

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos Autor.

CICESE@ 2023. Todos los derechos reservados

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



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

**Distribución de la diversidad genética de *Tegeticula baja*
(Lepidoptera: Prodoxidae), polillas polinizadoras de yucas
endémicas de la Península de Baja California**

Tesis

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

Presenta:

Nicole Sicaeros Samaniego

Ensenada, Baja California, México

2023

Tesis defendida por

Nicole Sicaeros Samaniego

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. María Clara Arteaga Uribe

Directora de tesis

Dra. Fadia Sara Ceccarelli

Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz

Dr. Rafael Bello Bedoy



Dra. Denise Re Araujo

Coordinadora del Posgrado en Ciencias de la Vida

Dr. Pedro Negrete Regagnon

Director de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Nicole Sicaeros Samaniego** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental

Distribución de la diversidad genética de *Tegeticula baja* (Lepidoptera: Prodoxidae), polillas polinizadoras de yucas endémicas de la Península de Baja California

Resumen aprobado por:

Dra. María Clara Arteaga Uribe
Directora de tesis

La heterogeneidad del paisaje, la historia de la región y las interacciones ecológicas son factores que afectan la distribución espacial de la diversidad genética de las especies, porque influyen en el flujo génico entre poblaciones. Un ejemplo clásico de interacción ecológica es el mutualismo entre yucas y polillas de la yuca. Mientras las yucas necesitan de polillas adultas para su polinización, las polillas requieren de semillas en desarrollo de las yucas para que sus larvas se alimenten y se refugien. En la Península de Baja California, México, existen tres especies de yucas y al menos tres especies de polillas polinizadoras. La polilla *Tegeticula baja* poliniza a *Yucca valida*, *Y. capensis* y a poblaciones de híbridos de éstas. En este proyecto se evaluó el nivel de diversidad y el grado de estructuración genética de la polilla polinizadora *T. baja* en su área de distribución. Para esto se usaron 128 secuencias del marcador mitocondrial COI. Específicamente se evaluó si existe una estructura genética que sea congruente con la distribución alopatrica de sus hospedadores. Además, se generó un modelo de nicho ecológico bajo diferentes proyecciones históricas y actual. La diversidad haplotípica es alta ($H= 0.708$), en cambio, la nucleotídica es baja ($Pi= 0.0015$). Estos valores aunados con la prueba D de Tajima (-2.28 , $P<0.01$) y un análisis "mismatch" indican una expansión demográfica. Los valores obtenidos para el índice de estructuración son bajos ($Fst<0.07$) al compararse las poblaciones según su hospedador. El modelo de nicho ecológico indica que las áreas con condiciones climáticas adecuadas para la ocurrencia de *T. baja* han variado a lo largo del tiempo, con la mayor cobertura en la actualidad. Se observó que la historia de la región afectó la diversidad y baja estructura de *T. baja*, mientras que no se encontró una diferenciación genética que coincida con la distribución de sus hospedadores. Se recomienda el uso de marcadores moleculares con un mayor nivel de variación para dilucidar el efecto de las interacciones ecológicas sobre la distribución de la variación genética de *T. baja*.

Palabras clave: filogeografía, estructura, COI, diversidad, tegeticula

Abstract of the thesis presented by **Nicole Sicaeros Samaniego** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Sciences with orientation in Environmental Biology

Distribution of the genetic diversity of *Tegeticula baja* (Lepidoptera: Prodoxidae), pollinating moths of endemic yucas from the Baja California Peninsula

Abstract approved by:

Dr. María Clara Arteaga Uribe

Thesis Director

The heterogeneity of the landscape, the history of the region and ecological interactions influence the spatial distribution of species' genetic diversity, because these influence genetic flow between populations. A classic example of an ecological interaction is the mutualism between yucas and yuca moths. While yucas need adult moths to pollinate their flowers, moths require the developing seeds of yucas for their larvae to feed on and take refuge. In the Peninsula of Baja California, Mexico there are three species of yucas and at least three species of pollinating yuca moths. The moth *Tegeticula baja* pollinates the species *Yucca valida*, *Y. capensis* and hybrid populations between the two. In this project we evaluated the level of genetic diversity and genetic structuring of the pollinating yuca moth *T. baja* in its geographical range. For this, 128 sequences from COI mitochondrial marker were used. Specifically, we evaluated if there's genetic structuring that is congruent with the allopatric distributions of its hosts. Furthermore, an ecological niche model was constructed with past and present projections. Haplotype diversity is high ($H= 0.708$), while nucleotide diversity is low ($\pi= 0.0015$). The levels of genetic diversity joined with Tajima's neutrality test and mismatch analysis indicate a population demographic expansion. The values obtained for the structure index were low ($F_{st} < 0.07$) when comparing the population in accordance with their host. The ecological niche model indicates that the areas with the suitable climatic conditions have varied with time, with the greatest coverage during the present. In this study we observed that the history of the region affected the diversity and low structure of *T. baja*, and no genetic differentiation was observed in accordance with host geography. The use of molecular markers with a greater level of genetic variation is recommended to reveal the effect that ecological interactions have on the genetic diversity and structure of *T. baja*.

Keywords: phylogeography, structure, COI, diversity, tegeticula

Dedicatoria

A mi querido Homar por ser mi soporte, guía y compañía.

A mi madre, padre y hermana por siempre estar cuando necesito apoyo.

Agradecimientos

Al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca con la que pude realizar mis estudios de maestría en Ciencias de la Vida.

Al Centro de Investigación Científica y de Estudios Superiores de Ensenada, Baja California por aceptarme y permitirme ser parte de su comunidad.

Al posgrado de Ciencias de la Vida porque cada uno de sus investigadores es una joya inigualable.

Al departamento de Biología de la Conservación por enriquecer mi experiencia en el posgrado a pesar de las circunstancias que nos tocó sobrellevar. Gracias por compartirme su tiempo y una parte de su brillante mente.

A la Dra. María Clara Arteaga por confiar en mí y apoyarme para sacar este proyecto adelante. Estoy infinitamente agradecida por su calidez, su paciencia y por las enseñanzas. Gracias por transmitirme su pasión y por siempre cuestionarlo todo, ha sido una gran fuente de inspiración para mí. Gracias por todo su tiempo, esfuerzo y atención, soy muy afortunada de haberla conocido.

A mis sinodales, al Dr. Rafael Bello, la Dra. Sara Ceccarelli y la Dra. Fabiola Lafarga por sus cuestionamientos y valiosos comentarios. Estoy muy agradecida por todo su tiempo, esfuerzo y confianza en mí. Gracias por ayudarme a enriquecer este proyecto.

A mi compañero Rodrigo Huerta por toda la ayuda y amistad. A mi compañero Iván Santos por su amistad y apoyo cuando necesitaba a alguien con quien hablar. Gracias a ambos por estar presentes a pesar de la situación que nos tocó vivir.

A mis gatitos Cobra, Kiwi y Lucifer y mi perrita Cuca por siempre sacarme una sonrisa.

A mi misma por confiar en mí a pesar de que todo se veía gris, el cielo ya se ve más claro.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas	ix
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Marco teórico.....	2
1.1.1 Diversidad genética	2
1.1.2 Estructura genética	3
1.1.3 Filogeografía.....	3
1.1.4 ADN mitocondrial.....	3
1.1.5 Efectos climáticos sobre patrones de diversidad genética	4
1.1.6 El género <i>Tegeticula</i>	6
1.1.7 Sistema de estudio	7
1.2 Justificación	7
1.3 Hipótesis.....	8
1.4 Objetivos	8
1.4.1 Objetivo general.....	8
1.4.2 Objetivos específicos.....	8
Capítulo 2. Metodología.....	9
2.1 Análisis genéticos	10
2.1.1 Extracción de ADN.....	10

2.1.2	Amplificación de marcadores moleculares (PCR)	10
2.2	Análisis bioinformáticos	11
2.2.1	Diversidad genética	11
2.2.2	Estructura genética	11
2.2.3	Red de haplotipos.....	11
2.2.4	Análisis filogenético.....	12
2.2.5	Análisis de la historia demográfica.....	12
2.3	Análisis de nicho ecológico.....	13
2.3.1	Datos de ocurrencia de la especie	13
2.3.2	Variables ambientales	13
2.3.3	Modelo de nicho ecológico	14
Capítulo 3.	Resultados	16
3.1	Análisis genéticos	16
3.1.1	Diversidad y estructura genética.....	16
3.1.2	Análisis filogenético.....	18
3.1.3	Historia demográfica	18
3.2	Modelación de nicho ecológico.....	19
Capítulo 4.	Discusión.....	21
4.1	Diversidad y Estructura Genética	21
4.2	Modelo de nicho ecológico	23
4.3	Diversidad y estructura genética, y modelo de nicho ecológico.....	23
Capítulo 5.	Conclusiones	25
	Literatura citada	26
	Anexos	33

Lista de figuras

Figura	Página
1. Localidades muestreadas de <i>Tegeticula baja</i>	9
2. Red de haplotipos de las distintas poblaciones de <i>Tegeticula baja</i>	17
3. Árbol filogenético de <i>Tegeticula baja</i> (verde) del marcador mitocondrial COI	18
4. Distribución 'mismatch' para el marcador mitocondrial COI de <i>Tegeticula baja</i>	19
5. Modelo de nicho ecológico para la especie <i>Tegeticula baja</i>	20

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Valores de diversidad genética de <i>Tegeticula baja</i> para el marcador mitocondrial COI. Tamaño de muestra (n), sitios polimórficos (SP), número de haplotipos (k), diversidad haplotípica (H) y diversidad nucleotídica (Pi).	16
2. Índices de fijación de <i>Tegeticula baja</i> para el marcador mitocondrial COI.	17
3. Lista de variables bioclimáticas.	33

Capítulo 1. Introducción

Los patrones de variación genética en poblaciones naturales están moldeados por factores históricos y contemporáneos. Estos factores pueden ser eventos geológicos, climáticos y barreras físicas, así como el comportamiento de las especies (Lait y Hebert, 2018; Wang et al., 2017). Dichos factores pueden actuar como limitantes del flujo génico al reducir el movimiento de individuos entre poblaciones dentro del área de distribución de una especie (Frankham et al., 2004; Avise, 2009; Paz et al., 2015; Wang et al., 2017). Las barreras geográficas pueden ocasionar que las poblaciones se fragmenten y se aislen (Frankham et al., 2004; Avise, 2009). Después de un evento de fragmentación, el tamaño de las poblaciones resultantes y su nivel de aislamiento determinará el grado en el cual se pierde la diversidad genética a través de procesos estocásticos (deriva génica), mientras que el flujo génico determinará el nivel de variación que es introducido a las poblaciones remanentes (Ecker et al., 2008).

Las oscilaciones climáticas del Cuaternario causaron que las distribuciones de especies se contrajeran y/o ampliaran durante los periodos glaciares e interglaciares de manera cíclica (Wang et al., 2017; DeChaine y Martin, 2005). La variación en la distribución de los hábitats durante estas oscilaciones generó divergencia entre poblaciones a causa del aislamiento en refugios y falta de flujo génico entre poblaciones (Koch et al., 2017). Los refugios son áreas de tamaño limitado donde se localizan poblacionales durante eventos de condiciones desfavorables que se prolongan por milenios (Keppel et al., 2011; Ridley, 2004). Posterior a estos eventos, los hábitats pueden expandirse y facilitar la expansión de poblaciones que ocurren en ellos.

La diversidad genética de poblaciones de insectos fitófagos, además de ser determinada por factores geográficos e históricos, también es altamente influenciada por factores ecológicos (Wang et al., 2017). Por ejemplo, las barreras geográficas pueden generar aislamiento por distancia, lo cual puede ser independiente de la diferenciación dada por la interacción con hospedadores (Driscoll et al., 2019). No obstante, también el uso de diferentes hospedadores por distintas poblaciones de la misma especie de insecto puede generar diferenciación poblacional en las poblaciones de insectos (Bagley et al., 2017). Finalmente, los cambios históricos en la distribución de los hospedadores pueden repercutir en el flujo génico y a su vez en la diversidad genética de las poblaciones de insectos que interactúan con ellos (Goczał et al., 2020).

1.1 Marco teórico

1.1.1 Diversidad genética

La diversidad genética es la variación de alelos (variantes de genes específicos en individuos de una población) en sitios específicos (loci) en el genoma y la combinación que se puede dar entre los alelos para formar genotipos en los individuos de una población o especie de estudio. En algunos casos esta diversidad se puede manifestar como diferencias en distintos caracteres visibles o no (fenotipos) (Frankham et al., 2004). Los estimados que comúnmente se utilizan para describir la diversidad genética son: *polimorfismo*, el cual indica que existe más de una variante (alelo) en un locus (singular de loci) dentro de una población; *heterocigosis*, representa la cantidad de individuos dentro de una población con distintos alelos en un locus; *diversidad alélica*, la cual representa el promedio de alelos por locus de una población (Frankham et al., 2004). Además, está la *diversidad nucleotídica* y *haplotípica* (Zhou et al., 2020). La *diversidad nucleotídica* representa el promedio de diferencias nucleotídicas por sitio al compararse pares de secuencias dentro de una muestra; mientras que la *diversidad haplotípica* es la probabilidad de que dos haplotipos sean diferentes al muestrear una población (de Jong et al., 2011).

La diversidad genética de una especie es influenciada por las características de la historia de vida. Igualmente, los procesos demográficos como la migración y cuellos de botella afectan la diversidad genética a largo plazo al reducir o aumentar el tamaño poblacional. Cuando se reduce el tamaño poblacional a causa de un cuello de botella también se reduce la variedad de alelos y la heterocigosis por deriva génica, por lo cual se pierde diversidad genética. Por el contrario, la migración puede aumentar el tamaño poblacional e introducir nuevos alelos (Ellegren y Galtier, 2016; Ecker et al., 2008).

Estudiar los patrones de diversidad genética entre poblaciones permite tener un mayor entendimiento de las historias evolutivas de las especies. La distribución y la cantidad de diversidad genética permite dilucidar aspectos sobre tamaños poblacionales históricos, estructura poblacional, diferenciación poblacional y procesos de especiación (Bensch et al., 2005). Para conocer la diversidad genética se usan distintos tipos de marcadores moleculares (Frankham et al., 2004). Un marcador molecular se define como una secuencia de ADN que tiene sitios variables o polimorfismos y que puede ser detectado utilizando técnicas moleculares (Athe et al., 2008). Existen diversos marcadores moleculares dependiendo del genoma de origen, pueden ser nucleares, mitocondriales o del cloroplasto (Frankham et al., 2004).

1.1.2 Estructura genética

La estructura genética de una especie está definida por el nivel de diferenciación genética entre sus poblaciones, y puede ser medida como la distribución de las frecuencias de alelos (Chakraborty, 1993). La estructura genética es determinada por factores ambientales como distancias físicas o barreras geográficas entre hábitat favorables, que alteran el flujo génico (Gibbs, 2001). También, las características de historia de vida de las especies, puede influenciar el nivel de estructura, como por ejemplo la capacidad para dispersarse, habrá más flujo génico en especies que tienen mayor capacidad para dispersarse (Kerdelhué et al., 2006). Las interacciones inter-específicas son parte de las características de la historia de vida, y también pueden influenciar el flujo génico (Magalhaes et al., 2011). Es posible conocer la estructura genética de una muestra a través de índices de fijación (F_{st}), por medio de análisis de varianza molecular (AMOVA), al igual que por métodos filogenéticos (Greenbaum et al., 2016).

1.1.3 Filogeografía

La filogeografía es una disciplina que investiga la distribución geográfica de la variación genética intraespecífica (Avice, 2009). Los estudios filogeográficos también exploran procesos históricos como cuellos de botella y expansiones demográficas, así como patrones de flujo génico e identificación de áreas de refugios (Emerson y Hewitt, 2005). En los estudios filogeográficos de animales predomina el uso de ADN mitocondrial.

1.1.4 ADN mitocondrial

El ADN mitocondrial ha sido ampliamente utilizado en estudios de diversidad genética y filogeografía en especies animales (Avice, 2009). Existen diversas razones biológicas para ello, primeramente, el genoma presenta alta variabilidad dada su alta tasa de mutación (Avice, 2009). Además, la herencia del ADN mitocondrial en animales es directamente maternal (uniparental), por lo cual este genoma no sufre recombinación (Galtier et al., 2009; Avice, 2009; de Jong et al., 2011). Dada la falta de recombinación, las diferencias existentes entre haplotipos se atribuyen únicamente a la mutación, dichas mutaciones son acumuladas desde el último ancestro común (hembra) compartido. Por esto es posible utilizar los haplotipos mitocondriales para estimar la historia matrilineal de individuos o de poblaciones (Avice, 2009; Bensch et al., 2005).

El marcador mitocondrial del gen Citocromo Oxidasa I (COI) ha sido implementado de manera exhaustiva en estudios evolutivos de insectos, especialmente para estudiar patrones filogeográficos (de Jong et al., 2011). Un ejemplo relevante es el estudio de Segraves y Pellmyr (2001), donde utilizaron el marcador COI para estudiar la estructura filogeográfica de la polilla *Tegeticula maculata*. A través de un análisis filogenético los autores encontraron tres linajes distintos que confirmaron la existencia de las subespecies *T. maculata maculata*, *T. m. extranea* y un tercer linaje antes desconocido. Otro ejemplo es el estudio de Rich y colaboradores (2008), donde implementaron el marcador COI para indagar en la estructura de la polilla *Greya politella*. A través del análisis de las relaciones entre haplotipos y un análisis filogenético encontraron un alto nivel de estructura. Además, encontraron niveles altos de divergencia entre las poblaciones identificadas; especialmente entre el extremo norte de su distribución y el extremo sur, las cuales muestran un nivel de divergencia comparable a la de especies crípticas del género *Astraptus fulgerator*. Igualmente, el marcador COI ha sido implementado en estudios de diversidad y estructura genética de insectos fitófagos en asociación a sus hospedadores. Tal es el caso del estudio realizado por Brunner y colaboradores (2004) en donde estudiaron la diferenciación genética de *Thrips tabaci* en asociación a sus hospedadores (tabaco y puerro). Mediante un análisis filogenético encontraron tres grupos genéticamente diferenciados de *T. tabaci*, uno en asociación al tabaco y los otros dos al puerro, uno correspondiente a las localidades de Grecia y Bulgaria y el otro a Suiza. Otro ejemplo es el estudio de Pérez-Alquicira y colaboradores (2018), donde estudian la diversidad y estructura genética de *Liriomyza trifolii*. A través de un análisis filogenético y una red de haplotipos encontraron que *L. trifolii* está compuesta por dos grupos genéticamente diferenciados en asociación a sus hospedadores (chile y tomatillo, y cebolla). Además, emplearon un análisis AMOVA donde observaron que el 89% de la variación observada se debía a las diferencias en relación a los diferentes hospedadores. Asimismo, Stokes y colaboradores (2012) llevaron a cabo un estudio sobre la estructura genética de *Asphondylia borrichae* en la relación con sus hospedadores. Por medio de un análisis AMOVA observaron alta estructura genética asociada a los hospedadores. Estos estudios permiten inferir que el marcador molecular COI es lo suficientemente variable para detectar alta variación a nivel intra-específico y revelar la estructura genética de poblaciones.

1.1.5 Efectos climáticos sobre patrones de diversidad genética

Los ciclos glaciales han afectado la distribución de las especies (Ayoub y Riechert, 2004). Cambios en la temperatura global y en la disponibilidad de agua han contribuido a estos cambios (Hewitt, 2004). Cuando

llegaron condiciones climáticas adversas para los organismos, las poblaciones permanecieron en refugios y posterior a ello, mostraron una expansión poblacional lenta (Hewitt, 2004; Derkarabetian et al., 2016).

Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno han generado cambios en las distribuciones de especies de los desiertos del hemisferio norte, algunas especies encontraron refugios más al sur de sus previas distribuciones (Hewitt, 2004; González-Trujillo et al., 2016). En la Península de Baja California se han podido identificar cambios en las distribuciones de diversos elementos de la biota que ocurrieron durante los ciclos glaciales (Nason et al., 2002; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003; Garrick et al., 2009; Dyer et al., 2010; Garrick et al., 2013). Igualmente, se han identificado refugios para ciertas especies que se distribuyen en la península, a través del análisis de patrones genéticos y/o de modelos de distribución de nicho/especie (González-Trujillo et al., 2016; Garrick et al., 2013; Wilson y Pitts, 2012; Zink et al., 2000). Por ejemplo, Garrick y colaboradores (2013) identificaron la direccionalidad de expansión de *Araptus attenuatus*, insecto fitófago de *Euphorbia lomelii*. Al observar un patrón latitudinal de diversidad genética nuclear aunado con un proceso de expansión demográfica identificado con el marcador COI, lograron inferir que la expansión de *A. attenuatus* tuvo una dirección desde la región central de la península hacia el Sur, ya que la diversidad genética disminuía junto con la latitud. Dicha expansión hacia el Sur es congruente con la expansión hacia el Sur de su hospedador (Garrick et al., 2009, Dyer et al., 2010). No obstante, hay especies cuya expansión fue desde el Sur hacia el Norte de la península (Nason et al., 2002; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003).

Por otra parte, González-Trujillo y colaboradores (2016) lograron identificar dos refugios en la Península de Baja California para la especie de araña *Pardosa sierra*, endémica de la península. De acuerdo con el análisis de distribución de nicho climático, el grupo de investigación encontró un refugio en la parte más norteña de la península y otro en la región más sureña. En los análisis genéticos no se observó congruencia entre la latitud y la diversidad alélica o la heterocigosidad, es decir que no se encontró ningún gradiente de disminución de diversidad genética de Norte a Sur o de Sur a Norte que sugiriera una expansión desde un sólo refugio. Si *P. sierra* únicamente hubiera expandido su población desde un refugio se esperaría una mayor diversidad genética en la región del refugio y un decremento de la diversidad genética en las áreas de expansión. Además, la presencia del haplotipo con mayor distribución en ambos refugios sugiere que *P. sierra* se mantuvo en estas áreas al menos durante el último periodo interglaciar y el último máximo glacial.

1.1.6 El género *Tegeticula*

El género *Tegeticula* (Lepidoptera: Prodoxidae) está compuesto por polillas que son polinizadoras obligadas de especies de los géneros *Yucca* y *Hesperoyucca* (Asparagaceae). Las polillas son altamente sedentarias y comparten, de manera general, características de historia de vida. Todas las especies que comprenden el género consumen semillas de la planta durante su etapa larval, no obstante, existe variación en los sitios y tiempos de oviposición. Comúnmente la oviposición se lleva a cabo durante la floración de las yucas, sin embargo, algunas especies puede retrasar la oviposición hasta la formación de los frutos (Pellmyr, 2003).

Aunque existe variación en las interacciones que se dan entre las yucas y las polillas, aquellas polillas que interactúan con las yucas como sus polinizadoras, comparten elementos básicos (Pellmyr, 2003). Las polillas hembra recolectan polen de las anteras de la flor con apéndices maxilares que asemejan tentáculos, el polen es compactado y guardado debajo de la cabeza de polilla. Posteriormente la hembra se mueve a otra flor, que puede estar sobre la misma planta o en otra, e inserta los huevecillos con su ovipositor en los ovarios en desarrollo de la flor, aunque el sitio de oviposición puede variar dependiendo de la especie. Ulteriormente la polilla utiliza sus apéndices maxilares para polinizar de manera activa el estigma de la flor (Cole et al., 2017, Pellmyr, 2003).

Después de la oviposición, los huevos tardan pocos días en eclosionar, si la oviposición se realiza dentro del ovario, entonces la larva puede alimentarse de las semillas al eclosionar. Al finalizar el periodo de alimentación, la larva emerge del fruto, excava debajo del suelo y crea un capullo de seda recubierto por partículas del suelo. Ya dentro del capullo la larva entra en diapausa y forma la pupa semanas antes de emerger del suelo. La larva puede permanecer en diapausa por años, en condiciones de laboratorio puede permanecer al menos cuatro años (Powell, 2012). Esto sugiere que las larvas pueden permanecer en diapausa hasta coincidir con el periodo de floración y que existen señales no identificadas que permiten el desarrollo de la larva para emerger (Pellmyr, 2003).

Tegeticula baja es una especie de polilla polinizadora dependiente de especies de yucas endémicas de la Península de Baja California. La especie presenta una amplia distribución a través de diversos ambientes (diferentes ecorregiones) desde el Desierto Central de la Península de Baja California, pasando por las Planicies de Magdalena hasta la Región del Cabo de bosques deciduos; estas zonas han sido afectadas por oscilaciones climáticas del Cuaternario/Pleistoceno (Maldonado et al., 2001; Dolby et al., 2015).

1.1.7 Sistema de estudio

El mutualismo entre yucas y polillas de la yuca (Lepidoptera: Prodoxidae: *Tegeticula* y *Parategeticula*) es un ejemplo de una interacción inter-específica entre insectos y plantas hospedadoras. En esta interacción la planta depende de la polinización por parte de la polilla para la producción de frutos, mientras que la polilla depende de las semillas en desarrollo de la planta para que sus larvas se alimenten. En la Península de Baja California, México, existen tres especies del género *Yucca* y al menos tres especies de polillas polinizadoras. Las poblaciones de las especies *Yucca capensis* Lenz y *Yucca valida* Brandegeee, así como las poblaciones de híbridos entre éstas, son polinizadas de manera obligatoria por la especie *Tegeticula baja* Pellmyr (Pellmyr et al., 2008). Estas especies de *Yucca* y *Tegeticula* son endémicas de la península de Baja California (Turner et al., 1995; Lenz, 1998; Pellmyr et al., 2008). Actualmente las especies de yuca presentan una distribución alopátrica y difieren en sus tiempos de floración. *Yucca valida* se distribuye a lo largo del Desierto Central de la península hasta el norte de las Llanuras de Magdalena, en ecosistemas áridos y florece entre abril y julio (Turner et al., 1995). En el sur de la península se encuentran las poblaciones de *Y. capensis* en un ecosistema tropical de bosque deciduo y florece entre septiembre y octubre (Lenz, 1998; Arteaga et al., 2020). Finalmente, la zona de los llanos de Magdalena es ocupada principalmente por poblaciones de híbridos *Y. capensis* x *Y. valida* (Arteaga et al., 2020). Mientras que las yucas presentan una distribución alopátrica, su especie polinizadora *T. baja*, se distribuye desde el centro de la península hasta el sur de ésta (Pellmyr et al., 2008).

1.2 Justificación

Al estudiar la diversidad y estructura genética de insectos polinizadores se logra una mejor comprensión sobre cómo las relaciones estrechas, como el mutualismo obligado entre yucas y polillas, pueden generar diferenciación intra-específica (Leebens-Mack et al., 1998). Además, es importante conocer la diversidad genética de *T. baja* dado que es el único polinizador de tres entidades evolutivas endémicas de la Península de Baja California. La conservación de la polilla, así como la de sus hospedadores, es importante por su valor intrínseco, y en especial para las poblaciones de *Y. capensis* y las poblaciones de híbridos, las cuales presentan una distribución geográfica restringida y pocos individuos separados por distancias geográficas relativamente amplias (Arteaga et al., 2020).

1.3 Hipótesis

Dada la interacción de mutualismo obligado entre la polilla *Tegeticula baja* y sus especies hospedadoras (*Y. valida*, *Y. capensis* y poblaciones de híbridos), la distribución geográfica de la diversidad y estructura genética de estos insectos, únicos polinizadores, será influenciada por las distribuciones geográficas de sus tres plantas hospedadoras.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

- Analizar la diversidad y estructura genética de *Tegeticula baja* a lo largo de la Península de Baja California, México.

1.4.2 Objetivos específicos

- Caracterizar la diversidad genética de poblaciones de *Tegeticula baja* a lo largo de la distribución geográfica de la especie.
- Evaluar el grado de estructura genética de *Tegeticula baja* y determinar si coincide con la distribución geográfica de sus tres hospedadores (especies del género *Yucca*).
- Determinar el efecto de los cambios climáticos pasados en la distribución geográfica potencial de *Tegeticula baja*.

Capítulo 2. Metodología

Para realizar este trabajo se recolectaron 128 individuos de *Tegeticula baja* en estado larval, a lo largo de la distribución de las especies hospedadoras en la Península de Baja California (Figura 1). Dichos individuos fueron recolectados de frutos de *Yucca valida*, *Y. capensis* y de poblaciones de híbridos entre estas especies.

Los frutos fueron diseccionados en busca de las larvas, las cuales fueron guardadas en alcohol etílico de 96° a -80 °C. El número de individuos recolectados de *T. baja* se distribuyó de manera equitativa entre los hospedadores, y provienen de al menos 7 a 10 localidades de cada hospedador.

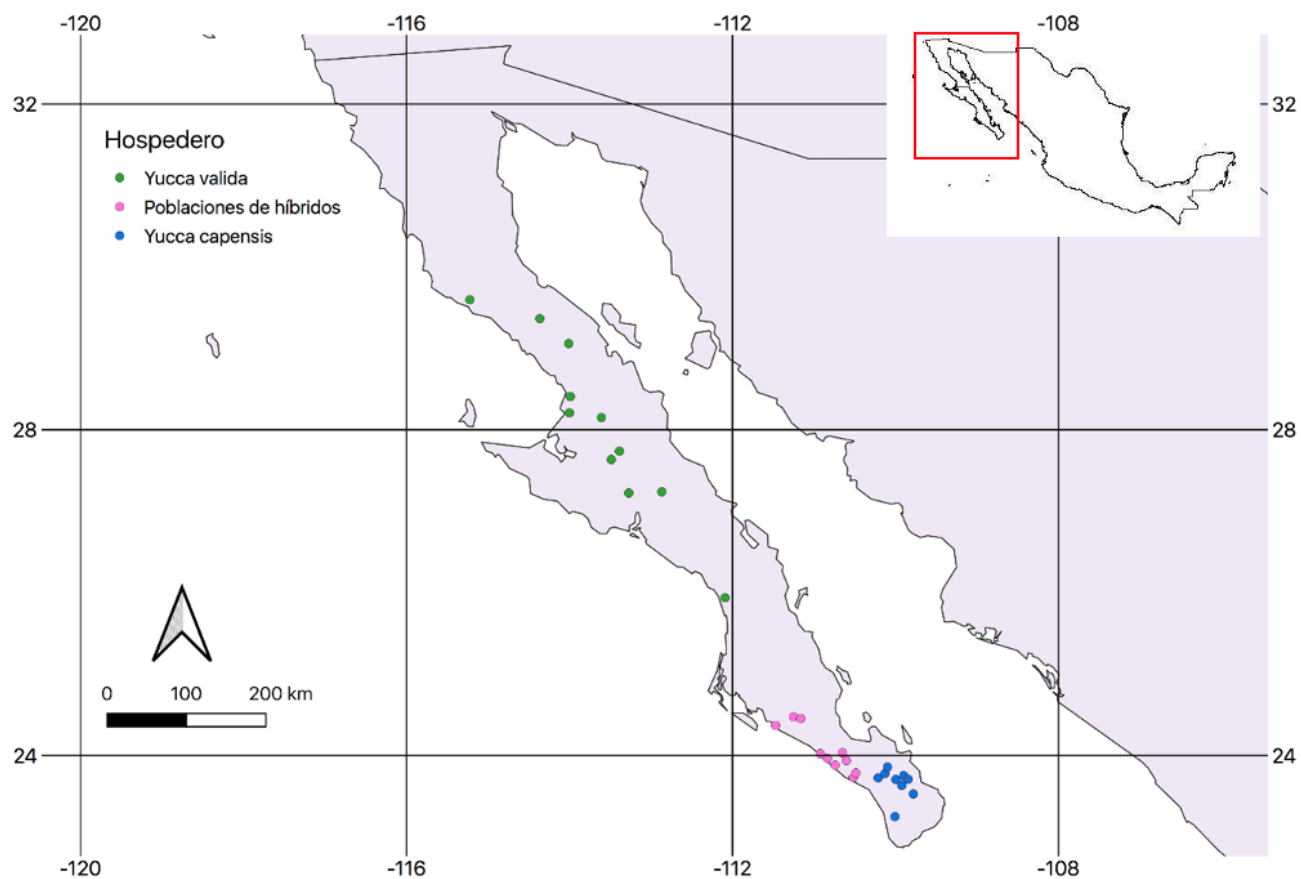


Figura 1. Localidades muestreadas de *Tegeticula baja*. Los puntos verdes representan localidades asociadas con la especie *Yucca valida*, los puntos azules a *Y. capensis* y los puntos rosas a las poblaciones de híbridos.

2.1 Análisis genéticos

2.1.1 Extracción de ADN

Para llevar a cabo las extracciones de ADN de los individuos recolectados de *T. baja* se pesaron alrededor de 20 mg (peso húmedo) de tejido larval. Posteriormente el tejido fue macerado y procesado con el kit de extracción de ADN de “Qiagen DNeasy Blood & Tissue Kit”, de acuerdo con las instrucciones del proveedor.

La integridad de ADN de los productos de extracción se revisó a través de electroforesis (90 voltios, 30 minutos) en geles de agarosa al 1%. En el gel de agarosa se añadieron 4 µl del producto de extracción con 1 µl de loading buffer con GelRed, sustancia que permite la visualización del ADN. Posteriormente los productos de extracción se visualizaron en un trans-iluminador de luz ultravioleta de BioRad, a través del programa ImageLab 4.1. Además, se cuantificó la concentración (ng/µl) de ADN de los productos de extracción a través del equipo de espectrofotometría NANODROP 2000.

2.1.2 Amplificación de marcadores moleculares (PCR)

A través de la técnica de PCR (*Polymerase Chain Reaction*) se amplificaron las secuencias correspondientes al marcador mitocondrial Citocromo Oxidasa subunidad I (COI) de 767 pares de bases (pb). Para esto se utilizaron los cebadores elaborados por Smith y colaboradores (2009): S1461 (5'-ACAATTTATCGCCTAAACTTCAGCC-3') y A2302 (5'-CTACAAATCCTAATAATCCATTG-3'). Para la mezcla de PCR se usaron 5 µl de buffer, 2 µl de MgCl (2 mM), 0.4 µl de dNTPs (0.6 mM), 0.2 µl de Taq polimerasa (1u), 1 µl de cada cebador (0.4 mM x2), 3 µl de producto de extracción y 12.4 µl de agua de grado molecular, para finalmente obtener un volumen de 25 µl. Las condiciones de PCR fueron 95°C por 3 minutos, después 35 ciclos donde se usó una temperatura de 94°C para la desnaturalización por 30 segundos, la alineación se realizó a 48°C por 45 segundos, la extensión fue a 72°C por 1 minuto, y finalmente, se llevó a cabo la elongación final a 72°C por 1 minuto. La presencia de los productos amplificados (amplicones) se confirmó mediante electroforesis en geles de agarosa al 2%, cargándose 2 µl de producto de PCR con 1 µl de *loading buffer* con GelRed; la corrida de electroforesis se realizó a 80 voltios por 30 minutos. Subsecuentemente los productos de PCR fueron preparados para ser secuenciados en la empresa SeqXcel Inc. San Diego, CA (<http://www.seqxcel.com>).

2.2 Análisis bioinformáticos

Con el fin de corroborar que las secuencias sí pertenecieran a la especie de interés *Tegeticula baja*, se utilizó la plataforma de BLAST del Centro Nacional para la Información Biotecnológica (NCBI, por sus siglas en inglés). Los sitios polimórficos fueron revisados en cada cromatograma y el alineamiento fue editado. Las secuencias fueron alineadas en el programa MEGAX 4.0 por medio del algoritmo MUSCLE (Tamura et al., 2007). Los estimados de diversidad y estructura se estimaron para toda la muestra y además se separó a los individuos de *Tegeticula baja* en tres poblaciones diferentes considerando la especie hospedadora *Y. valida*, *Y. capensis* y *Y. valida x capensis*.

2.2.1 Diversidad genética

La diversidad genética fue estimada para todas las muestras y también considerando las poblaciones definidas previamente. Se utilizó el programa de DNAsp (Rozas et al., 2003) donde se obtuvieron: número de haplotipos, sitios polimórficos, diversidad haplotípica y nucleotídica.

2.2.2 Estructura genética

Para definir si las poblaciones de *T. baja* están genéticamente estructuradas se obtuvieron índices de fijación a través del programa DNAsp (Rozas et al., 2003). Este método permite verificar la presencia de una estructura genética jerarquizada (Meirmans, 2012). Los valores del índice de fijación van del 0-1. El 0 indica que no hay diferenciación genética entre las poblaciones analizadas; mientras que el valor de 1 indica completa diferenciación (Luo et al., 2019).

2.2.3 Red de haplotipos

Con el objetivo de determinar las relaciones que existen entre los haplotipos encontrados dentro y entre las distintas poblaciones asignadas de *Tegeticula baja*, se realizó una red de haplotipos utilizando el programa NETWORK 5.0 (Bandelt, 1999) empleando el algoritmo 'Median joining'. A los genotipos mitocondriales se les denomina haplotipos (Avice, 2009). Estos son una combinación de alelos que están ligados (Ridley, 2004, Ellegren y Galtier, 2016).

2.2.4 Análisis filogenético

Se realizó un análisis filogenético con el método de Inferencia Bayesiana utilizando las 128 secuencias del COI obtenidas de los individuos de *T. baja* recolectados de los diferentes hospedadores. El análisis se llevó a cabo a través del programa BEAST v1.10.4 (Suchard et al., 2018) utilizando el Modelo Hasegawa-Kishino-Yano (HKY) como modelo de sustitución nucleotídica, el cual se definió en JmodelTest2 (Darriba et al., 2012) de acuerdo con los valores de Criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés). Se corrieron 100 millones de iteraciones MCMC (Markov Chain Monte Carlo) con *sampling* cada 1,000 pasos. El primer 10% de los pasos fueron descartados como *burn-in*. Se asumió que todas las ramas tienen la misma tasa de evolución (*Strict-clock*). Se corrió el análisis ocho veces independientes y los resultados fueron combinados en LogCombiner v1.10.4. Se examinaron los valores obtenidos en Tracer v1.7.2. Para valorar la convergencia de las corridas se utilizó el tamaño de muestra efectivo (ESS, *Effective Sample Size*), asegurando que fuera mayor a 200. Las distribuciones posteriores de las topologías de los árboles y el largo de las ramas fueron resumidas en TreeAnnotator v1.10.4 como el árbol con Máxima Credibilidad de Clado (*Maximum Clade Credibility Tree*, MCC). Para enraizar el árbol filogenético se utilizaron secuencias de *Tegeticula yuccasella* dada su cercanía filogenética con *Tegeticula baja* (Pellmyr et al., 2008). Las secuencias de esta especie fueron obtenidas de la base de datos de NCBI (Números de acceso: HM428509.1, HM428417.1 Y HM428510.1). El árbol filogenético obtenido fue editado en el programa de FigTree v1.4.2 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>).

2.2.5 Análisis de la historia demográfica

Se realizó un análisis de distribución '*mismatch*' para evaluar la historia demográfica de la especie *T. baja* a través del programa DNAsp (Rozas et al., 2003). La distribución observada fue comparada con la esperada bajo un modelo de crecimiento poblacional. El análisis compara de manera pareada a los haplotipos, a través de un gráfico de dispersión donde presenta las frecuencias relativas de las comparaciones que difieren por cero sitios, un sitio, dos sitios, etc... (Rogers et al., 1996). Las diferentes curvas que puede arrojar el gráfico de dispersión representan historias demográficas distintas, tales como crecimiento exponencial, cuellos de botella, entre otros (Frankham et al., 2004).

Otra prueba que se usó para inferir la historia demográfica de la especie *T. baja* fue una prueba D de Tajima (Nakamura et al., 2018) utilizando el programa DNAsp (Rozas et al., 2003). La prueba D de Tajima tiende a

dar un valor negativo cuando una población pasó por una expansión y un valor positivo cuando hubo una reducción en el tamaño poblacional (Nakamura et al., 2018).

2.3 Análisis de nicho ecológico

2.3.1 Datos de ocurrencia de la especie

Se utilizaron 75 puntos de ocurrencia para la especie *T. baja* situados a lo largo de su rango de distribución geográfica en la Península de Baja California. Estos puntos de ocurrencia fueron obtenidos en salidas de campo realizadas durante los años 2013-2017. Todos los puntos de ocurrencia fueron utilizados para construir las proyecciones del modelo de nicho ecológico.

2.3.2 Variables ambientales

Las variables ambientales actuales se obtuvieron de la base de datos WorldClim 2.1 (Fick y Hijams, 2017). Los datos se componen de 19 capas de variables bioclimáticas (Anexos: Tabla 3), las cuales son datos climáticos para el periodo de 1970-2000 y describen la temperatura, la precipitación y sus variaciones a lo largo del año. La resolución de los datos utilizados es de 10 arcmin. Antes de utilizar las capas se recortaron en ArcGIS (Redlands, C.E.S.R.I, 2011) para obtener únicamente una máscara del área de distribución geográfica de la especie. Todas las variables climáticas fueron utilizadas para la construcción de las proyecciones.

Las variables ambientales históricas se obtuvieron de la base de datos PaleoClim.org (Brown et al., 2018). La resolución de los datos es de 10 arcmin. Las capas que se obtuvieron son del Holoceno-medio (MH, por sus siglas en inglés) (8.326-4.2 ka), del último máximo glacial (LGM, por sus siglas en inglés) (17-14.7 ka) y del último periodo interglacial (LIG, por sus siglas en inglés) (130 ka). Las capas se recortaron utilizando ArcGIS (Redlands, C.E.S.R.I, 2011) para obtener el área de distribución geográfica de la especie. Todas las capas fueron utilizadas para la construcción de las proyecciones del modelo.

2.3.3 Modelo de nicho ecológico

Se construyó un modelo de nicho ecológico con distintas proyecciones, una actual (1970-2000) y tres históricas (MH, LGM, LIG) para la especie *T. baja* con el algoritmo de máxima entropía Maxent versión 3.4.4 (Phillips et al. 2006). El objetivo de Maxent es estimar la probabilidad de distribución de una especie por máxima entropía (Phillips et al., 2006). Utiliza algoritmos para correlacionar puntos de ocurrencia de las especies con variables ambientales que pueden ser determinantes para sus distribuciones (Raghavan et al., 2016). Lo que produce el programa son mapas acumulativos con predicciones de la ocurrencia de la especie en relación con las variables ambientales, donde 0 significa que la combinación de las variables ambientales no es adecuada para su ocurrencia y 1 que son completamente adecuadas (Kharouba et al., 2009).

Para afinar los parámetros bajo los que se corrieron las proyecciones del modelo de nicho ecológico en Maxent (Phillips et al., 2006) se utilizó el paquete de R, en Rstudio (versión 3.6.3), "ENMeval" (Kass et al., 2021; Rstudio Team, 2019). A través del paquete se obtuvieron valores de Criterio de información de Akaike para tamaños poblacionales pequeños (AICc) donde se obtuvo $\Delta AICc$, el multiplicador de regularización (*regularization multiplier*) y el número máximo de puntos de fondo (*maximum number of background points*). Para generar el modelo y validarlo se utilizó la opción de validación cruzada (*cross-validation*), la cual usa todos los puntos de ocurrencia para la generación del modelo y su validación (Raghavan et al., 2016). Para correr las proyecciones del modelo de nicho ecológico se utilizó un modelo lineal (*linear features*), el cual obtuvo el menor valor para $\Delta AICc$.

Estos valores reflejan la calidad del modelo con relación a los datos que se tienen, cuando un modelo obtiene un valor de $\Delta AICc$ igual a 0, éste se considera el que mejor se ajusta a los datos (Muscarella et al., 2014). Para el multiplicador de regularización se obtuvo un valor de 3, lo que se recomienda cuando se está proyectando en grandes áreas geográficas fuera del área de estudio, para no sobre ajustar el modelo (Sobek-Swant et al. 2012). Para el número máximo de puntos de fondo se utilizaron 500. Estos parámetros fueron los más apropiados de acuerdo con lo obtenido con el paquete de "ENMeval" (Kass et al., 2021). El resto de los parámetros se usaron de manera estándar.

Para evaluar el rendimiento de las proyecciones del modelo se utilizaron valores del área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) del gráfico de características de operación del receptor (ROC, por sus siglas en inglés), generado automáticamente en Maxent (Phillips et al. 2006). El AUC del gráfico ROC representa

la probabilidad de que un punto de ocurrencia real sea diferenciado de un punto aleatorio del área de estudio seleccionada (Sobek-Swant et al., 2012). Los valores de AUC varían entre 0 y 1, los valores entre 0.7 y 0.9 son aceptables, mientras que los que son mayores a 0.9 son excelentes (Sobek-Swant et al., 2012; Kharouba et al., 2009).

Capítulo 3. Resultados

3.1 Análisis genéticos

3.1.1 Diversidad y estructura genética

Los resultados muestran 27 sitios polimórficos (SP) que definen 30 haplotipos (Tabla 1). La población de polillas asignada al hospedador *Yucca valida* es la que presenta más sitios polimórficos y más haplotipos, pero la diversidad haplotípica (H) es similar entre las tres poblaciones asignadas (Tabla 1), siendo el estimado total de 0.708. Los valores de diversidad nucleotídica (Pi) igualmente muestran valores similares para las poblaciones asignadas, el estimado total es de 0.00150. Es importante destacar que el muestreo de las poblaciones asignadas está balanceado respecto al número de individuos colectados en cada una (Tabla 1).

Tabla 1 Valores de diversidad genética de *Tegeticula baja* para el marcador mitocondrial COI. Tamaño de muestra (n), sitios polimórficos (SP), número de haplotipos (k), diversidad haplotípica (H) y diversidad nucleotídica (Pi).

Planta hospedadora	n	SP	k	H	Pi
<i>Yucca valida</i>	49	14	17	0.733	0.0016
Poblaciones híbridas	40	9	10	0.750	0.0015
<i>Yucca capensis</i>	39	11	11	0.617	0.0012
Estimados totales	128	27	30	0.708	0.0015

Respecto a la red de los haplotipos (Figura 2), se encontró que los haplotipos 1 y 5 son compartidos entre todas las poblaciones asignadas (de acuerdo con su hospedador), es decir que se presentan a lo largo de toda la distribución de la especie *T. baja*. Además, estos son los más abundantes ($n= 67$ y $n=17$, respectivamente y en total el 65.5% del tamaño de la muestra). Por otra parte, se observan haplotipos menos abundantes, pero igualmente compartidos entre las poblaciones asignadas a *Y. valida* y a las

poblaciones de híbridos (Haplotipos 7 y 16) y entre las poblaciones asignadas a las poblaciones de híbridos y a *Y. capensis* (haplotipo 19 y 24). Además, cada población asignada cuenta con sus haplotipos únicos. En general, la mayoría de los haplotipos difieren del haplotipo más abundante por un nucleótido, generando una red haplotípica en forma de estrella.

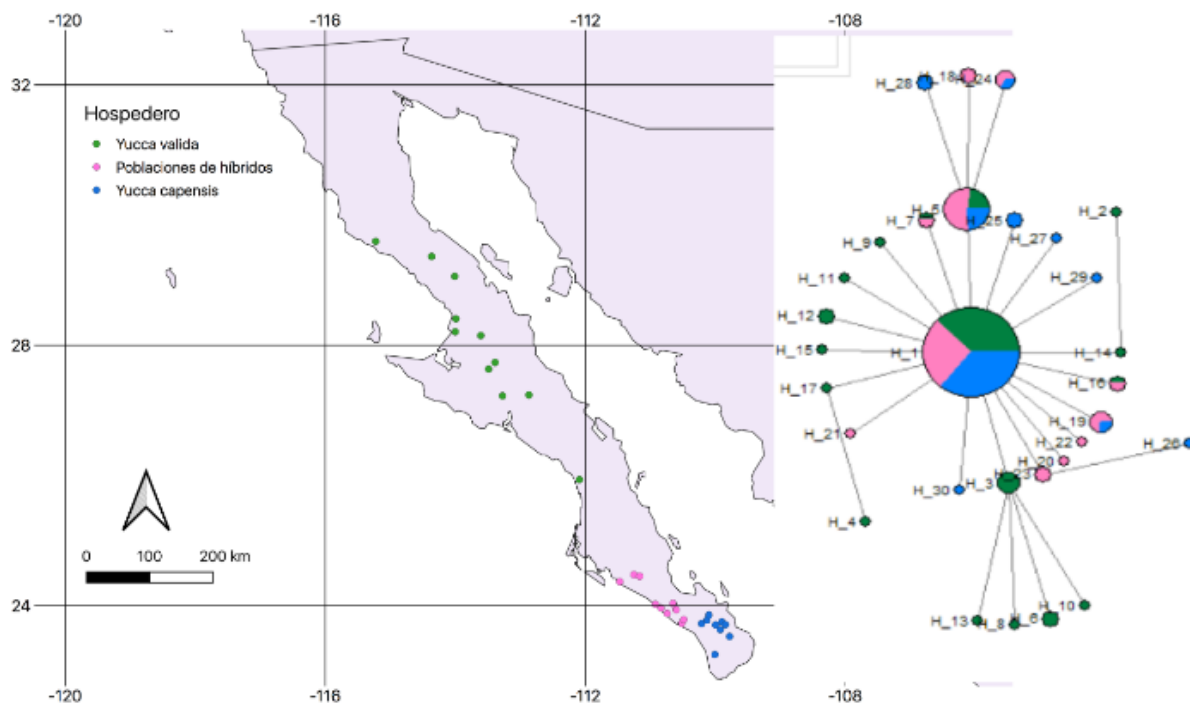


Figura 2 Red de haplotipos de las distintas poblaciones de *Tegeticula baja*. El color verde representa a los individuos que se relacionan con *Yucca valida*, el color azul a los que se relacionan con *Yucca capensis* y el color rosa a los que se relacionan con las poblaciones de híbridos. Los números representan cada haplotipo del 1 al 30. Cada ramificación representa una mutación en un nucleótido. El tamaño de los círculos de los haplotipos varía dependiendo del número de individuos que lo posean.

Tabla 2 Índices de fijación de *Tegeticula baja* para el marcador mitocondrial COI.

Población 1	Población 2	<i>Fst</i>
<i>Yucca valida</i>	Poblaciones de híbridos	0.075
<i>Yucca valida</i>	<i>Yucca capensis</i>	0.040
Poblaciones de híbridos	<i>Yucca capensis</i>	0.013

Los valores obtenidos para el índice de fijación (Tabla 2) demuestran poca diferenciación entre las poblaciones asignadas. Se observa que las poblaciones asignadas al hospedador *Y. capensis* y a las poblaciones de híbridos tienen el valor más cercano a cero ($F_{st} = 0.013$), es decir que son las más similares. Mientras que las poblaciones asignadas a *Y. valida* y a las poblaciones de híbridos son las que presentan mayor diferenciación en comparación con las otras ($F_{st} = 0.075$).

3.1.2 Análisis filogenético

El árbol filogenético generado muestra bajas probabilidades posteriores, probablemente debido a la similitud entre los haplotipos analizados (Figura 3). Se recuperó con una alta probabilidad posterior (1) al grupo monofilético conformado por las secuencias de *T. baja*.

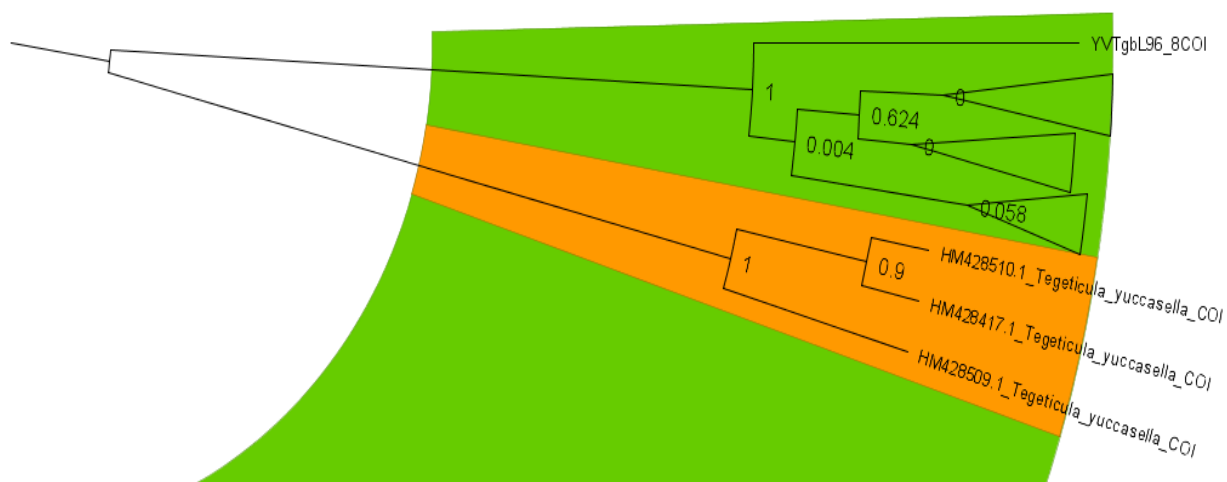


Figura 3 Árbol filogenético de *Tegeticula baja* (verde) construido con 128 secuencias del marcador mitocondrial COI. La especie *Tegeticula yuccasella* (anaranjado) se utilizó para enraizarlo. Los valores de los nodos indican probabilidades posteriores.

3.1.3 Historia demográfica

El análisis de distribución 'mismatch' indica una alta frecuencia de pocas diferencias en las comparaciones pareadas entre secuencias (Figura 3). No se encontró una diferencia significativa entre las frecuencias observadas y las esperadas ($P = 0.5$). La prueba D de Tajima arrojó un resultado negativo de -2.27970 con un valor de P significativo ($P < 0.01$).

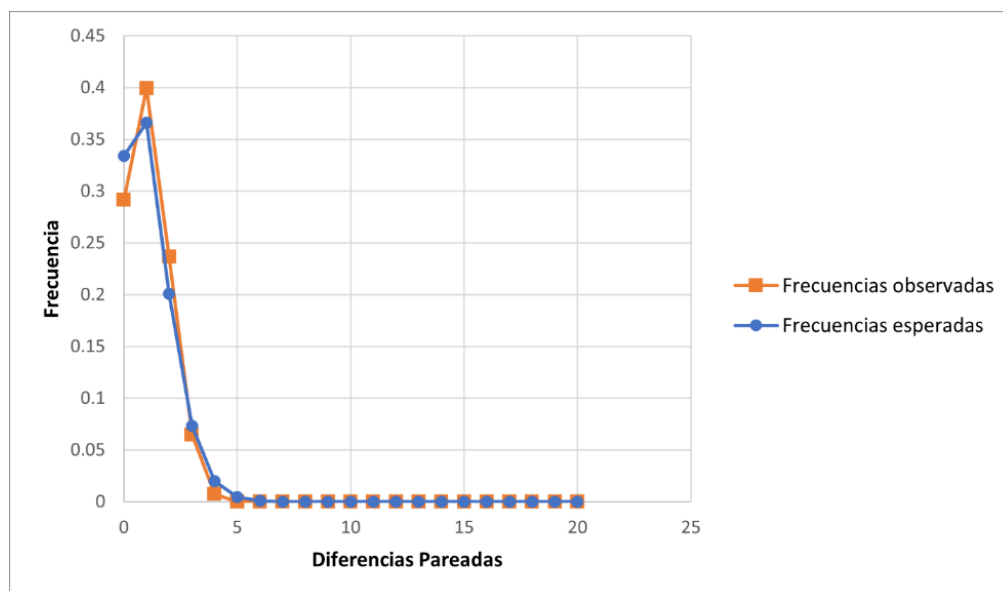


Figura 4 Distribución 'mismatch' para el marcador mitocondrial COI de *Tegeticula baja*. En el eje X se puede observar el número nucleotídicas entre cada par de individuos, mientras que en el eje Y se encuentra la frecuencia relativa. La línea anaranjada indica las frecuencias observadas y la línea azul las frecuencias esperadas bajo un modelo de expansión poblacional.

3.2 Modelación de nicho ecológico

Los valores promedio del AUC para las diferentes proyecciones fueron altos. Para la proyección actual se obtuvo un promedio del AUC de 0.889, para la proyección del Holoceno-medio se obtuvo un valor promedio de 0.898, para el último máximo glacial fue de 0.883 y para la proyección del último período interglacial de 0.893.

Las variables con mayor contribución al modelo fueron la variación estacional de temperatura y la precipitación del cuarteto más seco (Anexos: Tabla 3: BIO4 Y BIO17, respectivamente). El porcentaje de contribución de la variación estacional de temperatura para la proyección actual fue de 48.4%, para la proyección histórica del Holoceno-medio de 62.5%, para la proyección del último máximo glacial fue de 48.9% y para la proyección histórica del último periodo interglacial fue de 54.7%. Respecto a la precipitación del cuarteto más seco, la contribución de éste a la proyección actual fue de 28.5%, para la proyección histórica del Holoceno-medio de 24.6%, para la proyección histórica del último máximo glacial fue de 27.1% y para la proyección del último periodo interglacial fue de 31.1%.

Las áreas de ocurrencia de la especie mayormente varían entre el Desierto del Vizcaíno y la Región del Cabo. En el tiempo actual (Figura 4A) se observa que las áreas adecuadas para la ocurrencia de la especie

se encuentran en el Desierto Central, las Llanuras de Magdalena y la Región del Cabo. En la proyección histórica del Holoceno-medio (8.326-4.2 ka, figura 4B) las áreas para la ocurrencia de la especie están limitadas a una pequeña porción de la Región del Cabo y a una zona costera del Desierto del Vizcaíno. En la proyección histórica del último máximo glaciar (17-14.7 ka, figura 4C) se observa igualmente un área costera del Desierto del Vizcaíno; y en la proyección histórica del último periodo interglaciar (130 ka, figura 4D) se observa que el área adecuada para la ocurrencia de la especie se restringe a la Región del Cabo.

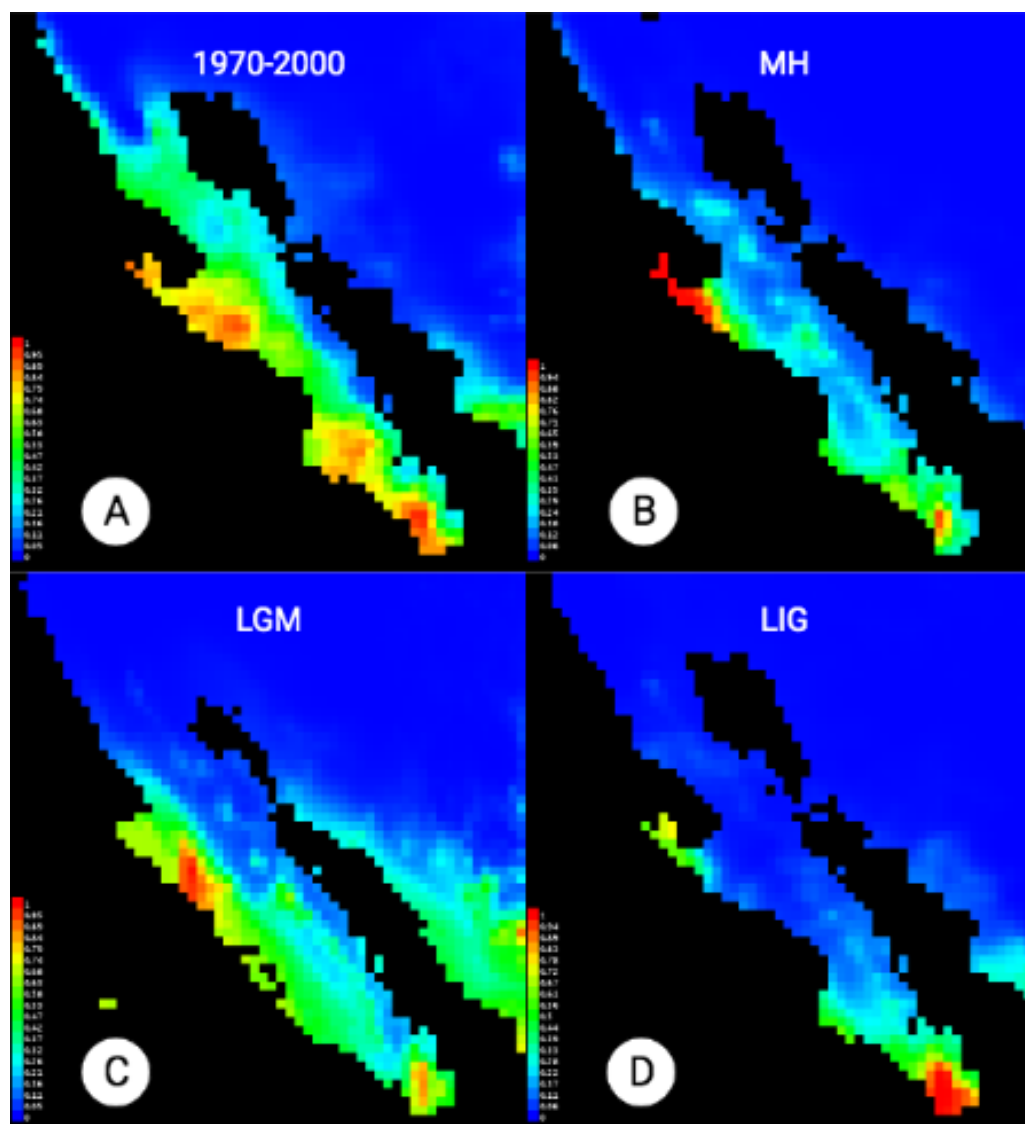


Figura 5 Modelo de nicho ecológico para la especie *Tegeticula baja* con diferentes proyecciones (A) proyección actual (1970-2000), (B) proyección del Holoceno-medio (MH, 8.326-4.2 ka), (C) proyección del último máximo glaciar (LGM, 17-14.7 ka) y (D) proyección último periodo interglaciar (LIG, 130 ka). Los colores representan los valores de condiciones adecuadas para la distribución de la especie, siendo el rojo el color que indica la mayor probabilidad de ocurrencia y el azul el valor de menor probabilidad de ocurrencia.

Capítulo 4. Discusión

4.1 Diversidad y Estructura Genética

En el presente estudio se determinó la diversidad genética, la historia demográfica y la estructura genética de la polilla *Tegeticula baja* a lo largo de su distribución geográfica en la Península de Baja California. No se encontró estructura genética que coincidiera con las distribuciones geográficas de sus distintos hospedadores. No obstante, se encontró que *T. baja* presenta una diversidad haplotípica alta ($H=0.7$) para el marcador mitocondrial COI, reportando 30 haplotipos en los 128 individuos secuenciados. En cambio, la diversidad nucleotídica es baja ($Pi < 0.005$). Respecto al número de sitios segregantes ($SP=27$, Tabla 1), *T. baja* presenta un valor menor al compararlo con otras especies del género *Tegeticula* (*Tegeticula antithetica* y *T. synthetica*) que se distribuyen en el desierto del Oeste de los Estados Unidos de América y que tienen como hospedador a *Yucca brevifolia*. Para el mismo marcador mitocondrial, *T. antithetica* presenta un número de sitios segregantes de 54 para 114 individuos y *T. synthetica* mostró 68 sitios en 109 individuos analizados (Smith et al., 2008). Igualmente, el valor de diversidad nucleotídica de *T. baja* ($Pi= 0.0015$) es menor si se compara con los valores de *T. antithetica* ($Pi= 0.004$) y *T. synthetica* ($Pi= 0.005$).

El valor obtenido de diversidad haplotípica para *T. baja* está en el límite inferior de los valores obtenidos para una especie del mismo género que tiene una amplia distribución en Norteamérica y utiliza diversos hospedadores del género *Yucca* (*Tegeticula yuccasella*); los valores de diversidad haplotípica que presenta esta especie para el marcador COI tienen un intervalo entre 0.929 y 0.772 para 170 individuos secuenciados (Leebens-Mack y Pellmyr, 2004).

El valor de diversidad haplotípica de *T. baja* también es similar al de *Greya politella*, una especie de la misma familia (Prodoxidae) que es un parásito floral y polinizador de especies de la familia Saxifragaceae, específicamente a la población que se distribuye en el norte del Pacífico Noroeste de Estados Unidos de América. El valor de diversidad haplotípica para el marcador COI de *Greya politella* es de 0.786 para 223 individuos secuenciados (Rich et al., 2008). Además, el valor de diversidad haplotípica es casi idéntico ($H= 0.704$) a otro artrópodo que se distribuye en los desiertos norteamericanos sobre una amplia área geográfica y utiliza diferentes especies hospedadoras para alimentarse (Mora-Curiel et al., 2021).

Igualmente, los valores de diversidad haplotípica y nucleotídica son similares al género *Digonogastra spp.*, especies parasitoides de *Tegeticula spp.*, las cuales se distribuyen a lo largo de la península de Baja California ($H= 0.757$ y $Pi= 0.0022$; Álamo-Herrera, 2017). La especie *Tegeticula baja* presenta valores similares de diversidad genética a especies que son filogenéticamente cercanas con las cuales comparten nicho ecológico; igualmente los valores son comparables con otras especies que comparten hábitats similares en los desiertos Norteamericanos y son insectos fitófagos al igual que *T. baja*.

Respecto a la estructura genética de *T. baja*, se esperaba encontrar que ésta coincidiera con las distribuciones geográficas de sus tres hospedadores. No obstante, se encontraron niveles bajos de diferenciación genética al estimarse entre las poblaciones asignadas de polillas en relación a sus diferentes hospedadores. El menor valor ($F_{st}= 0.0129$) se obtuvo al comparar las poblaciones que polinizan a *Yucca capensis* y las poblaciones de híbridos, las cuales son las poblaciones que se encuentran más cercanas geográficamente (Figura 1). La red de haplotipos tampoco apoya lo esperado, ya que los haplotipos no se agrupan en relación a los hospedadores de *T. baja*. En cambio, se encontró que el haplotipo 1 y 2 son los más abundantes y se encuentran en todas las poblaciones asignadas según el hospedador, lo que indica que estos se presentan en un área geográfica amplia a lo largo de la distribución de *T. baja* (Figura 2). Asimismo, la mayoría de los haplotipos observados derivan del haplotipo 1 (el más abundante) por un nucleótido, lo cual le da la forma de estrella a la red de haplotipos, esta forma refleja poca estructura genética (de Jong et al., 2011; Mora-Curiel et al., 2021).

Con relación a la historia demográfica, los resultados obtenidos en los análisis sustentan una expansión poblacional. La alta diversidad haplotípica y baja diversidad nucleotídica, así como la forma en estrella de la red de haplotipos, donde la mayoría de los haplotipos difieren únicamente por un nucleótido, sugieren una divergencia reciente entre los haplotipos (de Jong et al., 2011; Mock et al., 2007). Además, el análisis 'mismatch' donde se obtuvo una distribución unimodal asimétrica, representa una frecuencia relativa alta de secuencias pareadas que difieren por un sitio (Figura 4; Jenkins et al., 2018). Adicionalmente, no se encontró diferencia significativa entre las frecuencias observadas y esperadas, por lo cual no se puede rechazar el proceso de expansión ($P = 0.5$). Finalmente, la prueba D de Tajima, donde se obtuvo un valor negativo de -2.28 con un valor de P significativo ($P < 0.01$), indica un proceso histórico de expansión poblacional (Fay y Wu, 1999; Stajich y Hanhn, 2004; de Jong et al., 2011). No obstante, como se utilizó un marcador que se hereda maternalmente, el proceso de expansión puede representar un proceso demográfico de polillas hembra (Drummond et al., 2010).

4.2 Modelo de nicho ecológico

Las áreas donde se presentan las condiciones adecuadas para la ocurrencia de *Tegeticula baja* han variado a lo largo del tiempo de acuerdo con las proyecciones generadas. Al comparar la proyección actual con las del pasado, se observa un aumento general en el área con las condiciones ambientales adecuadas para la ocurrencia de la especie. Las áreas más adecuadas se presentan permanentemente en la región del Desierto de Vizcaíno y en la región del Cabo.

Las condiciones climáticas tienen una enorme influencia sobre los patrones genéticos de poblaciones de insectos (Wang et al., 2022). La expansión poblacional detectada con la información genética analizada, puede ser el resultado de la presencia de las condiciones climáticas adecuadas para *T. baja*. Este proceso de expansión puede coincidir con el calentamiento del Holoceno-medio y del presente (Wang et al., 2022). Además, la distribución potencial de *T. baja* coincide con la de sus especies hospedadoras en proyecciones actuales e históricas (Arteaga et al., 2020). De este modo las condiciones climáticas y la presencia de sus especies hospedadoras pudo haber facilitado una expansión demográfica (Rajaei et al., 2013).

4.3 Diversidad y estructura genética, y modelo de nicho ecológico

De acuerdo a lo obtenido con el modelo de nicho ecológico, los niveles de diversidad genética, la red de haplotipos y el análisis demográfico, es posible que la población de *Tegeticula baja*, al tener las condiciones climáticas adecuadas para su distribución durante los últimos 130, 000 años, así como la presencia de sus especies hospedadoras, se haya podido expandir demográficamente y al mismo tiempo su distribución geográfica. Hoy en día sus especies hospedadoras presentan una distribución alopátrica, por lo cual se esperaba que esto se viera reflejado en la estructura genética de *T. baja*, no obstante, con la implementación del marcador mitocondrial COI no se encontró tal estructura. Una posible explicación para la falta de estructura genética observada es el nivel de variación del marcador mitocondrial COI. Dado que la separación geográfica entre las especies hospedadoras de *T. baja* es reciente (López-Alemán 2020), se infiere que ha transcurrido poco tiempo para que se refleje estructura en el marcador COI. Vale la pena denotar que especies parasitoides de *Tegeticula spp.*, del género *Digonogastra*, tampoco presentan una estructura genética en base a su hospedador o a su distribución geográfica dentro de la Península de Baja California. Una de las explicaciones para esto es la poca variabilidad que puede llegar a tener el marcador COI intra-específicamente (Álamo-Herrera, 2017). Por otro lado, los marcadores de tipo microsatélite

pueden detectar divergencia en escalas de tiempo más recientes en comparación con el marcador COI (Ávila-Herrera et al., 2020), por lo cual se recomienda su utilización para seguir explorando la estructura genética y la filogeográfica de *T. baja*.

Capítulo 5. Conclusiones

Se esperaba que los haplotipos del marcador COI presentaran una estructura genética en relación a los diferentes hospedadores de *T. baja*. Los datos generados en este estudio no apoyan la hipótesis propuesta sobre la influencia que pueden tener las distribuciones geográficas de los hospedadores de *Tegeticula* baja sobre su estructura genética. Se sugiere indagar más en la estructura genética y en la filogeografía de *T. baja* a través de marcadores nucleares de tipo microsatélite o SNPs (*Single Nucleotide Polymorphism*).

La especie *Tegeticula baja* presenta un nivel alto de diversidad haplotípica y un nivel bajo de diversidad nucleotídica para el marcador mitocondrial COI, apoyando un patrón de expansión poblacional histórico. En este proceso pudo haber influido la presencia de las condiciones climáticas adecuadas para la ocurrencia de la especie. Igualmente, la presencia de sus especies hospedadoras pudo haber facilitado su expansión.

Literatura citada

- Álamo-Herrera, R., Arteaga, M.C., Bello-Bedoy, R., Rosas-Pacheco, F. 2022. Pollen dispersal and genetic diversity of *Yucca valida* (Asparagaceae), a plant involved in an obligate mutualism. *Biological Journal of the Linnean Society* 136(2), 364-374. DOI: 10.1093/biolinnean/blac031.
- Álamo-Herrera, C.R. 2017. Variación genética y morfológica de avispas parasitoides asociadas a la interacción *Yucca-Tegeticula* en la Península de Baja California [Tesis de licenciatura no publicada, Universidad Autónoma de Baja California].
- Al-Samarai, F. R., Al-Kazaz, A. A. 2015. Molecular markers: an introduction and applications. *European Journal of Molecular Biotechnology*, 9(3), 118–130. DOI: 10.13187/ejmb.2015.9.118.
- Arteaga, M. C., Bello-Bedoy, R., Gasca-Pineda, J. 2020. Hybridization between *Yuccas* from Baja California: genomic and environmental patterns. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1–11. DOI: 10.3389/fpls.2020.00685.
- Athe, R., Naha, B., Neerasa, G., Parthasarathi, B., Devara, D. 2018. Molecular markers- Characteristics and applications in animal breeding. *International Journal of Livestock Research*, 8(1), 1-7. DOI: 10.5455/ijlr.20170424050432.
- Ávila-Herrera, C., Pacheco-Almanzar, E., Manuel Guevara-Chumacero, L., Antonio Velázquez-Aragón, J., Serrato-Díaz, A., Ramírez-Saad, H., Laura Ibáñez, A. 2021. Past and recent connectivity of white mullet between the Gulf of Mexico and the Mexican Pacific inferred through sequences of the gene cytochrome c oxidase I and microsatellites. *Marine Biology*, 168, 95. DOI: 10.1007/s00227-021-03907-x.
- Avise, J. C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36(1), 3–15. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x.
- Ayoub, N. A., Riechert, S. E. 2004. Molecular evidence for Pleistocene glacial cycles driving diversification of a North American desert spider, *Agelenopsis aperta*. *Molecular Ecology*, 13(11), 3453–3465. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2004.02335.x.
- Bagley, R. K., Sousa, V. C., Niemiller, M. L., Linnen, C. R. 2017. History, geography and host use shape genomewide patterns of genetic variation in the redheaded pine sawfly (*Neodiprion lecontei*). *Molecular Ecology*, 26(4), 1022–1044. DOI: 10.1111/mec.13972.
- Bensch, S., Irwin, D. E., Irwin, J. H., Kvist, L., Åkesson, S. 2006. Conflicting patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in *Phylloscopus* warblers. *Molecular Ecology*, 15(1), 161–171. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02766.x
- Brown, Hill, Dolan, Carnaval, Haywood. 2018. PaleoClim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. *Scientific Data*, 5, 18025. DOI: 10.1038/sdata.2018.254
- Brunner, P. C., Chatzivassiliou, E. K., Katis, N. I., Frey, J. E. 2004. Host-associated genetic differentiation in *Thrips tabaci* (Insecta; Thysanoptera), as determined from mtDNA sequence data. *Heredity*, 93(4), 364–370. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800512.

- Chakraborty, R. 1993. Analysis of genetic structure of populations: meaning, methods, and implications. Human Population Genetics. Springer, Boston, MA.
- Clark-Tapia, R., Molina-Freaner, F. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran Desert. *Heredity*, 90(6), 443–450. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800252.
- Cole, W. S., James, A. S., Smith, C. I. 2017. First recorded observations of pollination and oviposition behavior in *Tegeticula antithetica* (Lepidoptera: Prodoxidae) suggest a functional basis for coevolution with joshua tree (*yucca*) hosts. *Annals of the Entomological Society of America*, 110(4), 390–397. DOI: 10.1093/aesa/sax037.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R., Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8), 772. DOI: 10.1038/nmeth.2109.
- DeChaine, E. G., Martin, A. P. 2005. Historical biogeography of two alpine butterflies in the Rocky Mountains: Broad-scale concordance and local-scale discordance. *Journal of Biogeography*, 32(11), 1943–1956. DOI: 10.1111/J.1365-2699.2005.01356.X.
- de Jong, M.A, Wahlberg, N., van Eijk, M., Brakefield, P.M., Zwaan, B.J. 2011 Mitochondrial DNA signature for range-wide populations of *Bicyclus anynana* suggests a rapid expansion from recent refugia. *PLoS ONE* 6(6): e21385. DOI: 10.1371/journal.pone.0021385.
- Derkarabetian, S., Burns, M., Starrett, J., Hedin, M. 2016. Population genomic evidence for multiple Pliocene refugia in a montane-restricted harvestman (Arachnida, Opiliones, *Sclerobunus robustus*) from the southwestern United States. *Molecular Ecology*, 25(18), 4611–4631. DOI: 10.1111/mec.13789.
- Dolby, G.A., Bennet, S.E. K., Lira-Noriega, A., Wilder, B.T., Munguía-Vega, A. 2015. Assessing the geological and climatic forcing of biodiversity and evolution surrounding the Gulf of California. *Journal of the Southwest*, 57(2-3), 391-455. DOI: 10.1353/jsw.2015.0005.
- Driscoll, A. L., Nice, C. C., Busbee, R. W., Hood, G. R., Egan, S. P., Ott, J. R. 2019. Host plant associations and geography interact to shape diversification in a specialist insect herbivore. *Molecular Ecology*, 28(18), 4197–4211. DOI: 10.1111/mec.15220.
- Drummond, C.S., Xue, H.J., Yoder, J.B., Pellmyr, O. 2010. Host-associated divergence and incipient speciation in the yucca moth *Prodoxus coloradensis* (Lepidoptera:Prodoxidae) on three species of host plants. *Heredity*, 105. 183-196. DOI: 10.1038/hdy.2009.154.
- Dyer, R. J., Nason, J. D., Garrick, R. C. 2010. Landscape modelling of gene flow: Improved power using conditional genetic distance derived from the topology of population networks. *Molecular Ecology*, 19(17), 3746–3759. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04748.x.
- Eckert, C. G., Samis, K. E., Loughheed, S. C. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central–marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17(5), 1170–1188. DOI: 10.1111/J.1365-294X.2007.03659.X.
- Ellegren, H., Galtier, N. 2016. Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics*, 17(7), 422–433. DOI: 10.1038/nrg.2016.58.

- Emerson, B. C., Hewitt, G. M. 2005. Phylogeography. *Current Biology* 15(10), 367–371. DOI: 10.1016/j.cub.2005.05.016.
- Fay, J. C., Wu, C. 1999. Letter to the editor: a human population bottleneck can account for the discordance between patterns mitochondrial versus nuclear DNA variation. *Molecular Biology* 16(7), 1003–1005. DOI: 0.1093/oxfordjournals.molbev.a026175.
- Fick, S.E., Hijmans, R.J. 2017. WorldClim 2: new 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12), 4302-4315. DOI: 10.1002/joc.5086.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A. 2004. A primer of Conservation Genetics. Cambridge University Press, New York.
- Galtier, N., Nabholz, B., Glémin, S., Hurst, G. 2009. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. *Molecular Ecology* 18, 4541-4550. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04380.x.
- Garrick, R. C., Nason, J. D., Fernández-Manjarrés, J. F., Dyer, R. J. 2013. Ecological coassociations influence species' responses to past climatic change: An example from a Sonoran Desert bark beetle. *Molecular Ecology*, 22(12), 3345–3361. DOI: 10.1111/mec.12318.
- Garrick, R. C., Nason, J. D., Meadows, C. A., Dyer, R. J. 2009. Not just vicariance: Phylogeography of a Sonoran Desert euphorb indicates a major role of range expansion along the Baja peninsula. *Molecular Ecology*, 18(9), 1916–1931. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04148.x.
- Goczał, J., Oleksa, A., Rossa, R., Chybicki, I., Meyza, K., Plewa, R., Landvik, M., Gobbi, M., Hoch, G., Tamutis, V., Balalaikins, M., Telnov, D., Dascălu, M. M., Tofilski, A. 2020. Climatic oscillations in Quaternary have shaped the co-evolutionary patterns between the Norway spruce and its host-associated herbivore. *Scientific Reports*, 10(1). DOI: 10.1038/s41598-020-73272-0.
- González-Trujillo, R., Correa-Ramírez, M. M., Ruiz-Sanchez, E., Salinas, M., Luisa Jiménez, M., García-De León, F. J. 2016. Pleistocene refugia and their effects on the phylogeography and genetic structure of the wolf spider *Pardosa sierra* (Araneae: Lycosidae) on the Baja California Peninsula. In *Source: The Journal of Arachnology*, 44(3), 367-379. DOI: 10.1636/R15-84.1.
- Greenbaum, G., Templeton, A. R., Bar-David, S. 2016. Inference and analysis of population structure using genetic data and network theory. *Genetics* 202(4), 1299–1312. DOI: 10.1534/genetics.115.182626.
- Hewitt, G. M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1442), 183–195. DOI: 10.1098/rstb.2003.1388.
- Jenkins, T. L., Castilho, R., Stevens, J. R. 2018. Meta-analysis of northeast Atlantic marine taxa shows contrasting phylogeographic patterns following post-LGM expansions. *PeerJ* (9).
- Joy, J. B. 2013. Symbiosis catalyzes niche expansion and diversification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 1756. DOI: 10.7717/peerj.5684.
- Kass, J.M., Muscarella, R., Galante, P.J., Bohl, C.L., Pinilla-Buitrago, G.E., Boria, R.A., Soley-Guardia, M., Anderson, R.P. 2021. “ENMeval 2.0: Redesigned for customizable and reproducible modeling of

- species' niches and distributions." *Methods in Ecology and Evolution*, 12(9), 1602-1608. DOI: 10.1111/2041-210X.13628.
- Keppel, G., Van Niel, K.P., Wardell-Johnson, G.W., Yates, C.J., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A.G.T., Hopper, S.D., Franklin, S.E. 2011. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 393-404. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x.
- Kerdelhué, C., Magnoux, E., Lieutier, F., Roques, A., Rousset, J. 2006. Comparative population genetic study of two oligophagous insects associated with the same hosts. *Heredity* 97(1), 38–45. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800836.
- Kharouba, H. M., Algar, A. C., Kerr, J. T. 2009. Historically calibrated predictions of butterfly species' range shift using global change as a pseudo-experiment. *Ecology* 90(8), 2213-2222. DOI: 10.1890/08-1304.1.
- Koch, J. B., Vandame, R., Mérida-Rivas, J., Sagot, P., Strange, J. 2018. Quaternary climate instability is correlated with patterns of population genetic variability in *Bombus huntii*. *International Journal of Business Innovation and Research*, 8(16), 7849–7864. DOI: 10.1002/ece3.4294.
- Lait, L. A., Hebert, P. D. N. 2018. Phylogeographic structure in three North American tent caterpillar species (Lepidoptera: Lasiocampidae): *Malacosoma americana*, *M. californica*, and *M. disstria*. *PeerJ*, 2018(3). DOI: 10.7717/PEERJ.4479/SUPP-7.
- Leebens-Mack, J., Pellmyr, O. 2004. Patterns of Genetic Structure among Populations of an Oligophagous Pollinating Yucca Moth (*Tegeticula yuccasella*). *Journal of Heredity*, 95(2), 127–135. DOI: 10.1093/jhered/esh025.
- Leebens-Mack, J., Pellmyr, O., Brock, M. 1998. Host specificity and the genetic structure of two Yucca moth species in a Yucca hybrid zone. *Evolution*, 52(5), 1376–1382. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb02019.x.
- Lenz, L.E. 1998. *Yucca capensis* (Agavaceae, Yuccoideae), a new species from Baja California Sur, Mexico. *Cactus and Succulent Journal* 70(6), 289-296. Consultado en 2021, de: <https://eurekamag.com/research/003/338/003338947.php>
- López-Alemán, J.A. 2020. Filogeografía de *Yucca valida* en la Península de Baja California. [Tesis no publicada, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California].
- Luo Z, Brock, J., Dyer, J., Kutchan, T., Schachtman, D., Augustine, M., Yufeng, G., Fahlgren, N., Abdel-Haleem, H. 2019. Genetic diversity and population structure of a *Camelina sativa* Spring panel. *Frontiers in Plant Science* 10, 184. DOI: 10.3389/fpls.2019.00184.
- Magalhaes, I. S., Gleiser, G., Labouche, A.-M., Bernasconi, G. 2011. Comparative population genetic structure in a plant-pollinator/seed predator system. *Molecular Ecology*, 20(22), 4618–4630. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2011.05296.x
- Maldonado, J.E., Vila, C., Wayne, R.K. 2001. Tripartite genetic subdivisions in the ornate shrew (*Sorex ornatus*). *Molecular Ecology* 10, 127-147. DOI: 10.1046/j.1365-294x.2001.01178.x.

- Meirmans P.G. 2012. AMOVA-Based Clustering of Population Genetic Data, *Journal of Heredity* 103(5), 744–750. DOI: 10.1093/jhered/ess047.
- Mock, K.E., Bentz, J., O’neill, M., Chong, J.P., Orwin, J., Pfrender, E. 2007. Landscape-scale genetic variation in a forest outbreak species, the mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*). *Molecular Ecology*, 16, 553-568. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.03158.x.
- Mora-Curiel, M. D. La, Piñero, D., Oyama, K., Núñez-Farfán, J. 2021. A single genealogical lineage from the Sonoran Desert and the Mexican Pacific Coast explains the haplotype distribution of *Trichobaris compacta*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 977-988. DOI: 10.22201/IB.20078706E.2021.92.3370.
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Anderson, R. P., Uriarte M. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 1198-1205. DOI: 10.1111/2041-210X.12261.
- Nakamura, H., Teshima, K., Tachida, H. 2018. Effects of cyclic changes in population size on neutral genetic diversity. *Ecology and evolution* 8, 9362–9371. DOI: 10.1002/ece3.4436.
- Nason, J. D., Hamrick, J. L., Fleming, T. H. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution*, 56(11), 2214–2226. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb00146.x.
- Paz, A., Ibáñez, R., Lips, K. R., Crawford, A. J. 2015. Testing the role of ecology and life history in structuring genetic variation across a landscape: a trait-based phylogeographic approach. *Molecular Ecology*, 24(14), 3723–3737. DOI: 10.1111/mec.13275.
- Pellmyr, O. 2003. Yuccas, yucca moths, and coevolution: A review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(1), 35–55. DOI: 10.2307/3298524.
- Pellmyr, O., Balcázar-Lara, M., Segraves, K. A., Althoff, D. M., Littlefield, R. J. 2008. Phylogeny of the pollinating yucca moths, with revision of Mexican species (*Tegeticula* and *Parategeticula*; Lepidoptera, Prodoxidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152(2), 297–314. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2007.00361.x.
- Pérez-Alquicira, J., van der Knaap, E., Mercer, K., McHale, L., Mitchell, T., Luna-Ruiz, J., Texocotitla-Vázquez, E., Vargas-Ponce, O., Michel, A. 2019. Genetic Structure of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) Associated with Host Plants from Southeastern Mexico. *Environmental Entomology*, 48(1), 253–262. DOI: 10.1093/ee/nvy184.
- Phillips, S. J., Anderson, R.P., Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231-259. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026.
- Raghavan, R. K., Goodin, D. G., Hanzlicek, G. A., Zolnerowich, G., Dryden, M. W., Anderson, G. A., Ganta, R. R. 2016. Maximum entropy-based ecological niche model and bio-climatic determinants of lone star tick (*Amblyomma americanum*) niche. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 16(3), 205-2011. DOI: 10.1089/vbz.2015.1837.

- Rajaei Sh, H., Rodder, D., Weigand, A. M., Dambach, J., Raupach, M. J., Wagele, J. W. 2013. Quaternary refugia in southwestern Iran: insights from two sympatric moth species (Insecta, Lepidoptera). *Organisms Diversity and Evolution* 13(3), 409-423. DOI: 10.1007/s13127-013-0126-6.
- Redlands, C. E. S. R. I. 2011. ArcGIS Desktop: Release 10.
- Rich, K.A., Thompson, J.N., Fernandez, C.C. 2008. Diverse historical processes shape deep phylogeographical divergence in the pollinating seed parasite *Greya politella*. *Molecular Ecology*, 17, 2430-2448. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2008.03754.x.
- Ridley, M. 2004. *Evolution*. 3rd ed. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Rogers, A. R., Fraley, A. E., Bamshad, M. J., Watkins, W. S., Jorde, L. B. 1996. Mitochondrial mismatch analysis is insensitive to the mutational process. *Molecular Biology and Evolution*, 13(7), 895–902. DOI: 10.1093/molbev/13.7.895.
- RStudio Team. 2019. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA. URL: <http://www.rstudio.com/>.
- Segraves, K. A., Pellmyr, O. 2001. Phylogeography of the yucca moth *Tegeticula maculata*: The role of historical biogeography in reconciling high genetic structure with limited speciation. *Molecular Ecology*, 10(5), 1247–1253. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2001.01275.x.
- Sobek-Swant, S., Kluza, D. A., Cuddington, K., Lyons, D. B. 2012. Potential distribution of emerald ash borer: What can we learn from ecological niche models using Maxent and GARP? *Forest Ecology and Management* 281, 23–31. DOI: 10.1016/j.foreco.2012.06.017.
- Stajich, J. E., Hahn, M. W. 2005. Disentangling the effects of demography and selection in human history. *Molecular Biology and Evolution* 22(1), 63-73. DOI: 10.1093/molbev/msh252.
- Stokes, K., Stiling, P., Gilg, M. R., Rossi, A. M. 2012. The gall midge *Asphondylia borrichiae* (Diptera: Cecidomyiidae): an indigenous example of host-associated genetic divergence in sympatry. *Environmental Entomology*, 41(5), 1246–1254. DOI: 10.1603/EN12041.
- Suchard, M.A., Lemey, P., Ayres, D. L., Drummond, A. J., Rambaut, A. 2018. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution* 4(1). DOI: 10.1093/ve/vey016.
- Tajima, F. 1993. Statistical analysis of DNA polymorphism. *The Japanese Journal of Genetics*, 68, 567-595. DOI: 10.1266/jjg.68.567.
- Turner, R.M., Bowers, J.E., Burgess, T.L. 1995. *Sonoran Desert plants: an ecological atlas*. University of Arizona Press, Tucson.
- Valdivia-Carrillo, T., García-De León, F. J., Blázquez, M. C., Gutiérrez-Flores, C., Zamorano, P. G. 2017. Phylogeography and ecological niche modeling of the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*, Baird, Girard 1852) in the Baja California Peninsula. *Journal of Heredity*, 108(6), 640–649. DOI: 10.1093/jhered/esx064.
- Wang, F., Li, M., Zheng, H., Dong, T., Zhang, X. 2022. A phylogeographical analysis of the beetle pest species *Callosobruchus chinensis* (Linnaeus, 1758) in China. *Insects* 13(2). DOI: 10.3390/insects13020145.

- Wang, Y. Z., Li, B. Y., Hoffmann, A. A., Cao, L. J., Gong, Y. J., Song, W., Zhu, J. Y., Wei, S. J. 2017. Patterns of genetic variation among geographic and host-plant associated populations of the peach fruit moth *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *BMC Evolutionary Biology*, 17(1), 1–12. DOI: 10.1186/S12862-017-1116-7/FIGURES/4.
- Wilson, J. S., Pitts, J. P. 2012. Identifying Pleistocene refugia in North American cold deserts using phylogeographic analyses and ecological niche modelling. *Diversity and Distributions*, 18(11), 1139–1152. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00902.x.
- Zink, R. M., Barrowclough, G. F., Atwood, J. L., Blackwell-Rago, R. C. 2000. Genetics, taxonomy, and conservation of the threatened California Gnatcatcher. *Conservation Biology*, 14(5), 1394–1405. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2000.99082.x.

Anexos

Anexo A

Tabla 3 Lista de variables bioclimáticas.

Acrónimo de variable	Variable
BIO1	Promedio de temperatura anual
BIO2	Promedio
BIO3	Isotermalidad
BIO4	Variación estacional de temperatura
BIO5	Temperatura máxima del mes más cálido
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	Rango anual de temperatura
BIO8	Temperatura promedio del cuarteto más húmedo
BIO9	Temperatura promedio del cuarteto más seco
BIO10	Temperatura promedio del cuarteto más cálido
BIO11	Temperatura promedio del cuarteto más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO15	Variación estacional de precipitación
BIO16	Precipitación del cuarteto más húmedo
BIO17	Precipitación del cuarteto más seco
BIO18	Precipitación del cuarteto más cálido
BIO19	Precipitación del cuarteto más frío