probables (K, número posible de grupos) calculado a partir de la  $\Delta K$  según el método de Evanno et al., (2005) con 10 loci microsatélites para 26 localidades muestreadas en la PBC. Los análisis se realizaron con el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003).

Los tres grupos genéticos identificados mediante este método tuvieron coherencia geográfica agrupando a las localidades norteñas (K norte), centrales (K centro) y del sur (K sur). En la **K norte** se agruparon las localidades de Valle de la Trinidad (TRIN), Puertecitos (PUER), San Luis Gonzaga (LG) y Bahía de los Ángeles (BLANG); en la **K central** se agruparon las localidades (entronque a) Bahía de los Ángeles (BANG), El Arco (ARC), Vizcaíno (VIZ), Volcán de Las Tres Vírgenes (V3V), Mulegé (MUL), San Isidro (SIS), isla Coronado (CO), Loreto (LOR), San Javier (SJAV), isla del Carmen (CA), Comondú (MCO), presa Ihuajil (IHU), isla San José (SJO), Pilar (PIL) e isla Espíritu Santo (ES); finalmente en la **K sur** se agruparon las localidades la isla Cerralvo (CE), San Dionisio (DION), isla Santa Catalina (ICAT), Gaspareño (GASP), San Antonio de la Sierra (SASI), Los Planes (LPLA), Comitán (COM) (Fig. 27). Debido a que los análisis se realizaron mediante el método de mezcla, en el gráfico se pueden observar las diferentes composiciones genéticas que predominan en cada

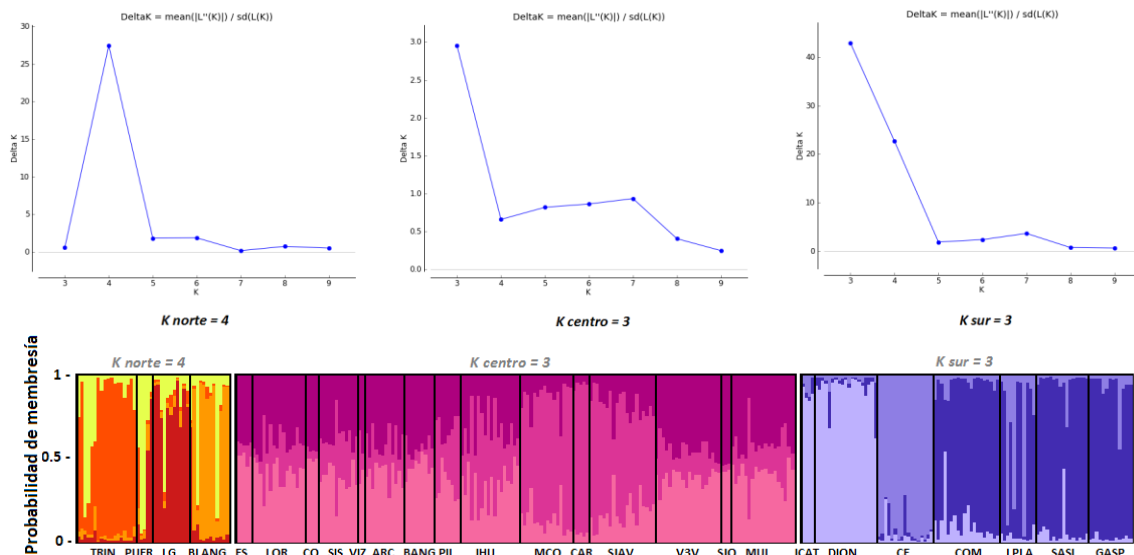
grupo, Asimismo se observan localidades en las que la composición es mayormente de un tipo (LG, MUL o CE), y otras en donde las composiciones genéticas se encuentran mezcladas (BANG, SIS o COM).



**Figura 27** Gráfico de barras de las probabilidades de membresía de los 356 individuos de las 26 localidades de muestreo genotificada con 10 loci microsatélites para *Dipsosaurus dorsalis* de la PBC. Cada barra vertical representa un individuo con su probabilidad de membresía de pertenecer a tal grupo. El valor  $Q < 0.6$  se toma como el umbral para la asignación del individuo a un grupo K. En tono naranja se muestra la K Norte, en magenta la K Centro y en azul la K Sur. En la parte inferior del gráfico se muestran los nombres de las localidades analizadas. Para la construcción del gráficos se utilizaron los programas STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003), STRUCTURE HARVESTER (Earl y VonHoldt, 2012), CLUMMP v 1.1.2 (Jakobsson y Rosenberg, 2007) y DISTRUCT v 1.1 (Rosenberg, 2004).

Debido a que en el gráfico de  $\Delta K$  de la primera corrida (Fig. 26) se muestra un pequeño pico en  $\Delta K = \text{nueve}$ , se pensó en la posibilidad de que este pico representara una posible subestructura genética dentro de los grupos mayores encontrados (K Norte, K Centro y K Sur). Para analizar esta posible subestructuración genética se analizaron esos grupos K Norte, K Centro y K Sur por separado. Como resultado de este análisis se obtuvo un valor de  $\Delta K$  de cuatro para grupo del Norte; de tres para los grupos del Centro y Sur (Fig. 28).





**Figura 28** Arriba: Número de grupos genéticos homogéneos encontrados para K Norte, K Centro y K Sur, calculado a partir de la  $\Delta K$  según el método de Evanno et al., 2005. Abajo: Gráfico de barras de las probabilidades de membresía de los 356 individuos mostrando las probabilidades de membresía para la K Norte, K Central y K Sur que fueron analizadas por separado. Cada barra vertical corresponde a un individuo y cada color corresponde a la proporción de la probabilidad de pertenecer a cada grupo (para cada grupo norte  $\Delta K =$  cuatro, centro  $\Delta K =$  tres y sur  $\Delta K =$  tres respectivamente mostrados en diferentes tonalidades). Se utilizaron los programas STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003), STRUCTURE HARVESTER (Earl y VonHoldt, 2012), CLUMMP v 1.1.2 (Jakobsson y Rosenberg, 2007) y DISTRUCT v 1.1 (Rosenberg, 2004).

La subestructura identificada para el grupo del **Norte** reconoció como grupos genéticos independientes a las cuatro localidades (Valle de la Trinidad (TRIN), Puertecitos (PUER), San Luis Gonzaga (LG) y el entronque a Bahía de los Ángeles (BLANG). Sin embargo, se observa cierta mezcla genética entre los grupos.

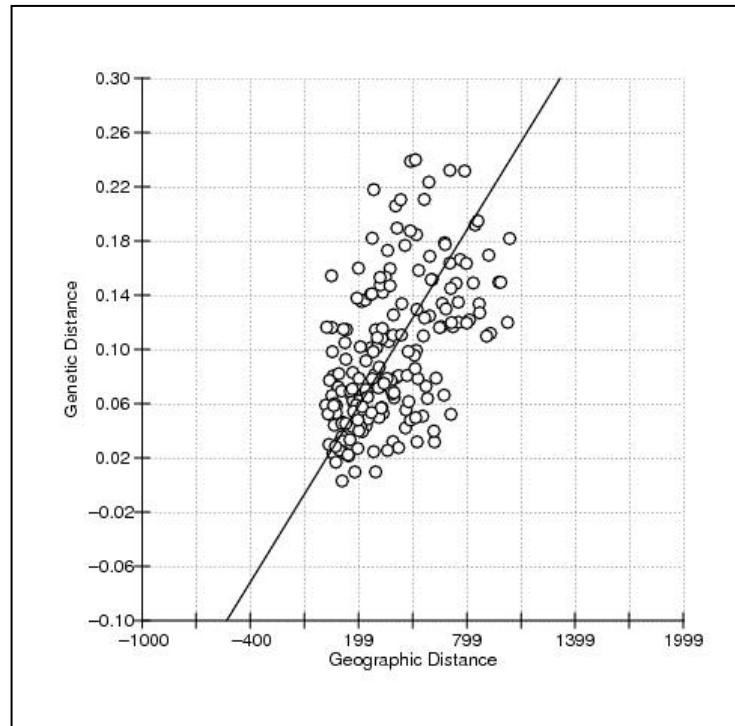
Por su parte en el grupo **Centro** la subestructuración reconoce tres grupos: el primero agrupa a las localidades de Bahía de los Ángeles (BANG), El Arco (ARC), Vizcaíno (VIZ), San Isidro (SIS), isla Coronado (CO), Loreto (LOR) e isla Espíritu Santo (ES); el segundo agrupa las localidades Pilar (PIL), presa Ihuajil (IHU), Comondú (MCO), San Javier (SJAV) e Isla del Carmen (CA); y el tercero a las localidades del Volcán de Las Tres Vírgenes (V3V), Mulegé (MUL), isla San José (SJO). Sin embargo, en esta subestructura existe mayor mezcla genética que el anterior con altos niveles de flujo genético entre las localidades.

Finalmente en la población **Sur** se identificó también una subestructura con tres subgrupos. El primero incluye a la localidad de la isla Cerralvo (CE); el segundo agrupa a San

Dionisio (DION) y a la isla Santa Catalina (ICAT); y el tercero junta el Gaspareño (GASP), San Antonio de la Sierra (SASI), Los Planes (LPLA) y Comitán (COM). En este grupo sureño, la subestructuración genética se encuentra más definida en comparación a los anteriores. Las localidades de isla Santa Catalina, y San Dionisio son las más diferenciadas. Las tres localidades que componen al subgrupo tres, se encuentran en la región del Cabo, presentan la característica de encontrarse en la parte este de la Sierra de la Laguna, por lo que representan localidades cercanas geográficamente separadas de las demás del grupo sureño, por barreras geográficas difíciles de atravesar para la especie, como la sierra o el mar.

### *Aislamiento por distancia*

No se observó una relación significativa entre las distancia genética y geográfica ( $p = 0.06$ ). Sin embargo, al realizar el mismo análisis con las localidades peninsulares únicamente, la prueba resultó significativa ( $p < 0.0010$ ) con un valor de  $Z = 8255.3807$ ,  $r = 0.5318$  y una  $R^2 = 0.2828$ , indicando un patrón de aislamiento por distancia (Fig. 29).



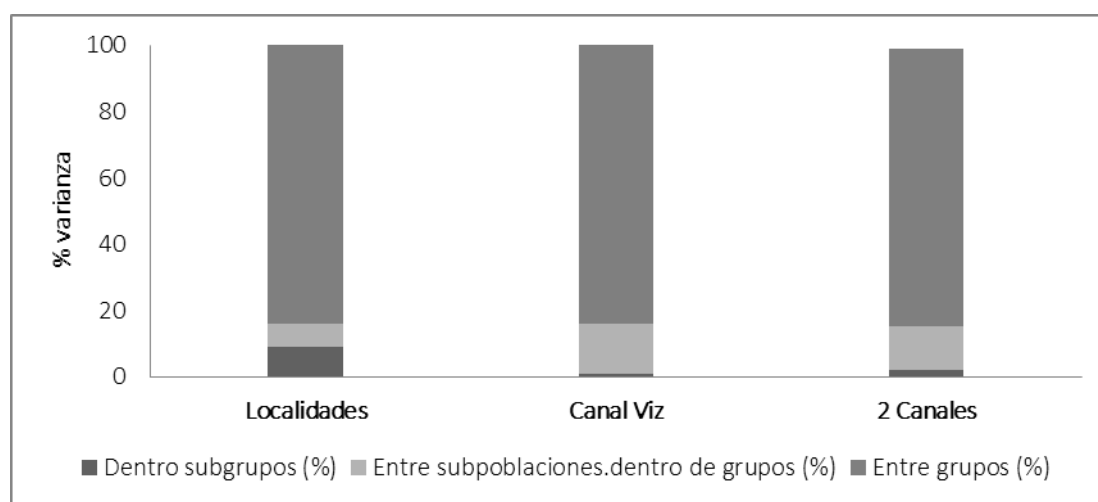
**Figura 29** Correlación entre la distancia geográfica (eje x) y distancia genética (eje y) para las 26 localidades peninsulares y los 356 individuos de estudio en el reptil *Dipsosaurus dorsalis* con 10 loci de microsatélites. Se utilizaron los programas GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012) y Isolation By Distance IBD de la Universidad de San Diego (Jensen et al., 2005).

### *Análisis de varianza molecular (AMOVA)*

Para todos los modelos evaluados la mayor varianza la representó aquella que está repartida dentro de los individuos (84%). En el primer modelo, la varianza entre grupos fue la más alta (9%) y en los dos modelos de uno y dos canales trans-peninsulares la proporción de varianza entre localidades dentro de grupos fue muy semejante (15 y 13 % respectivamente). Los valores de diferenciación genética global para los tres modelos fueron significativos ( $F_{ST} = 0.08$ ,  $p < 0.0001$ ;  $F_{ST} = 0.013$ ,  $p < 0.0001$ ; y  $F_{ST} = 0.025$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 30 y Tabla XIII).

**Tabla XIII** Resultados de AMOVA para los distintos modelos probados según las hipótesis de la presencia de canales transpeninsulares en la historia geológica de la PBC, se analizaron 26 localidades peninsulares y 356 individuos en el reptil *Dipsosaurus dorsalis* con 10 loci de microsatélites. Los porcentajes corresponden a la varianza explicada por el nivel jerárquico especificado. Los modelos evaluados representan el de subpoblación por localidad (Localidades), dos subpoblaciones: norte y sur (canal del Vizcaíno), y tres subpoblaciones: norte, centro y sur (canal del Vizcaíno e istmo de La Paz).

| Modelo      | Entre grupos (%) | Entre localidades dentro de grupos (%) | Dentro de localidades (%) | F <sub>ST</sub> |
|-------------|------------------|--|---------------------------|-----------------|
| Localidades | 9                | 7                                      | 84                        | 0.08            |
| Canal Vis   | 1                | 15                                     | 84                        | 0.013           |
| 2 Canales   | 2                | 13                                     | 84                        | 0.025           |

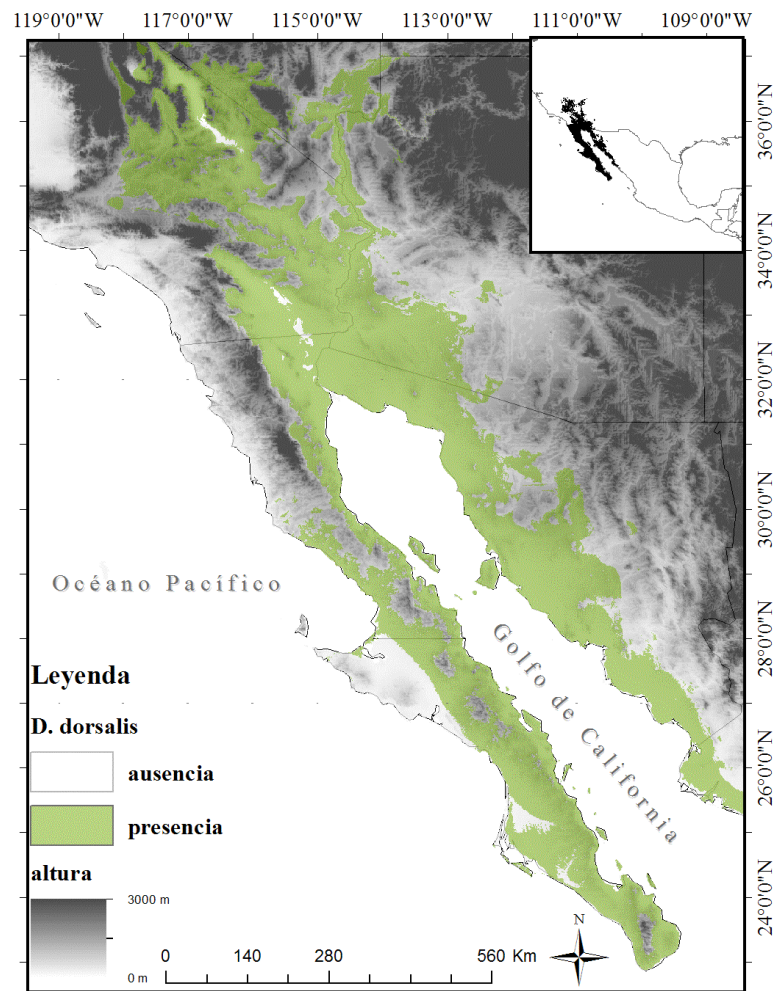


**Figura 30** Porcentaje de la varianza explicada por nivel jerárquico para cada modelo evaluado (**Tabla XIII**). Los modelos evaluados representan el de subpoblación por localidad (Localidades), dos subpoblaciones: norte y sur (canal del Vizcaíno), y tres subpoblaciones: norte, centro y sur (canal del Vizcaíno e istmo de La Paz). El análisis se realizó con 26 localidades en la PBC y 356 individuos de estudio en el reptil *Dipsosaurus dorsalis* y 10 loci de microsatélites.

### Modelación de nicho ecológico

Para el primer modelo de toda la especie, se obtuvo un mapa de distribución potencial (Fig. 31) en donde se observa que el patrón espacial coincide con lo reportado para la especie, así como con lo estudiado en el presente trabajo. La distribución de la especie abarca una proporción de la PBC, el suroeste de Estados Unidos de América (en la zona del bajo Colorado y el desierto de Mojave), y en México continental se restringe a la zona costera de Sonora y Sinaloa. Las condiciones climáticas que se encuentran en las zonas frías montañosas, en la zona

oeste del desierto del Vizcaíno, y en la zona oeste de Baja California, en donde predomina un clima mediterráneo, la especie está ausente. En este modelo, se tomó como valor umbral de corte el valor de 0.19. Las tres variables bioclimáticas que contribuyeron en mayor medida por si solas en este modelo fueron la Bio19 (precipitación del trimestre más frío, 27.8%), Bio11 (temperatura mínima del trimestre más frío, 11.8%), Bio04 (estacionalidad en la temperatura, 11.1%). En total las variables derivadas de la precipitación contribuyeron en un 50.3%, y las derivadas de la temperatura con un 49.6%.



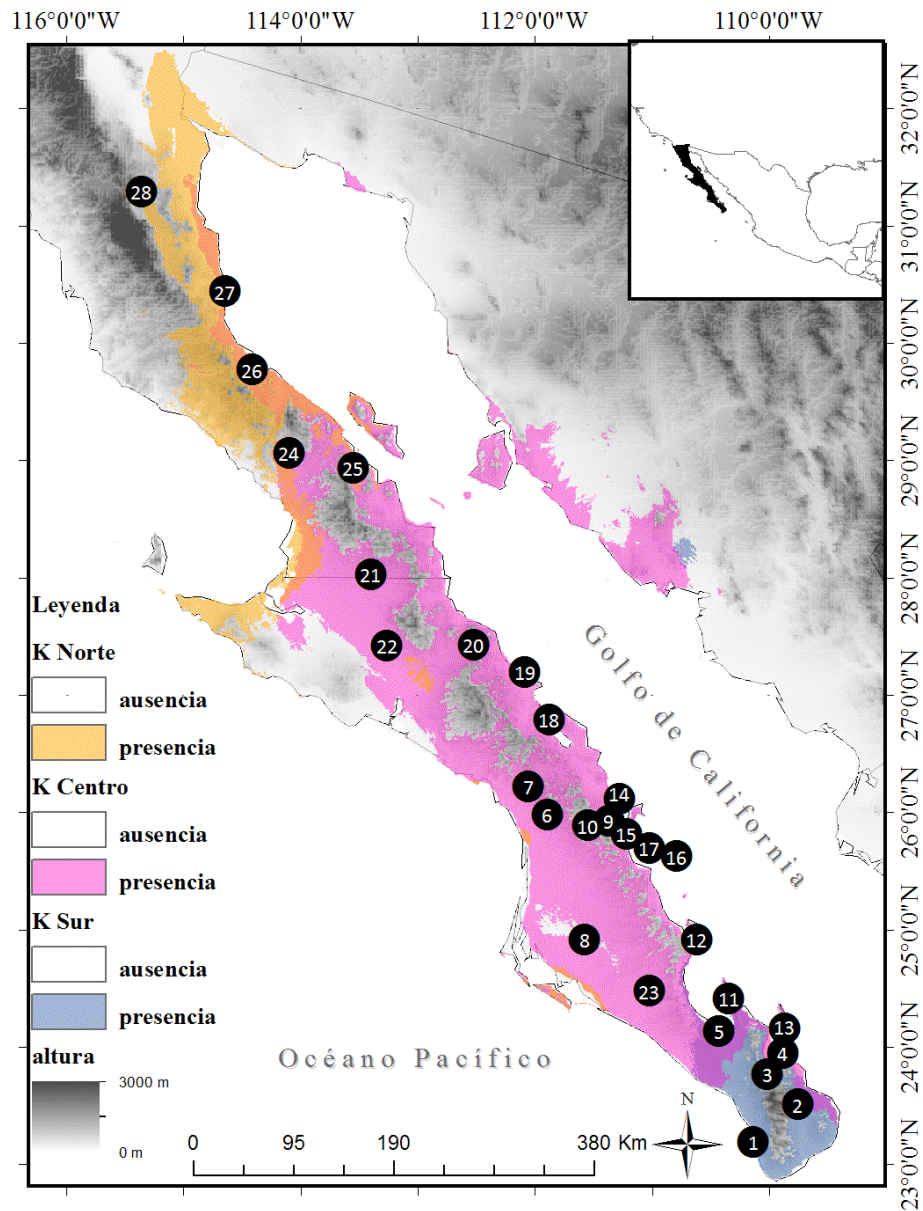
**Figura 31** Distribución potencial de la especie *Dipsosaurus dorsalis* realizada con las ocurrencias obtenidas de la Global Biodiversity Information System (GBIF) y las 19 variables climáticas obtenidas del WorldClim (Hijmans et al., 2005). Se muestra en verde la distribución potencial de la especie, y en escala de grises la altura sobre el nivel de mar.

En la modelación de nicho ecológico del grupo genético K Norte el valor obtenido de AUC fue 0.995, y el valor de corte para definir las áreas de presencia en el mapa binario se determinó por el valor 0.018. Las tres variables bioclimáticas más importantes para este modelo fueron la Bio12 (precipitación anual, 35.1%), Bio14 (precipitación del mes más seco, 21.6%), y Bio04 (estacionalidad de la temperatura, 19.2%). En total las variables derivadas de la precipitación contribuyeron en un 64.9%, y las derivadas de la temperatura con un 35.1%. La distribución potencial del grupo genético K Norte se localizó en la parte norte de la PBC, abarcando las localidades de muestreo identificadas anteriormente en los análisis genéticos K1: TRIN, K2: PUER, K3: LG, y K4: BLANG dentro del grupo K Norte. La distribución potencial predicha para este grupo se extiende hacia el sur a la zona norte del desierto del Vizcaíno (Fig. 32 y Tabla XIV).

Para el grupo genético K Centro se obtuvo un valor de AUC de 0.973, y el valor de corte para definir el mapa binario se determinó por valor 0.169. En este caso las variables bioclimáticas más importantes para el modelo fueron la Bio07 (rango de temperatura anual, 32.1%), Bio17 (precipitación del trimestre más seco, 20.9%), y Bio14 (precipitación del mes más seco, 18.3%). En total las variables derivadas de la precipitación contribuyeron en un 44.5%, y las derivadas de la temperatura con un 55.6%. La distribución potencial del grupo genético K Centro se localizó preferentemente en la región central de la PBC, coincidiendo con las localidades de muestreo identificadas anteriormente en los análisis genéticos K1: BANG, ARC, VIZ, SIS, CO, LOR y ES; K2: PIL, IHU, MCO, SJAV y CA; y K3 con las localidades V3V, MUL y SJO pero también se extiende hacia el norte y al sur por la zona costera del golfo de California. Asimismo, hay una región de Sonora y algunas islas como Ángel de la Guarda e isla Tiburón que presentan las características climáticas que la especie prefiere por lo que potencialmente se podrían encontrar ahí (Fig. 32 y Tabla XIV).

Para el grupo genético K Sur, se obtuvo un valor de AUC de 0.995, el valor de corte para definir el mapa binario fue basándonos en el valor 0.171, y las cuatro variables bioclimáticas más importantes fueron la Bio15 (estacionalidad en la precipitación, 46.9%), Bio02 (temperatura mínima del mes más frío, 16.5%) y Bio02 (intervalo medio diurno, 15.1%) y Bio07 (rango de temperatura anual, 11.5%). En total las variables derivadas de la precipitación contribuyeron en un 53.1%, y las derivadas de la temperatura con un 46.9%. La distribución potencial del grupo genético K Sur se localizó en la región sur de la PBC, coincidiendo con las localidades de muestreo identificadas anteriormente en los análisis

genéticos K1: CE; K2: DION y ICAT; y K3 con las localidades GASP, SASI, LPLA y COM. La distribución potencial de este grupo presenta una región continental lo cual es un aspecto interesante ya que en esta región se encuentran las condiciones climáticas preferidas por este grupo genético (Fig. 32 y Tabla XIV).

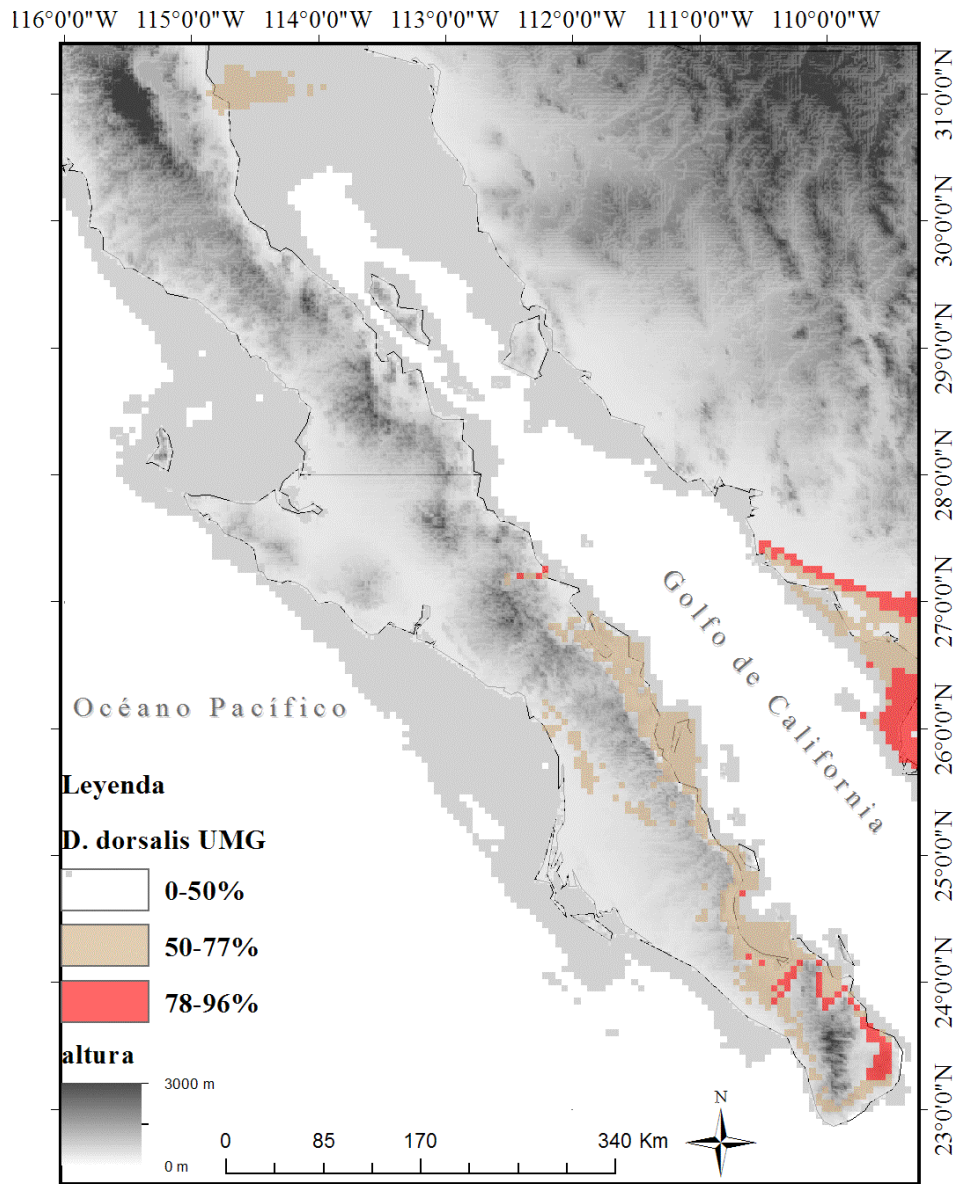


**Figura 32** Distribución potencial de los tres grupos genéticos para la especie *Dipsosaurus dorsalis* identificados con programa STRUCTURE (Pritchard et al., 2000): K norte (naranja), K centro (morado) y K sur (azul) obtenidas mediante modelación de nicho ecológico utilizando el programa Maxent (Phillips et al., 2004). Se muestra también la altura sobre el nivel de mar en escala de grises. Distribución potencial realizada con las ocurrencias obtenidas de la Global Biodiversity Information System (GBIF) y las 19 variables climáticas obtenidas del WorldClim (Hijmans et al., 2005).

La distribución potencial de los tres grupos genéticos presentan un distribución geográfica independiente, sin embargo presenta zonas marginales de traslape, lo cual es indicativo de la diferenciación ecológica que presenta cada grupo genético en el área de estudio.

Finalmente, se proyectó la modelación de nicho ecológico MNE hacia las condiciones climáticas durante el Último Máximo Glacial; la distribución potencial de la especie se vio reducida hacia las regiones sureñas de su distribución tanto en la península como en el continente. También se encontró una región en el Alto Golfo, con una probabilidad menor al 77% de que las condiciones climáticas fueran óptimas para la especie. Por su parte, la región en Baja California Sur, desde Los Cabos hasta una zona intermedia entre Mulegé y el Volcán de Las Tres Vírgenes varió en la optimalidad climática, siendo el área con valores mayores el este - noreste de la Región del Cabo, con un 78 al 96% de optimalidad climática para la presencia de la especie. Asimismo, en este modelo se encontró una zona de distribución potencial en la parte continental de México, a la altura de Sonora, sin embargo esto se refiere a la presencia de optimalidad climática y no necesariamente a que la ocurrencia de la especie. En este modelo, las variables bioclimáticas que más contribuyen al patrón de distribución observado fueron la Bio19 (precipitación del trimestre más frío, 24.6%), Bio11 (temperatura media del trimestre más frío, 10.8%) y Bio4 (estacionalidad en la temperatura, 8.6%). El valor de AUC es de 0.859 (Fig. 33 y Tabla XIV). En total las variables derivadas de la precipitación contribuyeron en un 52.1%, y las derivadas de la temperaturar con un 47.8%.





**Figura 33** Reconstrucción mediante modelación de nicho ecológico de la distribución potencial de la especie *Dipsosaurus dorsalis* durante el Último Máximo Glacial. Se muestra el porcentaje de idoneidad del hábitat en. La parte terrestre en color gris se refiere a la extensión continental y peninsular durante este periodo de tiempo en el que los niveles del mar fueron menores.

**Tabla XIV** Porcentaje de contribución (%) de cada variable bioclimática (BIO) para cada uno de los cinco modelos analizados (*D. dorsalis*, grupo genético K Norte, grupo genético K Centro, grupo genético K Sur y la proyección del modelo de *D. dorsalis* a las condiciones climáticas del Último Máximo Glacial, UMG). En la última fila se muestra el valor de AUC o valor de confiabilidad de cada modelo.

| <b>GRUPO FILOGEOGRÁFICO</b> |                           |          |                |          |                 |          |              |          |            |          |
|-----------------------------|---------------------------|----------|----------------|----------|-----------------|----------|--------------|----------|------------|----------|
| <b>Posición</b>             | <b><i>D. dorsalis</i></b> |          | <b>K Norte</b> |          | <b>K Centro</b> |          | <b>K Sur</b> |          | <b>UMG</b> |          |
|                             | <b>BIO</b>                | <b>%</b> | <b>BIO</b>     | <b>%</b> | <b>BIO</b>      | <b>%</b> | <b>BIO</b>   | <b>%</b> | <b>BIO</b> | <b>%</b> |
| <b>1</b>                    | 19                        | 27.8     | 12             | 35.1     | 7               | 32.1     | 15           | 46.9     | 19         | 24.6     |
| <b>2</b>                    | 11                        | 11.8     | 14             | 21.6     | 17              | 20.9     | 2            | 16.5     | 11         | 10.8     |
| <b>3</b>                    | 4                         | 11.1     | 4              | 19.2     | 14              | 18.3     | 7            | 11.5     | 4          | 8.6      |
| <b>4</b>                    | 17                        | 7.9      | 10             | 7.8      | 4               | 8.8      | 8            | 8.9      | 17         | 7.6      |
| <b>5</b>                    | 6                         | 7.5      | 1              | 5        | 11              | 5.2      | 18           | 4.5      | 6          | 7.3      |
| <b>6</b>                    | 15                        | 5.6      | 16             | 3.7      | 6               | 4.2      | 11           | 4        | 15         | 7        |
| <b>7</b>                    | 10                        | 4.8      | 17             | 2.1      | 8               | 2.9      | 6            | 3.7      | 18         | 5.3      |
| <b>8</b>                    | 12                        | 4.2      | 19             | 2        | 12              | 2.4      | 4            | 2        | 12         | 4.5      |
| <b>9</b>                    | 1                         | 4        | 9              | 1.8      | 18              | 2.3      | 14           | 0.6      | 10         | 4.4      |
| <b>10</b>                   | 2                         | 3.4      | 8              | 0.5      | 2               | 1.2      | 17           | 0.6      | 1          | 3.9      |
| <b>11</b>                   | 18                        | 3.2      | 2              | 0.5      | 1               | 0.9      | 19           | 0.3      | 8          | 3.8      |
| <b>12</b>                   | 8                         | 2.1      | 18             | 0.4      | 16              | 0.3      | 1            | 0.3      | 2          | 3        |
| <b>13</b>                   | 3                         | 2        | 3              | 0.3      | 3               | 0.3      | 12           | 0.1      | 3          | 2.8      |
| <b>14</b>                   | 7                         | 2        | 5              | 0.2      | 19              | 0.2      | 13           | 0.1      | 16         | 2.5      |
| <b>15</b>                   | 13                        | 1.2      |                |          | 13              | 0.1      |              |          | 9          | 1.8      |
| <b>16</b>                   | 9                         | 0.6      |                |          |                 |          |              |          | 7          | 1.1      |
| <b>17</b>                   | 16                        | 0.4      |                |          |                 |          |              |          | 13         | 0.6      |
| <b>18</b>                   | 5                         | 0.3      |                |          |                 |          |              |          | 5          | 0.3      |
| <b>precipitación</b>        | 50.3                      |          | 64.9           |          | 44.5            |          | 53.1         |          | 52.1       |          |
| <b>temperatura</b>          | 49.6                      |          | 35.1           |          | 55.6            |          | 46.9         |          | 47.8       |          |
| <b>AUC</b>                  | 0.86                      |          | 0.99           |          | 0.97            |          | 0.99         |          | 0.86       |          |

## 8. DISCUSIÓN

El presente estudio es novedoso debido a que no existían antecedentes sobre trabajos genéticos recientes en la especie. Esto implicó la aplicación de nuevas metodologías de secuenciación masiva para la búsqueda de regiones microsatélite y el posterior diseño de primers. Como resultado del desarrollo del protocolo de amplificación PCR-multiplex se obtuvieron cuatro reacciones (Tabla VII) para 15 loci microsatélite, este procedimiento redujo significativamente el tiempo y recursos para la obtención de resultados. Esta técnica es muy útil y se llevó a cabo en tres fases básicas. Esto representó un aporte relevante para trabajo del Laboratorio de Genética para la Conservación del CIBNOR, debido a que es el primer estudio donde se implementan las reacciones multiplex. Esta metodología es completamente reproducible para esta y otras especies y por cualquier persona con cierta experiencia en técnicas de biología molecular.

Con esta técnica se amplificaron 15 loci para las 419 muestras. Es importante señalar que debido al tamaño muestral grande, el impacto del error de amplificación obtenido en este estudio fue bajo ya que no se encontró evidencia de errores en la genotipificación ocasionados por tartamudeo o pérdida de alelos largos. El porcentaje de error obtenido se debió principalmente a problemas de calidad en las extracciones de ADN, así como su preservación. Se sugiere para otros estudios, mantener las condiciones de extracción de ADN, así como de su mantenimiento, lo más constantes posibles, para reducir el error y aumentar el éxito de amplificación por PCR.

### *Acerca de los microsatélites utilizados*

Selkoe y Toonen (2006) describen que el desequilibrio de ligamiento puede crear pseudo replicación en los análisis genéticos y recomiendan descartar uno de los loci si se encuentra en desequilibrio significativo de manera consistente entre los loci. En el presente estudio solo se detectó el 4% como valores significativos ( $p < 0.000$ ) de desequilibrio de ligamiento, además solo se presentó en algunas comparaciones, que al ser evaluadas de manera global, no resultaron constantes para un particular locus o población, por lo que se consideró que los loci utilizados en este trabajo segregan de manera independiente.

Cuando las variaciones genéticas (alelos) bajo selección natural se incrementan, dejan huellas distintivas en sus patrones de variación (Sabeti et al., 2006). Los análisis realizados para detectar locus bajo selección indicaron que de los 15 loci, 5 fueron candidatos a encontrarse bajo esta fuerza evolutiva. Sin embargo es importante recalcar que los microsatélites no son las regiones sobre las que está actuando la selección natural, los loci microsatélites que son detectados bajo selección natural generalmente están bajo selección indirecta o selección por hitchhiking (Slatkin, 1995; Nielsen et al., 2006; Kasapidis et al., 2012), es decir están físicamente ligados a genes. Éstos son los que en realidad están sujetos a selección y el microsatélite al estar físicamente cerca del gen, es indirectamente seleccionado. De los loci identificados bajo selección natural indirecta, uno de ellos se encontró bajo selección positiva y cuatro de ellos bajo selección balanceadora. La selección de estos genes puede ser provocada por diferentes procesos, que para ser estudiados requieren análisis dirigidos hacia genes o regiones particulares (Palo et al., 2003), y con la finalidad de identificar los efectos de la historia poblacional o la adaptación a diferentes gradientes ambientales (Gübitz et al., 2000).

La influencia que tiene la presencia de un locus bajo selección en los análisis poblacionales es importante, por ejemplo, la presencia en bajas proporciones (1-5%) de loci neutrales bajo selección indirecta pueden cambiar las estimaciones de parámetros poblacionales como el  $F_{ST}$  en un 30-50%, así como cambiar la topología y ramificación de árboles evolutivos (Allendorf, 2010). Debido a esto, en este estudio se realizó la comparación de los análisis de asignación bayesianos utilizando los 15 (loci neutrales y bajo selección), y por otro lado los 10 loci neutrales (resultados no mostrados). Se observaron diferencias en la asignación de tres de las 25 localidades (San Dionisio, Comitán e isla Santa Catalina). Estos resultados son sumamente interesantes y potencialmente importantes ya que dan pauta para el estudio particular de la selección, la cual pueden estar asociada a adaptaciones particulares a nivel local debido a las condiciones ambientales que prevalezcan en alguna región determinada, o con la selección de tipo sexual que se pudiera estar presentando en estas localidades, algunos ejemplos con microsatélites ligados a genes bajo selección se han reportado en peces (Slatkin, 1995; Nielsen et al., 2006; Kasapidis et al., 2012).

Por los motivos anteriores se decidió excluir de los análisis poblacionales los loci Ddor02, Ddor03, Ddor07, Ddor09, Ddor16 (identificados bajo selección), sugiriendo que para conocer las posibles causas de la selección indirecta, se realicen estudios como los hechos para *Arabidopsis thaliana* (Tian et al., 2002) o en humanos (Sabeti et al., 2006) en donde se utilizan

SNPs (polimorfismos de un solo nucleótido, por sus siglas en inglés). Estos marcadores han demostrado ser una herramienta revolucionaria por los altos niveles de información que brindan, y se ha demostrado que muestran huellas de selección natural de tipo positiva y negativa en regiones génicas (Helyar et al., 2010), por lo cual serían de gran utilidad para expandir el entendimiento del origen y el papel que juega la selección natural en la genética de poblaciones de *Dipsosaurus dorsalis*. Estas pruebas ya no se realizaron por falta de tiempo.

Por otra parte, un problema frecuente en el estudio de los microsatélites es la presencia de alelos nulos causados por mutaciones en la región flanqueante de los microsatélites, lo cual evita el anclaje de los primers y la amplificación de los alelos afectados (Carlsson, 2008). Existen diversas opiniones acerca del efecto que tienen la presencia de estos alelos en la identificación de la estructura genética en las poblaciones. En este caso se consideró que la frecuencia encontrada de alelos nulos fue considerada como baja (solo 3% de los loci en todas las localidades presentó frecuencias  $>0.2$ ) y se consideró que no afectó los análisis de estructuración poblacional basándonos en  $F_{ST}$  (Selkoe y Toonen, 2006). Sin embargo, es importante no perder de vista que las frecuencias medias o altas de alelos nulos presentes en algunos loci dentro de las localidades, pudieran estar ocasionando las desviaciones del equilibrio H-W. Asimismo tampoco se encontró evidencia de errores en la genotipificación como la dominancia de alelos largos (*large allele dropout*, en inglés) o tartamudeo (*stuttering*, en inglés).

Los resultados obtenidos para el desequilibrio de HW (**Tabla XV**) pudieran deberse a diversas razones: 1) La presencia de alelos nulos en alta frecuencia en algunos de los loci, lo cual se refleja como falsos homocigotos debido a la no amplificación de algunos alelos (Dakin y Avise, 2004; Chapuis y Estoup, 2007); 2) Que durante las temporadas de muestreo, en algunas de las localidades se encontraron de manera abundante individuos jóvenes o recién nacidos, los cuales al ser muestreados y estar emparentados, pudieran aumentar el coeficiente de parentesco (R) (Gardner et al., 2001); 3) Que las localidades muestreadas exhibieran altos índices de endogamia ( $F_{IS}$ ) (Templeton 2006); 4) Como posible efecto de los loci bajo selección indirecta (Templeton 2006); o por azar, ya que la frecuencia de los loci que se encontraron en desequilibrio fue muy baja. Para discernir cuál de las hipótesis anteriores es la correcta se construyó una tabla comparativa de los factores que podrían afectar las desviaciones al equilibrio de HW (Tabla XV).

**Tabla XV** Localidades de muestreo donde se detectó al menos un locus en desequilibrio H-W, la frecuencia de alelos nulos, la presencia de locus bajo selección, déficit de heterocigotos, índice de endogamia ( $F_{IS}$ ) y el coeficiente de parentesco (R).

|             | LOCUS          | ALELOS NULOS                 | LOCUS BAJO SELECCIÓN INDIRECTA | DÉFICIT DE $H_E$ | FIS   | R     |
|-------------|----------------|------------------------------|--------------------------------|------------------|-------|-------|
| <b>CE</b>   | Ddor18         | Ddor18 (0.20)                | No                             | si               | 0.101 | 0.102 |
| <b>DION</b> | Ddor09         | Ddor09 (0.27)                | Si                             | si               | 0.085 | 0.045 |
| <b>IHU</b>  | Ddor02         | Ddor02 (0.02)                | No                             | no               | 0.06  | 0.013 |
| <b>LG</b>   | Ddor11, Ddor12 | Ddor11 (0.18), Ddor12 (0.22) | No                             | si               | 0.168 | 0.123 |
| <b>SASI</b> | Ddor09         | Ddor09 (0.19)                | Si                             | si               | 0.111 | 0.060 |
| <b>SIS</b>  | Ddor22         | Ddor22 (0.14)                | No                             | no               | 0.022 | 0.018 |
| <b>TRIN</b> | Ddor11         | Ddor11 (0.11)                | No                             | si               | 0.134 | 0.071 |
| <b>V3V</b>  | Ddor15         | Ddor15 (0.05)                | No                             | no               | 0.029 | 0.023 |

Los factores descritos pueden estar afectando ya sea a nivel de un locus en particular (como la presencia de alelos nulos o locus bajo selección indirecta), o a fenómenos poblacionales relacionados con las localidades (como la endogamia o los coeficientes de parentesco). En la mayoría de los casos el efecto genético de estos factores se manifestó con un déficit de heterocigotos. Esto se presentó en cinco de las ocho localidades descritas.

Solo cuatro localidades mostraron frecuencias de alelos nulos menores al 14% (IHU, SIS, TRIN y V3V) y en cuatro loci (Ddor02, Ddor11 y Ddor15 y Ddor22), las cuales no presentaron el efecto de la selección, además de que los valores de  $F_{IS}$  y R fueron bajos, excepto TRIN que si mostró déficit de heterocigotos y un valor de endogamia alto. En las otras tres localidades (IHU, V3V y SIS) el desequilibrio de HW se manifestó con un exceso de heterocigotos, lo cual fue contrario a lo observado en las otras localidades, pudiéndose deber a una mezcla de individuos provenientes de poblaciones genéticamente diferentes o bien a un tamaño de muestra limitado para el estudio de loci altamente polimórficos. Para el resto de las localidades los valores de alelos nulos fueron moderados (18 a 22 %), todas mostraron déficit de

heterocigotos, la mayoría con valores relativamente altos de endogamia, pero sin consistencia en cuanto el efecto de la selección al igual en los valores de  $R$ .

Otro factor a considerar son los valores altos del índice de endogamia ( $F_{IS}$ ) y el déficit de heterocigotos significativo presentes en algunas localidades. Existen múltiples causas por las cuales podrían estarse presentando estos resultados, por ejemplo en trabajos anteriores han relacionado lo anterior con tres factores principales: a) Resultado de la subdivisión de poblaciones locales en unidades reproductivas aisladas (efecto Wahlund); b) Entrecruzamiento entre individuos emparentados (Wright, 1921); y finalmente c) Como resultado del muestreo no aleatorio de individuos a partir de miembros de un número limitado de familias (Crow y Kimura, 1970) (Keller y Waller 2002). El poder dilucidar cuál es la causa de los altos valores de  $F_{IS}$  puede ser una tarea complicada, sin embargo en el presente estudio se obtuvieron resultados que podrían sugerir la presencia de ciertos aspectos, por ejemplo, el muestreo de *pools* genéticos diferenciados en una misma localidad ocasionando la presencia de menor cantidad de heterocigotos (y valores mayores de  $F_{IS}$ ). En relación a lo anterior se puede mencionar el trabajo de Stow y Briscoe (2005) en el que identificaron la presencia de efecto Wahlund en la especie de lagartija (*Egernia cunninghami*) al evaluar la subdivisión poblacional con el uso de microsatélites. De igual manera este efecto también ha sido detectado en lagartijas por medio de los altos valores de  $F_{ST}$  (0.003-0.230) y déficit de heterocigotos (Kolbe et al., 2008). Esta hipótesis puede ser contrastada en el presente estudio mediante lo encontrado en los análisis bayesianos (ver después) y en las comparaciones de diferenciación genética ( $F_{ST}$ ) entre localidades. En estos análisis se encontró una subestructuración poblacional dentro de la población Norte en la cual las localidades del valle de la Trinidad (TRIN,  $F_{IS} = 0.134$ ), Puertecitos (PUER,  $F_{IS} = 0.226$ ), San Luis Gonzaga (LG,  $F_{IS} = 0.168$ ) y Bahía de los Ángeles (BLANG,  $F_{IS} = 0.134$ ) se identifican como grupos diferenciados, indicando subdivisión poblacional. Sin embargo no hay que perder de vista que dos de estas localidades (LG y TRIN) presentaron alelos nulos en dos y un loci pero en baja frecuencia en el caso de TRIN, respectivamente. Castric et al. (2002) mencionan que el efecto Wahlund ha sido una explicación ampliamente socorrida y pocas veces validada.

Otra señal interesante es el muestreo de grupos familiares (Castric et al., 2002) el cual se puede ver reflejado en los valores altos en el coeficiente de parentesco encontrados en las localidades San Luis Gonzaga (LG) y Bahía de los Ángeles (BLANG) e isla Cerralvo (CE) ( $R = 0.102 - 0.123 > \text{prom} + \text{desvest}$ ). Durante el muestreo en estas localidades se encontró una gran

cantidad de individuos juveniles o recién nacidos, por lo que el análisis podría estar reflejando la variación genética de una progenie de un número limitado de familias.

En resumen, sin descartar ciertos niveles de endogamia en algunas localidades, en este estudio se asumió que el principal problema que ocasiona desviaciones en el equilibrio HW por déficit de heterocigotos fue la presencia de alelos nulos, ocasionados por la dificultad en la amplificación de los microsatélites. Asimismo se sugiere que al descartar los loci bajo selección de los análisis poblacionales, el desequilibrio de HW no fue afectado por esta fuerza evolutiva. De la misma forma concluimos que la evaluación de la estructura genética no se vio afectada por los factores descritos anteriormente debido a que la señal de estas características no fue considerada como significativa de manera global.

En cuanto a la relación del presente trabajo con otros estudios realizados con microsatélites en la familia Iguanidae se observa que el número de loci evaluados (15) se encuentra cerca del promedio (17) en los estudios publicados, mientras que el número de localidades (28) y el tamaño muestral (419), sobresale en relación a los demás (promedio 7 y 238, respectivamente). Cabe resaltar que muchos de estos trabajos publicados se refieren principalmente a notas metodológicas, y los trabajos poblacionales principalmente se han enfocado a las islas y a especies amenazadas principalmente en regiones neotropicales. Esto es relevante debido que este trabajo representa un esfuerzo importante en cuanto al número de marcadores y la extensión del muestreo realizado, sobresaliendo de la mayoría de los trabajos realizados para la familia Iguanidae a nivel mundial (Tabla XVI), además de ser un estudio de tipo poblacional en una región desértica extratropical.



**Tabla XVI** Estudios realizados con microsatélites en la familia Iguanidae. N: tamaño de muestra, Loc: número de localidades, número de loci, A: Número de alelos, H<sub>O</sub>: heterocigocidad observada, y H<sub>E</sub>: heterocigocidad esperada.

| ESPECIE   | N   | LOC | LOCI | A   | H <sub>O</sub> | H <sub>E</sub> | FAMILIA   | REGIÓN GEOGRÁFICA | AUTOR                   |
|---|-----|-----|------|-----|----------------|----------------|-----------|-------------------|-------------------------|
| <i>Iguana delicatissima</i>                           | 29  | 1   | 25   | 2   | 0.28           | 0.24           | Iguanidae | Antillas          | Valette et al., 2013    |
| <i>Cyclura pinguis</i>                                | 33  | 1   | 23   | 4   | 0.55           | 0.55           | Iguanidae | Islas Vírgenes    | Lau et al., 2009        |
| <i>Cyclura cornuta</i>                                | 41  | 2   | 11   | 4.5 | 0.56           | 0.57           | Iguanidae | Caribe            | Rosas et al., 2008      |
| <i>Dipsosaurus dorsalis</i>                           | 419 | 28  | 15   | 6   | 0.69           | 0.73           | Iguanidae | México            | Presente estudio        |
| <i>Amblyrhynchus cristatus</i>                        | 318 | 5   | 13   | 8   | 0.65           | 0.71           | Iguanidae | Galápagos         | Lanterbecq et al., 2010 |
| <i>Cyclura pinguis</i>                                | 45  | 2   | 23   | nr  | 0.24           | 0.75           | Iguanidae | Islas Vírgenes    | Mitchel et al., 2011    |
| <i>Conolophus subcristatus,</i><br><i>C. pallidus</i> | 562 | 6   | 10   | 11  | 0.46           | 0.77           | Iguanidae | Galápagos         | Rosa et al., 2009       |
| <i>Conolophus subcristatus,</i><br><i>C. pallidus</i> | 722 | 5   | 8    | 5   | 0.47           | 0.77           | Iguanidae | Galápagos         | Tzika et al., 2008      |
| <i>Ctenosaura pectinata</i>                           | 145 | 17  | 11   | 24  | nr             | nr             | Iguanidae | Mexico            | Zarza et al., 2011      |
| <i>Cyclura carinata</i>                               | 65  | 2   | 29   | 6   | nr             | nr             | Iguanidae | Caribe            | Welch et al., 2011      |
| <b>promedio</b>                                       | 238 | 7   | 17   | 8   | 0.49           | 0.63           |           |                   |                         |

### *Diversidad genética por localidad*

En las 26 localidades analizadas se observó valores de medios a altos de heterocigosidad observada y esperada ( $H_O$  y  $H_E$ ). Según Nei (1978) y Gorman y Renzi (1979) los efectos del tamaño de muestra pueden ser significativos para estimar la heterocigosidad y el número de alelos ( $A$ ); en este estudio estos parámetros se vieron afectadas de manera directa por el bajo número de muestra obtenido en algunas localidades (CA, CO, ES, ICAT, SJO y VIZ <10 individuos), siendo éstas las que presentaron valores menores de los estimadores de diversidad genética ( $H_O$ ,  $H_E$  y  $A$ ).

Por otro lado, la variación genética intra-poblacional observada fue significativamente menor en islas que en las poblaciones continentales, esto debido probablemente a factores relacionados con la capacidad de dispersión de los individuos, el tamaño de las islas, y la distancia hacia otras regiones habitadas, lo cual limita el intercambio genético entre la isla y otros sitios así como el tamaño poblacional de las mismas (Frankham, 1997).

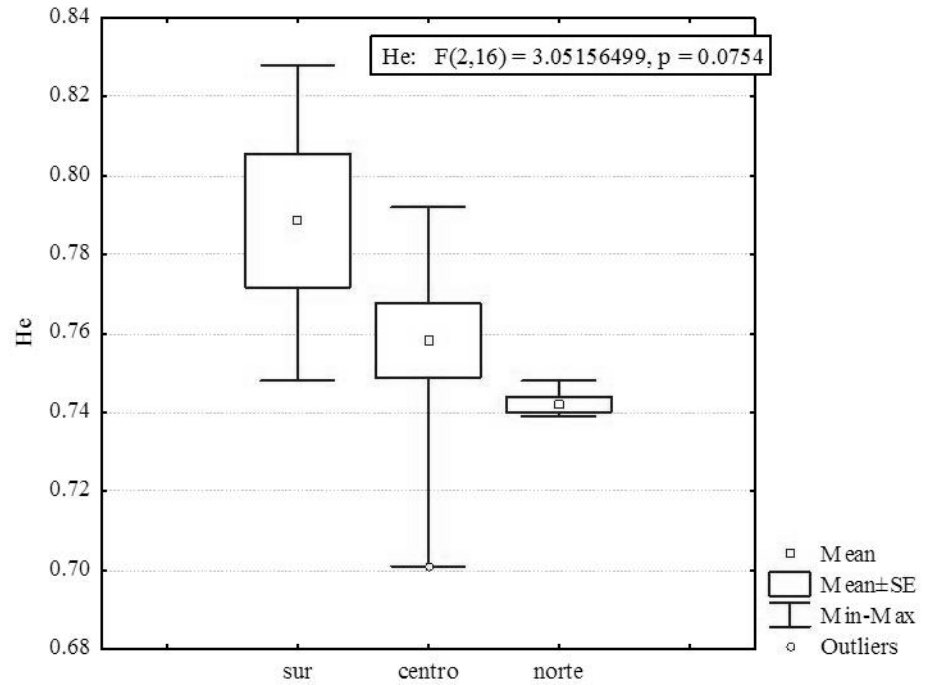
Por su parte, el parámetro de riqueza alélica (la medida más simple de diversidad genética; Kalinowski, 2004) obtenido mediante el método de rarefacción (FSTAT; Goudet, 1995), también es muy informativo para comparar la diversidad genética en diferentes estudios, ya que usa la distribución de los alelos en un locus para estimar el número de alelos que ocurrirían en una muestra más pequeña de individuos (Petit et al., 1998). Para este parámetro se ponderó por número de muestra de ocho individuos debido a que fue el número menor muestreado en localidades peninsulares. Se encontró un resultado similar a lo encontrado con los parámetros de diversidad genética descritos anteriormente, en donde las localidades de la población sureña exhibieron valores por arriba del promedio (> seis alelos). Al igual que para el parámetro de  $H_E$ , el sitio sureño de San Antonio de la Sierra (SASI) fue el que presentó el valor más alto de diversidad genética con siete alelos.

Los alelos privados se encontraron con frecuencia baja (0.067) en ARC, CE, GASP, LG, LPLA, MUL, PUER, TRIN y V3V; media (0.133) en DION y ES; y alta (0.267) en SASI. La presencia de alelos privados es indicativa de poblaciones antiguas que han estado aisladas por mucho tiempo (Alexandrino et al., 2002; Lowe y Allendorf, 2010; Jezkova et al., 2011), estos resultados apoyan la hipótesis de un refugio en la zona sureña de la distribución actual de

la especie cerca de la localidad de San Antonio de la Sierra (cuatro alelos privados) durante los eventos del Pleistoceno.

Finalmente, la persistencia de las poblaciones a través del tiempo obedece a su capacidad para adaptarse a las condiciones ambientales cambiantes a través del tiempo, lo cual depende a su vez de la diversidad genética que presentan (Templeton et al., 2001). La variación genética de marcadores neutrales como microsatélites puede representar una medida indirecta de esta variación adaptativa (Templeton et al., 2001). En este estudio se observaron localidades en donde diversidad genética en términos de  $H_E$ , número de alelos (A) y riqueza alélica (AR) fueron altos ( $>prom+desvest$ ). Es el caso de las localidades de Comitán y San Antonio de la sierra. Estos datos sugieren que estas localidades presentan una relevancia evolutiva y en términos de conservación (DeSalle y Amato, 2004). Asimismo, se ha sugerido que la diversidad genética puede ser indicadora de sitios que probablemente fungieron como población fuente en eventos de colonización de otras regiones, por ejemplo durante los eventos climáticos del Pleistoceno (Hewitt, 1996b; Exoffier et al., 2009). Los anteriores autores describen que durante las expansiones poblacionales ocurridas se presentaron diversos cuellos de botella en el genoma colonizador, lo cual trajo como consecuencia una pérdida de alelos y una tendencia a la pérdida de heterocigosidad en las nuevas poblaciones. Los resultados de este estudio muestran que al agrupar las localidades en sus respectivas poblaciones (identificadas mediante métodos bayesianos) se observa que las localidades que conforman la población sureña, presentaron valores mayores de heterocigosidad (marginamente significativos  $p=0.0754$ , Fig. 34) a las poblaciones centro y norte. Esta característica de una mayor diversidad genética en la población sureña junto con lo encontrado en el análisis de aislamiento por distancia y el dendograma de distancias genéticas es consistente con lo esperado bajo el modelo de Expansión-Constricción (EC, Provan y Bennet, 2008) sugiriendo la presencia de un refugio pleistocénico para esta especie. Estudios similares como el de Beebee y Rowe (2000) sugieren que mediante el análisis de los microsatélites se puede llevar a cabo la identificación de patrones poblacionales (por ejemplo, dispersión-contracción), ya que identificaron una zona de refugio pleistocénico en poblaciones de la especie de sapo *Bufo calamita* en el sur de Europa. Aunado a lo anterior, existe el antecedente teórico que menciona que los refugios usualmente ocurren en regiones con heterogeneidad topográfica alta, como la que se presenta en la región sureña del Cabo (Hewitt, 1996b, Grismer, 2002). Asimismo, los resultados de la modelación del nicho ecológico de la especie y su proyección al pasado (21,000 años atrás), sugieren que esta zona presenta una mayor optimalidad de las condiciones climáticas (hasta 96%) para la especie (ver más adelante). A pesar de las evidencias anteriores, es importante llevar a cabo análisis enfocados a estimar

tiempos de divergencia poblacionales y migración (y direccionalidad de la misma) para poder apoyar estas aseveraciones.



**Figura 34** Comparación de los valores de heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) entre los tres grupos genéticos identificados mediante el análisis de 10 marcadores microsatélite en la especie *Dipsosaurus dorsalis* con el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003).

Estudios genéticos en la herpetofauna que apoyan la hipótesis de refugios mediante el criterio de altos niveles de diversidad genética no son escasos (salamandras *Chioglossa lisitanica*, Alexandrino et al., 2000; *Salamandra salamandra*, Garcia-Paris et al., 2003; lagartijas del género *Podarcis*, Pinho et al., 2007; entre otros).

### ***Estructura Genética Poblacional***

Una de las aplicaciones de los estudios filogeográficos ha sido el poder determinar el grado de estructuración poblacional de las especies a lo largo de su área de distribución, así como interpretar cuáles han sido los procesos que han determinado dicha estructuración. El patrón filogeográfico más conspicuo es aquel en el que hay una fuerte subdivisión genealógica entre poblaciones o grupos de poblaciones, y una marcada estructuración espacial que generalmente se observa a escalas regionales amplias y es un patrón común en pequeños mamíferos, insectos y herpetofauna, dada su poca vagilidad (Eguiarte et al., 2007). En el presente estudio se encontró que la especie de reptil *Dipsosaurus dorsalis* presentó un patrón de estructura genética espacial notorio, los resultados del análisis factorial de correspondencia (AFC), la diferenciación genética ( $F_{ST}$ ), el dendograma construido a partir de distancias genéticas de Cavalli-Sforza, y el análisis de estructuración por probabilidades bayesianas, confirman la ocurrencia de tres grupos genéticos ubicados en la región norte, centro y sur de la PBC, siendo la segunda una zona de con identidad propia pero con mayor mezcla genética dentro de ella.

Los resultados también indican que las localidades de las islas mostraron los valores de diferenciación genética más altos, debido al menor flujo genético entre ellas y las localidades peninsulares ocasionado a su vez por el aislamiento geográfico, y por la presencia de una barrera geográfica como el mar. Entre las localidades que presentan valores altos de  $F_{ST}$  se encuentra también la localidad de San Javier (SNAV). Podemos sugerir que debido a su ubicación en medio de la Sierra de la Giganta, rodeada de zonas montañosas con alturas y pendientes pronunciadas, esta localidad podría ser vista como una “isla” en la que la cantidad de migrantes que salen y llegan a ella son pocos. Un aspecto más importante encontrado en relación a los valores de  $F_{ST}$ , se refiere a la diferenciación genética significativa en las comparaciones por pares de localidades dentro y entre grupos genéticos homogéneos, siendo mayor en el segundo caso, y demostrando que existe una tendencia a la diferenciación poblacional debido al flujo génico reducido entre los grupos genéticos identificados.

Por otra parte, la estructuración genética se encuentra determinada por la capacidad de dispersión de los organismos y por los requerimientos de hábitat (Slatkin, 1987). Una de las consecuencias genéticas de la dispersión, si se encuentra restringida espacialmente

entre las poblaciones, es la generación de una estructura genética en la cual el parentesco entre poblaciones declina como función de la distancia (*Stepping-stone* y aislamiento por distancia; Wright 1943; Kimura and Weiss 1964; Slatkin 1993). A este respecto se conoce que *Dipsosaurus dorsalis* no es capaz de moverse a través de grandes distancias (1,462 m<sup>2</sup> en hembras y 1,558 m<sup>2</sup> en machos; O'Neil Krekorian, 1976) por lo que es de esperarse que el flujo genético reducido entre las poblaciones esté relacionado con su capacidad de dispersión. Ahora bien, si la dispersión neta es asimétrica, como en expansiones poblacionales a partir de poblaciones en refugios, este patrón de aislamiento por distancia estará acompañado por filogenias intra específicas con poblaciones recientemente derivadas y agrupadas sucesivamente a través del eje de expansión (Nason et al., 2002). El patrón de aislamiento por distancia observado para las localidades peninsulares (sin considerar las localidades isleñas) así como la forma de clados anidados del dendograma realizado a partir de distancias genéticas, sugieren una expansión poblacional, y coincide con el modelo de Expansión–Contracción característico de los procesos demográficos ocurridos durante las glaciaciones del Pleistoceno (Nason et al., 2002; Provan y Bennett, 2008). En estos periodos glaciales las especies de climas cálidos y áridos, como *Dipsosaurus dorsalis*, pudieron sobrevivir a los cambios climáticos habitando zonas de refugio en donde las condiciones no fueran tan frías (Provan y Bennet, 2008), y posteriormente recolonizando cuando el clima fue óptimo. Durante el Pleistoceno en la PBC el ecotono entre el bosque y el matorral desértico se encontraba a una altitud (~100-150m) menor que en la actualidad (Woodcock, 1986), permitiendo la presencia de bosques en zonas como la parte central y sur de la PBC. Asimismo existe evidencia acerca de que especies de chaparral, pino y encino tuvieron una distribución unos 400 km más al sur que su distribución actual a finales de la misma época, ocasionando que en el centro de la península se presentara un clima de tipo mediterráneo como el que ahora se encuentra en la zona sur de California y el norte de Baja California (Metcalf 2006), prácticamente sin zonas de desierto más al norte de los 27° de latitud (Holmgren et al., 2011). Debido a las razones expuestas anteriormente y bajo la hipótesis del conservadurismo de nicho ecológico, es posible pensar que durante los periodos de enfriamiento del Pleistoceno, *D. dorsalis* contrajera su distribución hacia zonas sureñas, las cuales mantuvieron condiciones climáticas y de vegetación más favorables para la especie. Una señal clara de que las poblaciones han persistido a través del tiempo en los refugios, es que presentan una historia demográfica más larga que las poblaciones que evolucionaron durante los tiempos post-glaciales, por lo que se sugiere que deben de mantener mayores niveles de diversidad genética (Hewitt, 2000), lo cual concuerda con lo discutido en la sección anterior.

Por su parte, los tres grupos genéticos: Norte, Centro y Sur, se encuentran en tres regiones cuyo límite coincide con las zonas de discontinuidades genéticas identificadas por secuencias parciales de algunos genes del ADN mitocondrial en otras especies de reptiles (Upton y Murphy, 1997; Rodríguez-Robles et al., 1999; Riddle et al., 2000; Lindell et al., 2006; Bryson et al., 2012), aves (Zink et al., 2001) y mamíferos (Riddle et al., 2000). Históricamente estas zonas de disrupción genética compartidas entre diferentes especies han sido explicadas por la presencia eventos vicariantes como los canales trans-peninsulares del Vizcaíno (1 m.a.; Helenes y Carreño, 2002) y el istmo de La Paz (3 m.a.; Upton y Murphy, 1997; Rodríguez-Robles et al., 1999; Lindell et al., 2006). Sin embargo, a la luz de nuevas herramientas de análisis como los microsatélites (Wiens y Graham, 2005; Knowles et al., 2007; Kozak et al., 2008) y nuevos taxa como la especie *Dipsosaurus dorsalis* con una historia evolutiva particular, estas explicaciones no pueden sostenerse en el presente trabajo debido a dos elementos principales: 1) las distintas tasas de evolución de los marcadores moleculares utilizados en los estudios anteriores, y las de los microsatélites, en las cuales se asume una variación a una tasa promedio de  $10^{-4}$  mutaciones/locus/generación (Ellegren, 2004; Selkoe y Toonen, 2006), es decir la ventana de tiempo promedio que se estaría evaluando es de un mínimo de 100 años hasta un máximo de 1,000,000 años, con un promedio de 10,000 años, por lo que las discontinuidades genéticas encontradas no pueden haber sido determinadas por los eventos vicariantes propuestos ya que ocurrieron en tiempos mayores; 2) Se piensa que el origen evolutivo de la especie, así como su presencia en la PBC, fue durante el Plioceno tardío-Pleistoceno temprano en las zonas desérticas recién formadas (hace ~2.5 m.a.; Norris, 1953; Savage, 1960; Murphy, 1983; Grismer, 2002). Esto tampoco coincide temporalmente con la explicación de la diferenciación genética como resultado de la presencia de tales canales trans-peninsulares ya que la especie no se encontraba en la península.

Es importante reconocer que las discontinuidades filogeográficas concordantes encontradas en múltiples taxa de la PBC deben ser indicativas de procesos que han impactado a nivel de las comunidades. Sin embargo, la apreciación de cómo los diferentes organismos han respondido a estos cambios climáticos y geológicos en el paisaje dinámico de la península apenas está comenzado a emerger (Garrick et al., 2009). Debido a lo anterior fue necesario explorar explicaciones alternativas a la vicarianza por canales transpeninsulares para la presencia de la estructuración genética espacial encontrada en *Dipsosaurus dorsalis* (Jezkova et al., 2011).

Estudios genéticos recientes realizados en diferentes taxa revelan que las adaptaciones a tipos de ambientes específicos en zonas de alta heterogeneidad ambiental, también pueden restringir el flujo génico (Sacks et al., 2004; Neaves et al., 2009; Pavlacky et al., 2009; Wang et al., 2013, entre otros). Se sugiere que las poblaciones pueden estar restringidas a áreas limitadas por barreras a la dispersión de tipo ecológicas, las cuales faciliten la formación de arreglos geográficos de poblaciones diferenciadas (Rodríguez-Robles et al., 2010; Plath et al 2007). Por ejemplo, en el estudio realizado por Rodríguez-Robles et al. (2010) identifican que la fisiografía de la isla de Puerto Rico no representan barreras a la dispersión en las poblaciones de la lagartija *Anolis krugi* y por lo tanto no juegan un papel en la estructuración genética de la misma. Estos autores exploran alternativas como el estudio de la estabilidad climática y su influencia en la divergencia entre poblaciones, encontrando una relación entre variables climáticas (estacionalidad en la precipitación y las fluctuaciones de la temperatura) y los niveles de estructuración genética en esta especie, concluyendo que las condiciones climáticas pueden producir estructuración geográfica de la varianza genética. Mientras que el estudio de Plath et al. (2007) responsabiliza a factores ecológicos (distintos al clima) para la diferenciación de poblaciones o especies estrechamente emparentadas.

### ***Modelación de nicho ecológico (MNE)***

Al modelar el nicho ecológico de cada grupo genético identificado con el uso de microsatélites en la especie *Dipsosaurus dorsalis*, se encontró una diferenciación en el espacio geográfico de las distribuciones potenciales de los tres grupos: Norte, Centro y Sur, con pequeñas zonas de traslape entre ellas. En cada modelo (Norte, Centro y Sur), las variables climáticas particulares (19 variables climáticas derivadas de la precipitación y temperatura) que contribuyeron en mayor medida a cada modelo fueron distintas entre sí (Fig. 35). Sin embargo, para el modelo de la especie en conjunto, y para las poblaciones Norte y Sur, las variables derivadas de la precipitación fueron las más importantes y con mayor contribución (las variables relacionadas con la precipitación contribuyeron en total 64.9% y 53.1%, respectivamente). Por su parte para la población central las variables derivadas de la temperatura fueron las de mayor contribución (55.6%).

El conocer la influencia de cada una de las variables consideradas en los modelos en la biología de los organismos, es una tarea complicada ya que los factores influyen de diferente



manera en la forma en que los organismos se relacionan con el ambiente (Costa et al., 2008). Por ejemplo, en el estudio de Wiens et al. (2013) encuentran que la precipitación juega un papel importante en la distribución de las especies de la familia *Phrynosomatidae* (lagartijas espinosas), sin embargo mencionan que el mecanismo por el cual existe esta relación es indirecto debido a que esta variable influye en los patrones de vegetación que a la vez determinan la disponibilidad de alimento y el microclima, resaltando la importancia de analizar la influencia de las variables desde diferentes ángulos no siempre evidentes.

Para el caso de la población Norte de *Dipsosaurus dorsalis*, la distribución potencial se encontró restringida a la zona costera del Golfo de California del estado Baja California, la zona central de Baja California y la zona norte costera del desierto del Vizcaíno. Esta región corresponde a las ecorregiones: desierto de San Felipe, desierto Central y la zona norte costera del desierto del Vizcaíno descritas por González-Abraham et al., (2009) (Fig. 35). Esta zona de baja altitud, presenta una flora de tipo desierto micrófilo debido a la vegetación con hojas pequeñas que la caracterizan, especialmente las especie *Larrea tridentata* y *Ambrosia dumosa*, las cuales constituyen aproximadamente el 90% de la cobertura vegetal (Shreve, 1982). Ambas especies de plantas son muy importantes para la presencia de la iguana del desierto (*Dipsosaurus dorsalis*) (Minnich y Shoemaker, 1970; Pough, 1973) ya que su dieta depende de ellas. La variable más importante para este modelo (precipitación media anual, Bio12), es la precipitación, la cual se concentra en la temporada de invierno, siendo en verano escasa a nula (González-Abraham et al., 2010). Durante los periodos invernales *Dipsosaurus dorsalis* se encuentra hibernando (Blázquez y Ortega-Rubio, 1996), por lo que es altamente probable que la influencia de la precipitación en la biología de la especie sea necesariamente indirecta. Alberts (1993) en su estudio sobre la relación entre el uso del espacio y la densidad poblacional de la especie, indica que la iguana del desierto (*Dipsosaurus dorsalis*) se encuentra íntimamente relacionada con la abundancia y distribución de los recursos vegetales, y en particular en regiones norteñas de su distribución, en donde se presenta la planta gobernadora (*Larrea tridentata*); de hecho, los límites norteños de su distribución coinciden con los de esta especie de planta; Bezy, 2010). Norris (1953) a su vez, habla sobre la dominancia de las flores de la gobernadora (*Larrea tridentata*) en la dieta de primavera de la especie, la cual florece durante abril y mayo, y depende de la lluvia de invierno para su floración. Esta planta, además de ser fuente de alimento, sirve de protección durante épocas en donde el calor es excesivo.

Otro factor importante es el que menciona Nagy (1973) en su estudio sobre la especie de reptil *Sauromalus obesus* (familia *Iguanidae*), en el que se menciona la influencia de la temperatura y la precipitación en la disponibilidad y la calidad del alimento en esta especie (herbívora). Durante años secos se produce poca vegetación, y en años en donde las lluvias de invierno son altas, el desierto presenta una vegetación abundante (Nichol, 1952). En contraste con especies carnívoras, para las especies herbívoras que habitan los desiertos, el contenido de agua en la materia vegetal es su única fuente de obtención, por lo que el poder mantener el balance hídrico y de electrolitos en estas especies, en temporadas de actividad, estará relacionado con la cantidad de lluvia que se presente (Nagy 1973).

Además en las poblaciones norteñas de *Dipsosaurus dorsalis* la temporada reproductiva abarca los meses de abril a septiembre (Mayhew, 1971). Para el género de lagartija *Uta* existe una correlación entre la producción de huevos y las lluvias de invierno, esta última a su vez asociada a la germinación y producción de plantas anuales lo que aumenta la disponibilidad de alimento para la lagartija (Turner et al. 1973). De la misma forma, Mayhew (1965) confirma que el éxito y el periodo reproductivo en machos de la lagartija *Uma inornata* (familia *Phrynosomatidae*) está determinado por las lluvias de invierno. Por su parte Reynolds y Turkowski (1972) estudiaron que en mamíferos pequeños de California existe una relación importante entre las lluvias de invierno y las temporadas reproductivas (*Lepus alleni*, *L. californicus*, *Dipodomys merriami*, *Neotoma albigula*, *Sylvilagus audubonii*, *Ammospermophilis harrisi*, entre otros), debido a sustancias gonadotrópicas y nutricionales encontradas en algunas plantas, las cuales aumentan la actividad reproductiva (en conejos) o el número de proge (ratones). De la misma forma Beatley (1969) encuentra que lo anterior podría estar relacionado con la presencia de plantas anuales y perennes en el ambiente previo al tiempo de reproducción. Aunque no hay estudios particulares que demuestren la influencia de la precipitación en la especie de estudio, se puede pensar, dadas las evidencias mencionadas anteriormente, que esta juega un papel relevante tanto en la alimentación como en la reproducción al menos en la población Norte de la especie *Dipsosaurus dorsalis*.

Para el caso de la población Sur, la distribución potencial se encontró circunscrita a la región del Cabo en la zona de matorral árido tropical y selva baja. A diferencia del Desierto de San Felipe de la región Norte, la precipitación en esta región es más abundante y es mayoritariamente derivada de tormentas ciclónicas tropicales que alcanzan la región a finales de verano y otoño (Fig. 35). En esta región, *Dipsosaurus dorsalis* es menos estricta en cuanto a la

selección de hábitat, en comparación con ambientes xéricos norteños (Asplund, 1967). La variable con mayor importancia para el modelo fue la estacionalidad es la precipitación (Bio 15). Las lluvias en esta región son predominantemente de verano por lo que sus máximos durante agosto y septiembre son contrastantes con la precipitación de invierno en la región norte (Asplund, 1967). En relación con lo mencionado acerca de la precipitación de invierno para la población Norte, así como la importancia de la gobernadora y de otros recursos vegetales para el hábitat, la alimentación y reproducción de la misma, se sabe que hacia las zonas más sureñas de la distribución (Sonora, Sinaloa y la península de Baja California) la vegetación cambia de desierto a matorral árido subtropical, haciendo que la iguana del desierto busque otros recursos para suplir el aporte de la gobernadora tanto en su dieta como en sus actividades diarias. En estas regiones, los hábitos alimenticios de *D.dorsalis* son muy diferentes, por ejemplo Norris (1953) explica que el 1-3% de la dieta está compuesta por material animal, incluyendo insectos, heces de roedores e incluso individuos de su misma especie. Asplund (197) reporta que el 48-61% del contenido estomacal de las iguanas de la Región del Cabo está compuesto por artrópodos, y Galina-Tesaro (1994) encontró que en La Paz consumían 100% una dieta de larvas de lepidópteros durante las lluvias de verano. En cuanto a la reproducción, los periodos óptimos en las lagartijas del Cabo son durante el verano tardío y otoño, debido a la gran cantidad de alimento, sombra y mayor disponibilidad de agua (Grismer 2002). Sin embargo en esta región también son muy importantes las variables relacionadas con las temperaturas mínimas (Temperatura mínima del mes más frío, Rango de temperatura diurno y Temperatura media del trimestre más frío) lo que indica que la especie se restringe a las zonas bajas y evita las montañas donde las temperaturas nocturnas bajan en el invierno.

Finalmente la población Centro presentó una distribución potencial que abarca la zona central de la península de Baja California, la cual incluye la parte sur desierto Central, la zona centro y este del desierto del Vizcaíno, la costa central del Golfo, las zonas bajas de la sierra de la Giganta, y los llanos de Magdalena (Fig. 35). La distribución de la lagartija en esta región, depende tanto de la precipitación como de la temperatura (precipitación del trimestre más seco y Precipitación del mes más seco, así como de la Estacionalidad y el Rango de temperatura). Esta región es una zona de transición entre los climas mediterráneos norteños con precipitación de invierno y la región tropical sureña con precipitación en verano. Para esta zona no existen estudios particulares para la especie, sin embargo, en nuestra experiencia de muestreo, vemos que evita los sitios más secos con influencia de niebla (la parte central de la costa del Pacífico). Siendo más abundante en las zonas bajas de la costa del Golfo, con influencia de las lluvias tropicales de verano y suaves temperaturas en el invierno.

Los resultados anteriores resaltan las diferentes adaptaciones a las características ambientales contrastantes en las que viven los grupos genéticos identificados espacialmente, las cuales se presentan en los hábitos alimenticios y reproductivos en la especie *Dipsosaurus dorsalis*. El desfase temporal en los ciclos reproductivos a lo largo de un gradiente de latitud y el clima asociado podrían representar una barrera al flujo, ocasionado que las poblaciones de *Dipsosaurus dorsalis* se segreguen en grupos genéticos distintos.

Hay un número grande de evidencias que indican que la heterogeneidad ambiental por sí misma puede ser suficiente para generar adaptaciones locales, aunque no existan barreras físicas que eviten el flujo génico entre poblaciones (Henry y Day, 2005; Plath et al., 2007; McCairns y Bernatchez, 2008). Se sabe que la especialización a diferentes ambientes puede tener como consecuencia el aislamiento reproductivo, ya que la selección natural disruptiva puede producir una distribución bimodal en la preferencia de los mismos, lo cual produce a su vez barreras al flujo genético (Rice, 1987). Endler (1977) y Slatkin (1973) sugieren que esta selección natural de tipo disruptiva a lo largo de un gradiente ambiental, puede progresivamente incrementar la variación clinal hasta que una sola población ancestral se fragmente en dos o más poblaciones o linajes evolutivos. Este modo de especiación es conocido como especiación simpátrica o ecológica (ver Plath et al. 2007) de tipo parapátrica debido a que las poblaciones divergentes son geográficamente y ecológicamente distintas pero permanecen en contacto entre sí, mientras que los grupos poblacionales se están especializando a condiciones climáticas particulares (Brown y Lomolino, 1998). La principal diferencia entre este tipo de especiación y el modelo alopátrico, se encuentra en que la barrera al flujo génico entre poblaciones o subpoblaciones es producida por discontinuidades en la distribución espacial o temporal en el uso del hábitat, en vez de una barrera geográfica (Rice, 1987) y la evolución de las barreras precigóticas se estaría presentando como un carácter correlacionado que evoluciona como respuesta indirecta y como un subproducto a la especialización del hábitat. Por lo anterior, y dadas las evidencias mencionadas anteriormente y de acuerdo a los antecedentes teóricos, se sugiere que la especie de iguana *Dipsosaurus dorsalis*, en la PBC, parece estar sufriendo un proceso de especiación ecológica.

Al contrastar los resultados anteriores con otros publicados, es plausible invocar a la heterogeneidad climática presente en la península de Baja California, principalmente en términos de precipitación y sus características de vegetación y el tipo de suelo, como los factores causales de la diferenciación genética espacial. Por ejemplo Pease et al. (2009),

utilizando una metodología semejante para conocer la importancia de los factores ecológicos en la divergencia de los grupos genéticos poblacionales en una especie de ciervo (*Odocoileus hemionus*) encuentran que las poblaciones genéticamente identificadas (mediante el uso de 15 loci de microsatélites) presentan diferentes distribuciones potenciales con zonas de traslape, por lo cual sugieren que responden a las variables ambientales, las cuales limitan el flujo genético. Asimismo, sugieren que cada población identificada está definida por un nicho ecológico distinto, por lo cual representan diferentes ecotipos que podrían corresponder a diferentes subespecies. Además, esta correspondencia también encontró concordancia con los distintos fenotipos encontrados, lo cual justifica su clasificación como distintas unidades genéticas y ecológicas con gran importancia para conservación (Crandall et al., 2000; Fraser y Bernatchez, 2001). Los hallazgos encontrados aquí son relevantes debido a que no existen estudios taxonómicos recientes en la especie, Asimismo, las descripciones sobre las subespecies propuestas en base a caracteres morfológicos son antiguas y hasta ahora no habían sido contrastadas mediante estudios genéticos. Este estudio aporta información acerca de la diferenciación genética y ecológica que existe en las poblaciones de *Dipsosaurus dorsalis* como unidades evolutivas independientes, por lo cual pueden ser consideradas como Unidades Evolutivas Significativas (UES; Crandall, 2000; Fraser y Bernatchez, 2001).

Existen otros ejemplos interesantes que utilizan la herramienta de modelación de nicho ecológico en otros grupos de animales como coyotes (Sacks et al., 2008), lobos (Geffen et al., 2004), linceos (Senseth et al., 2004), entre otros. En lagartijas se han realizado estudios filogenéticos con la utilización de la modelación de nicho ecológico, principalmente del género *Anolis* (Losos et al., 2003; Knouft et al., 2006), *Podarcis* (Carretero et al., 2008) y *Phrynosoma* (Wiens et al. 2013). En todos estos estudios se ha detectado que la estructuración genética de distintos linajes se encuentra fuertemente relacionada con la forma en que se relacionan con el ambiente.

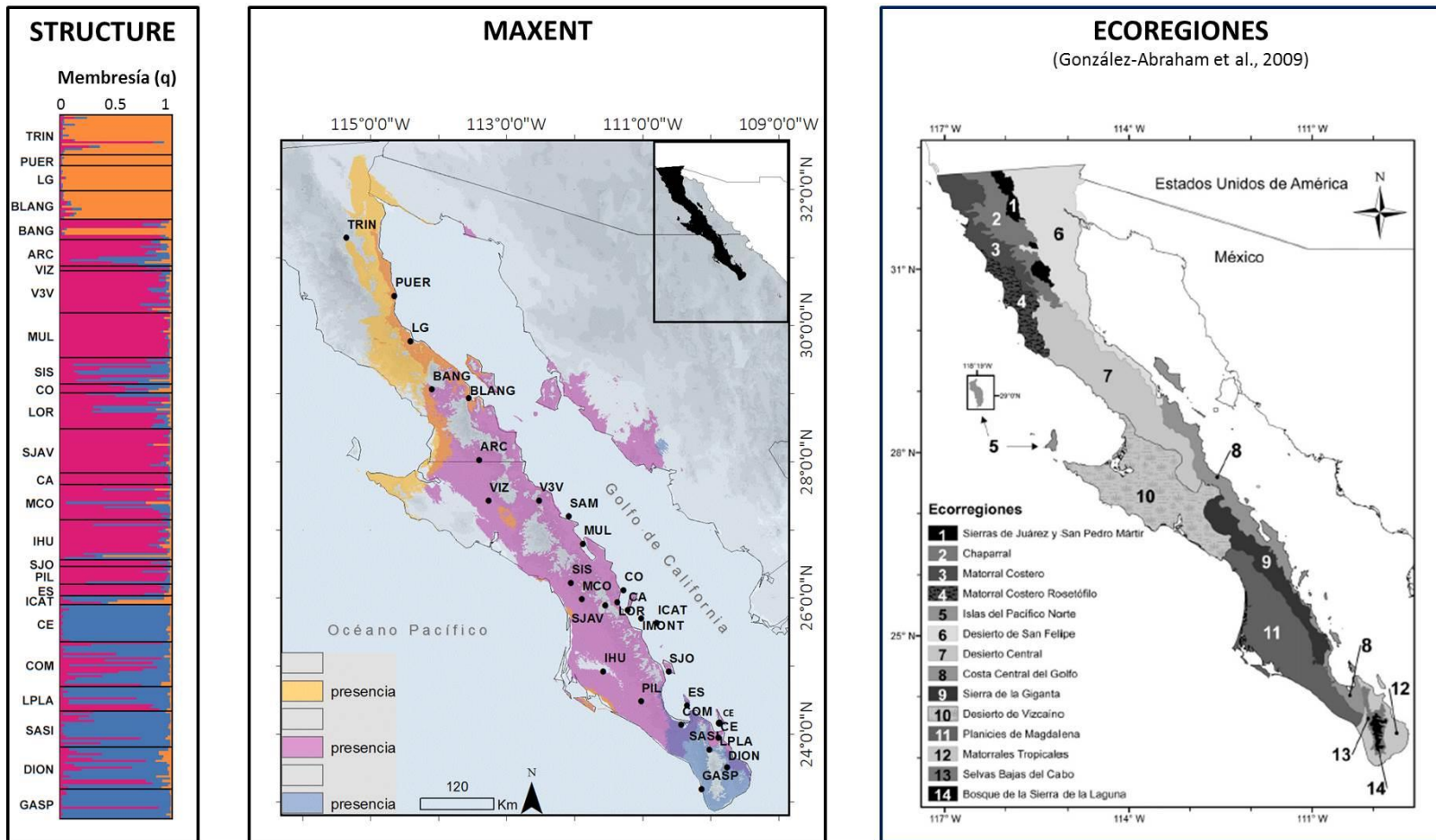
### *Proyección espacial de D. dorsalis durante el Último Máximo Glacial*

Al proyectar el modelo de la especie *Dipsosaurus dorsalis*, hacia el Último Máximo Glacial (21, 000 años; Hijmans et al., 2005), se encontró regiones con alto porcentaje de idoneidad en las condiciones climáticas (desde 78 hasta 96%) para la presencia de la especie, principalmente en las zonas de baja altitud en el este y norte de la Sierra de la Laguna, en donde se encuentran las localidades de estudio del Comitán, Los Planes, San Antonio de la Sierra, y San Dionisio, sugiriendo que durante esta época, la especie pudo haber vivido en esta región sureña como consecuencia de su desplazamiento poblacional hacia zonas con condiciones más favorables para la especie (Hewitt, 2000). Estos resultados coinciden con lo encontrado mediante los análisis genéticos de diversidad, lo que refuerza los resultados obtenidos de manera global identificando mediante ambos métodos a esta región sureña en la región del Cabo como potencial zona de refugio para la iguana del desierto durante el Último Máximo Glacial.

Se ha puesto considerable atención a la evolución de los taxa del hemisferio Norte en cuanto a su respuesta a estos ciclos climáticos (Hewitt, 2004b; Howes et al., 2006, entre otros). Los estudios paleo-ecológicos en Norteamérica han proveído datos abundantes acerca de la vegetación, indicando cambios en la cobertura vegetal que van desde zonas de bosques durante periodos glaciales, hasta zonas de chaparral o matorral desértico, en periodos inter-glaciales (Hunter et al., 2001; Rhode, 2002; Hewitt, 2004b; Holmgren et al., 2011). La PBC presentó en periodos glaciales una región central fría, métrica, volcánica, de pastizal, y en zonas elevadas encinos y otras especies como los que ahora se encuentran en la Sierra Madre Occidental de Sonora, México; mientras que la Región del Cabo era tropical y mantenía poblaciones de cocodrilos, iguanas verdes y boa constrictora, así como elefantes semi-acuáticos (mamuts), liebres gigantes y grandes felinos (Grismer 2002). Estas condiciones más cálidas debieron ser más adecuadas para *Dipsosaurus dorsalis*, lo que se ve reflejado en condiciones climáticas óptimas obtenidas mediante modelación de nicho para la especie durante el Último Máximo Glacial.

Una de las hipótesis subyacentes al proyectar los modelos de nicho ecológico a condiciones pasadas es el concepto de conservadurismo de nicho (Nogués-Bravo, 2009), el cual se refiere a la conservación del nicho ecológico de las especies a través del tiempo dentro de su árbol filogenético, donde las especies que tienen más cercanía deberían tener un espacio

ecológico más similar (Wiens y Graham, 2005). Este concepto es relevante debido a que al proyectar las condiciones climáticas presentes preferidas por una especie se asume que el nicho ecológico de la misma no ha cambiado a lo largo del tiempo. Existen diferentes métodos que permiten evaluar la estabilidad y la conservación del nicho, sin embargo una información relevante es el registro fósil, que sirve como información independiente para la evaluación de los modelos o también para identificar sesgos en las definiciones de las áreas de distribución pasadas. Para la especie de estudio existen pocos registros fósiles. Norell (1989) reporta cuatro ejemplares de *Dipsosaurus dorsalis* para el yacimiento fósil en el Parque de Anza Borrego en la formación Palm Springs de California. Este yacimiento abarca el intervalo temporal desde Plioceno temprano hasta Pleistoceno temprano, sin embargo, *D. dorsalis* solo se presentó en los estratos correspondientes al Plioceno, desapareciendo en el Pleistoceno. En esta región el clima cambió mucho, desde un clima tropical o subtropical durante el Mioceno tardío y Plioceno temprano, hasta un clima frío y árido en el Pleistoceno tardío. El no encontrar fósiles de la especie en los sustratos del Pleistoceno sugiere que durante los periodos glaciales en esta zona ocurrieron condiciones más húmedas y pluviales. Lo anterior se ve reforzado por la presencia de fósiles de pequeños mamíferos que sugieren la expansión de un hábitat de tipo pastizal o sabana. Asimismo se sabe que la gobernadora (*Larrea tridentata*), la cual presenta una relación estrecha con la iguana del desierto en regiones norteamericanas (Norris, 1953), tampoco se ha encontrado en los estratos del Pleistoceno tardío y Holoceno temprano y se piensa que se originó en épocas recientes, después del Último Máximo Glacial (Norell, 1986). *D. dorsalis*, tampoco se ha encontrado en otros yacimientos fósiles de Norteamérica como el Gran Cañón en Arizona (Van Devender et al., 1977; Mead y Phillips, 1981), o el parque Nacional de Cactus en el suroeste de Arizona (Van Devender et al., 1991). Esto permite suponer que no estuvo presente durante el Pleistoceno en las zonas de Arizona y California, lo que apoya los resultados de modelación de nicho ecológico reportados en este estudio (Fig. 33).



**Figura 35** Resultados obtenidos a partir de los análisis de agrupación genética con la utilización de 10 marcadores microsatélite utilizando el programa STRUCTURE v 2.1 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2003) (izquierda); el mapa de distribución potencial de cada grupo genético identificado K Norte (naranja), K Centro (morado) y K Sur (azul) (centro); y las ecorregiones desérticas en el trabajo de González-Abraham et al., (2010, imagen tomada del artículo original) (derecha).



## 9. CONCLUSIONES

Este estudio representa el primer análisis acerca de los patrones de diversidad y estructura genética que incorpora la utilización de nuevos marcadores moleculares, como lo son los microsatélites, en la iguana del desierto *Dipsosaurus dorsalis* a lo largo de la PBC. Estos marcadores tienen una tasa evolutiva mayor al ADNmt (marcador tradicionalmente usado en estudios filogeográficos) y proveen una mejor perspectiva acerca de la variación genética poblacional permitiéndonos identificar grupos genéticamente homogéneos en tiempos más recientes. Además estos marcadores fueron obtenidos con novedosas técnicas de secuenciación masiva de última generación. También añade información independiente obtenida a través de metodologías de análisis que aportan información relevante a los estudios filogeográficos como es la modelación de nicho ecológico.

A partir de los análisis realizados se pueden desprender las siguientes conclusiones:

1. *Dipsosaurus dorsalis* a lo largo de la Península de Baja California, muestra regiones con alta diversidad genética en términos de heterocigosidad esperada, número de alelos, riqueza alélica y alelos privados. Esta área geográfica de alta diversidad es una huella genética poblacional relacionada con una historia demográfica más antigua, y que han prevalecido por más tiempo. Esta zona se presenta en la región del Cabo, al este de la sierra de la Laguna, en las cercanías de las localidades estudiadas de San Antonio de la Sierra y el Comitán.
2. Los análisis de diferenciación genética ( $F_{ST}$ ), el dendograma de distancias genéticas, el análisis de varianza molecular (AMOVA) y la asignación de poblaciones por probabilidades bayesianas revelan consistentemente la existencia de tres grupos genéticos geográficamente discretos: Norte, Centro y Sur, y tienen una concordancia geográfica con los filogrupos reportados para especies como característicos de la biota de la PBC. Sin embargo, *Dipsosaurus dorsalis* es una especie de origen reciente, la cual no estuvo presente cuando se formaron los eventos vicariantes propuestos tradicionalmente para explicar las discontinuidades filogeográficas en la región.

3. Mediante la modelación de nicho ecológico se identificaron los tres grupos que presentaron una distribución potencial distinta en el espacio geográfico entre si, además de presentar una completa concordancia con los grupos genéticos identificados previamente. La regionalización de los tres grupos concuerda también con los grupos filogeográficos observados para otras especies de reptiles como *Sauromalus sp.*, *Uta stansburiana*, *Sceloporous zosteromus*, *Crotaphytus vestigium* y *Crotalus michelii*, pero usando marcadores con tasa de mutación más lenta que los microsatélites. La heterogeneidad ambiental presente de manera clinal en la PBC y caracterizada por las variables bioclimáticas tales como la precipitación, pudieron haber dejado huellas genéticas similares para esas especies con filogrupos parecidos, resaltando el hecho de que existen explicaciones alternativas al paradigma hegemónico de vicarianza que han predominado en los estudios filogeográficos de la región.
4. Se identificaron las variables climáticas de mayor aporte para cada modelo de nicho ecológico estudiado, las cuales fueron distintas en los tres casos, indicando una diferenciación en el espacio ecológico a lo largo de la PBC. Los patrones de precipitación y temperatura fueron las variables bioclimáticas de mayor peso en los modelos, y permitieron caracterizar regiones que van desde climas mediterráneos en el norte con lluvias predominante invernales, hasta una región sureñas con clima templado tropical en la que las lluvias se presentan predominantemente en verano, pasando por una región central de transición entre los dos extremos climáticos. Esta heterogeneidad ambiental tuvo una marcada influencia sobre los patrones de flujo y estructuración genética de la especie *Dipsosaurus dorsalis*.
5. Las condiciones climáticas del Último Máximo Glacial indican que la especie presentaba una distribución más reducida, presentando una zona en la que las condiciones climáticas óptimas para la especie en la región del Cabo, en la zonas bajas del noreste y este de la sierra de la Laguna cerca de las localidades de San Antonio de la Sierra y el Comitán en Baja California Sur. Las variables bioclimáticas que más contribuyeron a este modelo de distribución fueron la precipitación del trimestre más frío, la temperatura media del trimestre más frío, la estacionalidad en la temperatura, y la precipitación del trimestre más seco. La distribución potencial generada con el modelo del Último Máximo Glacial apoya la hipótesis de que *Dipsosaurus dorsalis* persistió en un refugio reducido al sur de la PBC.

Es importante resaltar que la información obtenida a partir de estudios genéticos brinda la posibilidad de comprender procesos históricos poblacionales e identificar regiones de alta diversidad genética intra específica, lo cual es información relevante aplicable a estrategias de conservación necesarias para asegurar el potencial evolutivo de las especies en el futuro. El combinar distintas herramientas de análisis permite llegar a conclusiones más robustas acerca de los procesos históricos que han ocurrido a través del tiempo y que han impactado a las especies de distintas maneras.

A partir de este trabajo se desprenden nuevas preguntas para investigaciones futuras. Entre ellos se puede mencionar el estudio de la selección a lo largo de los gradientes ambientales encontrados, y los patrones de diversidad a escalas de paisaje. En este sentido cabe mencionar que otra forma de analizar la información de la diversidad genética dentro y entre las poblaciones de las especies en una región son los métodos de la disciplina del paisaje genético o genética del paisaje. Estos estudios también intentan dar respuesta a la relación entre el ambiente y la diferenciación genética entre poblaciones, o grupos de individuos de las especies (Manel et al., 2003); en esta disciplina se consideran los atributos del paisaje que tengan influencia en el movimiento de individuos y están limitados generalmente a dominios de escala menores que los que se manejan en el presente trabajo. Entre los logros más importantes de estos estudios están aquellos que tratan de entender los impactos de los cambios del paisaje recientes (fragmentación de ecosistemas) sobre los patrones de distribución geográfica de la diversidad genética y el descubrimiento de procesos de conectividad y flujo genético entre poblaciones. Esta perspectiva podría representar una explicación alternativa a las discontinuidades genéticas observadas entre grupos de poblaciones de las especies en una región geográfica determinada.

Asimismo surgen nuevas preguntas a partir del estudio de la modelación de nicho ecológico, por ejemplo ¿la segregación genética promueve la evolución del nicho ecológico en respuesta a las condiciones ambientales?, ¿es el nicho ecológico de la especie diferente al de las poblaciones? o ¿simplemente son diferentes escalas del mismo?, ¿qué factores (e.g. genéticos, históricos, ecológicos) tienen mayor relevancia en las diferencias intra específicas encontradas en los nichos ecológicos estudiados? ¿la evolución del nicho ecológico contribuye a la habilidad que tienen las

especies para persistir en el tiempo a través de ambientes cambiantes, y cuánto de esto es influenciado por la diversidad genética neutral y cuando por la diversidad sujeta a selección?.

Finalmente podemos decir que el presente estudio brinda una pauta para abordar una nueva manera de entender las posibles causas que han promovido la diferenciación genética en la biota de la península de Baja California, presentando algunas respuestas pero también nuevos cuestionamientos que hacen reflexionar acerca de la gran complejidad de los procesos que han actuado a diferentes escalas de tiempo y espacio en la historia evolutiva de los organismos.

## 10. REFERENCIAS

- Aguirre, L.G, D.J. Morafka, y R.W. Murphy. 1999. The peninsular archipelago of Baja California: a thousand kilometers of tree lizard genetics. *Herpetologica*. 55(3):369–381.
- Ahmadzadeh, F., M. Angel, D. Rödder, D. James, S. Nunes, A. Perera, y W. Böhme. 2012. Inferring the effects of past climate fluctuations on the distribution pattern of *Iranolacerta* (Reptilia, *Lacertidae*): Evidence from mitochondrial DNA and species distribution models. *Zool Anz*. 1–8.
- Alberts, A.C. 1993. Relationship of Space Use to Population Density in an Herbivorous Lizard. *Herpetologica*. 49(4):469–479.
- Aljanabi, S.M. y I. Martinez. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Res*. 25(22):4692–3.
- Allal, F., H. Sanou, L. Millet, A. Vaillant, L. Camus-Kulandaivelu, Z. Logossa, y F. Lefevre 2011. Past climate changes explain the phylogeography of *Vitellaria paradoxa* over Africa. *Heredity*. 107:174–186.
- Alvarado-Serrano, D.F., L.L. Knowles. 2013. Ecological niche models in phylogeographic studies: applications, advances and precautions. *Mol Ecol Resour*. 14(2):233–248.
- Alvarez-Castaneda, S.T., J.L. Patton. 2004. Geographic genetic architecture of pocket gopher (*Thomomys bottae*) populations in Baja California, Mexico. *Mol Ecol*. 13:2287–2301.
- Anderson, C.D., B.K. Epperson, M.-J. Fortin, R. Holderegger, P.M.A. James, M.S. Rosenberg, K.T. Scribner, y S. Spear. 2010. Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow. *Mol Ecol*. 19(17):3565–75.
- Antao, T., A. Lopes, R. J. Lopes, A. Beja-Pereira y G. Luikart. 2008. LOSITAN: A workbench to detect molecular adaptation based on a *Fst*-outlier method. *BMC Bioinf*. 9: 323
- Asplund, K.K. 1967. Ecology of Lizards in the Relictual Cape Flora, Baja California. *American Mindland Naturalist*. 77(2):462–475.
- Atwater, T. 1970. Implications of plate tectonics for the Cenozoic tectonic evolution of western North America. *Geol Soc Am Bull*. 81:3513–3536.
- Avice, J.C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press, Londres. 228p.
- Avice, J.C. 2009a. What is modern biogeography without phylogeography? *J Biogeogr*. 36:1–2.
- Avice, J.C. 2009b. Phylogeography : retrospect and prospect. *J Biogeogr*. 36:3–15.
- Avice, J.C., D. Walker, y G.C. Johns 1998. Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 265(June):1707–1712.

- Baird, S.F., y C. Girard. 1852. Characteristics of some new reptiles in the Museum of the Smithsonian Institution, part 2. Proc Acad Nat Sci. Philadelphia. 6: 125-129.
- Balloux, F. y N. Lugon-Moulin. 2002. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. Mol Ecol. 11(2):155–65.
- Bamshad, M.J., S. Mummidi, E. Gonzalez, S.S. Ahuja, D.M. Dunn, W.S. Watkins, S. Wooding, A.C. Stone, L.B. Jorde, R.B. Weiss, y S.K. Ahuja. 2002. A strong signature of balancing selection in the 5' cis-regulatory region of CCR5. PNAS. 99(16):10539-10544.
- Barlow, A., K. Baker, C.R. Hendry, y L. Peppin 2013. Phylogeography of the widespread African puff adder (*Bitis arietans*) reveals multiple Pleistocene refugia in southern Africa. Mol Ecol. 22:1134–1157.
- Beatley, J. 1969. Dependence of Desert Rodents on Winter Annuals and Precipitation. Ecology. 50(4): 721-724.
- Beaumont, M. A., y R. A. Nichols. 1996. Evaluating loci for use in the genetic analysis of population structure. Proc R Soc Lond B Biol Sci B. 263(1377): 1619-1626
- Beheregaray, L.B. 2008. Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. Mol Ecol. 17:3754–3774.
- Belkhir K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste y F. Bonhomme. 1996-2004. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171. Université de Montpellier II. Montpellier Francia.
- Belkin, D.A. 1961. The Running Speeds of the Lizards *Dipsosaurus dorsalis* and *Callisaurus draconoides*. Copeia. 1961(2):223–224.
- Bezy, R. 2010. Janice Johnson. Sonoran Herpetologist. 23(10): 135.
- Bhargava, A. y F.F. Fuentes 2010. Mutational dynamics of microsatellites. Mol Biotechnol. 44(3):250–66.
- Blankers, T., T.M. Townsend, K. Pepe, T.W. Reeder, y J.J. Wiens. 2013. Contrasting global-scale evolutionary radiations: phylogeny, diversification, and morphological evolution in the major clades of iguanian lizards. Biol J Linn Soc. 108(1):127–143.
- Blázquez, M.C. y A. Ortega-Rubio. 1996. Lizard winter activity at Baja California Sur, Mexico. J Arid Environ. 33:247–253.
- Brito, P.H. y S. V Edwards. 2009. Multilocus phylogeography and phylogenetics using sequence-based markers. Genetica. 135(3):439–55.
- Brown, J.H. y M. V Lomolino. 1998. Biogeography. Sinauer Associates. Estados Unidos de América. 704p.

- Brunsfeld, S.J., J. Sullivan, D.E. Soltis, y P.S. Soltis. 2001. Comparative phylogeography of northwestern North America: a synthesis. En: (J. Silvertown and J. Antonovics, eds.) Integrating ecological and evolutionary processes in a spatial context. Blackwell Science. Oxford. pp. 319-339.
- Caballero, M., S. Lozano-García, L. Vázquez-Selem, y B. Ortega. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Bol Soc Geol Mex.* 62(3):359-377.
- Camargo, A., B. Sinervo, y J.W. Sites. 2010. Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies. *Mol Ecol.* 19(16):3250-70.
- Carlsson, J. 2008. Effects of microsatellite null alleles on assignment testing. *J Hered.* 99(6):616-23.
- Carreño, A.L. y J. Helenes. 2002. Geology and ages of the Islands. En: Case T.J. et al. (eds.) A new Island Biogeography of the Sea of Cortés. Oxford University Press. New York. 14-40p.
- Carretero, M. 2008. An integrated assessment of a group with complex systematics: the Iberomaghrebian lizard genus *Podarcis* (Squamata, *Lacertidae*). *Integr Zool.* 3:247-266.
- Case, T.J., M.L. Cody, y E. Ezcurra. 2002. A new Island Biogeography of the sea of Cortés. Oxford University Press. Estados Unidos de América. 655p.
- Castric, V., L. Bernatchez, K. Belkhir, y F. Bonhomme. 2002. Heterozygote deficiencies in small lacustrine populations of brook charr *Salvelinus fontinalis* Mitchell (Pisces, *Salmonidae*): a test of alternative hypotheses. *Heredity.* 89(1): 27-35.
- Chapuis, M.P. y A. Estoup. 2007. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Mol Biol Evol.* 24(3): 621-31.
- Charruau, P., C. Fernandes, P. Orozco-Terwengel, J. Peters, L. Hunter, H. Ziaie, A. Jourabchian, H. Jowkar, G. Schaller, S. Ostrowski, P. Vercammen, T. Grange, C. Schlötterer, A. Kotze, E.-M. Geigl, C. Walzer, y P.A. Burger. 2011. Phylogeography, genetic structure and population divergence time of cheetahs in Africa and Asia: evidence for long-term geographic isolates. *Mol Ecol.* 20(4):706-24.
- Chase, J.M. y M.A. Leibold. 2003. Ecological niches, linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press. Estados Unidos de América. 207p.
- Cavalli-Sforza, L. L. y A. W. F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: models and a estimation procedures. *Evolution* 32: 550-570.
- Chybicki, J., y J. Burczyk. 2009. Simultaneous estimation of null alleles and inbreeding coefficients. *J Hered.* 100(1):106-113.
- Clark, P.U., A.S. Dyke, J.D. Shakun, A.E. Carlson, J. Clark, B. Wohlfarth, J.X. Mitrovica, S.W. Hostetler, y A.M. McCabe. 2009. The Last Glacial Maximum. *Science.* 325:710-714.

- CONABIO (comp.). 2012. Catálogo de autoridades taxonómicas de los reptiles (Reptilia: Craniata) nativos de México. Base de datos SNIB-CONABIO. México. Incluye información del proyecto CS003.
- Correa Ramírez, M.M. 2010. Análisis de la diversidad genética de *Pardosa sierra* Banks, 1989 (Araneae: *Lycosidae*) en la Península de Baja California, México. CIBNOR. 392 p.
- Cowles, R.B. 1941. Observations on the Winter Activities of Desert Reptiles. *Ecology*. 22(2):125–140.
- Cowles, R.B. 1946. Note on the Arboreal Feeding Habits of the Desert Iguana. *Copeia*. 1946(3):172–173.
- Crandall, K.A., O.R.P. Bininda-Emonds, G.M. Mace, R.K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol Evol*. 17:390-395.
- Crews, S.C., y M. Hedin. 2006. Studies of morphological and molecular phylogenetic divergence in spiders (Araneae: *Homalonychus*) from the American southwest, including divergence along the Baja California peninsula. *Mol Phylogenet Evol*. 38:470–487.
- Crother, B. I. 2012. Standard Common and Current Scientific Names for North American Amphibians, Turtles, Reptiles, and Crocodylians, Seventh Edition. SSAR Herpetological Circular. 39:1-92.
- Curry, J.R., y D.G. Moore. 1984. Geologic history of the mouth of the Gulf of California. En: (Crouch JK, Bachman SB eds). *Tectonics and sedimentation along the California margin*. Los Angeles, CA: Pacific Section, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. p 17–36.
- Dakin E.E., y J.C. Avise. 2004. Microsatellite null alleles in parentage analysis. *Heredity*. 93:504-509
- Deng, H.W., Y. Zhou, R.R. Recker, M.L. Johnson, y J. Li. 2000. Fragment size difference between multiplex and singleplex PCR products and their practical implications. *BioTechniques*. 29:298–304p.
- Dempster, A.P., N.M. Laird, y D.B. Rubin. 1977. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *J Roy Stat Soc*. 39(1): 1–38.
- DeSalle, R., G. Amato. 2004. The expansion of conservation genetics. *Nat Rev Genet* 5:702–712.
- Van Denburgh, J. 1922. The Reptiles of Western North America. Volume I. Lizards and Volume II. Snakes and Turtles. *Occ Pap Cal Acad Sci*. 10: 1–612; 613-1028.
- Van Devender, T.R., A.M. Phillips, y J.I. Mead. 1977. Late Pleistocene Reptiles and Small Mammals from the Lower Grand Canyon of Arizona. *Southwest Nat*. 22(1):49–66.
- Van Devender, y T.R., J. Mead. 1978. Early Holocene and late Pleistocene amphibians and reptiles in Sonoran desert packrat middens. *Copeia*. 1978:464-475.



- Van Devender, T.R., A.M. Rea, W.E. Hall, S. The, S. Naturalist, y N. Mar. 1991. Faunal analysis of late quaternary vertebrates from Organ Pipe Cactus National Monument, southwestern Arizona. *Southwest Nat.* 36(1):94–106.
- Duckett, P.E. y A.J. Stow. 2013. Higher genetic diversity is associated with stable water refugia for a gecko with a wide distribution in arid Australia. *Divers Distrib.* 1072–1083.
- Durham, J.W. y E.C. Allison 1960. The geologic history of Baja California and its marine faunas. *Syst Zool.* 9(2):47–91.
- Earl, D.A. y M.B. VonHoldt. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour.* 4:359–361.
- Eguiarte, L.E., V. Souza, y X. Aguirre. 2007. *Ecología Molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales Instituto Nacional de Ecología Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Instituto de Ecología, UNAM. México. 608p.
- Ellegren, H. 2004. Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature reviews. Genetics.* 5(6):435–45.
- Emerson, B.C. 2002. Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Mol Ecol.* 11(6):951–66.
- Epperson, B.K. 2007. Plant dispersal, neighborhood size and isolation by distance. *Mol Ecol.* 16(18):3854–65.
- Esquer Garrigós, Y.S. 2008. Variación y estructura genética en la lagartija de cola rayada *Aspidoscelis hyperythra* (Sauria: *Teiidae*) mediante en el uso de marcadores microsatélites. CIBNOR. 130 p.
- Esposti, D.M., S. De Vries, M. Crimi, A. Ghelli, T. Patarnello, y A. Meyer. 1993. Mitochondrial cytochrome b: evolution and structure of the protein. *Biochem Biophys Acta.* 1143:243-71
- Evanno, G., S. Regnaut, y J. Goudet. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol.* 14(8):2611–20.
- Evans, M.K., S. Smith, R. Flynn, M. Donoghue. 2009. Climate, niche evolution, and diversification of the “bird cage” evening primroses (*Oenothera*, Sections *Anogra* and *Kleinia*). *Am Nat.* 173:225–240.
- 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: 479-491.
- Excoffier, L., M. Foll, y R.J. Petit. 2009. Genetic consequences of range expansions. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 40:841-501.

- Excoffier, L. 2004. Special Issue: Analytical methods in phylogeography and genetic structure. *Mol Ecol.* 13(4):727–727.
- Excoffier, L. y H. E. L. Lischer. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol Ecol Resour.* 10: 564-567.
- Falush, D., M. Stephens, y J.K. Pritchard. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics.* 164(4):1567–87.
- Felsenstein, J. 2005. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle.
- Ferrari, L. 1995. Miocene shearing along the northern boundary of the Jalisco block and the opening of the southern Gulf of California. *Geology.* 23:751–754.
- Flores-villela, O. 2009. Historical explanation of the origin of the herpetofauna of Mexico  
Explicación histórica del origen de la herpetofauna de México. *Revista Mexicana De Biodiversidad.* 80:817–833.
- Fournier-Level, A., A. Korte, M.D. Cooper, M. Nordborg, J. Schmitt, y a M. Wilczek. 2011. A map of local adaptation in *Arabidopsis thaliana*. *Science.* 334(6052):86–9.
- Frankham, R., 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations?. *Heredity.* 78(1997):311-327.
- Frankham, R.J. Ballou, y D.A. Briscoe. 2002. *Introduction to Conservation Genetics.* Cambridge University Press. 641p.
- Fraser, J.J., y L. Bernatchez. 2001. Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Mol Ecol.* 10:2741-2752.
- Freedman, A.H., H. a Thomassen, W. Buermann, y T.B. Smith. 2010. Genomic signals of diversification along ecological gradients in a tropical lizard. *Mol Ecol.* 19(17):3773–3788.
- Freeland, J.R. 2005. *Molecular Ecology.* John Wiley and Sons, Inc. Gran Bretaña. 373p.
- Futuyma, D. 2005. *Evolution.* Sinauer Associates. Estados Unidos de América. 608p.
- Gaffney, P.M., T.M. Scott, R.K. Koehn, W.J. Diehl. 1990. Interrelationships of heterozygosity, growth rate and heterozygote deficiencies in the coot clam, *Mulinia lateralis*. *Genetics.* 124: 687-699.
- Gaggiotti, O.E., S.P. Brooks, W. Amos, y J. Harwood. 2004. Combining demographic, environmental and genetic data to test hypotheses about colonization events in metapopulations. *Mol Ecol.* 13(4):811–825.
- Galina-Tessaro, P. 1994. Estudio comparativo de tres especies de lacertilios en un matorral desértico de la región del cabo Baja California Sur, México. Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM. Tesis de Maestría.

- Gardner, M. G., C.M. Bull, S.J.B. Cooper, y G.A. Duffield. 2001. Genetic evidence for a family structure in stable social aggregations of the Australian lizard *Egernia stokesii*. *Mol Ecol.* 10:175–183.
- Garrick, R.C., J.D. Nason, J.F. Fernández-Manjarrés, y R.J. Dyer. 2013. Ecological coassociations influence species' responses to past climatic change: an example from a Sonoran Desert bark beetle. *Mol Ecol.* 22(12):3345–3361.
- Garrick, R.C., J.D. Nason, C.A. Meadows, y R.J. Dyer. 2009. Not just vicariance: phylogeography of a Sonoran Desert euphorb indicates a major role of range expansion along the Baja peninsula. *Mol Ecol.* 18(9):1916–31.
- Gastil, G., W. Jensky. 1973. Evidence of strike-slip displacement beneath the Trans- Mexican Volcanic Belt. En: (Kovach, R., Nur, A. eds.) *Proceedings, Conference on Tectonic Problems of the San Andreas Fault System.* Stanford University Publications, Geological Sciences. Stanford, California. 171–180 p.
- Gelderloos, O.G. 1976. Circadian Activity Patterns in the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiol Zool.* 49(1):100–108.
- Geffen, E., M.J. Anderson, y R.K. Wayne. 2004. Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf. *Mol Ecol.* 13:2481–2490.
- González-Abraham, C.E., P.P. Garcillán, y E. Ezcurra. 2010. Ecorregiones de la península de Baja California: Una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México.* 87:69–82.
- Gorman, G.C., y J.Renzi Jr. 1979. Genetic Distance and heterozygosity estimates in electrophoretic studies: effects of sample size. *Copeia.* 1979(2):242–249.
- Goudet, J. 1995. FSTAT (Version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *J Hered* 86: 485–486.
- Grinnell, J. 1917. Field Tests of Theories Concerning Distributional Control. *The Am Nat.* 51(602):115–128.
- Grismer, L.L. 1999. An Evolutionary Classification of Reptiles on Islands in the Gulf of California, México. *Herpetologica.* 55(4):446–469.
- Grismer, L.L. 2000. Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: A synthesis of molecules and historical geology. *PNAS.* 97(26):14017–14018.
- 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. Estados Unidos de América. 1–546p.
- Grismer, L.L.L. 1994. The origin and evolution of the peninsular herpetofauna of Baja California, Mexico. *Herpetological Natural History.* 2(1):51–106.

- Gübitz, T., R.S. Thorpe, y A. Malhotra. 2003. Phylogeography and natural selection in the Tenerife gecko *Tarentola delalandii*: testing historical and adaptive hypotheses. *Mol. Ecol.* 9 (9): 1213-1221.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol Let.* 8(9):993–1009.
- Guisan, A. y N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Modell.* 135:147–186.
- Hausback, B.P. 1984. Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Sur, Mexico. *Geology of the Baja California Peninsula*. En: (Frizzell, V.A. Jr ed.). Pacific Section, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Los Angeles, CA. p 219–236.
- Henry, A.P., y T. Day. 2005. Population structure attributable to reproductive time: isolation by time and adaptation by time. *Mol Ecol.* 14:901-916.
- Hewitt, G.M. 1996a. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol J Linn Soc.* 58:247–276.
- Hewitt, G.M. 1996b. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol J Linn Soc.* 58:247–276.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature.* 405:907–913.
- Hewitt, G.M. 2004a. The structure of biodiversity - insights from molecular phylogeography. *Frontiers Zool.* 1(4):1–16.
- Hewitt, G.M. 2004b. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Phil Trans R Soc B.* 359(1442):183–95.
- Hews, D.K. 1990. Examining the hypothesis generated by field measures of sexual selection on male lizards, *Uta palmeri*. *Evolution.* 44:1956-1966.
- Hickerson, M.J., B.C. Carstens, J. Cavender-Bares, K.A. Crandall, C.H. Graham, J.B. Johnson, L. Rissler, P.F. Victoriano, y A.D. Yoder. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Mol Phylogenet Evol.* 54:291–301.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones, y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol.* 25(15):1965–1978.
- Holmgren, C.A., J.L. Betancourt, y K.A. Rylander. 2011. Vegetation history along the eastern, desert escarpment of the Sierra San Pedro Mártir, Baja California, México. *Quat Res.* 75(3):647–657.
- Hughes, M., M. Möller, D.U. Bellstedt, T.J. Edwards, y M. de Villiers. 2005. Refugia, dispersal and divergence in a forest archipelago: a study of *Streptocarpus* in eastern South Africa. *Mol Ecol.* 14(14):4415–26.

- Hulse, A.C. 1988. Bibliography of *Dipsosaurus dorsalis*. Smithsonian Herpetological Information Service. 74:30.
- Hunter, K.L., J.L. Betancourt, B.R. Riddle, T.R. Van Devender, K.L. Cole, y W.G. Spaulding. 2001. Ploidy race distributions since the Last Glacial Maximum in the North American desert shrub, *Larrea tridentata*. Glob Change Biol. 10:521–533.
- Hutchinson, E.G. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology. 22:415–427.
- Ibarra-Montoya, J.L., G. Rangel-Peraza, F.A. Gornzález-Farias, J. de Anda, E. Martínez-Meyer, y H. Macías-Cuellar. 2012. Uso del modelado de nicho ecológico como una herramienta para predecir la distribución potencial de *Microcystis* sp (cianobacteria) en la Presa Hidroeléctrica de Aguamilpa, Nayarit, México. Ambiente y Agua. 7(1):218–234.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010. Anuario de estadísticas por entidad federativa. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. 594 p.
- Jakobsson, M. y N.A. Rosenberg. 2007. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. Bioinformatics. 23:1801–1806.
- Jensen, J.L., A. J. Bohonak, y S. T. Kelley. 2005. Isolation by distance, web service. BMC Genetics 6: 13.
- Joost, S. 2006. The geographical dimension of genetic diversity: a GIScience contribution for the conservation of animal genetic resources. École Polytechnique Fédérale de Lausanne. Francia. 284 p.
- Kalkvik, H.M., I.J. Stout, T.J. Doonan, y C.L. Parkinson. 2012. Investigating niche and lineage diversification in widely distributed taxa: phylogeography and ecological niche modeling of the *Peromyscus maniculatus* species group. Ecography. (April 2011):54–64.
- Kearney, M. y W. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. Ecol Lett. 12(4):334–50.
- Keller, L. F., y D.M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild population. Trends Ecol Evol. 17(5):230-241.
- Kimura, M. 1953. “Stepping-stone” model of population. Annual Report of the National Institute of Genetics Japan. 3: 62–63.
- Kimura, M., y J.F. Crow. 1964. The number of alleles can be maintained in a finite population. Genetics. 49:725-738.
- Knouft, J., J.B. Losos, R.E. Glor, y J. Kolbe. 2006. Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. Ecology. 87(7):S29-S38.

- Knowles, L.L., B.C. Carstens, y M.L. Keat. 2007. Coupling genetic and ecological-niche models to examine how past population distributions contribute to divergence. *Curr Biol.* 17(11):940–946.
- Kolbe, J.J., A. Larson, J.B. Losos, y K. de Queiroz. 2008. Admixture determines genetic diversity and population differentiation in the biological invasion of a lizard species. *Biol Lett.* 4:434–437.
- Koskinen, M.T., J. Nilsson, A. Veselov, A.G. Potutkin, E. Ranta, y C.R. Primmer. 2002. Microsatellite data resolve phylogeographic patterns in European grayling, *Thymallus thymallus*, *Salmonidae*. *Heredity.* 88:391–401.
- Kozak, K.H., C.H. Graham, y J.J. Wiens. 2008. Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends Ecol Evol.* 23(3):141–8.
- Kozak, K.H. y J.J. Wiens. 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution.* 60(12):2604–21.
- Lanteri, A.A. 2000. Filogeografía: Objetivos, métodos y ejemplos. En: (Morrone, J.J., y J. Llorente eds.) Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las prensas de Ciencias, UNAM. México. 185–193p.
- Lawing, a M. y P.D. Polly. 2011. Pleistocene climate, phylogeny, and climate envelope models: an integrative approach to better understand species' response to climate change. *PloS one.* 6(12):e28554.
- Leaché, A.D., S.C. Crews, y M.J. Hickerson. 2007. Two waves of diversification in mammals and reptiles of Baja California revealed by hierarchical Bayesian analysis. *Biol Lett.* 3(6):646–50.
- Leaché, A.D. y D.G. Mulcahy. 2007. Phylogeny, divergence times and species limits of spiny lizards (*Sceloporus magister* species group) in western North American deserts and Baja California. *Mol Ecol.* 16(24):5216–33.
- Leberg, P.L. 2002. Estimating allelic richness: effects of sample sizes and bottlenecks. *Mol Ecol.* 11(11):2445–2449.
- Li, Y.-C., A.B. Korol, T. Fahima, A. Beiles, y E. Nevo. 2002. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review. *Mol Ecol.* 11(12):2453–65.
- Li, Y.-C., A.B. Korol, T. Fahima, y E. Nevo. 2004. Microsatellites within genes: structure, function, and evolution. *Mol Biol Evol.* 21(6):991–1007.
- Lindell, J., F.R. Méndez-de, y R.W. Murphy. 2005. Deep genealogical history without population differentiation: Discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Mol Phylogenet Evol.* 36:682–694.
- Lindell, J., A. Ngo, y R.W. Murphy. 2006. Deep genealogies and the mid-peninsular seaway of Baja California SR. *J Biogeogr.* 33:1327–1331.

- Loera, I., V. Sosa, y S.M. Ickert-bond . 2012. Diversification in North American arid lands: Niche conservatism , divergence and expansion of habitat explain speciation in the genus *Ephedra*. *Mol Phylogenet Evol.* 65(2):437–450.
- Lord, J., M. Westoby, M. Leishman, y S. Url. 1995. Seed Size and Phylogeny in Six Temperate Floras: Constraints , Niche Conservatism, and Adaptation Given that. *Am Nat.* 146(3):349–364.
- Losos, J.B., M. Leal, R.E. Glor, K. de Queiroz, P.E. Hertz, L.R. Sohettino, A.C. Lara, T.R. Jackman, y A. Larson. 2003. Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature.* 424:542-545.
- Losos, J.B. y R.E. Glor. 2003. Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. *Trends Ecol Evol.* 18(5):220–227.
- Lozano Garza, O.A. 2013. Análisis de la estructura genética poblacional de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en el desierto Sonorense. CIBNOR.
- Manel, S., M.K. Schwartz, G. Luikart, y P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol Evol.* 18:189–197.
- Mautz, W.J., K.A. Nagy, y A. Nagy. 1987. Ontogenetic Changes in Diet, Field Metabolic Rate, and Water Flux in the Herbivorous Lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiol Zool.* 60(6):640–658.
- Mayhew, W.W. 1965. Reproduction in the Sand-Dwelling Lizard *Uma inornata*. *Herpetologica.* 21(1):39–55.
- Mayhew, W.W. 1971. Reproduction in the Desert Lizard, *Dipsosaurus dorsalis*. *Herpetologica.* 27(1):57–77.
- McCairns, S.R.J. y L. Bernatchez. 2008. Landscape genetic analyses reveal cryptic population structure and putative selection gradients in a large-scale estuarine environment. *Mol Biotechnol.* 1–16.
- McDougall, K., R.Z. Poore, y J. Matti 1999. Age and paleoenvironment of the Imperial Formation near San Geronio Pass, southern California. *J Foram Res.* 29(1):4–25.
- Mead, J.I. y A.M. Phillips. 1981. The Late Pleistocene and Holocene Fauna and Flora of Vulture Cave, Grand Canyon, Arizona. *Southwest Nat.* 26(3):257–288.
- Mendez, S.E. 2013. La selección sexual sobre el cortejo como potencial motor de especiación y diversificación en *Pardosa sierra* Banks, 1989 (ARANAE: LYCOSIDAE). CIBNOR.
- Milá, B., D.J. Girman, M. Kimura, T.B. Smith, y B. Milal. 2000. American postglacial phylogeography songbird. *Proc R Soc Lond B Biol Sci: Biological Sciences.* 267(1447):1033–1040.
- Minnich, J.E. 1970. Evaporative Water Loss from the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Copeia.* 1970(3):575–578.

- Minnich, J.E. y V.H. Shoemaker 1970. Diet, Behavior and Water Turnover Diet, Behavior in the Desert Iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *American Midland Naturalist*. 84(2):496–509.
- Morrone, J.J. 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista chilena de Historia Natural*. 80:509–520.
- Mulcahy, D.G. y J.R. Macey 2009. Molecular Phylogenetic Evidence for Vicariance and dispersal from a ring distribution in nightsnakes around the Gulf of California. *Mol Phylogenetic Evol*. 53(2):537–546.
- Munguía-Vega, A. Pervasive deep phylogeographic breaks in the Baja California Peninsula's biota. 1–36p.
- Munguía-Vega, A. 2011. Habitat fragmentation in small vertebrates from the Sonoran Desert in Baja California. The University of Arizona,
- Murphy, R.W. 1983. Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California Herpetofauna. *The California Academy of Sciences, Estados Unidos de América*. 1–60p.
- Murphy, R.W. y G. Aguirre-León . 2002. Nonavian reptiles; origins and evolution. En: Case, T.J., Cody, M.L., Ezcurra E. (eds.) *A new island biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, New York, NY. 181–220p.
- Nagy, K.A. 1973. Behavior, Diet and Reproduction in a Desert Lizard, *Sauromalus obesus*. *Copeia*. 1973(1):93-102.
- Nason, J.D., J.L. Hamrick, y T.H. Fleming 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.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. 89:583-590.
- Nittinger, F., A. Gamauf, W. Pinsker, M. Wink, y E. Haring 2007. Phylogeography and population structure of the saker falcon (*Falco cherrug*) and the influence of hybridization: mitochondrial and microsatellite data. *Mol Ecol*. 16:1497–1517.
- Nogués-Bravo, D. 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*. 18(5):521–531.
- Norell, M.A. 1986. Late Pleistocene Lizards from Kokoweef Cave, San Bernardino County. *Copeia*. 1986(1):244–246.
- Norell, M.A. 1989. Late cenozoic lizards of the Anza Borrego Desert, California. *Contributions in Science*. 414:1–33.
- Norris, K.S. 1953. The Ecology of the Desert Iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Ecology*. 34(2):265–287.



- O'Neil Krekorian, C. 1977. Homing in the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Herpetologica*. 33(1):123–127.
- O'Neil Krekorian, C. 1976. Home Range Size and Overlap and Their Relationship to Food Abundance in the Desert Iguana. *Herpetologica*. 32(4):405–412.
- O'Neil Krekorian, C. 1983. Population Density of the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis* (Reptilia : Iguanidae), in Southern California Author. *Copeia*. 1983(1):268–271.
- O'Neil Krekorian, C. 1984. Life History of the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Herpetologica*. 40(4):415–424.
- Oskin, M. y J. Stock 2003. Marine incursion synchronous with plate-boundary localization in the Gulf of California. *Geology*. 31(1):23.
- Palo, J. U., O'Hara, R. B., Laugen, A. T., Laurila, A., Primmer, C. R. and Merilä, J. (2003), Latitudinal divergence of common frog (*Rana temporaria*) life history traits by natural selection: evidence from a comparison of molecular and quantitative genetic data. *Mol Ecol*. 12: 1963–1978.
- Pearson, R.G. y T.P. Dawson 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*. 12(5):361–371.
- Pease, K.M., A.H. Freedman, J.P. Pollinger, J.E. McCormack, W. Buermann, J. Rodzen, J. Banks, E. Meredith, V.C. Bleich, R.J. Schaefer, K. Jones, y R.K. Wayne 2009. Landscape genetics of California mule deer (*Odocoileus hemionus*): the roles of ecological and historical factors in generating differentiation. *Mol Ecol*. 18(9):1848–62.
- Pepper, M., S.Y.W. Ho, M.K. Fujita, y J. Scott Keogh 2011. The genetic legacy of aridification: climate cycling fostered lizard diversification in Australian montane refugia and left low-lying deserts genetically depauperate. *Mol Phylogenet Evol*. 61(3):750–9.
- Peterson, a. T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *J Biogeogr*. 38(5):817–827.
- Peterson, A.T., J. Soberón, y V. Sánchez-Cordero 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*. 285(5431):1265–7.
- Peterson, T.A. 2001. Predicting species geographic distributions bases on ecological niche modeling. *The Condor*. 103:599–605.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson, y R.E. Schapire 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Modell*. 190(3-4):231–259.
- Plath M., J. S. Hauswaldt, K. Moll, M. Tobler, F. J. García De León, I. Schlupp, y R. Tiedemann. 2007. Local adaptation and pronounced genetic differentiation in an extremophile fish, *Poecilia mexicana*, inhabiting a Mexican cave with toxic hydrogen sulfide. *Mol Ecol*. 16(5): 967-976.

- Pough, F.H. 1973. Lizard Energetics and Diet. *Ecology*. 54(4):837–844.
- Pritchard, J.K., M. Stephens, y P. Donnelly 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 155(2):945–59.
- Provan, J. y K.D. Bennett 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in ecology & evolution*. 23(10):564–71.
- Pulgarín-R, P.C. y T.M. Burg 2012. Genetic signals of demographic expansion in Downy Woodpecker (*Picoides pubescens*) after the last North American glacial maximum. *PLoS one*. 7(7):e40412.
- Queiroz, K. De 1987. *Phylogenetic systematics of Iguanine Lizards*. Library of Congress, Londres. 228p.
- Quintero, I. y J.J. Wiens 2013. What determines the climatic niche width of species? The role of spatial and temporal climatic variation in three vertebrate clades. *Global Ecology and Biogeography*. 22(4):422–432.
- Ramírez-Barahona, S. y L.E. Eguiarte 2013. The role of glacial cycles in promoting genetic diversity in the Neotropics: the case of cloud forests during the Last Glacial Maximum. *Ecology and evolution*. 3(3):725–38.
- Randi, E. 2007. Chapter 3 Phylogeography of South European mammals 1 . Quaternary climatic changes and the distribution. En: Weiss S. y Ferrand N. (eds.) *Phylogeography of southern european refugia*. Springer, 101 – 126p.
- Reynolds, H., y F. Turkowsky. 1972. Reproductive Variations in the Round-Tailed Ground Squirrel as Related to Winter Rainfall. *Journal of mammalogy*. 53(4):893-898.
- Rhode, D. 2002. Early Holocene Juniper Woodland and Chaparral Taxa in the Central Baja California Peninsula, Mexico. *Quat Res*. 57(1):102–108.
- Rice, W.R. 1987. Speciation via habitat specialization: the evolution of reproductive isolation as a correlated character. *Evolutionary Ecology*. 1987(1):301-314.
- Rice, W. R. 1989. Analysis tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223–225.
- Riddle, B.R., M.N. Dawson, E. a. Hadly, D.J. Hafner, M.J. Hickerson, S.J. Mantooth, y a. D. Yoder 2008. The role of molecular genetics in sculpting the future of integrative biogeography. *Progress in Physical Geography*. 32(2):173–202.
- Riddle, B.R. y D.J. Hafner 2010. Integrating pattern with process at biogeographic boundaries: the legacy of Wallace. *Ecography*. 33:321–325.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander, y J.R. Jaeger 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *PNAS*. 97(26):14438–14443.

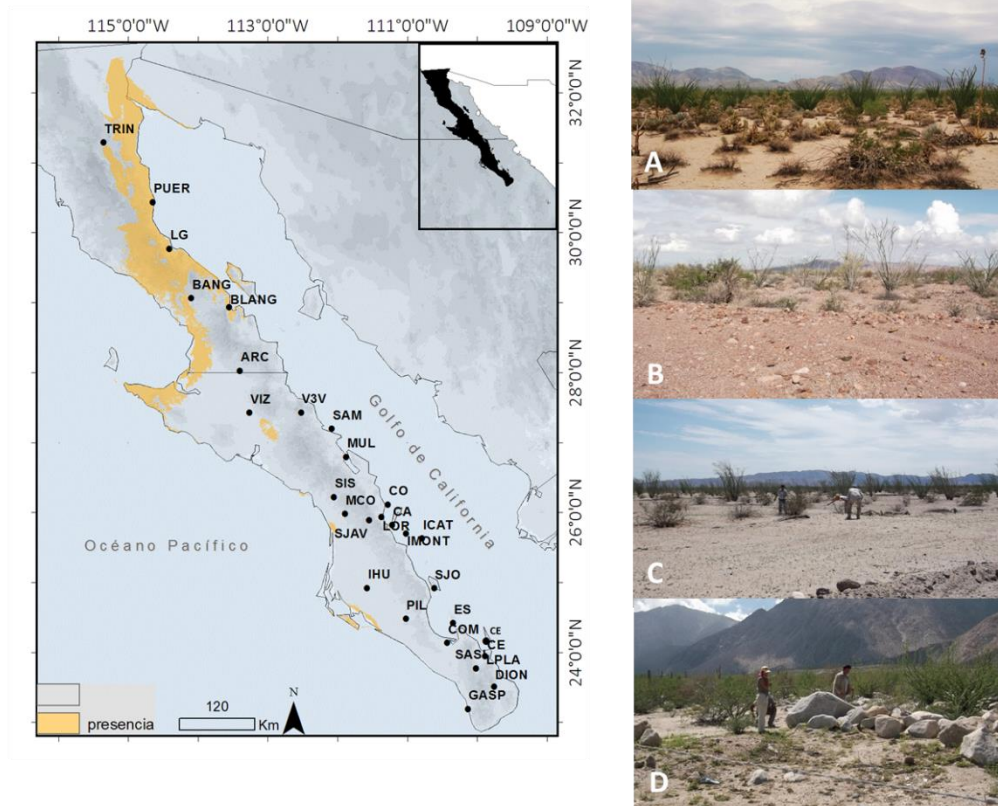
- Riginos, C. 2013. Cryptic vicariance in Gulf of California Fishes parallels vicariant patterns found in Baja California mammals and reptiles. *Evolution*. 59(12):2678–2690.
- Rissler, L.J., J.J. Apodaca 2007. Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology*. 56:924–942.
- Ritland K 1996 Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genet Res* 67:175–185.
- Rodríguez, F., T. Pérez, S.E. Hammer, J. Albornoz, y A. Domínguez 2010. Integrating phylogeographic patterns of microsatellite and mtDNA divergence to infer the evolutionary history of chamois (genus *Rupicapra*). *BMC evolutionary biology*. 10:222.
- Rodríguez-Robles, J.A., D.F. Denardo, y R.E. Staub 1999. Phylogeography of the California mountain kingsnake, *Lampropeltis zonata* (Colubridae). *Mol Ecol*. 8(11):1923–34.
- Rodríguez-Robles, A., T. Jezkova, y M. Leal. 2010. Climatic stability and genetic divergence in the tropical insular lizard *Anolis krugi*, the Puerto Rican ‘Lagartijo Jardinero de la Montaña. *Mol. Ecol*. 19: 1860-1876.
- Rosenberg, N.A. 2004. Distruct : a program for the graphical display of population structure. *Mol EcolNotes*. 4:137–138.
- Rousset, F 2008 genepop’: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Mol Ecol Resour*. 8(1): 103–106.
- Rozen,Savage, J.M. 1960. Evolution of a Peninsular Herpetofauna. *Syst Zool*. 9:184.
- Sabeti, P.C., A.F. Schafner, B. Fry, J. Lohmueller, P. Varilly, O. Shamovsky, A. Palma, T.S. Mikkelsen, D. Altshuler, y E.S. Lander 2006. Positive natural selection in the human lineage. *Science*. 132: 1614-1620.
- Sacks, B.N., D. Bannasch, B.B. Chomel, y H.B. Ernest. 2008. Coyotes Demonstrate How Habitat Specialization by Individuals of a Generalist. *Mol. Biol. Evol*. 25(7):1384-1394.
- Schaal, B. a., D. a. Hayworth, K.M. Olsen, J.T. Rauscher, y W. a. Smith 1998. Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Mol Ecol*. 7(4):465–474.
- Scudder, K.M., A.L. Powers, y H.M. Smith 1983. Comparisons of Desert Iguanas (*Dipsosaurus*) from Cerralvo Island and Adjacent Baja California, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science*. 86(4):149–153.
- Selkoe, K. y R.J. Toonen 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecol Lett*. 9(5):615–29.
- Shreve, F. 1942. The desert vegetation of North America. *Botanical Review*. 8: 195-246.

- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Lett.* 10(12):1115–23.
- Soberón, J. y M. Nakamura 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 106(2):19644–19650.
- Soulé, M., y A. Sloan. 1966. Biogeography and distribution of the reptiles and amphibians on islands in the Gulf of California, Mexico. *Transactions of the San Diego Society of Natural History.* 14 (11): 137-156.
- Stenseth, N.C., D. Ehrlich, y E.K. Rueness EK. 2004. The effect of climate forcing on population synchrony and genetic structuring of the Canadian lynx. *PNAS.* **101**: 6056–6061.
- Stock, J.M., y K.V. Hodges 1989. Pre-Pliocene extension around the Gulf of California and the transfer of Baja California to the Pacific plate. *Tectonics.* 8:99–115
- Stow, A.J., y D.A. Briscoe. 2005. Impact of habitat fragmentation on allelic diversity at microsatellite loci in Cunningham's skink (*Egernia cunninghami*); a preliminary study. *Conserv. Genetics.* 6:455-459.
- Sun, J.X., J.C. Mullikin, N. Patterson, y D.E. Reich 2009. Microsatellites are molecular clocks that support accurate inferences about history. *Mol Biol Evol.* 26(5):1017–27.
- Taylor, E.H. 1938. Notes on the herpetological fauna of the Mexican state of Sonora. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 24 (19): 475-503 [1936].
- Templeton, A. 1998. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. *Mol Ecol.* 7(4):381–97.
- Templeton, A.R. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. Library of Congress, Estados Unidos de América. 713p.
- Thuiller, W., B. Lafourcade, R. Engler, y M. Araujo 2009. BIOMOD a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography.* 32(369-373).
- Thomassen, H.A., Z.A. Cheviron, A.H. Freedman, R.J. Harrigan, R.K. Wayne, y T.B. Smith 2010. Spatial modelling and landscape-level approaches for visualizing intra-specific variation. *Mol Ecol.* 19(17):3532–48.
- Tian, D., H. Araki, E. Stahl, J. Bergelson, y M. Kreitman 2002. Signature of balancing selection in *Arabidopsis*. *PNAS.* 99 (17): 11525-11530.
- Tokartz, R.R. 1985. Importance of androgens un male territorial acquisition in the lizard *Anolis sagrei*: an experimental test. *Anim. Behav.* 21:358-370.
- Townsend, T.M., D.G. Mulcahy, B.P. Noonan, J.W. Sites, C. a Kuczynski, J.J. Wiens, y T.W. Reeder 2011. Phylogeny of iguanian lizards inferred from 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species-tree approaches for an ancient, rapid radiation. *Mol Phylogenet Evol.* 61(2):363–80.

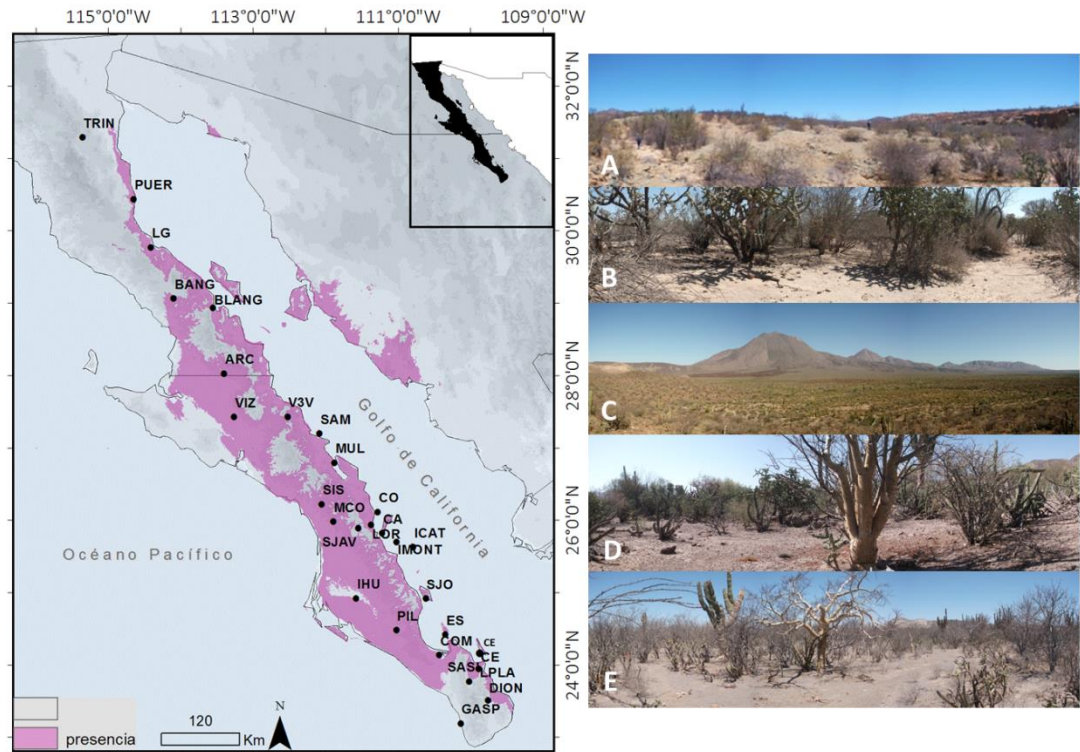
- Turner, F.B., P.A. Medica, y D.D. Smith. 1973. International Biological Program, Desert Program, Logan, UT. Reproduction and Survivorship of the Lizard, *Uta stansburiana*, and the effects of Winter Rainfall, Density and Predation on these Processes. RM 73-26.
- Survivorship of the Lizard, *Uta stansburiana*, and the effects of Winter Rainfall, Density and Predation on these Processes. RM 73-26.
- Upton, D. y R.W. Murphy 1997. Phylogeny of the Side-Blotched Lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) Based on mtDNA Sequences: Support for a Midpeninsular Seaway in Baja California. *Mol Phylogenet Evol.* 8(1):104–113.
- Valdivia Carrillo, T., O.A. Lozano Garza, F.J. García de León, y M.C. Blázquez 2013. Isolation and characterization of 15 tetranucleotide microsatellite loci in the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*, Baird and Girard) by 454 pyrosequencing. *Conserv Genet Resour.* 10–12.
- Valencia-Moreno, M. y A. Ortega-Rivera 2011. Cretácico Tardío-Eoceno Medio en el noroeste de México—evolución del arco magmático continental y su contexto geodinámico (orogenia Laramide). En: Calmus T. (eds.) *Panorama de la geología de Sonora, México*. Universidad Nacional Autónoma de México, 1–26p.
- Vázquez-Dominguez, E., B.R. Riddle, y Y.D.J. Hafner 2006. Biogeografía histórica de los desiertos cálidos de norteamérica. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin.* (32):1–9.
- Wagner, H.H. y M.-J. Fortin 2005. Spatial analysis of landscapes: concepts and statistics. *Ecology.* 86(8):1975–1987.
- Waltari, E., R.J. Hijmans, a T. Peterson, A.S. Nyári, S.L. Perkins, y R.P. Guralnick 2007. Locating pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PloS one.* (7):e563.
- Waples, R.S. y O. Gaggiotti 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Mol Ecol.* 15(6):1419–39.
- Warner, D.A., y R. Shine 2008. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a reptile. *Nature.* 451: 566-568.
- Weir, B. S., y C. C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution.* 38: 1358-1370.
- Werner, D.I. 1982. Social organization and ecology of land iguanas. En: *Iguanas of the world. Their behavior, ecology and conservation.* (eds) GM Burghardt & AS Rand. Pp. 342-365. Noyes Publications, Nueva Jersey.
- Wiens, J.J. y C.H. Graham 2005. NICHE CONSERVATISM: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 36(1):519–539.

- Wiens, J.J. Kozak, y N. Silva. 2013. Diversity and niche evolution along aridity gradients in North American lizards (Phrynosomatidae). *Evolution*. 67:1715-1728.
- Wooten, J.A. y H.L. Gibbs 2012. Niche divergence and lineage diversification among closely related *Sistrurus* rattlesnakes. *Journal of evolutionary biology*. 25(2):317–28.
- Wright, S. 1921. Systems of mating. *Genetics*. 6: 111-178.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annal Eugenetics*. 15:323–354.
- Wu, C.-H. y A.J. Drummond 2011. Joint inference of microsatellite mutation models, population history and genealogies using transdimensional Markov Chain Monte Carlo. *Genetics*. 188(1):151–64.
- Zink, R.M. 1996. Comparative phylogeography in North American Birds. *Evolution*. 50(1):308–317.

## 11. ANEXOS

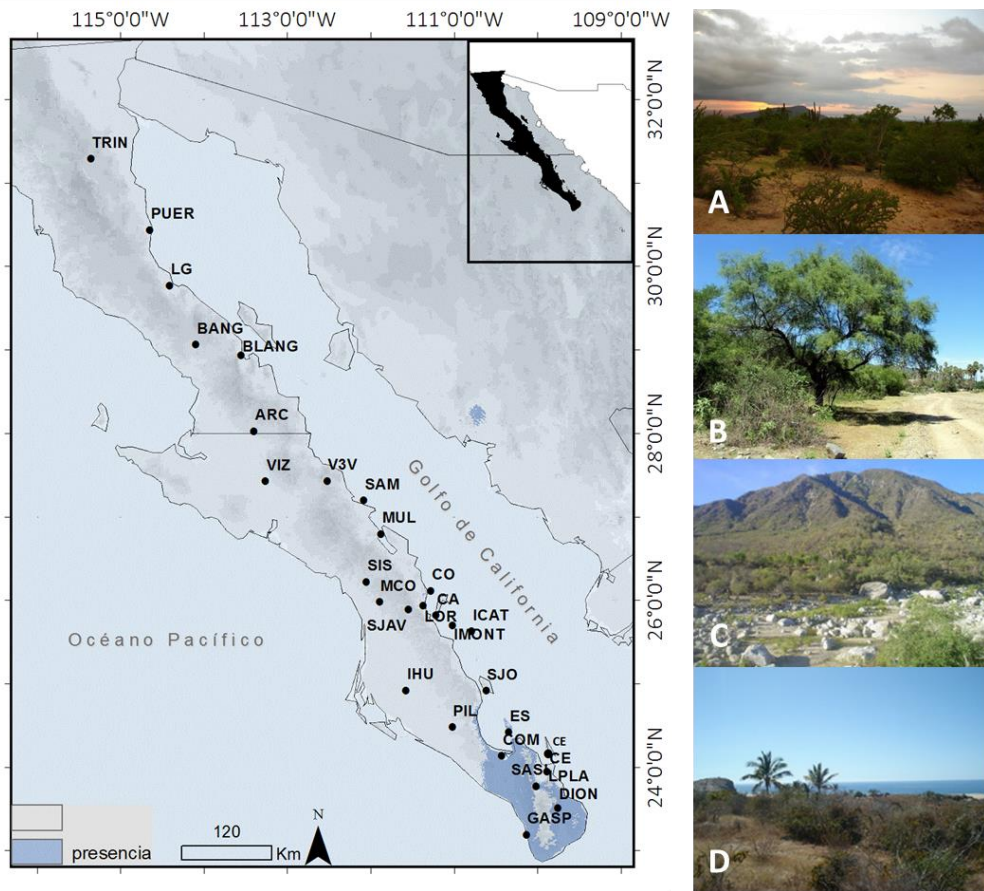


**Figura 36** Distribución potencial del grupo genético K Norte (naranja) obtenida mediante modelación de nicho ecológico utilizando el programa Maxent (Phillips et al., 2004) se muestra la altura sobre el nivel del mar en escala de grises (izquierda). Diferentes paisajes encontrados en las diferentes ecorregiones A: valle de la Trinidad; B: Puertecitos; C: San Luis Gonzaga; D: Bahía de los Ángeles (derecha) (Fotografías de Tania Valdivia Carrillo).



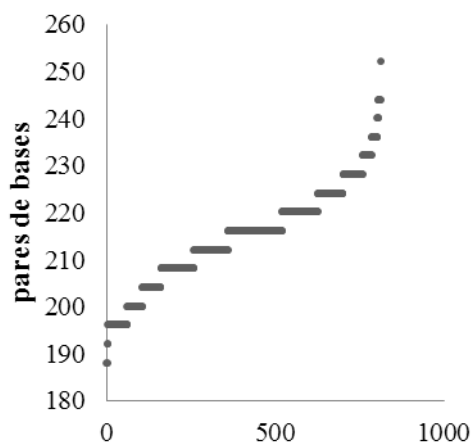
**Figura 37** Distribución potencial del grupo genético K Centro (morado), obtenida mediante modelación de nicho ecológico utilizando el programa Maxent (Phillips et al., 2004). Se muestra la altura sobre el nivel del mar en escala de grises (izquierda). Diferentes paisajes encontrados en las diferentes ecorregiones A: El Arco; B: Vizcaíno; C: volcán de Las Tres Vírgenes; D: Mulegé; y E: Pilar (derecha) (Fotografías de Tania Valdivia Carrillo).



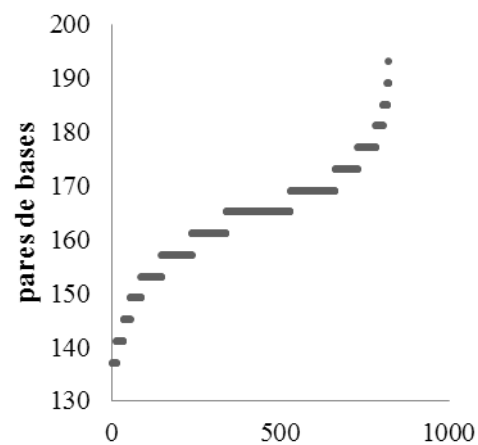


**Figura 38** Distribución potencial del grupo genético K Sur (azul) obtenida mediante modelación de nicho ecológico utilizando el programa Maxent (Phillips et al., 2004). Se muestra la altura sobre el nivel del mar en escala de grises (izquierda). Diferentes paisajes encontrados en las diferentes ecorregiones A: Los Planes; B: San Antonio de la Sierra; C: San Dionisio; D: El Gaspareño (Fotografías obtenidas de internet) (derecha).

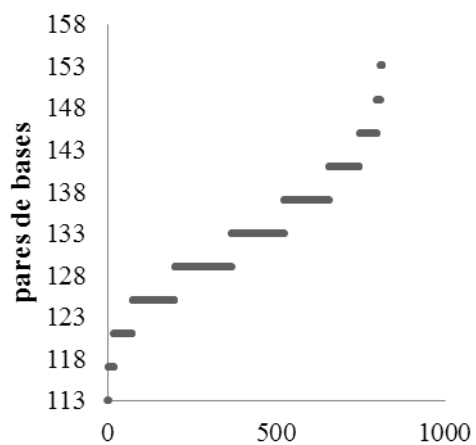
**Ddor02**



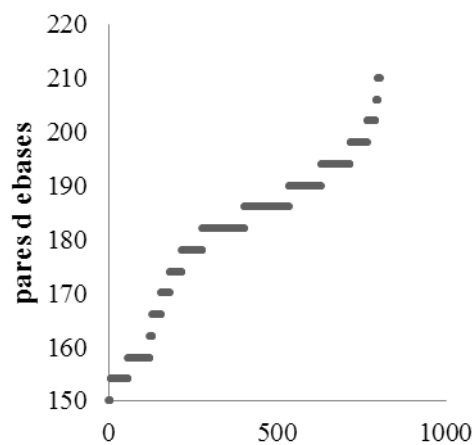
**Ddor03**



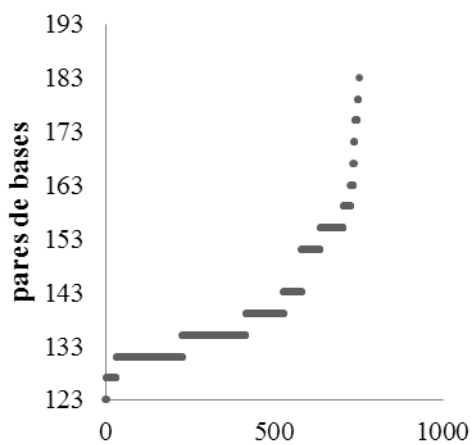
**Ddor07**



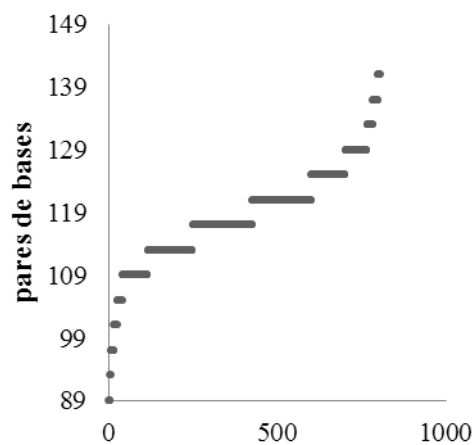
**Ddor08**

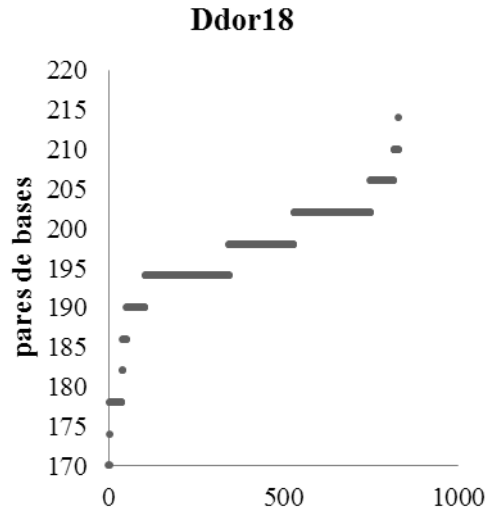
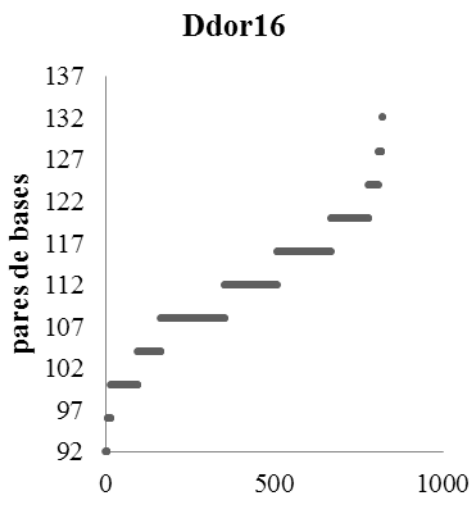
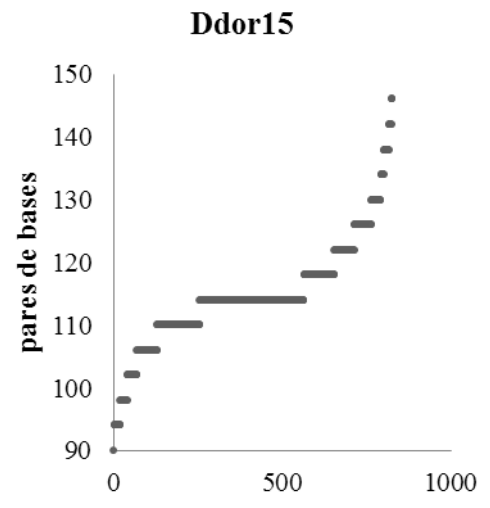
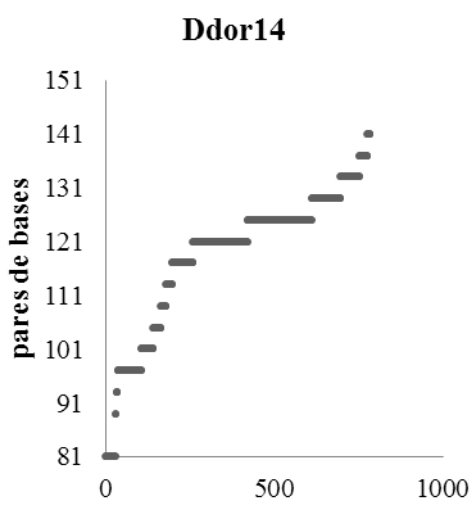
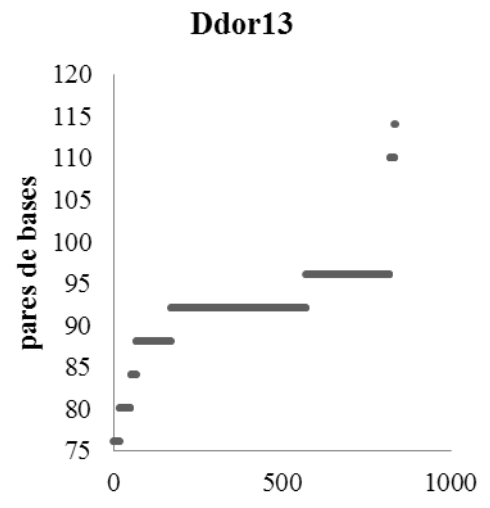
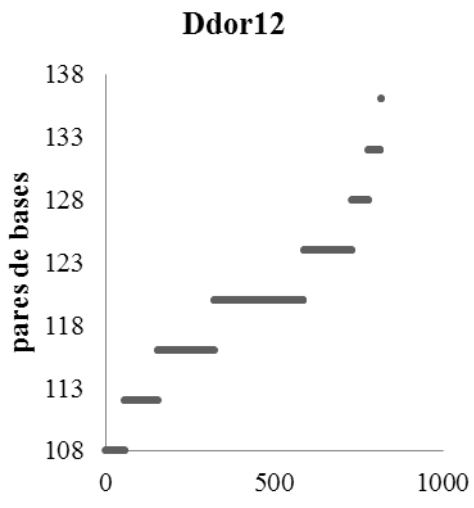


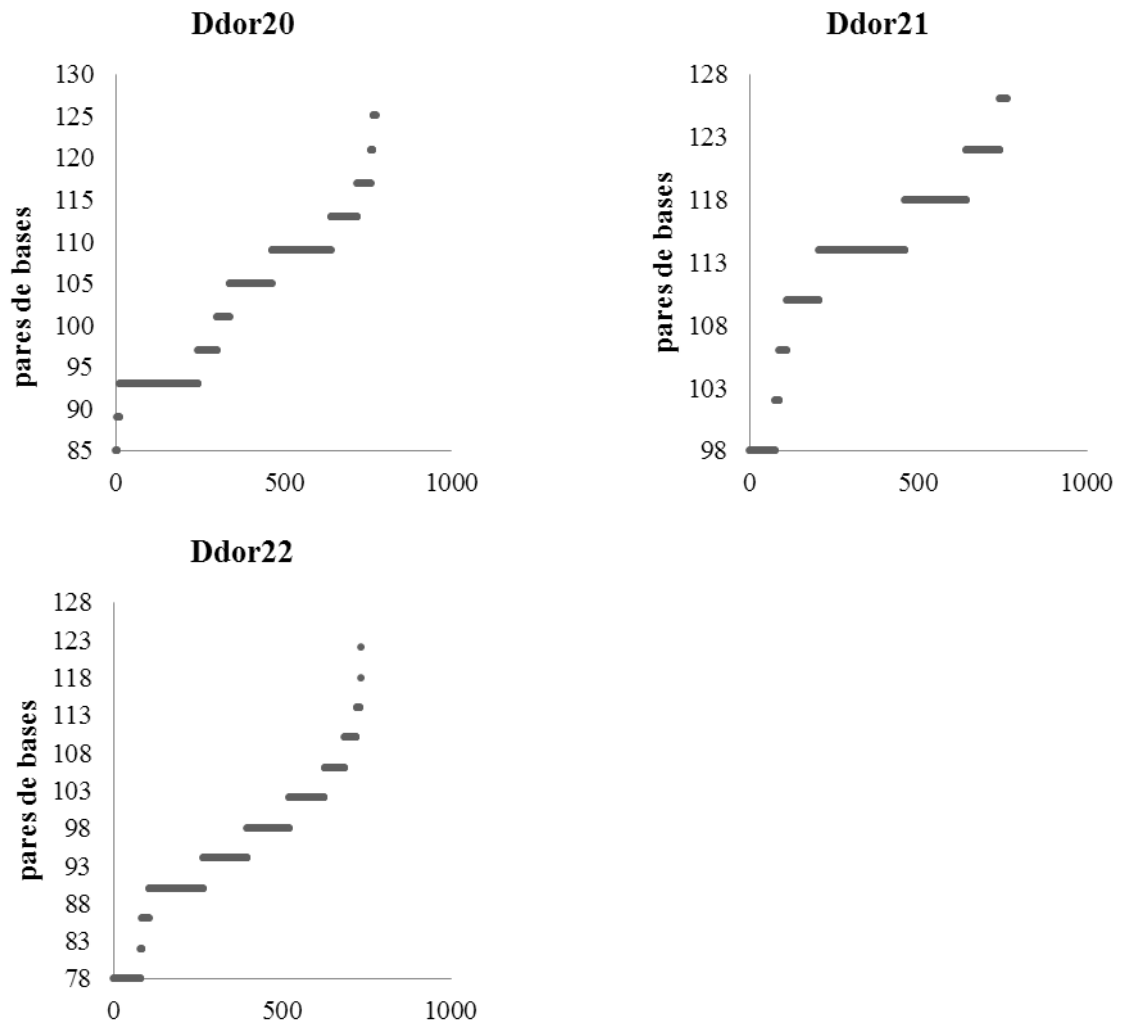
**Ddor09**



**Ddor11**







**Figura 39** Alelogramas obtenidos para los 15 loc microsatélites estudiados en *Dipsosaurus dorsalis* en la PBC

