

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
Ciencias de la Vida
con orientación en Biología Ambiental**

**Diversidad genética y filogeografía de *Phidippus* (Araneae:
Salticidae) en Baja California, México**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestra en Ciencias

Presenta:

Luz Abril Garduño Villaseñor

Ensenada, Baja California, México

2021

Tesis defendida por
Luz Abril Garduño Villaseñor

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Fadia Sara Ceccarelli

Directora de tesis

Miembros del Comité

Dra. María Clara Arteaga Uribe

Dr. Axayácatl Rocha Olivares



Dra. Patricia Juárez Camacho

Coordinadora del Posgrado de Ciencias de la Vida

Dr. Pedro Negrete Regagnon

Director de Estudios de Posgrado

Luz Abril Garduño Villaseñor © 2021

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis

Resumen de la tesis que presenta **Luz Abril Garduño Villaseñor** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental.

Diversidad genética y filogeografía de *Phidippus* (Araneae: Salticidae) en Baja California, México

Resumen aprobado por:

Dra. Fadia Sara Ceccarelli

Directora de tesis

La filogeografía es una rama de la biogeografía enfocada en la distribución de los linajes. La Península de Baja California es una región interesante para estos estudios debido a su compleja historia geológica y climática, sin embargo, hay pocos trabajos enfocados en artrópodos para la península. En este trabajo se usan como modelo de estudio las arañas saltarinas *Phidippus* para estimar la variación genética de las especies presentes en la península y analizar la filogeografía de las especies *P. johnsoni* y *P. phoenix* en la región. Se utilizó el gen mitocondrial Citocromo Oxidasa I (COI) para los análisis de diversidad interespecífica, mientras que para los análisis poblacionales se usaron tanto el COI como el gen nuclear Histona 3-a (H3a). Para ambos propósitos, se aplicaron métodos estadísticos Bayesianos. Se amplificó el gen COI de 128 ejemplares colectados en 16 sitios de la Península de Baja California, lográndose identificar 7 especies por medio de vouchers genéticos y se detectaron 4 especies más que no se lograron identificar, para un total de 11 especies. Las distancias genéticas parecen coincidir con los parentescos propuestos en un estudio filogenético anterior, basado en morfología. Con base en el análisis filogeográfico de *P. johnsoni* se concluye que en la región sólo hay una población, pues no hubo estructuración para ninguno de los dos genes analizados. En el caso de *P. phoenix*, se detectaron 3 poblaciones a través del gen COI al Norte, Centro y Sur, sin embargo, las poblaciones Centro-Sur tienen índices de fijación bajos. Esto puede indicar que hay divergencia reciente o que es una población con flujo génico. Se estimó que de la población Norte divergieron las poblaciones Centro-Sur hace 60 mil años (Ka), mientras que las últimas dos, hace 30 Ka. Esto coincide con el periodo de la última glaciación (hace 100 -10 Ka), lo cual podría sugerir que hubo migración al sur durante este tiempo. Para el gen H3a no se encontró estructuración geográfica, lo cual indica que hay un sesgo sexual en la dispersión. Estos resultados implican que hubo migraciones al Sur, pero que ha habido flujo entre poblaciones por parte de los machos.

Palabras clave: Filogeografía, *Phidippus*, diversidad genética, código de barras genético, estructura genética

Abstract of the thesis presented by **Luz Abril Garduño Villaseñor** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Sciences with orientation in Environmental Biology

Genetic diversity and phylogeography of *Phidippus* (Araneae: Salticidae) in Baja California, Mexico

Abstract approved by:

Dra. Fadia Sara Ceccarelli
Thesis Director

Phylogeography is a branch of biogeography focused on the distribution of lineages. The Baja California Peninsula is an interesting region for phylogeographic studies due to its complex geologic and climatic history. However, few studies have been centered around the region's terrestrial arthropods. This project uses jumping spiders of the genus *Phidippus* to estimate the genetic variation between species present in the Peninsula, as well as the phylogeography of *P. johnsoni* and *P. phoenix* in the region. The mitochondrial gene Cytochrome Oxidase I (COI) was used to analyze interspecific diversity; as for population analyses, COI and the nuclear Histone 3-a gene (H3a) were used. Statistical Bayesian methods were applied for all analyses. The COI gene was amplified for 128 specimens collected from 16 sites throughout the Baja California Peninsula. With this gene and with the help of genetic vouchers, 7 species were identified, while 4 more went unidentified, resulting in 11 species for the region. The genetic distances between the species seem to be congruent with previously proposed phylogenetic relations based on morphology. Based on the phylogeographic analysis, we conclude that within the region there is one population of *P. johnsoni*, due to the lack of geographic structure observed in the analyzed genes. For *P. phoenix*, three populations (Northern, Central and Southern) were detected with the mitochondrial gene COI, however the Central-Southern populations have low fixation indexes. This could indicate recent divergence or reduced gene flow in what could be considered one population. The Central and Southern populations diverged from the Northern population around 60 thousand years ago (Ka), while the other two diverged from one another around 30 Ka. This coincides with the last glacial period (10-100 Ka), which could suggest that populations migrated south during this time. The nuclear gene H3a had no geographic structure, which indicates a sexual bias in dispersion, meaning that males have been predominantly responsible for the gene flow within all populations.

Key words: Phylogeography, *Phidippus*, genetic diversity, genetic barcode, genetic structure

Dedicatoria

A Azul, Luciana y Zoé por ser mis niñas. A través de ustedes redescubro y disfruto el mundo. Porque verlas interesarse en los animales y plantas a su alrededor es mi motor para continuar aprendiendo e intentar responder a todas sus preguntas.

Y para los que, como ellas, tienen la capacidad de ver la enorme belleza de las vidas miniatura que nos rodean.

“We cannot protect something we do not love, we cannot love what we do not know, and we cannot know what we do not see. And touch. And hear.”

– Richard Louv

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico brindado a través de la beca 747186.

Al CICESE y el Posgrado de Ciencias de la Vida por los recursos invertidos para brindarnos un espacio para desarrollarnos tanto profesional como personalmente.

Al proyecto de Investigación Científica Básica 2017-2018 de la SEP-CONACYT (Proyecto A1-S15134).

A la Fundación Jiji (International Community Foundation) por habernos brindado apoyo a través del número de donación 20180127.

Al departamento de Biología de la Conservación y a todos sus investigadores y técnicos comprometidos con la ciencia y la formación de futuros científicos.

Al Museo de artrópodos por el espacio, equipo y apoyo requerido para sacar adelante este proyecto.

A la Dra. Sara Ceccarelli por su apoyo a lo largo de estos dos años. Gracias por ser una gran mentora y un ejemplo a seguir por tu liderazgo. Gracias por confiar en que yo podía sacar adelante este trabajo y por tu disponibilidad para ayudarme cuando yo sentía que no.

A mi comité de tesis, conformado por la Dra. María Clara Arteaga Uribe y el Dr. Axayácatl Olivares Rocha por haber aceptado ser parte de este proyecto y que con sus atinadas observaciones ayudaron a pulir este trabajo.

Al Oc. Eulogio López Reyes quien siempre con la mejor disposición y energía se entregó al trabajo de campo y a conectar personas para lograr una ciencia basada en trabajo en equipo a través de todos los sectores.

A la Dra. Lita Betancur por su apoyo inconmensurable en el laboratorio, tanto en persona como a la distancia. Gracias por guiarme con la más grande paciencia y dedicación, de la cual dependió en gran parte este proyecto.

Al Dr. Marshall Hedin por su invitación a recorrer la Península de Baja California en busca de Saltícidos, por sus grandes consejos de campo, colecta y fotografía.

A la candidata a PhD Dariana Guerrero Fuentes por su invaluable contribución de secuencias de referencia y su apertura para compartir su vasto conocimiento científico.

A mi colega, candidato a PhD Luis Carlos Hernández Salgado por contribuir con el balance perfecto de alegría y eficiencia en campo, laboratorio y gabinete.

A todas las personas que contribuyeron con la colecta de ejemplares y que fueron fundamentales para el proyecto: Heriberto Pérez Murillo, Bryan Meza, Damián Elías, Guilhermi Azevedo, Mario Salazar Ceseña, Khutzy Ketzaly Munguía Ortega, Christian Zarate, Christian Baiza, Ana Alfaro, Marshal Hedin, Andrés Aquino, Le Roy Anthony Sankey Alamilla, Edna Arvizu, Victor Aguilera.

A Sergio Argenis Sánchez Piñuelas por ser guía y colector, y toda su familia del Rancho Santa Inés de Cataviña por su hospitalidad.

A Diego Esperanza de Pedro por su compañía a lo largo de estos años, por los intercambios de ideas y por mantenerme siempre alerta del mundo que nos rodea y nuestra contribución a él.

A mi familia, Laura, Elba y Everardo, quienes en estos tiempos pandémicos demostraron que la unión hace la fuerza. Gracias por proveer un hogar lleno alegría, buena compañía y trabajo en equipo.

A mi otra familia Garduño Gastélum, porque no hay momento aburrido con ustedes y pasar tiempo a su lado es la recompensa que siempre espero con ansias.

A Miguel Ignacio Villaseñor por siempre crear el espacio en el que mi niña interior puede salir a jugar. Gracias por recordarme que un pobre soñador también tiene en sus manos el poder de ver crecer.

A todos los que de alguna u otra manera contribuyeron a que esta etapa de mi vida estuviera llena de aprendizajes y apoyo, y que por su aportación en mi formación como persona en la ciencia fue que logré culminar este ciclo con la presente tesis.

Tabla de Contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas.....	x
Capítulo 1. Introducción	
1.1 Antecedentes.....	1
1.2 Justificación.....	3
1.3 Hipótesis.....	4
1.4 Objetivos.....	4
1.4.1 Objetivo general	4
1.4.2 Objetivos específicos.....	4
Capítulo 2. Metodología	
2.1 Área de estudio.....	6
2.2 Muestreo y uso de ejemplares	7
Capítulo 3. Resultados	
3.1 Identificación y distancia genética entre especies.....	12
3.2 Análisis poblacional de <i>P. johnsoni</i>	15
3.3 Análisis poblacional de <i>P. phoenix</i>	18
Capítulo 4. Discusión.....	22
Capítulo 5. Conclusiones.....	26
Literatura citada.....	27
Anexos.....	32

Lista de Figuras

Figura	Página
1	Mapa de Baja California con los sitios de muestreo marcados con puntos rojos, de donde se recolectaron ejemplares para este estudio 6
2	Programa de termociclador para Reacción en Cadena Polimerasa (PCR) de A) Citocromo Oxidasa I en verde; B) Histona 3 en azul..... 8
3	Árbol genealógico Bayesiano con 112 secuencias COI de <i>Phidippus</i> spp. En los nodos se indica el valor de probabilidad posterior..... 13
4	Relación entre la distancia genética encontrada en el gen COI entre especies y la distancia morfológica según la filogenia de Edwards (2004). El eje X muestra el número de nodos entre especies en el cladograma, mientras que el eje Y muestra la distancia-P..... 14
5	A) Mapa de Baja California con los sitios de muestreo de <i>P. johnsoni</i> indicados por círculos rojos con el número de ejemplares colectados indicados dentro de los círculos. B) Mapa de los sitios en los que se ha registrado presencia de <i>P. johnsoni</i> : Tomado de Edwards (2004)..... 15
6	Gráfica del valor de ΔK para <i>P. johnsoni</i> arrojado por Structure Harvester..... 16
7	Diagrama obtenido del análisis de aproximación del número de poblaciones. Las líneas verticales representan a cada individuo. En cada línea vertical, la longitud de los colores indican la proporción en la que cada individuo pertenece a cada K inferida por Structure (K= 2). Los individuos se separan por localidad de colecta; 1: Punta Colonet; 2: Ensenada; 3: Valle de Guadalupe; 4: Ojos Negros; 5: Playa San Miguel. Cada panel representa los resultados de iteración en Structure..... 16
8	Redes de <i>P. johnsoni</i> . A) Red de haplotipos del gen COI; B) Red de alelos del gen H3a. Cada nodo representa un haplotipo o un alelo, respectivamente. El tamaño de cada nodo es proporcional al número de individuos que lo conforman. Las pequeñas líneas que atraviesan las ramas representan una mutación..... 17
9	A) Mapa de Baja California con los sitios de muestreo de <i>P. phoenix</i> . Los números dentro de los círculos rojos representan la cantidad de ejemplares colectados. B) Mapa de los sitios en los que se ha registrado presencia de <i>P. phoenix</i> : Tomado de Edwards (2004)..... 18
10	Diagrama obtenido del análisis de aproximación del número de poblaciones presentes. Las líneas verticales representan a cada individuo. En cada línea vertical, la longitud de los colores indican la proporción en la que cada individuo pertenece a cada K inferida por Structure (K= 3). Los individuos se separan por localidad de colecta; 1: Ensenada; 2: Santa Catarina; 3: Punta Colonet. Cada panel representa los resultados de iteración en Structure..... 19

11	Árbol genealógico de las tres poblaciones de <i>P. phoenix</i> obtenido en *BEAST con edades de nodos estimadas. Los valores en los nodos indican probabilidad posterior. Las barras en los nodos representan intervalos de confianza al 95%.....	20
12	Redes de <i>P. phoenix</i> . A) Red de haplotipos del gen COI; B) Red de alelos del gen H3a. Cada nodo representa un haplotipo o un alelo, respectivamente. El tamaño de cada nodo es proporcional al número de individuos que lo conforman. Las pequeñas líneas que atraviesan las ramas simbolizan una mutación. Los colores de los nodos representan del origen de los individuos.....	21
13	Fotografías de ejemplares vivos de <i>P. phoenix</i> de Ensenada, Baja California. Arriba: hembra. Abajo: macho.....	32
14	Fotografías de ejemplar vivo de <i>P. nikites</i> macho vivo colectado en Ojos Negros, Baja California.....	32
15	Variedad de fenotipos de <i>P. nikites</i> hembras. Fotografías se tomaron de los ejemplares vivos. Arriba: hembra de Vizcaíno, Baja California Sur; En medio: hembra de Ojos Negros, Baja California; Abajo: Hembra de Ojos Negros, Baja California.....	33
16	Ejemplar vivo de <i>P. octopunctatus</i> hembra de Ensenada, Baja California.....	34
17	Ejemplar vivo de <i>P. johnsoni</i> macho de Ensenada, Baja California.....	34

Lista de Tablas

Tabla		Página
1	Mezcla utilizada para el PCR de los genes Citocromo Oxidasa I e Histona 3-a. Las cantidades se describen en microlitros.....	7
2	Cebadores utilizados para los PCR de los genes H3a y COI.....	9
3	Modelos de evolución molecular de Citocromo Oxidasa I (COI) por posición dentro de los codones determinado por PartitionFinder.....	10
4	Estimaciones de variación intraespecífica y divergencia evolutiva (distancias P) interespecíficas *indica los valores más altos; † indica los valores más bajos.....	14
5	Estimaciones de diversidad de los genes H3a y COI de <i>P. johnsoni</i>	18
6	Estimación del índice de fijación entre tres poblaciones de <i>P. phoenix</i> para cada gen.....	20
7	Estimaciones de diversidad para los genes H3a y COI de <i>P. phoenix</i>	21

Capítulo 1. Introducción

1.1 Antecedentes

La distribución actual de los linajes se ha estudiado a través de la filogeografía, rama de la biogeografía que ha permitido determinar el impacto que ha tenido la historia geológica y climática sobre la genética de poblaciones (Avice et al., 1987). La historia regional, acoplada con mecanismos intrínsecos de las poblaciones, puede promover eventos como la dispersión, la extinción y la vicarianza, lo cual se evidencia sobre la genética de poblaciones y puede ser estudiado desde una perspectiva filogeográfica. Debido a que la dispersión podría ser invocada para explicar esencialmente cualquier distribución, la filogeografía se enfoca principalmente en la vicarianza (Sanmartín, 2006). En este sentido, el surgimiento de barreras geográficas o climáticas es de interés primordial para lograr explicar la divergencia entre poblaciones. Estos análisis han permitido modelar la distribución histórica y evaluar el futuro de los linajes, así como comprender los procesos que llevaron a la distribución contemporánea (Hickerson et al., 2010).

Una región particularmente atractiva para biogeógrafos es la península de Baja California. Esto se debe a su compleja historia geológica, la cual ha resultado en su aislamiento y ha generado un escenario interesante para los estudios filogeográficos. A través de los estudios moleculares realizados sobre distintos organismos como mamíferos, aves, reptiles, artrópodos y gasterópodos, se han detectado patrones concordantes entre los taxa (Riddle *et al.*, 2000; Crews y Hedin, 2006; González-Rubio *et al.*, 2016; González-Trujillo et al., 2016; Recuero *et al.*, 2006; Rodríguez-Robles y De Jesús-Escobar, 2000; Upton y Murphy, 1997).

Lindell *et al.* (2006) y Riddle *et al.* (2000) coinciden en que los eventos vicariantes que mejor explican las estructuras genéticas poblacionales de los organismos en la península son tres transgresiones marinas ocurridas entre el Plioceno y el Pleistoceno. La primera de ellas ocurriría en el Istmo de La Paz, separando al cabo del resto de la península. La segunda inundación atravesaría el ahora Desierto Vizcaíno, separando poblaciones al norte y sur. Finalmente, describen que ocurrió una transgresión marina provocada por la expansión del Golfo de California hacia el norte, lo cual separó a poblaciones del oeste y este del Delta del Río Colorado. Aunado al surgimiento de barreras físicas, los cambios climáticos también pueden impactar la genética de las poblaciones (Hewitt, 2000). En la región se ha registrado que el último periodo glacial (100- 10 miles de años (Ka)) ha sido el cambio climático más relevante para las dinámicas poblacionales (Millar & Woolfenden, 2016). Este enfriamiento provocó migraciones de especies que buscaban refugiarse hacia el centro y sur de la Península de Baja California (González-Trujillo et al., 2016).

Como se mencionó, se han realizado varios estudios filogeográficos en la región, sin embargo, ha habido poco enfoque sobre poblaciones de artrópodos. Para expandir el conocimiento filogeográfico de la región, proponemos a las arañas del género *Phidippus* (Araneae: Salticidae) para un análisis filogeográfico en la Baja California, las cuales son un grupo de arañas saltarinas conformadas por 61 especies (Edwards, 2004, 2020). Este género está formado por 9 grupos morfológicos (*octopunctatus*, *putnami*, *mystaceus*, *insignarius*, *otiosus*, *cadinalis*, *audax*, *johnsoni* y *purpuratus*), según la única filogenia reconstruida para el género, para la que se tomaron en cuenta 70 caracteres morfológicos informativos (Edwards, 2004). Las especies de *Phidippus* se distribuyen en el Nuevo Mundo, particularmente en Norte y Centroamérica. Su área de distribución va desde Alaska hasta Costa Rica, incluyendo Las Bahamas, Las Bermudas y Las Antillas Mayores, reportándose en una variedad de hábitats como desiertos, praderas y bosques (Edwards, 2004; Guarisco, 2018). En México se encuentran registradas 33 especies de *Phidippus*, lo cual equivale a un 43% del total del género. Para la Península de Baja California, Edwards (2004) reporta 7 especies. Debido a que él también reporta 6 especies más distribuidas en la región fronteriza de California en Estados Unidos, es posible que el número total en la Península alcance las 13 especies (Edwards, 2004).

El género *Phidippus* está conformado por arañas diurnas que, al igual que otros géneros de Salticidae, tienen excelente visión. *Phidippus* es reconocido por ser uno de los géneros con los individuos más grandes de la familia Salticidae, alcanzando los 22 mm en hembras preñadas (Edwards, 2004). Además, es un género voraz que se alimenta de diferentes artrópodos, razón por la cual es considerado como un controlador de plagas importante. Por estas razones, es un género atractivo para ser estudiado, aunque indiscutiblemente la especie más estudiada es *P. johnsoni*, de la cual se ha descrito ampliamente su comportamiento y ecología (i.e. Jackson, 1977, 1978, 1979, 1980, 1981, 2016). *P. johnsoni* es la especie que se encuentra en una mayor variedad de hábitats, desde lo costero hasta las sierras, pasando por altiplanos y chaparrales y llegando a alturas de 3,600 m (Edwards, 2004). La especie ha sido encontrada al noroeste de México, al centro y oeste de los Estados Unidos Americanos, y al suroeste de Canadá. Debido a su abundancia se considera que *P. johnsoni* representa un excelente modelo biológico para explorar patrones evolutivos. Además de ésta, *P. phoenix* resultó ser abundante en la Península de Baja California, especie que recientemente fue descrita por Edwards (2004). Su distribución se restringe a Arizona y California, Estados Unidos Americanos y Baja California, México, lo que la convierte en una especie de desierto (Edwards, 2004).

Se ha propuesto la utilización del gen Citocromo Oxidasa I (COI), como un código de barras genético universal para identificar especies dentro del reino animal, convirtiéndolo en el gen más ampliamente

utilizado para este fin (Hebert *et al.*, 2003; Pentinsaari *et al.*, 2016). A pesar de los beneficios de COI, se debe utilizar con cautela pues se ha reportado que no funciona de manera universal como se esperaba inicialmente. En particular, en Salticidae se ha reportado que dentro de la subfamilia Dendryphantinae el gen COI entra en conflicto con resultados basados en otros genes y morfología al intentar reconstruir una filogenia (Hedin & Maddison, 2001). Sin embargo, también se ha encontrado que para Salticidae el gen funciona para estudios a niveles inferiores a género, como genética poblacional, filogeografía e identificación de especies (Arnedo & Gillespie, 2006; Ceccarelli & Crozier, 2007; Vink, Dupérré, & McQuillan, 2011), acompañado de genes nucleares como Histona 3 (Agnarsson, Lequier, & Kuntner, 2016; Bartoletti, Peres, Fontes, da Silca, & Solferini, 2018; Opatova & Arnedo, 2014).

El presente trabajo se enfoca en investigar a las especies de *Phidippus* en Baja California a través herramientas moleculares en dos etapas: 1) la secuenciación del código de barras genético (basado en el gen mitocondrial Citocromo Oxidasa I) de todos los individuos muestreados, la cual revelará el número de especies presentes en Baja California y la diversidad genética entre las mismas y 2) un análisis filogeográfico molecular de las especies *Phidippus johnsoni* y *P. phoenix*, agregando a los datos mitocondriales el gen nuclear, Histona 3 a (H3a). Por medio de ello, se aportará al conocimiento de la diversidad genética del género y el impacto que ha tenido la historia regional de la península sobre la distribución de los linajes.

1.2 Justificación

En Baja California hay pocos los estudios genéticos y filogeográficos enfocados en artrópodos terrestres. Sin embargo, estos organismos pueden arrojar información de extrema relevancia debido a que representan a la mayoría de formas de vida en el planeta, con alrededor de 1.02 millones especies descritas, originándose de un ancestro común hace aproximadamente 500 millones de años (Giribet y Edgecombe, 2019; Budd y Telford, 2009). Su gran riqueza y antigüedad implica que estén extensa e íntimamente involucrados en procesos naturales que ocurren en todos los ecosistemas alrededor del planeta. Su gran representatividad, tanto en tiempo y espacio, también implica que a nivel molecular puede encontrarse impresa gran parte de la historia de la Tierra.

Dentro de los artrópodos se encuentran las arañas, las cuales se proponen como organismos idóneos para el estudios de diversidad y filogeografía por su abundancia, diversidad y ubicuidad (New, 1999; Botham *et*

al., 2020). Este estudio nos permitirá entender cómo el ambiente impacta a las poblaciones de arañas, particularmente sobre los efectos vicariantes que pueden tener los mismos eventos ambientales sobre especies filogenéticamente cercanas, pero con distintas distribuciones. También aportará una caracterización genéticamente preliminar de las especies del género, cimientos para futuras investigaciones.

1.3 Hipótesis

Hipótesis:

- Las distancias genéticas del gen COI entre las especies de *Phidippus* en Baja California serán congruentes con los parentescos propuestos con base en la morfología.
- La distribución de los linajes de *P. johnsoni* y *P. phoenix* en Baja California ha sido moldeada por barreras geográficas y climáticas con efecto vicariante.

Predicción:

- Las especies con menor distancia genética entre sí, serán las más cercanamente emparentadas en la filogenia propuesta para el género basada en morfología.
- Los linajes de *P. johnsoni* y *P. phoenix* reflejarán distribuciones y grados de divergencia congruentes a la aparición histórica de barreras geográficas y climáticas de la región.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

- Analizar la diversidad genética interespecífica de *Phidippus* y la filogeografía de *P. johnsoni* y *P. phoenix* en la península de Baja California.

1.4.2 Objetivos específicos

- Determinar el número de especies de *Phidippus* presentes en Baja California e identificarlas por medio del código de barras genético (COI).
- Determinar la variación genética interespecífica por medio del código de barras genético.
- Identificar los linajes de *Phidippus johnsoni* y *P. phoenix* y su distribución en la península.
- Estimar los tiempos de divergencia de los linajes de *P. johnsoni* y de *P. phoenix* para determinar si existen eventos de divergencia entre poblaciones, congruentes con la aparición de barreras geoclimáticas.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

Los sitios de muestreo se distribuyen en la península de Baja California la cual cuenta con una longitud de 1250 km, entre los paralelos 32° N y 22° N. Se visitaron distintos hábitats como chaparral, oasis, costas, y zonas rurales altamente impactadas. En la figura 1., se observan los puntos en los cuales se colectaron ejemplares.

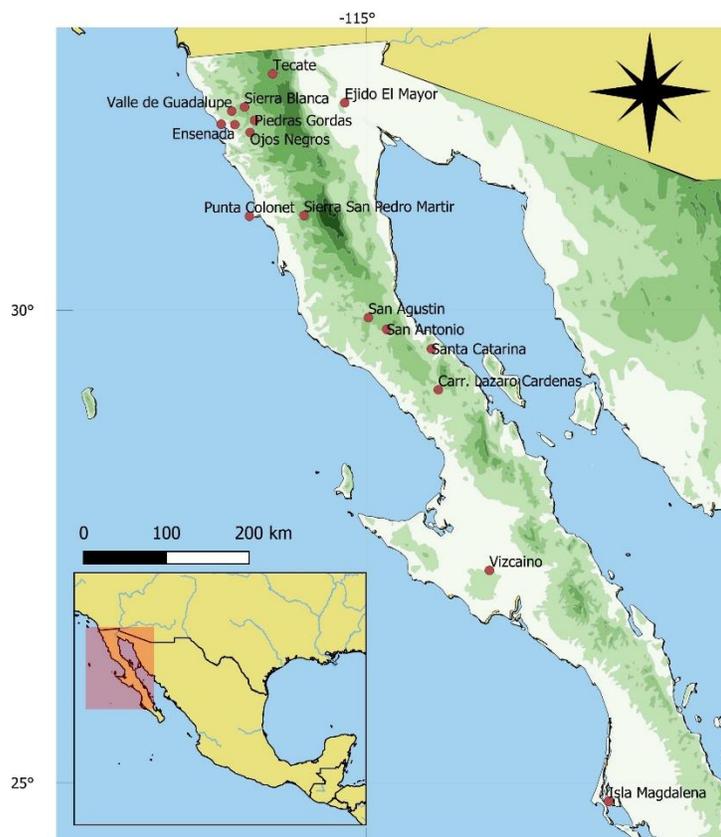


Figura 1. Mapa de Baja California con los sitios de colecta de *Phidippus* marcados con puntos rojos. Fuente: Elaboración personal.

2.2 Muestreo y uso ejemplares

El muestreo se realizó de manera manual, buscando bajo piedras, en el piso y entre vegetación xerófila, siendo que *Phidippus* prefiere estos sitios. Una vez que se localizaba un individuo, se metía en un tubo tipo

Además del gen COI, se amplificó el gen Histona 3-a (H3a) de ejemplares identificados como *P. johnsoni* (38) y *P. phoenix* (31) (Tabla 1; Figura 2). Se utilizó el protocolo propuesto por el Centro Canadiense para Barcoding del ADN (CCDB por sus siglas en inglés; Ivanova & Grainger, 2007) para el PCR. En la Tabla 2, se muestran los cebadores utilizados para cada gen. Finalmente, los productos de PCR fueron enviados a laboratorios Macrogen, Inc., para su secuenciación.

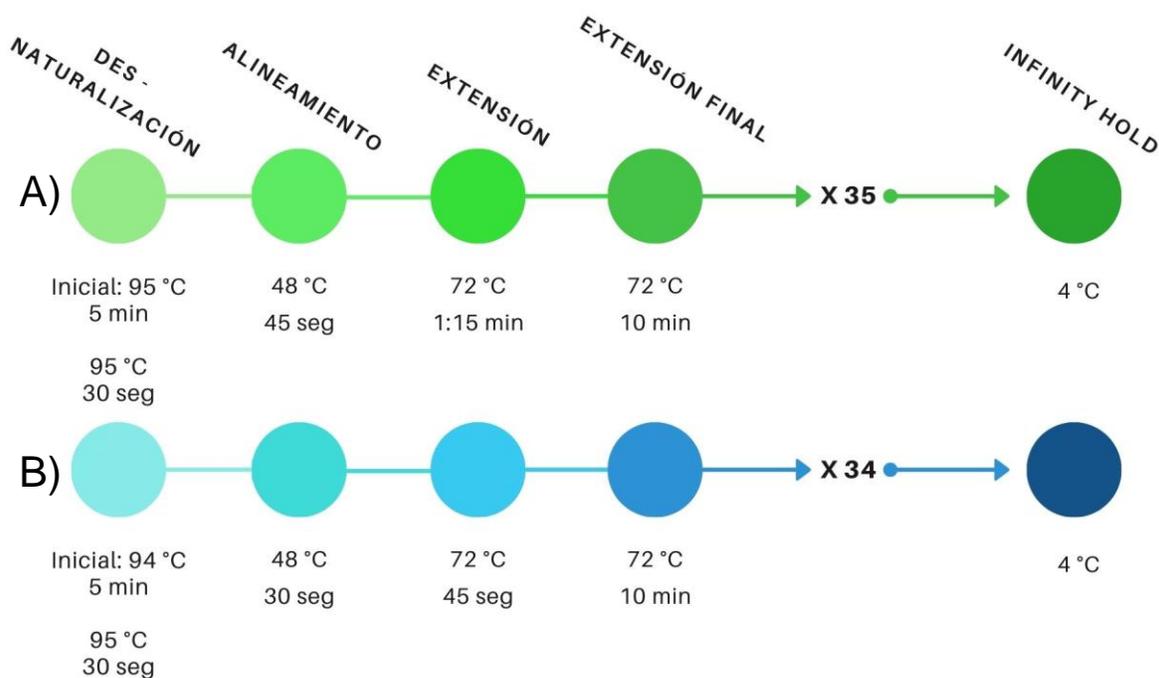


Figura 2. Programa de termociclador para Reacción en Cadena Polimerasa (PCR) de A) Citocromo Oxidasa I en verde; B) Histona 3 en azul

Tabla 2. Cebadores utilizados para los PCR de los genes H3a y COI

Nombres	Delante	Reverso	Referencia
H3aF x H3aR	5' ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC 3'	5' ATATCCTTRGGCATRATRGTGAC 3'	(Colgan et al., 1998)
LCO1490 x HCO2198	5' GGTCACAAATCATAAAGATATTGG 3'	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	(Folmer, Black, Hoeh, Lutz, & Vrijenhoek, 1994)

2.4 Análisis de datos

Las secuencias crudas se editaron mediante Sequencher version 5.4.6, DNA sequence analysis software (2018), Pregap y Gap 4 de Staden Package (Bonfield, Smith y Staden, 1995). Primeramente, se eliminaron los extremos de mala calidad, lo cual se consideró como todo aquello anterior a las primeras 10 bases continuas con resolución >25% y posterior a las últimas 10 bases con dicho porcentaje de resolución, incluyendo a las secuencias cebadores. Cuando el ruido de las secuencias era demasiado alto se realizó una edición manual con estándares de calidad apropiados a cada caso y se desecharon secuencias extremadamente contaminadas. Finalmente, se ensamblaron los contigs de las secuencias forward y reverse.

El alineamiento se hizo por medio de TranslatorX (Abascal F, Zardoya R, 2010). Para la reconstrucción genealógica utilizada para determinar las especies de *Phidippus* se utilizaron métodos Bayesianos, comenzando por la identificación de los mejores modelos de evolución molecular por posición dentro de los codones con PartitionFinder (Tabla 2; Lanfear *et al.*, 2016). Para la reconstrucción genealógica del género se utilizó el gen COI y se realizaron 2 corridas de 4 cadenas Markovianas por 10 millones de generaciones, tomando un árbol por cada 1000 generaciones en MrBayes versión 3.2.6 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001; F Ronquist & Huelsenbeck, 2003; Fredrik Ronquist *et al.*, 2012). El árbol genealógico resultante (un árbol consenso de los árboles con un burn-in del 25%) se editó con FigTree 1.4.4 (Rambaut, 2007). Este mismo procedimiento se utilizó para construir un árbol genealógico con las secuencias COI de los especímenes voucher. De esta manera, se logró identificar genéticamente a la mayoría de los individuos colectados. Por medio de MEGA X (Kumar *et al.*, 2018), se analizó la distancia-P entre y dentro de las especies.

Para comparar distancias genéticas con distancias morfológicas, se contabilizaron los nodos que hubiera entre especies en el cladograma basado en morfología de Edwards (2004). Para evitar sesgo en el número de nodos que pudiera generarse por tener grupos morfológicos con mayor diversidad que otros, sólo se tomó en cuenta el número de nodos entre grupos y no dentro de ellos. Para especies pertenecientes al mismo grupo morfológico, se consideró un nodo de distancia. Se construyó una gráfica de dispersión con R project para analizar la relación entre las distancias filogenéticas morfológicas propuestas por Edwards (2004) y las distancias genéticas de COI de las especies muestreadas en BC. Se excluyeron las especies que no han podido ser identificadas por vouchers ni por guías dicotómicas.

Tabla 3. Modelos de evolución molecular de Citocromo Oxidasa I (COI) por posición dentro de los codones, determinado por PartitionFinder.

	Primera posición	Segunda posición	Tercera posición
Nst	6	1	2
Rates	Gamma	Propinv	Gamma
Modelo	TRN+G	F81+I	HKY+G

Para los análisis de las poblaciones de *P. johnsoni* y *P. phoenix*, la matriz del fragmento H3a fue sujeta a un algoritmo de *phase* en DNAsp v. 6 (Rozas et al., 2019), para separar los alelos, corriendo 1000 iteraciones de MCMC con un 10% de *burnin*. Se utilizaron los ajustes por defecto del modelo de recombinación, al no contar con información previa. También se buscaron posibles sitios de recombinación, para utilizar el fragmento más largo, libre de recombinación, del H3a. Para calcular el valor que mejor ajustara a la cantidad de poblaciones (K) de cada especie, se utilizó el software STRUCTURE.

Se corrieron 3 cadenas Markovianas por 5,000 iteraciones con un burn-in de 500 con las secuencias de COI y H3a de manera conjunta, así como por separado, esto para determinar si había diferencias en la estructuración de los genes. Los resultados se subieron a Structure Harvester (Dent & vonHoldt, 2012), en donde se calculó ΔK . Se verificó que este valor tuviera congruencia geográfica para asegurar las diferentes composiciones fueran derivado de una división entre poblaciones.

Basado en los valores de K, se realizaron cálculos de Fst con DNAsp 6 (Rozas et al., 2019), así como análisis de haplotipos (COI) y alelos (H3a). La reconstrucción de las redes de cada gen se hizo por medio del modelo Median-Joining de Network Software (Bandelt, Forster, & Rohl, 1999; Bandelt, Forster, Sykes, & Richards, 1995; Forster & Forster, 2021; Forster, Torroni, Renfrew, & Rohl, 2001).

Para el análisis genealógico de las poblaciones y para aproximar las edades de divergencia entre las poblaciones, se usó la paquetería bioinformática de *BEAST v 1.10.4 (Suchard et al., 2018), comenzando con BEAUTI para crear archivos de entrada legibles para BEAST, en donde se incluyeran las secuencias, sus asignaciones poblacionales, los modelos de evolución molecular de los dos genes y la tasa de sustitución del gen COI (distribución a priori normal, $\bar{\alpha}$ = 0.0112, σ = 0.001), obtenida de estudios previos (Bidegaraybatista & Arnedo, 2011).

Se corrió el análisis de BEAST tres veces con la misma configuración para asegurar que los valores de verosimilitud de todas las corridas fueran similares. Los resultados de los tres análisis fueron combinados por medio de LogCombiner y los parámetros de los resultados de BEAST fueron revisados mediante Tracer v 1.7.2 (Rambaut, Drummond, Xie, Baele, & Suchard, 2018). Finalmente, el mejor árbol se seleccionó con TreeAnnotator y se visualizó y editó con FigTree.

Las secuencias del gen COI serán sometidas a bases de datos dedicadas al proyecto de código de barras genético, como el BOLD y las secuencias del COI y del H3a se depositarán en GenBank del NCBI.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Identificación y distancia genética entre especies

Se colectaron 155 ejemplares de *Phidippus* de 16 sitios a lo largo de la península de Baja California. Se logró amplificar el gen COI de 128 ejemplares que en el árbol genealógico agruparon en 11 posibles especies, de los cuales se identificaron siete, sea con morfología, o comparando las secuencias generadas aquí, con secuencias de los vouchers (Guerrero Fuentes, manuscrito no publicado). Las especies identificadas son *P. adumbratus*, *P. boei*, *P. californicus*, *P. johnnsi*, *P. nikitae*, *P. phoenix*, *P. octopunctatus* (Fig. 2). Actualmente, se está trabajando la morfología de las especies que no se lograron identificar mediante vouchers genéticos para confirmar sus estatus como especies (Hernandez Salgado *et al.*, manuscrito no publicado.).

La distancia genética (distancia P) entre especies es en promedio 0.059 (sd= ± 0.024), aunque destaca *P. octopunctatus* por presentar distancias mayores comparada con las demás especies (0.09; sd= ± 0.007) (Tabla 3). También son interesantes las especies que aún no logran identificarse (sp. 1-4), ya que presentan distancias muy bajas entre sí y con *P. phoenix*, *P. boei* y *P. adumbratus*. Estas últimas tres especies pertenecen a la misma agrupación morfológica, llamado grupo *insignarius*, propuesto por Edwards (2004). Es el único grupo morfológico del cual se encontró más de una especie y dentro del cual las especies presentan una divergencia evolutiva promedio de 0.038 (sd= ± 0.005) entre sí. Al graficar la distancia genética de COI contra la distancia morfológica, se obtiene una relación proporcional entre ambas con una pendiente de 0.06 ($r^2=0.5$; valor P= 0.0003) (Fig. 4).

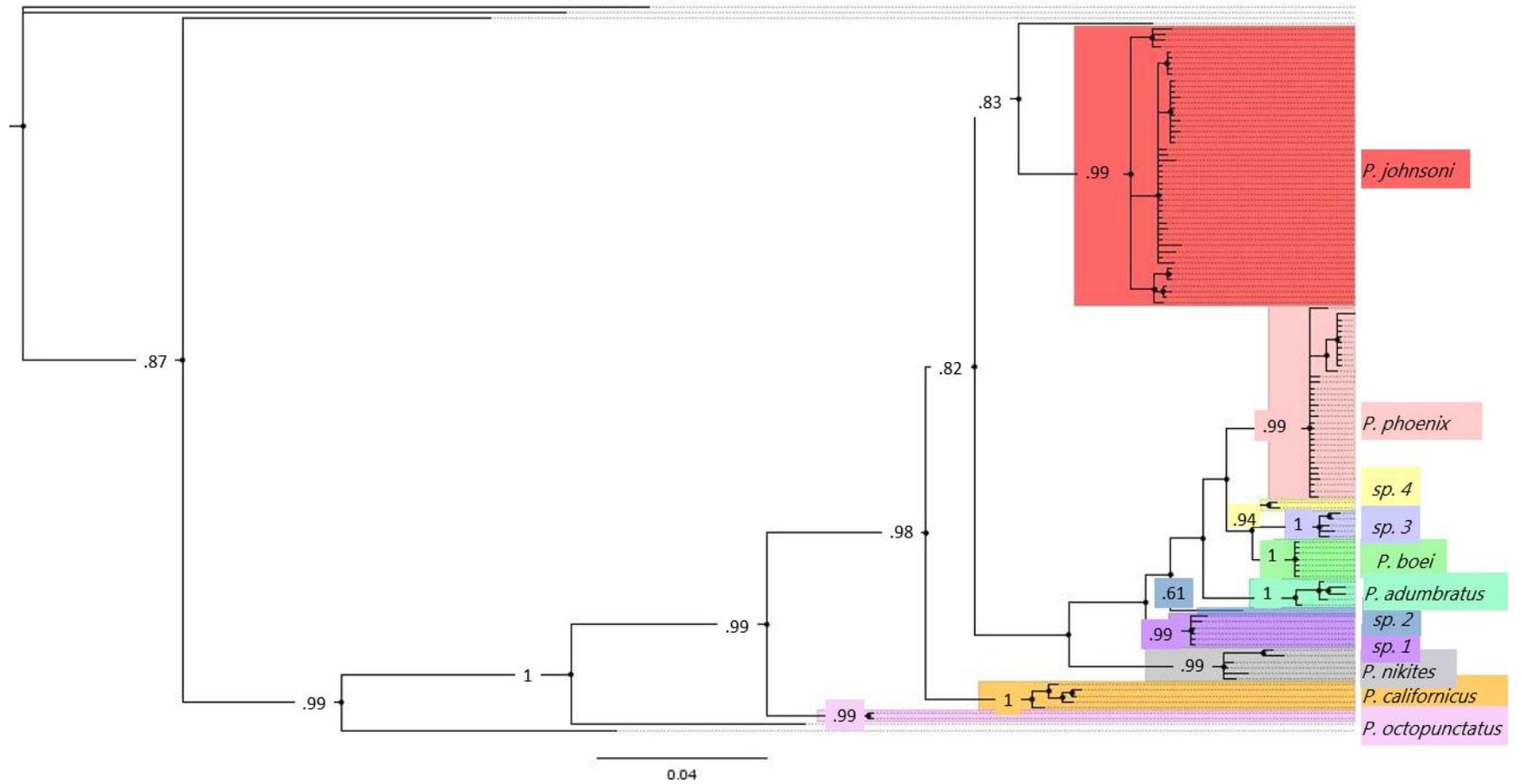


Figura 3. Árbol genealógico Bayesiano con 112 secuencias COI de *Phidippus* spp. En los nodos se indica el valor de probabilidad posterior.

Tabla 4. Estimaciones de variación intraespecífica y divergencia evolutiva (distancias P) interespecíficas. * indica los valores más altos; † indica los valores más bajos

Especie	Núm. de individuos	Intra-específica	<i>P. johnsoni</i>	<i>P. phoenix</i>	<i>P. californicus</i>	<i>P. octopunctatus</i>	<i>P. nikites</i>	Sp. 4	Sp. 3	<i>P. boei</i>	Sp. 1	Sp. 2
<i>P. johnsoni</i>	49	0.008										
<i>P. phoenix</i>	34	0.004	0.074									
<i>P. californicus</i>	5	0.0062	0.060	0.079								
<i>P. octopunctatus</i>	2	0	0.090*	0.098*	0.073							
<i>P. nikites</i>	6	0.01	0.074	0.065	0.078	0.094*						
Sp. 4	2	0.0031	0.077	0.028†	0.077	0.093*	0.058					
Sp. 3	5	0.004	0.076	0.030†	0.067	0.094*	0.063	0.018†				
<i>P. boei</i>	7	0	0.085	0.030†	0.086	0.101*	0.070	0.015†	0.029†			
Sp. 1	6	0.0015	0.063	0.039†	0.064	0.086	0.059	0.028†	0.032†	0.036†		
Sp. 2	1	-	0.074	0.040†	0.071	0.090*	0.058	0.029†	0.032†	0.038†	0.028†	
<i>P. adumbratus</i>	5	0.0067	0.079	0.043†	0.085	0.097*	0.061	0.031†	0.037†	0.041†	0.039†	0.044†

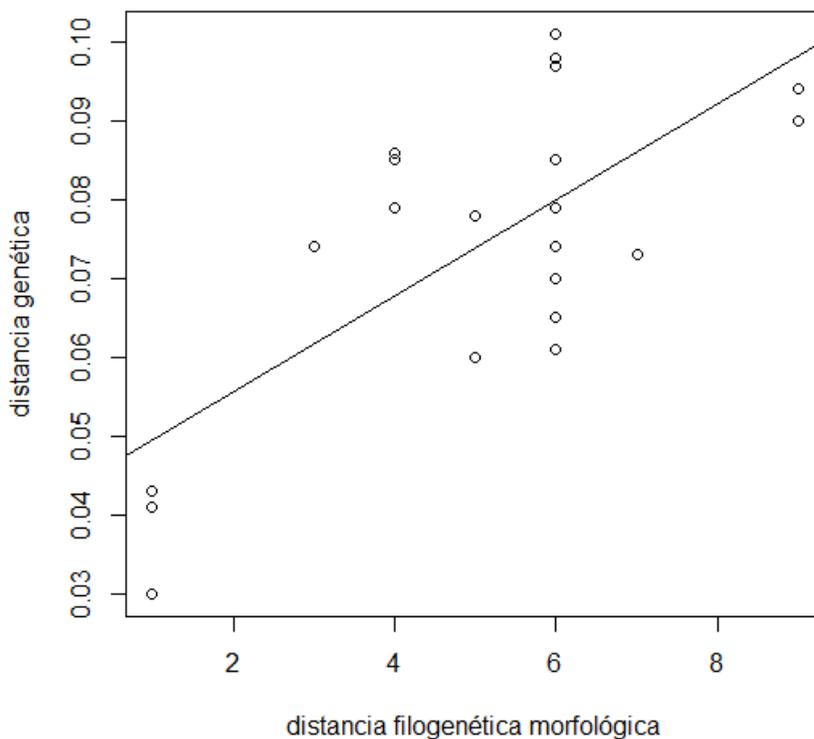


Figura 4. Relación entre la distancia genética encontrada en el gen COI entre especies y la distancia morfológica según la filogenia de Edwards (2004). El eje X muestra el número de nodos entre especies en el cladograma, mientras que el eje Y muestra la distancia-P.

3.2 Análisis poblacional de *P. johnsoni*

Se amplificaron los genes H3a y COI de 38 ejemplares de *P. johnsoni* colectados en 5 sitios dentro del municipio de Ensenada (Fig. 4). Con estas secuencias se estimó que $\Delta K=2$ (Fig. 5) y los valores de likelihood y su varianza infirieron la misma cantidad de K. Sin embargo, no se encontró congruencia entre la distribución geográfica y la caracterización genética de los individuos (Fig. 6). Dado esto, no fue posible continuar con análisis de divergencia poblacional y se considera que en toda la región hay flujo génico.

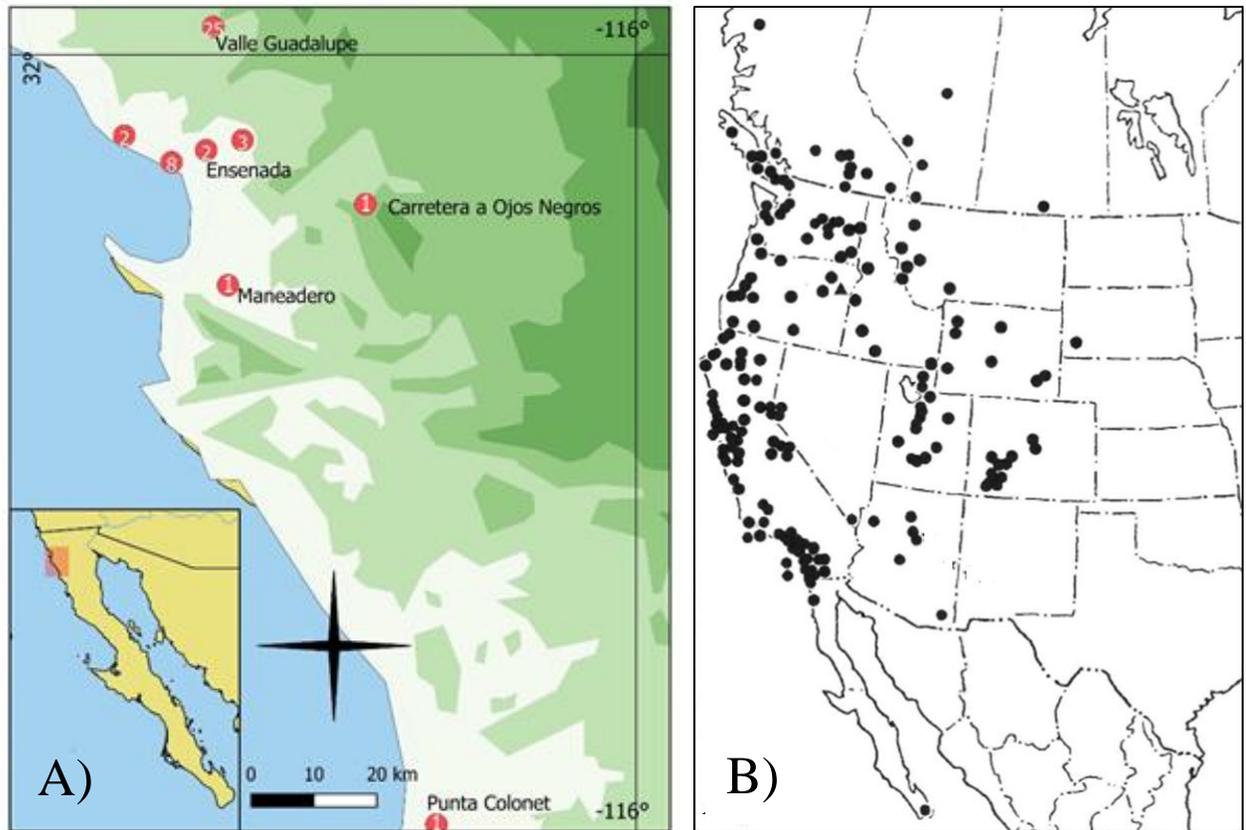


Figura 5. A) Mapa de Baja California con los sitios de muestreo de *P. johnsoni* indicados por círculos rojos con el número de ejemplares colectados indicados dentro de los círculos. B) Mapa de los sitios en los que se ha registrado presencia de *P. johnsoni*: Tomado de Edwards (2004).

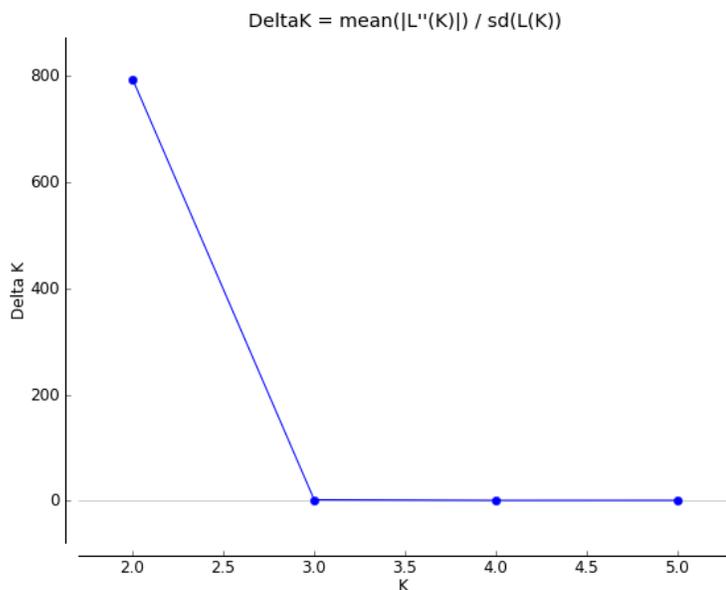


Figura 6. Gráfica del valor de ΔK para *P. johnsoni* arrojado por Structure Harvester.

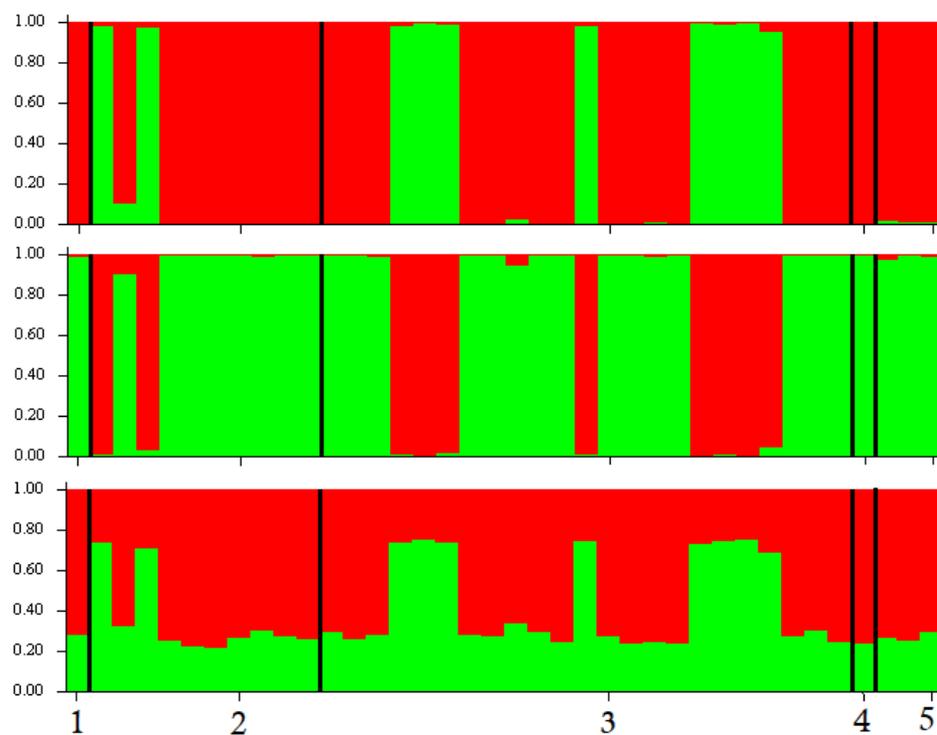


Figura 7. Diagrama obtenido del análisis de aproximación del número de poblaciones. Las líneas verticales representan a cada individuo. En cada línea vertical, la longitud de los colores indican la proporción en la que cada individuo pertenece a cada K inferida por Structure ($K=2$). Los individuos se separan por localidad de colecta; 1: Punta Colonet; 2: Ensenada; 3: Valle de Guadalupe; 4: Ojos Negros; 5: Playa San Miguel. Cada panel representa los resultados de iteración en Structure.

Se construyó una red de haplotipos y una red de alelos para gen el COI y H3a, respectivamente. Por medio de éstas se identificaron 20 haplotipos de COI, equivalente a una diversidad haplotípica de 0.8754, mientras que para H3a se encontraron 74 alelos que representan una diversidad alélica de 0.9993 (Tabla 4). Ninguna de las redes muestra estructura geográfica, lo cual es congruente con un flujo génico alto en la región (Fig. 7).

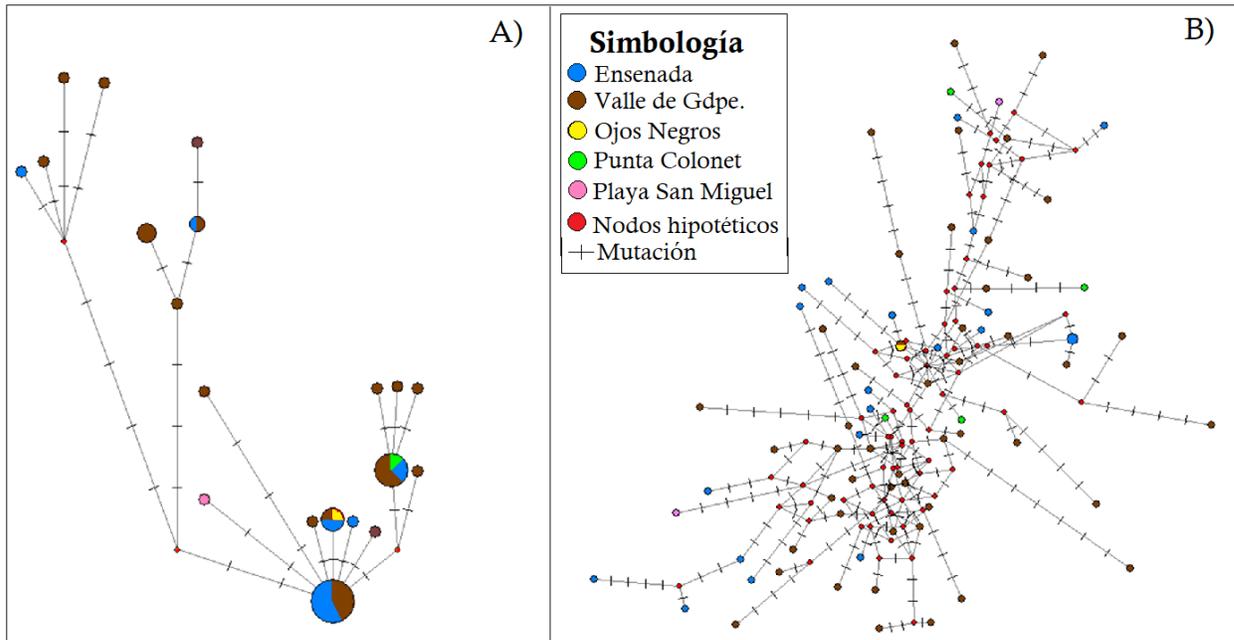


Figura 8. Redes de *P. johnsoni*. A) Red de haplotipos del gen COI; B) Red de alelos del gen H3a. Cada nodo representa un haplotipo o un alelo, respectivamente. El tamaño de cada nodo es proporcional al número de individuos que lo conforman. Las pequeñas líneas que atraviesan las ramas representan una mutación.

La distancia Tamura-Nei del gen H3a fue de 0.003, mientras que su diversidad nucleotídica fue de 0.024. Por otro lado, la distancia Tamura-Nei de COI fue más alta, 0.009, mientras que su diversidad nucleotídica fue de 0.0078 (Tabla 4).

Tabla 5. Estimaciones de diversidad de los genes H3a y COI de *P. johnsoni*.

	Longitud	Sitios variables (S)	Diversidad haplotípica/alélica	Distancia Tamura-Nei	Diversidad nucleotídica (Pi)
H3a	356 pb	33	0.99	0.003	0.024
COI	657 pb	32	0.87	0.009	0.0078

3.3 Análisis poblacional de *P. phoenix*

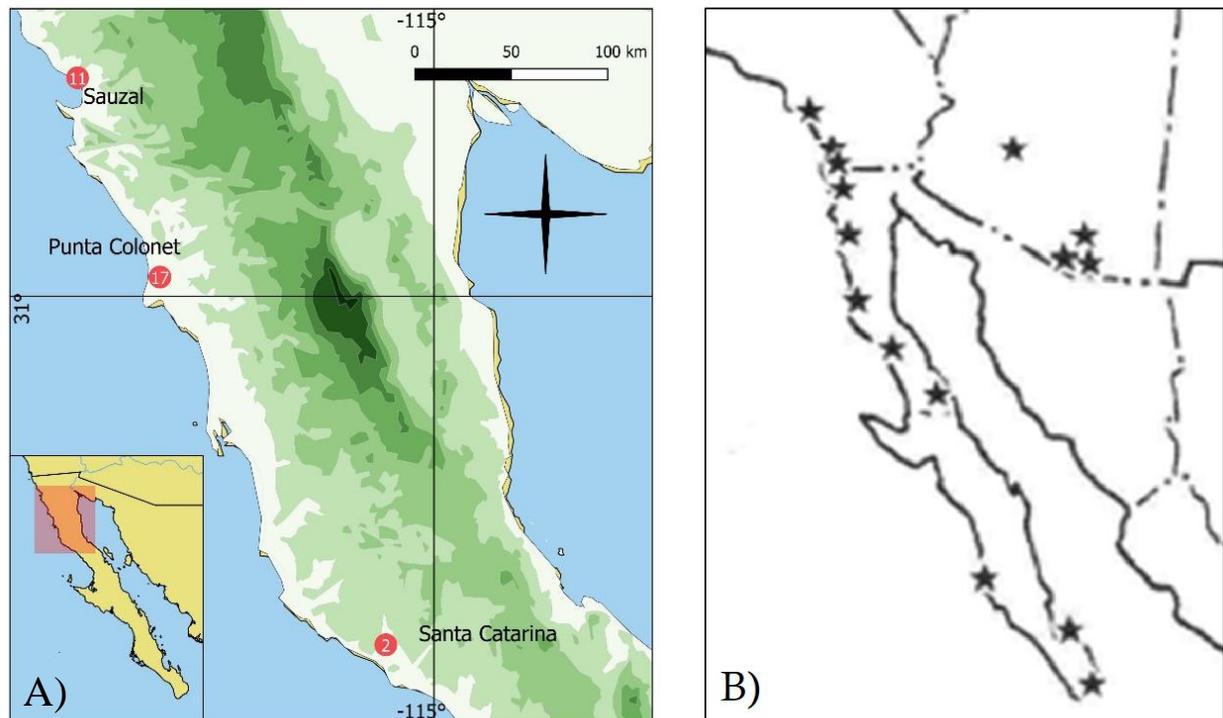


Figura 9. A) Mapa de Baja California con los sitios de muestreo de *P. phoenix*. Los números dentro de los círculos rojos representan la cantidad de ejemplares colectados. B) Mapa de los sitios en los que se ha registrado presencia de *P. phoenix*: Tomado de Edwards (2004).

Se recolectaron 30 individuos de la especie *P. phoenix* en tres sitios distintos del Noroeste de la Península (Fig. 8), a partir de los cuales se calculó el valor de $\Delta K=3$, con estimaciones basadas en los genes COI y H3a de manera conjunta. Este valor tuvo congruencia geográfica (Fig. 9), por lo que se continuó con el análisis de la divergencia poblacional considerando a Ensenada, Punta Colonet y Santa Catarina para una reconstrucción filogenética de los individuos en la región.

La reconstrucción filogenética estima una divergencia entre Ensenada y las poblaciones sureñas de Santa Catarina y Punta Colonet dada hace 60 Ka (intervalo de confianza al 95%: 27 Ka - 114 Ka; Probabilidad posterior= 1). Las poblaciones sureñas tienen una divergencia entre sí estimada de 30 Ka (intervalo de confianza al 95%: 800 años - 63 Ka; Probabilidad posterior= 0.88) (Fig. 10). El índice de fijación de poblaciones se calculó para cada gen por separado, con los cuales se estimaron valores más altos para el gen COI, que además eran congruentes con el análisis filogenético (Tabla 5). Por su parte, el gen H3a mostró tener menor estructuración geográfica.

Se detectaron 12 haplotipos de COI, equivalente a una diversidad haplotípica de 0.84, y 27 alelos del gen H3a, de diversidad alélica 0.09. Las redes de COI muestran algunos individuos migrantes de Ensenada en Punta Colonet y viceversa, mientras que los haplotipos de Santa Catarina se encuentran cercanos a los de Punta Colonet.

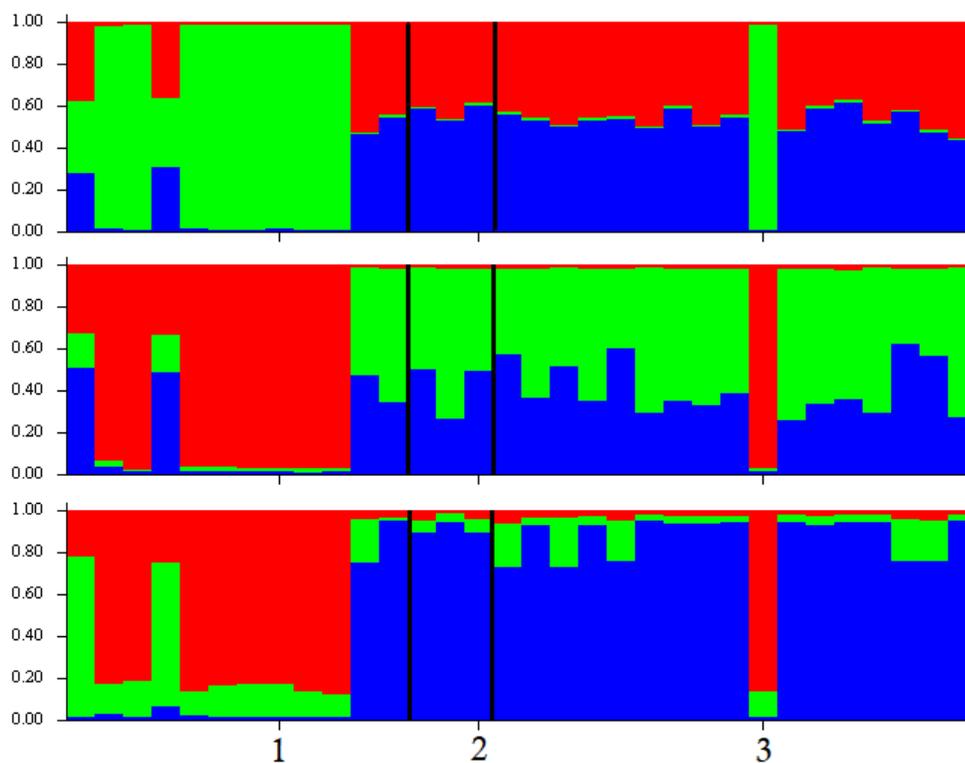


Figura 10. Diagrama obtenido del análisis de aproximación del número de poblaciones presentes. Las líneas verticales representan a cada individuo. En cada línea vertical, la longitud de los colores indican la proporción en la que cada individuo pertenece a cada K inferida por Structure ($K= 3$). Los individuos se separan por localidad de colecta; 1: Ensenada; 2: Santa Catarina; 3: Punta Colonet. Cada panel representa los resultados de iteración en Structure.

Tabla 6. Estimación del índice de fijación entre tres poblaciones de *P. phoenix* para cada gen

Población 1	Población 2	Fst-COI	Fst-H3a
Ensenada (Norte)	Punta Colonet (Centro)	0.39	0.23
Ensenada (Norte)	Santa Catarina (Sur)	0.39	0.042
Punta Colonet (Centro)	Santa Catarina (Sur)	0.0	0.34

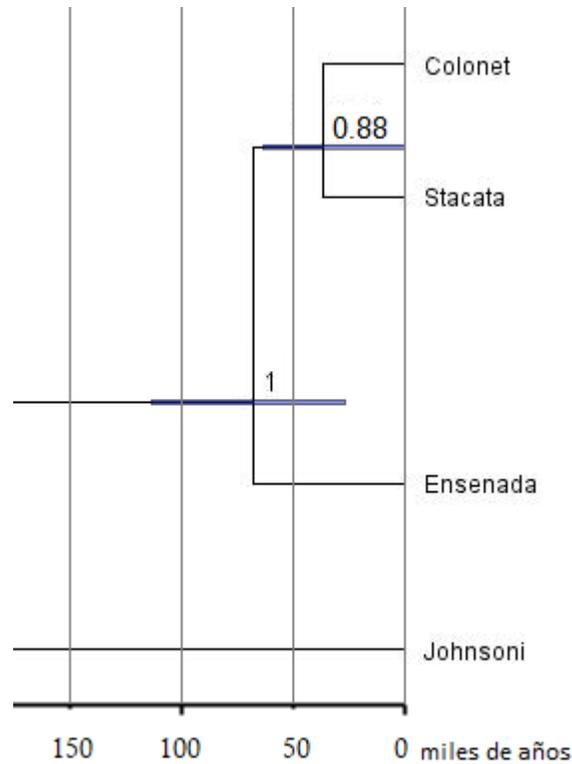


Figura 11. Árbol genealógico de las tres poblaciones de *P. Phoenix* obtenido en *BEAST con edades de nodos estimadas. Los valores en los nodos indican probabilidad posterior. Las barras en los nodos representan intervalos de confianza al 95%.

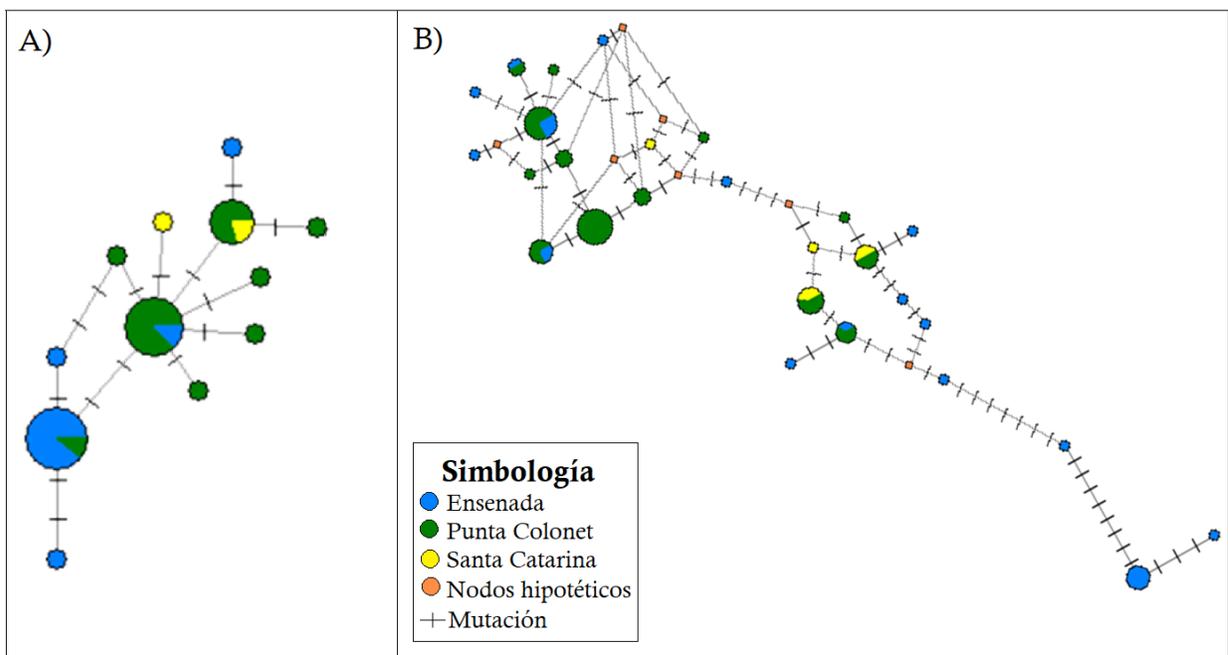


Figura 12. Redes de *P. phoenix*. A) Red de haplotipos del gen COI; B) Red de alelos del gen H3a. Cada nodo representa un haplotipo o un alelo, respectivamente. El tamaño de cada nodo es proporcional al número de individuos que lo conforman. Las pequeñas líneas que atraviesan las ramas simbolizan una mutación. Los colores de los nodos representan del origen de los individuos

La distancia Tamura-Nei del gen H3a fue de 0.007, su diversidad nucleotídica de 0.02. Las secuencias del gen COI tienen una distancia menor, de 0.0043 y con una diversidad nucleotídica de 0.0039.

Tabla 7. Estimaciones de diversidad para los genes H3a y COI de *P. phoenix*

	Longitud	Sitios variables (Si)	Diversidad haplotípica/alélica	Distancia Tamura-Nei	Diversidad nucleotídica (Pi)
H3a	363 pb	31	0.9	0.007	0.02
COI	657 pb	14	0.84	0.0043	0.0039

Capítulo 4. Discusión

De las 60 especies de *Phidippus*, ordenadas en 9 grupos morfológicos por Edwards (2004), en este estudio se encontraron, por medio del análisis genético, 11 especies potenciales pertenecientes a seis de los grupos morfológicos. La región con mayor cantidad de especies de *Phidippus* son las Grandes Planicies de Estados Unidos (24 especies; 8 grupos), y en contraste, la región con menor cantidad de especies del género son los Bosques Tropicales Húmedos de Florida, Yucatán y el Caribe (6 especies; 5 grupos) (Edwards, 2004). Considerando esto, la Península de Baja California tiene una representatividad intermedia.

Bajo el análisis del género *Phidippus*, se encontraron similitudes entre el árbol genealógico construido y la propuesta sistemática de Edwards (2004). Es importante aclarar que no se puede esperar una topología idéntica entre ambos árboles, ya que el árbol morfológico cuenta con la totalidad de las especies de *Phidippus* conocidas para ese momento (60), mientras que el presentado aquí sólo incluye las regionales (11), además de que se basan en caracteres muy diferentes. Tomando esto en cuenta, se analizó si las distancias genéticas encontradas entre las especies coincidían con su distancia morfológica.

Al graficar la distancia morfológica con la distancia genética, se encuentra una relación proporcional entre ambas variables (Fig.4). Edwards (2004), propone a *P. octopunctatus* como una especie basal a las demás del género, lo cual coincide con el árbol genealógico presentado en los resultados (Fig. 2). También es la especie con mayor distancia genética en análisis pareados contra las demás especies, con un promedio de 0.092 (sd= \pm 0.008), mientras que el valor promedio entre especies de diferentes grupos morfológicos era 0.059 (sd= \pm 0.024). Por otra parte, las especies pertenecientes al grupo *insignarius* tienen distancias menores entre sí, que con otras especies, con un promedio de 0.038 (sd= \pm 0.005). La relación entre filogenia morfológica y distancia genética de COI no sigue un modelo lineal *sensu stricto*, sin embargo se puede observar que entre los datos disponibles al momento existe congruencia entre ambos.

Como se mencionó, hay tres especies potenciales que no se han logrado identificar, sin embargo es interesante que en la reconstrucción genealógica son cercanas a los miembros del grupo *insignarius*, coincidiendo con que sus distancias genéticas pareadas con las especies del grupo son considerablemente más bajas que con el resto de especies (Tabla 3). Esto indica que los ejemplares no identificados probablemente pertenecen al grupo *insignarius*. Tomando en cuenta la distribución de las especies, se podrían sugerir como candidatos a *P. carneus* y *P. tyrelli*. Esto puede ayudar a dirigir la identificación, sin embargo, siempre existe la posibilidad de que sean otras especies, lo que podría significar que, 1) se debe de reconsiderar la conformación de los grupos propuestos por Edwards (2004) o 2) son especies nuevas.

En cuanto a los análisis poblacionales de *P. johnsoni*, hay evidencia de alto flujo génico que evita el aislamiento y divergencia entre las localidades incluidas en el muestreo. Por otro lado, el análisis poblacional de *P. phoenix* detectó tres poblaciones, las cuales, para fines de este trabajo, se pueden considerar como Norte, Centro y Sur. Los análisis de los índices de fijación de cada gen revelan que COI es responsable de la estructuración observada, mientras que H3a no es congruente geográficamente (Tabla 6). A pesar de esto, los resultados de BEAST indican que las arañas de la población Norte divergieron las poblaciones Centro y Sur de un último ancestro común hace aproximadamente 60 Ka. Esto coincide con el último periodo glacial (100- 10 Ka), evento climático que provocaría la migración de poblaciones hacia menores latitudes para refugiarse del frío. Se ha encontrado que durante los máximos glaciales, otros artrópodos de la Península de Baja California migraron hacia el centro y sur de la región (González-Trujillo et al., 2016).

Por otra parte, las poblaciones Centro y Sur divergieron hace aproximadamente 30 Ka, sin embargo, el valor posterior podría considerarse bajo (0.88), mientras que la edad mínima de divergencia según el intervalo de confianza del 95% es de hace 800 años y el índice de fijación entre estas poblaciones es F_{st} -COI= 0 (como se mencionó anteriormente, H3a no muestra congruencia geográfica). Estos datos podrían

indicar que son poblaciones en proceso de divergencia o que son dos poblaciones con alto flujo génico, lo cual se refleja en el valor del índice de fijación.

Además de estos resultados, *P. phoenix* mostró estructuración geográfica para el gen COI, pero no para el gen nuclear H3a. El gen COI es heredado matrilinealmente y el gen H3a es heredado bi-parentalmente, por lo que los resultados indicarían que hay sesgo sexual en la dispersión. Es decir, en este caso las hembras son filopátricas, mientras que los machos son responsables del flujo génico entre poblaciones. Para evaluar esta posibilidad desde un punto de vista etológico, se pueden utilizar las observaciones en *Phidippus johnsoni* cuyas hembras generalmente se encuentran dentro de sus nidos, mientras que los machos y juveniles pasan mayor tiempo forrajeando (Jackson, 1979). Aunque las diferencias etológicas entre sexos se reportaron para *P. johnsoni*, es probable que *P. phoenix* comparta este comportamiento, lo cual se respaldaría con los resultados genética. Es importante señalar que todos los haplotipos considerados como migrantes en el estudio pertenecían a individuos machos, lo cual también es consistente con la explicación dada.

Tomando en cuenta este sesgo entre sexos, hay dos posibles escenarios. El primero de ellos sería que por los cambios climáticos, la especie migró hacia el sur y al término de la última glaciación, los machos retomaron el flujo entre las poblaciones. La segunda posibilidad es que la especie migrara hacia el sur de la península -por expansión demográfica- y que las hembras se asentaran en sus poblaciones, generando divergencia por distancia, mientras que los machos siempre mantuvieron flujo génico entre ellas. Como menciona (Lindell et al., 2006), con el suficiente tiempo el mtDNA puede mostrar divergencia por su naturaleza matrilineal, sin necesidad de eventos vicariantes y aún con flujo del nDNA. Otras explicaciones podrían estar relacionadas a diferencias en las tasas evolutivas entre hembras y machos (Crews & Hedin, 2006).

Al comparar los resultados de cada especie, es evidente que difieren. Por un lado, *P. johnsoni* no mostró estructuración geográfica en ninguno de los genes analizados, mientras que *P. phoenix* mostró estructuración para el gen COI. Estas diferencias pueden relacionarse con las distribuciones de cada especie, ya que los ejemplares muestreados de *P. phoenix* se encontraron al centro de la distribución de la especie –la cual es más restringida que la de *P. johnsoni* (Fig. 8). Por otro lado, los ejemplares muestreados de *P. johnsoni*, se encontraron en lo que sería el límite suroeste de su amplia distribución (Fig. 4). Existen varias hipótesis para explicar las diferencias entre los límites y los centros de los rangos de distribución, como la hipótesis del centro abundante, la acumulación de carga mutacional y la cercanía a refugios (Willi & Van Buskirk, 2019). Sin embargo, para poner a prueba alguna de estas hipótesis, es necesario obtener individuos de otros sitios dentro de los rangos de distribución de las especies, en particular de *P. johnsoni*. De esta manera se podría evaluar qué sucedió en sus historias poblacionales que resultó en estas diferencias.

Una alta diversidad haplotípica y baja diversidad nucleotídica es reflejo de expansión demográfica (Mladineo & Poljak, 2014), lo cual se observa para el gen COI de ambas especies, así como en sus redes de haplotipos, las cuales tienen forma de estrella. En el caso de *P. phoenix*, su red parece estar conformada por dos estrellas cercanas entre sí, una correspondiente a la población Norte y otra a la población Sur, lo cual es congruente con el análisis poblacional.

Capítulo 5. Conclusión

La divergencia genética de COI entre las especies que se lograron identificar de *Phidippus* sí fue congruente con la filogenia basada en morfología propuesta para el género, pero será interesante volver a ponerlo a prueba cuando se tenga una mayor cantidad de muestras genéticas. Es importante recalcar que no se intenta construir una filogenia de *Phidippus* basado en COI, sino comparar lo que se encontró para este gen con la única propuesta filogenética del género (Edwards, 2004). Para futuras investigaciones, las secuencias obtenidas en este trabajo podrán ser utilizadas en conjunto con otros genes e información morfológica para construir una filogenia concatenada con mayor soporte. También será importante analizar a las especies que no lograron identificarse (sp. 1-4), pues se debe esclarecer si también son congruentes con el árbol de Edwards (2004) o si pueden tener implicaciones en la filogenia del género.

Se encontraron tres poblaciones de *P. phoenix* genéticamente diferenciadas en el gen mitocondrial COI, aunque las poblaciones Centro y Sur no tienen reducida diferenciación entre ellas, comparada con la que tienen con la población Norte. Con estos resultados, lo mejor sería considerar que hay dos poblaciones definidas (Norte y Centro-Sur) y continuar realizando muestreos hacia el sur de la península con la expectativa de esclarecer la historia filogeográfica de la región. Los tiempos de divergencia entre las poblaciones Norte y Centro-Sur coinciden con el último periodo glacial, lo cual indicaría que sí hubo influencia de barreras climáticas en la distribución de los linajes. Para corroborar esto, sería importante obtener datos del nicho fundamental de la especie y modelar su distribución histórica.

En cuanto a *P. johnsoni* no se encontró estructuración geográfica en ninguno de sus genes. Puesto que el rango en el que se encontró a esta especie fue reducida comparada a *P. phoenix*, no es sorprendente haber encontrado estos resultados. Debido a esto, para continuar con esta línea de investigación, sería importante un aumento en el rango de muestreo hacia el norte pues permitirá entender mejor la dinámica

de esta especie. Además, esta información proveerá datos para conocer cómo difieren, en términos genéticos, los bordes y los centros de distribución de dentro y entre especies de la misma región.

Literatura citada

- Abascal F, Zardoya R, T. M. 2010. TranslatorX: multiple alignment of nucleotide sequences guided by amino acid translations. Retrieved from Nucleic Acids Res. Consultado el 25 02 2021 de: <http://translatorx.co.uk/>
- Agnarsson, I., Lequier, S. M., & Kuntner, M. 2016. Phylogeography of a good Caribbean disperser : *Argiope argentata* (Araneae , Araneidae) and a new ' cryptic ' species from Cuba. *44*, 25–44. <https://doi.org/10.3897/zookeys.625.8729>
- Aparicio-Puerta, E., Lebrón, R., Rueda, A., Gómez-Martín, C., Giannoukakos, S., Jaspez, D., ... Hackenberg, M. 2019. SRNAbench and sRNAtoolbox 2019: intuitive fast small RNA profiling and differential expression. *Nucleic Acids Research*. <https://doi.org/10.1093/nar/gkz415>
- Arnedo, M. A., & Gillespie, R. G. 2006. Species diversification patterns in the Polynesian jumping spider genus *Havaika* Prószyński, 2001 (Araneae, Salticidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *41*(2), 472–495. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.05.012>
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., ... Saunders, N. C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.002421>
- Bandelt, H.-J., Forster, P., & Rohl, A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, *16*, 37–48.
- Bandelt, H.-J., Forster, P., Sykes, B., & Richards, M. 1995. Mitochondrial portraits of human populations. *Genetics*, *141*, 743–753.
- Bartoletti, L. F. de M., Peres, E. A., Fontes, F. con H. M., da Silca, M. J., & Solferini, V. N. 2018. Phylogeography of the widespread spider *Nephila clavipes* (Araneae : Araneidae) in South America indicates geologically and climatically driven lineage diversification. *Journal of Biogeography*, *45*(6), 1246–1260. <https://doi.org/10.1111/jbi.13217>
- Bidegaray-batista, L., & Arnedo, M. A. 2011. Gone with the plate : the opening of the Western Mediterranean basin drove the diversification of ground-dweller spiders. *BMC Evolutionary Biology* *11*(317)
- Bonfield, J. ., Smith, K. ., & Staden, R. 1995. A new DNA sequence assembly program. *Nucleic Acids Res.*, *23*, 4992–4999
- Budd, G. E., & Telford, M. J. 2009. The origin and evolution of arthropods. *Nature*, *457*(7231), 812–817. <https://doi.org/10.1038/nature07890>

- Ceccarelli, F. S., & Crozier, R. H. 2007. Dynamics of the evolution of Batesian mimicry: molecular phylogenetic analysis of ant-mimicking *Myrmarachne* (Araneae: Salticidae) species and their ant models. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 286–295. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01199.x>
- Colgan, D. J., McLauchlan, A., Wilson, G. D. F., Livingston, S. P., Edgecombe, G. D., Macaranas, J., ... Gray, M. R. 1998. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. *Australian Journal of Zoology*, 46(5), 419–437. <https://doi.org/10.1071/ZO98048>
- Crews, S. C., & Hedin, M. 2006. Studies of morphological and molecular phylogenetic divergence in spiders (Araneae: *Homalonychus*) from the American southwest, including divergence along the Baja California Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(2), 470–487. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.11.010>
- Dent, E., & vonHoldt, B. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359–361.
- Edwards, G. B. 2004. Revision of the jumping spiders of the genus *Phidippus* (Araneae: Salticidae). *Occasional Papers of the Florida State Collection of Arthropods*, 11, 1–158.
- Edwards, G. B. 2020. Description of *Phidippus pacosauritus* sp. nov. (Salticidae: Salticinae: Dendryphantini: Dendryphantina) with a reanalysis of related species in the mystaceus group. *Peckhamia*, 221(1) 1–18.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., & Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5), 294–299. <https://doi.org/10.1071/ZO9660275>
- Forster, P., & Forster, M. 2021. Fluxus-engineering. Consultado el 25 02 2021 de: <https://fluxus-engineering.com>
- Forster, P., Torroni, A., Renfrew, C., & Rohl, A. 2001. Phylogenetic star contraction applied to Asian and Papuan mtDNA evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 18, 1864–1881.
- Giribet, G., & Edgecombe, G. D. 2019. The Phylogeny and evolutionary history of arthropods. *Current Biology*, 29(12). <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.04.057>
- González-Rubio, C., García-De León, F. J., & Rodríguez-Estrella, R. 2016. Phylogeography of endemic Xantus' hummingbird (*Hylocharis xantusii*) shows a different history of vicariance in the Baja California Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 102, 265–277. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.05.039>
- González-Trujillo, R., Correa-Ramírez, M. M., Ruiz-Sanchez, E., Salinas, E. M., Jiménez, M. L., & León, F. J. G.-D. 2016. Pleistocene refugia and their effects on the phylogeography and genetic structure of the wolf spider *Pardosa sierra* (Araneae: Lycosidae) on the Baja California Peninsula. *Journal of Arachnology*, 44(3), 367–379. <https://doi.org/10.1636/r15-84.1>

- Guarisco, H. 2018. Microhabitat Selection of the Jumping Spiders *Phidippus clarus* Keyserling and *Phidippus apacheanus* Chamberlin and Gertsch (Araneae: Salticidae) in Northeastern Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 121(3–4), 417. <https://doi.org/10.1660/062.121.0419>
- Guerrero Fuentes, D. & Francke, O. *in prep.*
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L., & DeWaard, J. R. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1512), 313–321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218>
- Hedin, M. C., & Maddison, W. P. 2001. A Combined Molecular Approach to Phylogeny of the Jumping Spider Subfamily Dendryphantinae (Araneae : Salticidae). *Molecular Phylogenetic Evolution*, 18(3), 386–403. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0883>
- Hernandez Salgado, L. C., Guerrero Fuentes, D., Garduño Villaseñor, L. V., Castañeda Betancur, L., Lopez Reyes, E., & Ceccarelli, F. S. *in prep.* New distributional records of *Phidippus* species for Baja California and Mexico, with identifications based on morphology and genetic barcoding.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907–913.
- Hickerson, M. J., Carstens, B. C., Cavender-Bares, J., Crandall, K. A., Graham, C. H., Johnson, J. B., ... Yoder, A. D. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(1), 291–301. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.09.016>
- Huelsenbeck, J. ., & Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17, 754–755.
- Ivanova, N., & Grainger, C. 2007. CCDB Protocols. COI Amplification Protocol. Canadian Centre for DNA Barcoding.
- Jackson, R. R. 1977. Courtship versatility in the jumping spider, *Phidippus johnsoni* (Araneae: Salticidae). *Animal Behaviour*, 25(PART 4). [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(77\)90046-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90046-X)
- Jackson, R. R. 1978. Life History of *Phidippus johnsoni* (Araneae, Salticidae). *Journal of Arachnology*.
- Jackson, R. R. 1979. Nest of *Phidippus johnsoni* (Araneae, Salticidae): Characteristics, Pattern of Occupation and Function. *Journal of Arachnology*.
- Jackson, R. R. 1980. The mating strategy of *Phidippus johnsoni* (Araneae, salticidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. <https://doi.org/10.1007/bf00292768>
- Jackson, R. R. 1981. Nest-Mediated Sexual Discrimination by a Jumping Spider (*Phidippus johnsoni*). *The Journal of Arachnology*.

- Jackson, R. R. 2016. Life history of *Phidippus Johnsoni* (Araneae , Salticidae). *American Arachnological Society Stable*, 6(1), 1–29.
- Kumar, S., Stecher, G., Michael, L., Christina, K., & Koichiro, T. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms.
- Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. ., Senfeld, T., & Calcott, B. 2016. PartitionFinder2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*.
- Lindell, J., Ngo, A., & Murphy, R. W. 2006. Deep genealogies and the mid-peninsular seaway of Baja California. *Journal of Biogeography*, 33(8), 1327–1331. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01532.x>
- Millar, C., & Woolfenden, W. 2016. Ecosystems Past. In E. Zavaleta & H. Mooney (Eds.), *Ecosystems of California* (pp. 131–154). Berkeley, California: University of California.
- Mladineo, I., & Poljak, V. 2014. Ecology and genetic structure of zoonotic *Anisakis* spp. from adriatic commercial fish species. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(4), 1281–1290. <https://doi.org/10.1128/AEM.03561-13>
- New, T. R. 1999. Untangling the web: Spiders and the challenges of invertebrate conservation. *Journal of Insect Conservation*, 3(4), 251–256. <https://doi.org/10.1023/A:1009697104759>
- Opatova, V., & Arnedo, M. A. 2014. Spiders on a hot volcanic roof: colonisation pathways and phylogeography of the Canary Islands endemic trap-door spider *Titanidiops canariensis* (Araneae , Idiopidae). *PLoS ONE*, 9(12), 1–31. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115078>
- Pentinsaari, M., Salmela, H., Mutanen, M., & Roslin, T. 2016. Molecular evolution of a widely-adopted taxonomic marker (COI) across the animal tree of life. *Scientific Reports*, 6(September), 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep35275>
- Rambaut, A. 2007. FigTree. Consultado el 25 02 2021 de: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*.
- Recuero, E., Martínez-Solano, Í., Parra-Olea, G., & García-París, M. 2006. Phylogeography of *Pseudacris regilla* (Anura: Hylidae) in western North America, with a proposal for a new taxonomic rearrangement. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(2), 293–304. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.10.011>
- Riddle, B. R., Hafner, D. J., Alexander, L. F., & Jaeger, J. R. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(26), 14438–14443. <https://doi.org/10.1073/pnas.250413397>

- Rodríguez-Robles, J. A., & De Jesús-Escobar, J. M. 2000. Molecular systematics of new world gopher, bull, and pinesnakes (Pituophis: Colubridae), a transcontinental species complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14(1), 35–50. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0698>
- Ronquist, F., & Huelsenbeck, J. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572–1574.
- Ronquist, Fredrik, Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., ... Huelsenbeck, J. P. 2012. Mrbayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S., & Sánchez-García, A. 2019. *DNA Sequence Polymorphism v. 6.12.03*. Universitat de Barcelona.
- Sanmartín, I. 2006. Event-based biogeography: integrating patterns, processes, and time. *Biogeography in a Changing World*, 135–159. <https://doi.org/10.1201/9781420007978>
- Sequencher version 5.4.6, DNA sequence analysis software*. 2018. Ann Arbor, MI USA: Gene Codes Corporation.
- Suchard, M., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D., Drummond, A. J., & Rambaut, A. 2018. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution*, 4.
- Upton, D. E., & Murphy, R. W. 1997. Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae:Uta) based on mtDNA Sequences: support for a midpeninsular seaway in Baja California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8(1), 104–113. <https://doi.org/10.1006/mpev.1996.0392>
- Vink, C., Dupérré, N., & McQuillan, B. 2011. The black-headed jumping spider , *Trite planiceps* Simon , 1899 (Araneae : Salticidae): redescription including cytochrome c oxidase subunit 1 and paralogous 28S sequences. *New Zealand Journal of Zoology*, 38(4), 317–331. <https://doi.org/10.1080/03014223.2011.613939>
- Willi, Y., & Van Buskirk, J. 2019. A practical guide to the study of distribution limits. *American Naturalist*, 193(6), 773–785. <https://doi.org/10.1086/703172>

Anexo 1

Fotografías de algunos ejemplares vivos de las especies utilizadas para el presente estudio.



Figura 13. Fotografías de ejemplares vivos de *P. phoenix* de Ensenada, Baja California. Arriba: hembra. Abajo: macho.

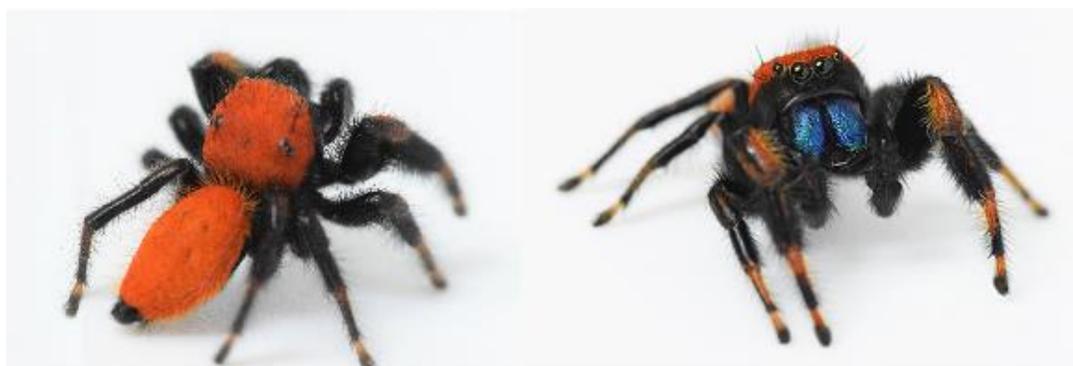


Figura 14. Fotografías de ejemplar vivo de *P. nikites* macho vivo colectado en Ojos Negros, Baja California.



Figura 15. Variedad de fenotipos de *P. nikites* hembras. Fotografías se tomaron de los ejemplares vivos. Arriba: hembra de Vizcaíno, Baja California Sur; En medio: hembra de Ojos Negros, Baja California; Abajo: Hembra de Ojos Negros, Baja California.



Figura 16. Ejemplar vivo de *P. octopunctatus* hembra de Ensenada, Baja California.



Figura 17. Ejemplar vivo de *P. johnsoni* macho de Ensenada, Baja California.