

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 CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías).

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 de Autor.

**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 variación genética de insectos
asociados a *Hesperoyucca whipplei* en la península de
Baja California**

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

Presenta:

Roberto Suárez Hernández

Ensenada, Baja California, México
2024

Tesis defendida por
Roberto Suárez Hernández

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Maria Clara Arteaga Uribe
Directora de tesis

Dr. Fadia Sara Ceccarelli

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena



Dr. Edgardo Alfredo Sepúlveda Sánchez Hidalgo
Coordinador del Posgrado en Ciencias de la Vida

Dra. Ana Denise Re Araujo
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Roberto Suárez Hernández** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental y Conservación

Distribución de la variación genética de insectos asociados a *Hesperoyucca whipplei* en la península de Baja California

Resumen aprobado por:

Dra. Maria Clara Arteaga Uribe
Directora de tesis

El tipo de interacción ecológica obligada entre plantas hospederas y sus insectos asociados ha demostrado tener un impacto en la diversidad genética de las especies involucradas. La yuca de chaparral, *Hesperoyucca whipplei*, presenta una relación de mutualismo obligado con la polilla polinizadora *Tegeticula maculata*, y de comensalismo obligado con la polilla *Prodoxus marginatus*. Ambos insectos depositan sus huevos en estructuras de la flor y se alimentan del fruto en desarrollo. Con el fin de determinar el efecto de la interacción ecológica sobre la diversidad genética de los insectos, en este estudio se evaluó el nivel de variación y estructura genética de ambas polillas a lo largo de la península de Baja California. Se amplificó el gen mitocondrial *COI* en 86 individuos de *T. maculata* y 120 individuos de *P. marginatus*. La diversidad haplotípica fue menor en *T. maculata* ($Hd = 0.601$) en comparación con *P. marginatus* ($Hd = 0.966$) mientras que la diversidad nucleotídica fue baja en ambas especies ($Pi = 0.0018$ y 0.007 respectivamente). Las redes haplotípicas, el AMOVA, la prueba *mismatch* y los valores *D* de Tajima en *T. maculata* indican un patrón de expansión poblacional, mientras que en *P. marginatus* indican una estabilidad demográfica. Estos hallazgos sustentan que el mutualismo obligado entre *H. whipplei* y *T. maculata*, en contraste con el comensalismo obligado con *P. marginatus*, tiene un impacto directo en el nivel de la diversidad genética de las polillas, más que en su estructura a lo largo del área de distribución.

Palabras clave: mutualismo, comensalismo, filogeografía comparativa, polillas

Abstract of the thesis presented by **Roberto Suárez Hernández** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life sciences with orientation in Environmental Biology and Conservation

Distribution of genetic variation of insects associated with *Hesperoyucca whipplei* in the Baja California peninsula

Abstract approved by:

Dra. Maria Clara Arteaga Uribe
Thesis Director

The type of obligate ecological interaction between host plants and their associated insects has been showing to have an impact on the genetic diversity of the species involved. The chaparral yuca (*Hesperoyucca whipplei*) presents a relationship of obligate mutualism with the pollinating moth *Tegeticula maculata*, and obligate commensalism with the moth *Prodoxus marginatus*. Both insects deposit their eggs in flower structures and feed on the developing fruit. To determine the effect of ecological interactions on insects' genetic diversity, this study evaluated the level of variation and genetic structure of both moths throughout the Baja California peninsula. The mitochondrial *COI* gene was amplified in 86 individuals of *T. maculata* and 120 individuals of *P. marginatus*. Haplotypic diversity was lower in *T. maculata* ($Hd = 0.601$) compared to *P. marginatus* ($Hd = 0.966$) while nucleotide diversity was low in both species ($\pi = .0018$ and 0.007 respectively). Haplotype networks, AMOVA, mismatch test and Tajima's D values in *T. maculata* indicate a pattern of population expansion, whereas in *P. marginatus* they indicate demographic stability. These findings support that obligate mutualism between *H. whipplei* and *T. maculata*, in contrast, to obligate commensalism with *P. marginatus*, has a direct impact on the level of genetic diversity of the moths, rather than on their structure across the distribution.

Keywords: mutualism, commensalism, comparative phylogeography, moth

Dedicatoria

A mi papá Roberto, mi mamá María Santos y mi hermana Fabiola por siempre brindarme su apoyo en esta nueva etapa a lo lejos. Sin ustedes, alcanzar esta meta hubiera sido aún más complicado. Con todo mi cariño esto también fue por ustedes.

Al resto de mi familia por siempre brindarme su cariño.

A los amigos que he hecho en las diferentes etapas de mi vida, por ser un respaldo.

Agradecimientos

Agradezco al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por otorgarme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado a través de una beca de manutención (Folio 1106188) sin la cual, este proceso hubiera sido imposible. Así como al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) por apoyarme en la realización de este trabajo de investigación. *The Jiji Foundation* e *International Community Foundation* (ICM) por el financiamiento otorgado a este proyecto.

Al Posgrado en Ciencias de la Vida, por la oportunidad académica brindada. Al Departamento de Biología de la Conservación y a todos los investigadores e investigadoras que forman parte de él, por compartirme su conocimiento en tan maravillosas clases. Agradezco especialmente a las licenciadas Wendy Camacho y Adriana Mejía por el apoyo administrativo invaluable durante mi estancia en este centro de investigación.

Al Museo de Artrópodos y todos sus integrantes, por permitirme realizar una parte fundamental de este trabajo en sus instalaciones. Así como al Laboratorio de Genética de la Conservación, en especial a la Dra. Maria Clara Arteaga Uribe, por otorgarme la oportunidad de aprender con ella sobre esta área del conocimiento. Al técnico Jesús Mario Salazar Ceseña por su invaluable apoyo en el trabajo de campo, a la M. en C. Rocío Álamo y la Biól. Melissa Alvarez por las enseñanzas transmitidas, el apoyo y el compañerismo brindado.

Al comité de tesis, la Dra. Fadia Sara Ceccarelli y el Dr. Rafael Andrés Cabral Tena por los enriquecedores comentarios que complementaron esta investigación.

A mis familiares y amigos, sin cuyo apoyo, esto hubiera sido aún más difícil.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	<i>ii</i>
Resumen en inglés.....	<i>iii</i>
Dedicatoria.....	<i>iv</i>
Agradecimientos.....	<i>v</i>
Lista de figuras.....	<i>viii</i>
Lista de tablas.....	<i>ix</i>
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Factores que modifican la distribución geográfica y genética de las especies.....	1
1.2 Polillas asociadas a plantas del género <i>Hesperoyucca</i>	4
1.3 Antecedentes	7
1.4 Hipótesis	9
1.5 Objetivos.....	9
1.5.1 Objetivo general	9
1.5.2 Objetivos específicos	9
Capítulo 2. Metodología.....	10
2.1 Sitios de estudio y recolecta de especímenes.....	10
2.2 Extracción de ADN	10
2.3 Amplificación de ADN mitocondrial.....	11
2.4 Identificación molecular de polillas asociadas	11
2.5 Diversidad y estructura genética de polillas polinizadoras y comensalistas	12
2.6 Patrón filogeográfico a lo largo del área de distribución de las polillas.....	13
2.7 Análisis de la historia demográfica de polillas polinizadoras y comensalistas.....	14

Capítulo 3. Resultados	15
3.1 Recolecta de especímenes.....	15
3.2 Amplificación de ADN mitocondrial e identificación molecular de polillas polinizadoras y comensalistas	16
3.3 Diversidad y estructura genética de polillas polinizadoras y comensalistas	16
3.4 Patrón filogeográfico de las polillas a lo largo del área de distribución.....	19
3.5 Historia demográfica de polillas polinizadoras y comensalistas	25
Capítulo 4. Discusión.....	26
4.1 Diversidad genética de polillas polinizadoras y comensalistas	26
4.2 Estructura genética de polillas polinizadoras y comensalistas	28
4.3 Patrón filogeográfico e historia demográfica de las polillas asociadas a <i>Hesperoyucca whipplei</i> a lo largo del área de distribución	30
Capítulo 5. Conclusiones	32
Literatura citada	33
Anexos.....	41

Lista de figuras

Figura	Página
1. Esquema del ciclo de vida de <i>Tegeticula maculata</i> (T) y <i>Prodoxus marginatus</i> (P).....	6
2. Distribución de los sitios de muestreo.....	11
3. Distribución de los sitios de donde provienen las secuencias analizadas de <i>T. maculata</i> y <i>P. marginatus</i>	12
4. Estructuras de la planta donde se recolectaron las polillas y sus larvas.....	15
5. Individuos en estado larval recolectados de frutos disectados de <i>Hesperoyucca</i> sp.	15
6. Red haplotípica de <i>T. maculata</i> para la península de Baja California.....	18
7. Red haplotípica de <i>P. marginatus</i> para la península de Baja California.....	20
8. Red haplotípica de <i>T. maculata</i> para el valle de California y península de Baja California	21
9. Red haplotípica de <i>P. marginatus</i> para el valle de California y península de Baja California.....	22
10. Distribución geográfica de haplotipos compartidos y exclusivos de <i>T. maculata</i> al valle de California (USA) y a la península de Baja California (México).	23
11. Distribución geográfica de haplotipos compartidos y exclusivos de <i>P. marginatus</i> al valle de California (USA) y a la península de Baja California (México).	23
12. Distribución “mismatch” para el gen mitocondrial <i>COI</i> de <i>Tegeticula maculata</i> y <i>Prodoxus marginatus</i>	24

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Estimados de diversidad genética de <i>T. maculata</i> en la península de Baja California	17
2. Estimados de diversidad genética de <i>P. marginatus</i> en la península de Baja California	17
3. Análisis de varianza molecular (AMOVA) del gen <i>COI</i> en individuos de <i>T. maculata</i> y <i>P. marginatus</i> en la península de Baja California.	18
4. Diferenciación genética pareada (F_{ST}) entre las regiones de muestreo para <i>T. maculata</i>	19
5. Diferenciación genética pareada (F_{ST}) entre las regiones de muestreo para <i>P. marginatus</i>	19
6. Sitios de muestreo de <i>Hesperoyucca whipplei</i> a lo largo de la península de Baja California	41
7. Frecuencias de haplotipos de <i>T. maculata</i> en la península de Baja California	42
8. Frecuencias de haplotipos de <i>P. marginatus</i> en la península de Baja California.....	43
9. Coordenadas geográficas del centroide del polígono de cada región de estudio.	44
10. Matriz de la distancia geográfica	44
11. Matriz de la distancia genética (F_{st}) entre secuencias de <i>Tegeticula maculata</i> de cada región estudiada.....	45
12. Matriz de la distancia genética (F_{st}) entre secuencias de <i>Prodoxus marginatus</i> de cada región estudiada.....	45
13. Frecuencias de haplotipos para la distribución geográfica de <i>T. maculata</i>	45
14. Frecuencias de haplotipos para la distribución geográfica de <i>P. marginatus</i>	46
15. Localidades e identidad de los haplotipos de todos los individuos de las dos especies de polillas analizadas.....	51
16. Relación entre la cantidad de larvas y frutos totales por sitio de muestreo.	53
17. Identidad de los haplotipos por individuos de <i>Tegeticula maculata</i>	54
18. Identidad de los haplotipos por individuos de <i>Prodoxus marginatus</i>	56

Capítulo 1. Introducción

1.1 Factores que modifican la distribución geográfica y genética de las especies

La distribución geográfica de las especies es influenciada por el entorno abiótico, las características de historia de vida y las interacciones ecológicas (Godsoe et al., 2015; Soberón, 2010). El entorno abiótico, definido por variables ambientales como la temperatura, lluvia y el viento, pueden alterar los rasgos de las especies como su comportamiento y rendimiento fisiológico (Berggren et al., 2009; Wisz et al., 2013). La intensidad de estas variables abióticas afecta el establecimiento de un área de distribución (Davis et al., 1998; Virtanen & Neuvonen, 1999a; Stireman et al., 2005 en Berggren et al., 2009) ya que dependerá de la tolerancia que los individuos tengan frente a las condiciones climáticas (Berggren et al., 2009; Tràn et al., 2007).

Algunos caracteres de la historia de vida de las especies, como su capacidad de dispersión o vagilidad, son variables. Las especies con una vagilidad elevada pueden exhibir áreas de distribución más extensas, porque pueden desplazarse mayores distancias, mientras que aquellas con menor vagilidad, tienden a exhibir áreas de distribución más restringidas debido a que se desplazan menos. Además, la configuración de los hábitats y su distribución (fragmentación del hábitat o su continuidad) influirán en cómo los organismos pueden dispersarse, porque deben ser capaces de superar las barreras que interrumpen la conexión entre hábitats adecuados. La relación entre la capacidad de dispersión y la configuración del hábitat, influyen la conectividad de las poblaciones (Turner, 1989).

Finalmente, las interacciones ecológicas ejercen un impacto en la distribución geográfica de las especies. En la naturaleza todos los organismos coexisten con al menos otra especie, resultando en una compleja red de interacciones ecológicas (Memmott et al., 2007). Un ejemplo de estas interacciones es la polinización activa, que involucra plantas con estructuras morfológicas específicas que se ajustan a los polinizadores, y comportamientos particulares de estos, cuyo fin es la recolecta y transferencia de polen y su deposición activa en el estigma de la flor (Pellmyr, 1997). Este tipo de polinización suele estar asociada a sistemas *nursery pollination*, caracterizados porque los polinizadores ovipositan sus huevos en las mismas estructuras florales que polinizan, asegurando que sus crías se alimenten de partes florales o de óvulos en desarrollo (Nunes et al., 2018). Este tipo de polinización activa se considera una interacción mutualista obligada, porque conlleva a beneficios en la reproducción y/o supervivencia de las poblaciones

que interactúan (Holland & Bronstein, 2008) ya que hay una única especie de polinizador para una única especie de planta, de tal forma que la presencia de una especie depende de la otra para su existencia (Freedman et al., 1983).

La polinización activa se conoce en siete familias de plantas, entre los que se encuentran la higuera (*Ficus*, Moraceae) polinizada por avispas (Agaonidae, Himenóptera); otras plantas del género *Trollius* (Ranunculaceae) y *Lithophragma* (Saxifragaceae) polinizadas por moscas (Anthomyidae, Diptera) y polillas (Prodoxidae, Lepidóptera) respectivamente. Así mismo, las orquídeas del género *Dichaea* (Orchidaceae) dependen de la polinización realizada por escarabajos (Curculionidae, Coleóptera). Los árboles del género *Glochidion* (Phyllanthaceae) son polinizados por polillas de la familia Gracillariidae (Lepidóptera), mientras que los cactus como *Lophocereus schottii* (Cactaceae), son polinizados por polillas de la familia Pyralidae (Lepidóptera). Por último, las plantas de los géneros *Yucca* y *Hesperoyucca* (Asparagaceae) son polinizadas por otras polillas (Prodoxidae, Lepidóptera) (Nunes et al., 2018; Sakai, 2002).

Además de las polillas polinizadoras, en el sistema yucas – polillas, también hay otras especies de polillas que son comensalistas obligadas. Esto es una relación interespecífica, en la que los individuos de una especie (comensales) reciben un beneficio neto como alimento, refugio o locomoción de otra especie, mientras que los individuos de la segunda especie (hospederos) no experimentan efectos positivos o negativos significativos (Mathis & Bronstein, 2020; Mougi, 2016). Un ejemplo de esto, se presenta en las polillas del género *Prodoxus*, cuyas larvas se alimentan exclusivamente del mesocarpio de los frutos de *Hesperoyucca whipplei* cuyo ciclo de vida no se ve afectado por la presencia de la polilla (Bronstein & Ziv, 1997).

Las interacciones interdependientes entre especies como el mutualismo y comensalismo obligado, son dinámicas a lo largo del tiempo, lo que puede generar cambios en la intensidad y especificidad de las interacciones, conduciéndolas a procesos como el aislamiento, diversificación, especialización o coevolución a lo largo de sus historias evolutivas independientes (Dobzhansky, 1951; Coyne y Orr, 2004 en Drummond et al., 2010; Thompson, 1999). Estos procesos son evidenciados por diferencias genéticas notables entre la distribución de las poblaciones a lo largo del espacio geográfico, ilustrando cómo los factores abióticos, la historia de vida, y las interacciones pueden influir significativamente en los patrones de distribución geográfica de las especies en los ecosistemas (e.g. Alamo-Herrera, 2017; Althoff & Thompson, 2001; Carmona et al., 2015).

Por ejemplo, si una planta hospedera tiene una amplia y continua distribución geográfica en el paisaje, esto puede permitir la conectividad genética entre los insectos que interactúan con ella (e.g. *Drosophila nigrospiracula*, Pfeiler & Markow, 2011). Sin embargo, cuando las plantas hospederas se encuentran en parches y de manera discontinua, esto puede modificar la conectividad genética entre las poblaciones de insectos, lo que podría resultar en una estructuración genética entre sus poblaciones (e.g. *D. pachea*) (Garnier & Lafontaine, 2022; Pfeiler & Markow, 2011). Entre los diferentes factores históricos que modifican la diversidad genética, se encuentran los cambios geográficos (deriva continental), orográficos, latitudinales (efecto peninsular) (Correa, 2010; Crews & Hedin, 2006; Pfeiler et al., 2009) y ambientales, que han dado forma a la distribución actual de las poblaciones y linajes genéticos. Estos factores actúan como barreras que afectan la conectividad entre las poblaciones de una especie, lo que podría generar especiación.

Debido a que las especies están conformadas por poblaciones distribuidas a lo largo de un área geográfica, es importante entender cómo se estructura la diversidad genética (Correa, 2010). La diversidad genética se refiere a los tipos y frecuencia de variantes genéticas (alelos) presentes en organismos de una especie o sus poblaciones (Chakraborty, 1993; Xu et al., 2017), y la forma en que se distribuyen estas variantes en el paisaje se refiere a la estructura genética (Lübeck, 2004). Los niveles de variación y la diferenciación genética entre poblaciones, son el resultado de la acción conjunta de las fuerzas evolutivas y los factores ecológicos e históricos que afectan la reproducción y dispersión de los individuos (Loveless & Hamrick, 1984).

El estudio de la distribución de la variación genética a lo largo de la distribución geográfica de una especie, así como la presencia de linajes evolutivos y los procesos que los originaron, es abordada por la filogeografía (Avice et al., 1987). En esta disciplina se utilizan diferentes herramientas moleculares para evaluar hipótesis a escalas distintas de tiempo, desde miles y millones de años (Brower, 1994; Arbogast et al., 2002 en Correa, 2010) a décadas (Ávila-Herrera et al., 2021; K. A. Crandall et al., 2000; S.-J. Wei et al., 2013).

La configuración en el paisaje del hábitat adecuado para una especie, puede afectar la conectividad genética entre sus poblaciones (Barbujani & Sokal, 1991; Excoffier et al., 1991; Cavalli-Sforza et al., 1994; Poloni et al., 1995, 1997 en Dupanloup et al., 2002). En caso del aislamiento por distancia, las diferencias genéticas están inversamente relacionadas con la intensidad del flujo genético, como resultado de que haya mayor intercambio genético entre poblaciones espacialmente cercanas (Dupanloup et al., 2002; Wright, 1943). La caracterización detallada de la variación genética puede revelar la historia demográfica

de una especie (Cheng-Ruei & Mitchell-Olds, 2011). Esta historia permite identificar señales como expansiones, reducciones o estabilidad poblacional, los cuales se han relacionado con cambios climáticos pasados, y también con la disponibilidad de recursos como alimento, refugio (Arteaga et al., 2018; Hewitt, 2004) y la influencia de las interacciones con otros organismos (Tian et al., 2015).

Las interacciones ecológicas estrechas, las cuales están inmersas en un paisaje donde la topografía y el clima han cambiado en los últimos miles de años, ejercen un impacto en la distribución de las especies y su diversidad genética, que puede estudiarse a diferentes escalas geográficas, ya sea regional o a lo largo de la distribución de las especies. En particular, en la península de Baja California, es relevante entender el efecto de las interacciones ecológicas aunado al efecto que los cambios climáticos pudieron tener sobre la diversidad y estructura genética de insectos asociados de manera obligada a una planta, específicamente en polillas polinizadoras y comensalistas de la familia Prodoxidae, las cuales están asociadas a la yuca del chaparral (*Hesperoyucca whipplei*), ya que estos efectos han sido demostrados en otras plantas y artrópodos de la región (Correa, 2010; Pfeiler & Markow, 2011).

1.2 Polillas asociadas a plantas del género *Hesperoyucca*

Una de las interacciones insecto – planta más estudiada es la asociación obligada entre las plantas del género *Hesperoyucca* y las polillas de la familia Prodoxidae que visitan las flores de la planta. Una de las especies de polilla (*Tegeticula maculata*) oviposita y poliniza activamente la planta, siendo un mutualista obligado. Otras especies (*Prodoxus marginatus*, *P. cinereus* y *P. aenescens*) solo ovipositan en la flor, fruto o estructuras del qurote de la planta, presentando un comportamiento comensalista.

El género *Tegeticula* (Lepidoptera: Prodoxidae) está constituido por especies de polillas polinizadoras de las plantas *Yucca* y *Hesperoyucca* que pertenecen a la familia Asparagaceae (Pellmyr, 2003). Las polillas *T. maculata* son las únicas polinizadoras de las plantas del género *Hesperoyucca* (Powell, 1992) y dependen de las semillas de las plantas, que utilizan como fuente de alimento para el desarrollo de sus larvas (Keeley et al., 1984). Por ello se han clasificado como mutualistas obligados.

Los adultos de *T. maculata* emergen en primavera (o a principios de verano) durante la época de floración de *Hesperoyucca*. Son polillas que presentan actividad diurna (Davis, 1967). En relación con la reproducción, la pareja se ubica en el interior de las flores recién abiertas, donde copulan. Posterior a la cópula, y a un periodo de varias horas de descanso, la hembra de *T. maculata* comienza a recolectar polen

de varias flores, trepando por los estambres, y mediante sus palpos altamente especializados remueve el polen de las anteras, y comienza a acumularlo en una pelota de polen que acarrea a todas partes (Davis, 1967; Udovic & Aker, 1981) (Fig. 1)

La hembra de *T. maculata* vuela a otra flor y se coloca en la base del estigma, donde introduce su ovipositor aserrado y coloca un solo huevo en el interior del ovario. Posteriormente sube por el estigma floral y deposita el polen que ha estado cargando en el ápice de esta estructura, realizando una polinización activa (Udovic & Aker, 1981). Esta especie suele desplazarse una distancia reducida de aproximadamente 50 m para ovipositar nuevamente (Powell, 2013).

Cada huevo de la polilla polinizadora tiene un aspecto filiforme, de aproximadamente 2 mm de longitud y eclosiona una semana después de haber sido ovipositado. La larva, cuyo color corporal inicial es blanco translúcido, se alimenta de las semillas del fruto. Cuando el fruto está por terminar su maduración, evidenciada por la dehiscencia de las vainas, la larva ahora madura de tono rosa intenso, a través de un agujero que ella cava en la pared del fruto, sale y cae al suelo. Se ha observado que esto puede ocurrir después de un periodo de lluvia, por lo que se considera como un estímulo que induce a la larva a dejar el fruto (Davis, 1967) aunque no siempre sea de esta forma. Una vez en el suelo, la larva penetra el sustrato y entra en un periodo de latencia hasta la siguiente primavera, pupando algunos días antes de la floración de la planta hospedera (Davis, 1967)(Fig. 1).

Además de la polilla polinizadora, hay otras especies de polillas comensalistas del género *Prodoxus* que interactúan de manera obligada con individuos de *Hesperoyucca*, utilizando diferentes tejidos de la planta para ovipositar y alimentarse durante el período larval (Althoff et al., 2007a). Todos los miembros del género entran en latencia como larvas de último estadio en madrigueras que han realizado para desplazarse por el tejido del fruto. Ninguna de las tres especies del género *Prodoxus* asociadas a la planta la polinizan. En el caso de *P. aenescens* y *P. cinereus*, ovipositan dentro del quiote de la inflorescencia, cuando está completamente desarrollado. En esta estructura se ha observado repartición espacial, ya que las larvas de *P. aenescens* se alimentan y desarrollan en la parte superior del quiote, mientras que *P. cinereus* lo hace en la parte inferior. En el caso de las larvas de *P. marginatus* se alimentan y desarrollan en el peciolo y en el tejido de la base del fruto (Althoff et al., 2007a) (Fig. 1)

Posterior a la cópula que también ocurre en el interior de las flores, las hembras de *P. marginatus* llevan a cabo la puesta en partes más externas del ovario floral, aunque también pueden ovipositar en frutos jóvenes (Althoff et al., 2007a). Las larvas de esta especie son de color verde pálido y se desarrollan

alimentándose de partes vegetativas (pedicelo y pedúnculo) o reproductivas (mesocarpio del fruto) de la planta (Althoff et al., 2001)(Fig. 1). La larva suele excavar hacia la parte más externa del tejido, pero dejan un fino tabique que bloquea la futura salida. Esta especie pupa por aproximadamente 1 semana en los túneles generados, y posterior a la construcción de un capullo de seda, que mezcla con excremento y fragmentos de tejido vegetal, se abren paso a través del tabique y emergen como adultos alados el año siguiente, aunque puede haber superposición de generaciones (Davis, 1967) (Fig. 1)

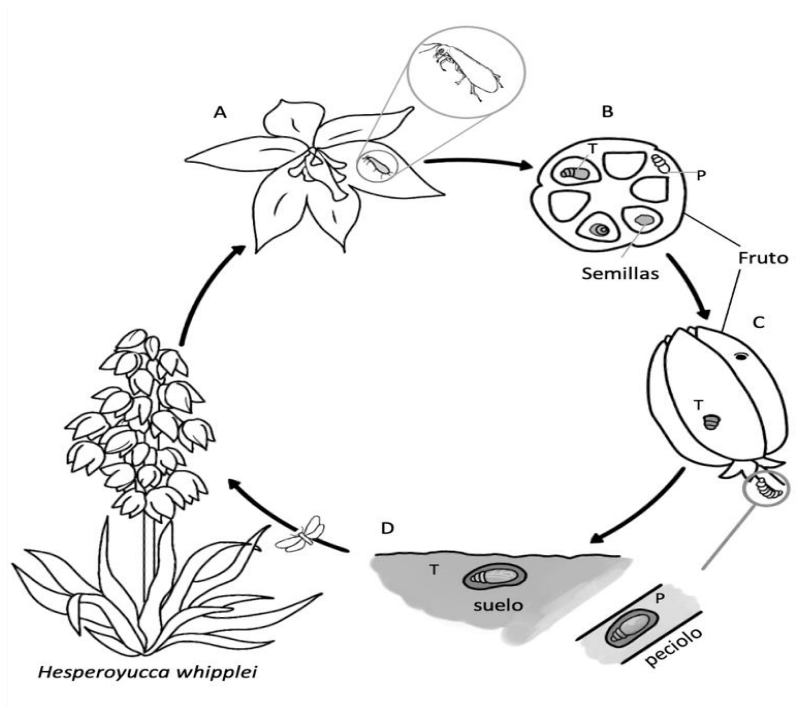


Figura 1. Esquema del ciclo de vida de *Tegeticula maculata* (T) y *Prodoxus marginatus* (P). **A;** Floración de *H. whipplei*. **B;** desarrollo larval en el interior del fruto. **C;** Desplazamiento de larvas. **D;** Pupa de larvas en suelo para *T. maculata*, y en el interior del peciolo para *P. marginatus*.

El género de plantas hospederas de las polillas *T. maculata* y *P. marginatus*, se distribuye a lo largo de California, Arizona en E.U.A. y en México, en los estados de Sonora (Sierra del Pinacate) y el centro norte de Baja California (Clary, 2001). Específicamente la especie *H. whipplei* es nativa del sur de California y norte de la península de Baja California, las poblaciones están distribuidas de forma irregular en comunidades de matorral costero y chaparral (Turner et al., 1995) y se establecen en colinas desde el nivel del mar hasta los 2, 500 m.s.n.m. pero es más común encontrarlas a 1, 500 m.s.n.m. (Gorelick, 2015). Es una planta monocárpica perenne, es decir, que florece y fructifica una única vez a lo largo de su vida. Después de este único evento reproductivo, la parte reproductiva de la planta (flores y frutos) muere, pero la planta continúa viviendo a través de estructuras no reproductivas (roseta).

La temporada de floración típicamente ocurre de abril a junio (Rebman *et al.*, 2012) pero algunos individuos pueden florecer de manera temprana en febrero, o tardía en julio (Gucker, 2012). Desarrolla una inflorescencia desde el centro de la roseta, denominada panícula que mide de 2 a 5 m. La inflorescencia contiene de cientos a miles de flores que se abren apical – lateralmente (Aker, 1982; Aker & Udovic, 1981; Althoff *et al.*, 2007a; Udovic, 1981). Las flores abren de manera individual y la roseta muere después de la floración, por lo que es clasificada como una planta semélpara. Además, se ha observado que la floración puede ser asincrónica entre las poblaciones de plantas de *H. whipplei* y al interior de estas (Aker & Udovic, 1981). Las inflorescencias son sumamente importantes para las polillas que dependen de la presencia de flores para reproducirse. Mientras que los frutos, cuya duración es de semanas posteriores al marchitamiento de las flores, aseguran el mantenimiento de la descendencia de las polillas.

1.3 Antecedentes

Diversos estudios se han enfocado en examinar el mutualismo obligado entre las plantas de los géneros *Hesperoyucca* y *Yucca* y sus polinizadores obligados, las polillas del género *Tegeticula*. Además, estas interacciones han servido como modelo para evaluar la coevolución de las interacciones entre insectos - plantas, y examinar la concordancia entre la estructura filogeográfica, la especificidad al huésped y los patrones de especiación. Específicamente en el sistema *Hesperoyucca* - *T. maculata*, se propusieron dos subespecies para la polilla a lo largo de su área de distribución basados en el patrón de coloración de las alas (Segraves & Pellmyr, 2001b) *T. m. maculata* y *T. m. extranea* y se encontró que los patrones filogeográficos en *T. maculata* apoyaban la propuesta morfológica. Segraves & Pellmyr, (2001) exploraron la distribución de la variación genética en esta especie, para la parte norte de su área de distribución (California, noroeste de Arizona, EE.UU. y en el centro-norte de Baja California, México) usando secuencias del citocromo oxidasa I (*COI*), y obtuvieron que las subespecies corresponden a linajes genéticos divergentes que se separaron aproximadamente 9 - 10 Ma. Además, establecieron que la alta diversidad de haplotipos y la estructura filogeográfica entre las poblaciones dentro de los linajes identificados, son indicativo de un considerable aislamiento entre los hábitats distribuidos en parches, que podrían generar diversificación alopátrica.

Lebens-Mack & Pellmyr, (2004) evaluaron cómo la especificidad del hospedador y el aislamiento por distancia contribuyen a la especialización en la interacción *T. yucasella* – *Y. filamentosa*. Utilizando secuencias del gen *COI*, determinaron una baja estructuración genética ($F_{st} = 0.043$) debido a que la polilla

polinizadora es capaz de desplazarse largas distancias entre las poblaciones de las plantas hospedadoras, incrementando el flujo genético entre estas.

En otro trabajo sobre el mismo sistema de estudio, Althoff et al., (2007) examinaron cómo el tipo de interacción y el lugar donde se alimentan los insectos dentro de una planta, influyen en la estructura filogeográfica de los insectos herbívoros. En este trabajo se evaluaron cuatro especies; una mutualista (*T. maculata*) y tres comensalistas (*Prodoxus marginatus*, *P. aenescens* y *P. cinereus*). Mediante análisis moleculares del gen *COI* obtuvieron una diferencia en la estructura genética entre las especies, a pesar de que se distribuyen en las mismas localidades. Atribuyen estas diferencias a los tamaños efectivos poblacionales y al tipo de interacción.

Por otra parte, Drummond et al., (2010) evaluaron una de las especies comensalistas de la *Yucca*, que se alimenta de los tallos florales. En este trabajo se examinó la estructura genética de *P. coloradensis* mediante secuencias mitocondriales del gen *COI* y el gen nuclear factor de elongación 1 alfa. Como resultado obtuvieron que la distancia geográfica entre poblaciones explica la variación genética. Establecieron que la diferenciación de la especie *P. coloradensis* está influenciada por los diferentes hospederos a los que se asocia.

Por último, Sicaeros, (2023) analizó la diversidad y estructuración genética de la polilla polinizadora *T. baja* de acuerdo con la distribución de las poblaciones de las plantas hospedadoras, *Yucca valida*, *Y. capensis* e híbridos distribuidos a lo largo de la península de Baja California. Usando secuencias del gen *COI*, obtuvo una diversidad haplotípica alta ($Hd = 0.708$) y una baja diversidad nucleotídica ($Pi = 0.0015$), valores que sustentan una expansión poblacional de la especie en la región analizada. En cuanto a la estructuración genética con respecto a los hospedadores, obtuvo un valor de estructuración poblacional bajo ($F_{st} < 0.07$), lo que indica ausencia en la diferenciación genética con respecto a la distribución de las poblaciones de las diferentes especies de hospedador. En este trabajo ella concluye que la ausencia de estructura genética puede deberse al bajo nivel de variación del gen *COI* y al reciente periodo de separación geográfica de las especies hospedadoras.

En la península de Baja California se distribuyen dos especies del género *Hesperoyucca*, como *H. whipplei* y *H. peninsularis*, y varias especies de polillas asociadas a estas plantas. Hasta ahora no se han realizado estudios sobre la diversidad genética de estas plantas ni de las polillas vinculadas a ellas, y en especies como *P. marginatus* el conocimiento es limitado. Este estudio se planteó con el fin de determinar si la península de Baja California es un reservorio de diversidad para dos especies de polillas asociadas de

manera obligada a las plantas, y entender los procesos que subyacen los patrones de diversidad genética de una especie polinizadora (*T. maculata*) y una especie comensalista (*P. marginatus*).

1.4 Hipótesis

H1: La distancia geográfica estructura la diversidad genética de poblaciones de polillas asociadas a plantas de *Hesperoyucca whipplei*.

H2: Las características de la historia de vida de cada especie influyen la variación y estructura genética, por lo que se espera que una especie sea genéticamente más variable y estructurada en comparación con la otra.

1.5 Objetivos

1.5.1 Objetivo general

Examinar el nivel y distribución de la diversidad genética de dos polillas asociadas a la yuca del chaparral, en la península de Baja California considerando características de la historia de vida como el tipo de interacción ecológica de cada especie.

1.5.2 Objetivos específicos

- 1.- Evaluar la estructura y variación genética a lo largo de la península de Baja California.
- 2.- Evaluar si la diversidad genética presente en la península de Baja California se comparte con el norte de la distribución de las dos especies.
- 3.- Determinar la historia demográfica de *Tegeticula maculata* y *Prodoxus marginatus*.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Sitios de estudio y recolecta de especímenes

El muestreo se llevó a cabo en 19 sitios en la península de Baja California, México durante los años 2022 y 2023 cubriendo el área de distribución geográfica de *Hesperoyucca whipplei*, las plantas hospederas de las polillas polinizadoras (*Tegeticula maculata*) y comensalistas (*Prodoxus marginatus*). Los sitios de muestreo fueron visitados en dos temporadas cada año, durante la época de floración (abril a junio) y fructificación (julio a octubre) (Fig. 4).

Durante la época de floración, se muestrearon de manera aleatoria, en promedio 10 individuos con inflorescencias, y en ellas se recolectaron las polillas adultas presentes en cinco flores, mediante la captura directa utilizando pinzas o viales. Durante la época de fructificación, se recolectaron individuos en estado larval de las especies de polillas de interés, mediante la disección de 10 frutos obtenidos de las mismas plantas muestreadas durante la temporada de floración.

Todos los individuos recolectados se colocaron en viales con alcohol al 96% hasta su posterior tratamiento. Para el análisis de los datos, estos sitios fueron agrupados en regiones por latitud y temporalidad en la presencia de flores. La región I (sitios 7 a 11) ubicada entre las latitudes 32°N y 33°N; La región II (sitios 13, 14, 19 y 20) entre las latitudes 31°N y 32° N; La región III (sitios 12, 17, 18 y 22) ubicada entre la latitud 31°N y 32°N y en la longitud -116.5°O; y la región IV (sitios 6, 23 y 24) localizada en la latitud 31°N. La floración durante los dos años de muestreo inició en las poblaciones presentes en la región IV y los individuos que florecieron más tardíamente fueron los presentes en la región I (Tabla 6; Figura 2).

2.2 Extracción de ADN

En el laboratorio de Genética de la Conservación del CICESE, se separaron por localidad y especie las polillas recolectadas durante la época de floración, y se determinó el número total de larvas de las polillas de interés en la época de fructificación, estas se identificaron por su coloración y posición en el fruto disectado. Para evaluar la diversidad y estructura genética de polillas polinizadoras y comensalistas, se seleccionaron al azar 78 individuos de *T. maculata* y 80 individuos de *P. marginatus*, estas larvas provinieron de frutos de

diferentes plantas de cada una de las cuatro regiones de estudio definidas previamente (Fig. 2). En total, se realizó la extracción de 158 individuos utilizando el kit comercial *Qiagen DNeasy Blood and Tissue Kit* siguiendo las especificaciones del proveedor. Para las polillas adultas se extrajo el ADN genómico de una pata, mientras que en larvas se utilizó la mitad del cuerpo para *T. maculata* y en *P. marginatus* se utilizó la larva completa debido a su tamaño pequeño (Fig. 5). La calidad de ADN se determinó mediante electroforesis en gel de agarosa al 1%.

2.3 Amplificación de ADN mitocondrial

Para la identificación taxonómica de los adultos de polillas encontrados en la inflorescencia, y la evaluación de la diversidad y estructura genética, se amplificó un fragmento de aproximadamente 680 pb del marcador molecular Citocromo Oxidasa Subunidad I (*COI*). Para las polillas (*T. maculata* y *P. marginatus*) los *primers* que se utilizaron fueron los reportados por Althoff y Pellmyr, (2002); 2231F y 3020R. Las condiciones del termociclador consistieron en 1 ciclo a 95°C por 2 min, 35 ciclos a 95°C por 1 min, 52°C por 1 min, 72°C por 1 min 30 s, y 1 ciclo a 72°C por 10 min. Los 158 amplicones fueron enviados para su secuenciación unidireccional a la empresa Macrogen, Inc. en Corea del Sur.

2.4 Identificación molecular de polillas asociadas

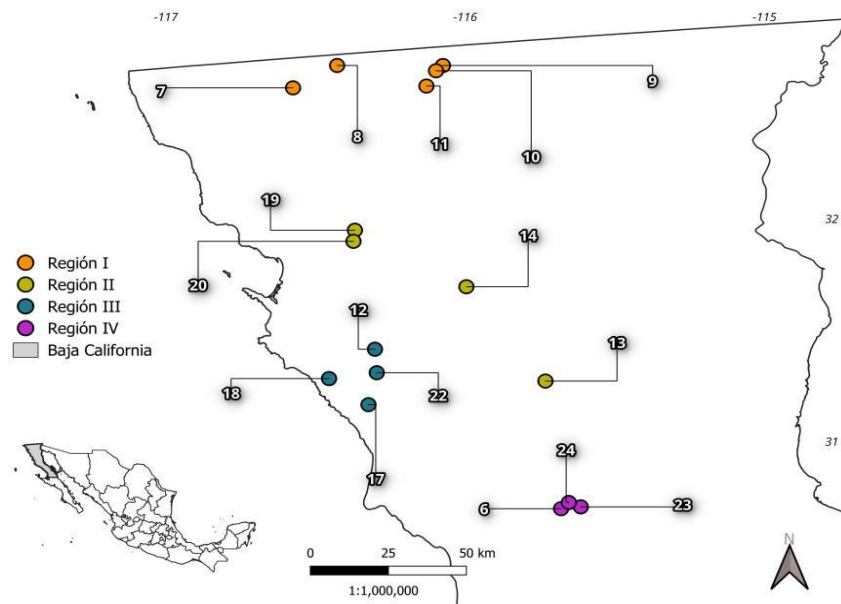


Figura 2. Distribución de los sitios de muestreo, agrupados por latitud y temporalidad por la presencia de flores en Baja California, conformando regiones. Los números representan sitios de muestreo.

Para determinar la identidad taxonómica de las polillas, las secuencias unidireccionales fueron editadas a ojo en el software MEGA 11.0.13 tomando en cuenta la intensidad y calidad del cromatograma. Además, se tomaron como referencia secuencias reportadas en (Althoff et al., 2007a; Segraves & Pellmyr, 2001b) para cortar los extremos de las secuencias. Posteriormente estas se compararon con la base de datos del banco de genes (*GenBank*) del *National Center for Biotechnology (NCBI)* usando el algoritmo de *Basic Local Alignment Search Tool (BLAST)* y tomando en cuenta el porcentaje de similitud y cobertura de la secuencia.

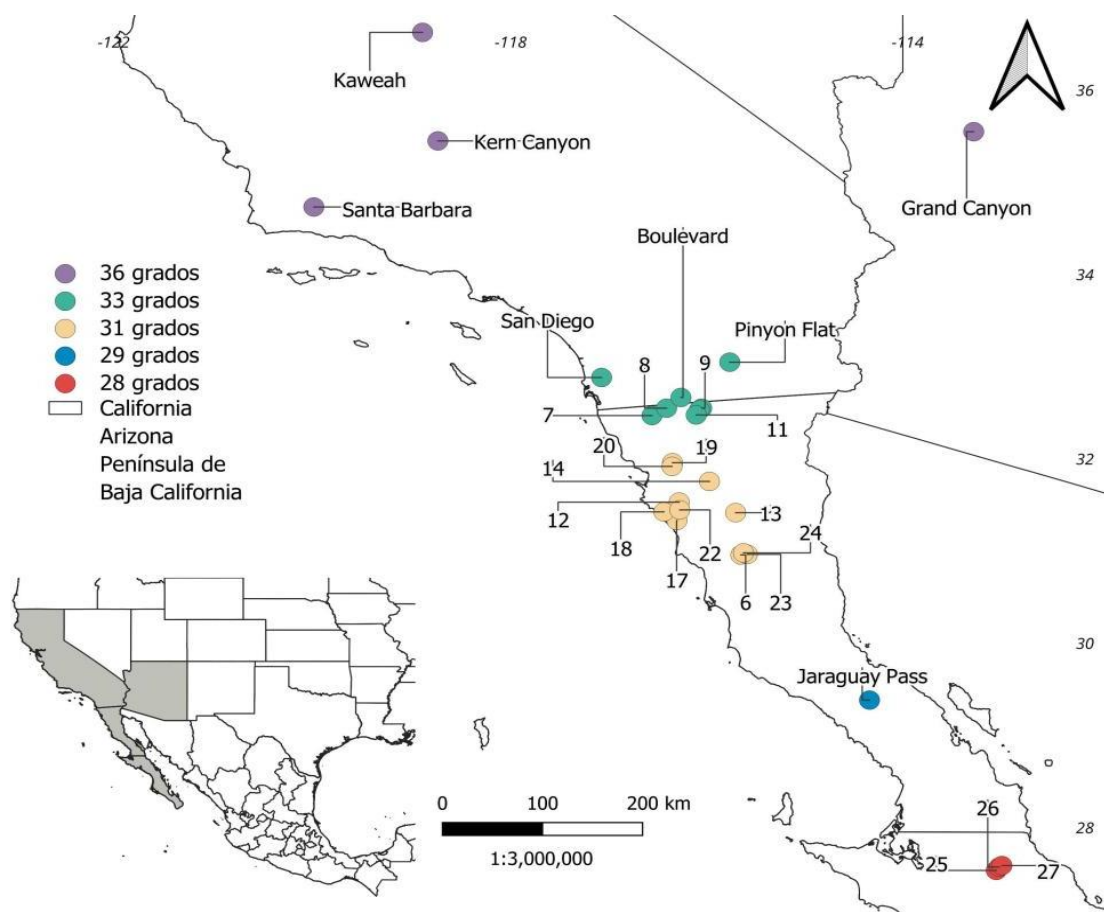


Figura 3. Distribución de los sitios de donde provienen las secuencias analizadas de *T. maculata* y *P. marginatus*, incluyendo sitios de muestreo y localidades registradas en (Althoff et al., 2007; Segraves y Pellmyr, 2001). Los colores hacen referencia a la latitud de la cual fueron obtenidos los datos en el valle de California y península de Baja California. Los números se refieren al sitio de muestreo.

2.5 Diversidad y estructura genética de polillas polinizadoras y comensalistas

Para cada una de las especies de polilla de interés (*T. maculata* y *P. marginatus*) la diversidad genética fue evaluada estimando el número de haplotipos, la diversidad haplotípica y la diversidad nucleotídica, a través del programa DNAsp V6.12.03 (Rozas et al., 2003). Para evaluar la distribución de la variación

genética, en el software DNAsp V6.12.03 se agruparon conjuntos de secuencias de acuerdo con los sitios de muestreo para crear regiones. Posteriormente este archivo (formato de haplotipos) se exportó en formato Arp, y se utilizó como archivo de entrada para realizar un análisis de varianza molecular (AMOVA) utilizando el software Arlequin V 3.5. (Excoffier & Lischer, 2011) en el que se consideraron las regiones creadas. Además, se elaboró una red de haplotipos en el software NETWORK. V 10.2.0.0 (Forster et al., 2001) bajo el algoritmo *Median Joining*.

Para examinar la posible relación entre la diversidad genética y la distancia geográfica de cada una de las especies de polillas (*T. maculata* y *P. marginatus*) se realizó una prueba de Mantel en el software R Studio v2022.22.02 "Prairie trillium" mediante la correlación de la distancia genética entre las secuencias de cada región y su distancia geográfica. La diferenciación genética pareada entre regiones se obtuvo con el índice de Wright (F_{st}) (Tabla 11 y 12) en el software DNAsp V6.12.03 (Rozas et al., 2003) y las distancias geográficas se determinaron por dos métodos. Primero se establecieron polígonos en cada región uniendo los sitios de recolecta, posteriormente se determinaron las coordenadas del centroide utilizando el software QGIS v3.28.11, siendo estas coordenadas la referencia geográfica de las secuencias (Tabla 9). En el segundo método, a partir de los polígonos establecidos, se midió la distancia geográfica mínima entre cada uno de ellos (Tabla 10).

2.6 Patrón filogeográfico a lo largo del área de distribución de las polillas

Para cada especie de polilla de interés (*T. maculata* y *P. marginatus*) fue evaluada la distribución de la variación genética a lo largo de su área de distribución geográfica. Para ello se adicionaron haplotipos previamente reportados en latitudes más norteñas (Althoff et al., 2007; Segraves y Pellmyr, 2001) (GenBank ID DQ470108 – D1470137 y AF182761 – AF182778 respectivamente) así como nuevas secuencias de individuos recolectados en la parte sur de la distribución de ambas especies (Fig. 3; Tabla 15, 17 y 18). De esta manera, el número total de secuencias para *T. maculata* fue de 84 secuencias (78 en la península de Baja California y seis en el valle de California) y se analizaron 120 secuencias de *P. marginatus* (90 en la península de Baja California y 30 secuencias repartidas en el valle de California y en el desierto de Mojave) (Fig. 3). Para cada especie se estimó la diversidad haplotípica y nucleotídica a través del programa DNAsp V6.12.03 (Rozas et al., 2003) y se elaboró una red de haplotipos en el software NETWORK. V 10.2.0.0 (Forster et al., 2001). Se determinó si había haplotipos privados (presentes solamente en la península de Baja California) o compartidos (presentes en el valle de California y la península de Baja California).

2.7 Análisis de la historia demográfica de polillas polinizadoras y comensalistas

Para conocer la historia demográfica de las especies de interés se realizó un análisis de distribución “*mismatch*” en el software R Studio v2022.22.02 “Prairie trillium” que examina la distribución del número de diferencias apareadas entre secuencias. La distribución se contrastó con el modelo de expansión poblacional. Además, se realizó la prueba D de Tajima utilizando el programa DNAsp V6.12.03 para examinar si las poblaciones de polillas habían pasado por una expansión demográfica (valor negativo significativo) o una reducción en el tamaño poblacional (valor positivo significativo).

Capítulo 3. Resultados

3.1 Recolección de especímenes

En los 19 sitios visitados, se muestrearon 250 plantas en floración y se obtuvieron un total de 1847 individuos de artrópodos adultos. Posteriormente se recolectaron 414 frutos que fueron disectados y se obtuvieron 1372 larvas (Fig. 4, 5).

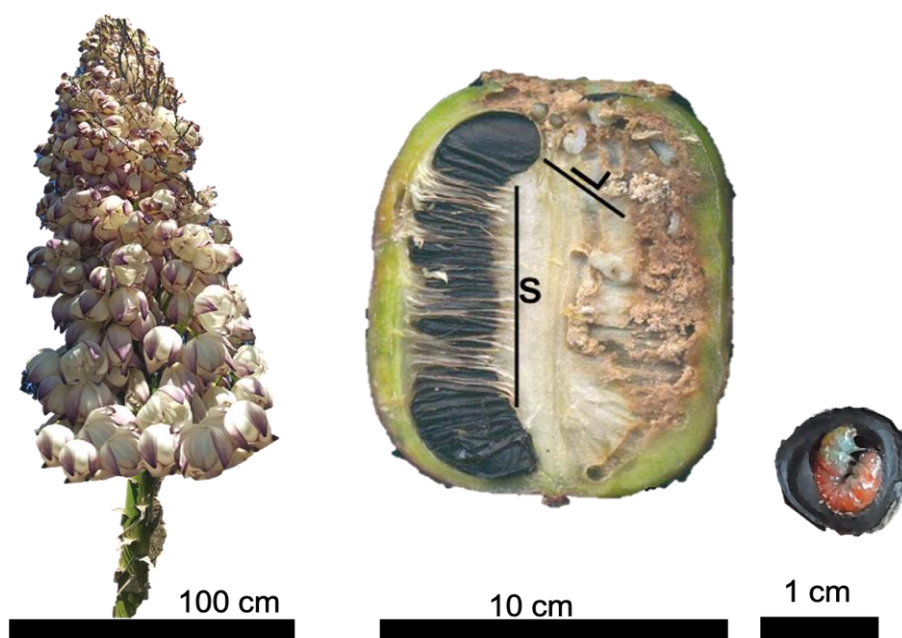


Figura 4. Estructuras de la planta donde se recolectaron las polillas y sus larvas. Inflorescencia de *Hesperoyucca whipplei* (panel izquierdo); Corte longitudinal del fruto, donde se pueden observar la hilera de semillas (S) y las larvas de *P. marginatus* (L) en el mesocarpio del fruto (panel central). Y *T. maculata* dentro de las semillas del fruto.

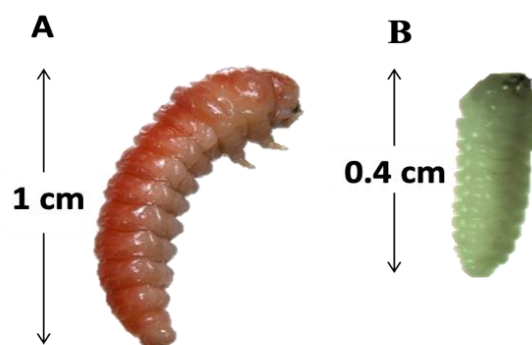


Figura 5. Individuos en estado larval recolectados de frutos disectados de *Hesperoyucca* sp. **A)** Larva de *Tegeticula maculata*; **B)** Larva de *Prodoxus marginatus*.

3.2 Amplificación de ADN mitocondrial e identificación molecular de polillas polinizadoras y comensalistas

El conteo total de larvas dentro de los 414 frutos recolectados, resultó en una mayor cantidad de larvas de *P. marginatus* (993) en comparación con *T. maculata* (174). De las larvas de polillas recolectadas se obtuvieron 158 secuencias de aproximadamente 680 pb obtenidas de las diferentes regiones de muestreo (78 de *T. maculata* y 80 de *P. marginatus*). El análisis BLAST arrojó que todas las secuencias de *T. maculata* presentaron una identidad $\geq 99\%$ y una cobertura en promedio de 96%. Mientras que en *P. marginatus* la cobertura media fue de 98% y el porcentaje medio de identidad $\geq 98\%$.

3.3 Diversidad y estructura genética de polillas polinizadoras y comensalistas

Entre las 78 secuencias analizadas de *T. maculata* provenientes de las 19 localidades de estudio, se identificaron 17 sitios polimórficos a lo largo de las 680 pb, que resultaron en 16 haplotipos (Tabla 1 y 7; Fig. 6). La diversidad haplotípica en *T. maculata* fue de 0.601 y la nucleotídica fue de 0.0018. Entre las cuatro regiones de estudio se observaron valores de diversidad haplotípica diferentes, que oscilaron entre 0.339 y 0.81, mientras que la diversidad nucleotídica fue similar para todas las regiones (Tabla 1).

La región que presentó mayor diversidad haplotípica fue la región IV, con valores de 0.813, a pesar de estar conformada por una menor cantidad de secuencias (Tabla 1). El haplotipo más frecuente en la península de Baja California fue H2, encontrándose en el 62.5% de los individuos ($n=50$) y estuvo presente en las cuatro regiones de estudio (Región I a IV; Fig. 2). Mientras que el haplotipo (H14) resultó ser genéticamente el más diferente, ya que tuvo nueve mutaciones con respecto al haplotipo (H2). La red haplotípica (Fig. 6) mostró que los haplotipos muestreados presentaron altos niveles de diferenciación, presentando entre una y nueve mutaciones. Se observan ocho haplotipos únicos y los siete haplotipos restantes estuvieron presentes en dos a cuatro individuos, siendo compartidos entre las regiones de estudio (Tabla 7 y 15).

Para la polilla comensalista *P. marginatus* se identificaron 38 sitios polimórficos en las 680 pb de las 80 secuencias analizadas. Estos 38 sitios polimórficos resultaron en 43 haplotipos (Tabla 2 y 15; Fig. 7). La diversidad haplotípica fue de 0.966 y la nucleotídica de 0.007 y entre las cuatro regiones de estudio estos valores fueron semejantes (Tabla 2). Los resultados de la comparación de la diversidad genética entre las regiones geográficas estudiadas, mostraron que para *P. marginatus*, todas las zonas presentaron valores

de diversidad haplotípica y nucleotídica similares. Sin embargo, las regiones I y III presentaron los valores más altos de diversidad haplotípica con 0.970 y 0.980 respectivamente (Tabla 2). El haplotipo más frecuente en toda el área geográfica estudiada fue (H6) que se encontró en el 11.76% de los individuos ($n=10$) y estuvo presente en las cuatro regiones de estudio (Región I a IV; Fig. 2). Además, la red haplotípica (Fig. 7) muestra que los haplotipos están relacionados por un número variable de mutaciones (de una a más de 10) con respecto al más común (H6). Se observaron 30 haplotipos exclusivos a alguna región y los demás fueron compartidos (Tabla 8 y 15).

Tabla 1. Estimados de diversidad genética de *T. maculata* basados en 680 pb del gen *COI* en la península de Baja California

	Región I	Región II	Región III	Región IV	Total
Núm. secuencias	27	11	23	19	78
Haplotipos	5	4	7	8	16
Div. Haplotípica	0.339	0.490	0.672	0.813	0.601
Div. nucleotídica	0.0005	0.0007	0.002	0.003	0.002

Tabla 2. Estimados de diversidad genética de *P. marginatus* basados en 680 pb del gen *COI* en la península de Baja California

	Región I	Región II	Región III	Región IV	Total
Núm. secuencias	27	15	25	17	80
Haplotipos	19	9	19	11	43
Div. Haplotípica	0.970	0.905	0.980	0.845	0.966
Div. nucleotídica	0.008	0.007	0.008	0.006	0.008

Con relación a la distribución de la variación genética para *T. maculata*, el AMOVA indica una mayor variación dentro de las regiones (83%) en comparación con la baja variación obtenida entre regiones (16%) (Tabla 3). El valor global de F_{ST} fue de 0.166 y mostró diferencias significativas. Mientras que los valores pareados de F_{ST} (Tabla 4) mostraron diferenciación genética significativa en la región IV, con respecto a las regiones I a III.

En *P. marginatus*, los resultados del AMOVA también indicaron una mayor variación dentro de las regiones (98.57%) en comparación con la baja variación obtenida entre regiones (1.43%) (Tabla 3). El valor global de F_{ST} fue de 0.014 y no mostró diferencias significativas respecto a cero. Además, los valores pareados de F_{ST} no mostraron diferenciación genética significativa entre las regiones de estudio (Tabla 5).

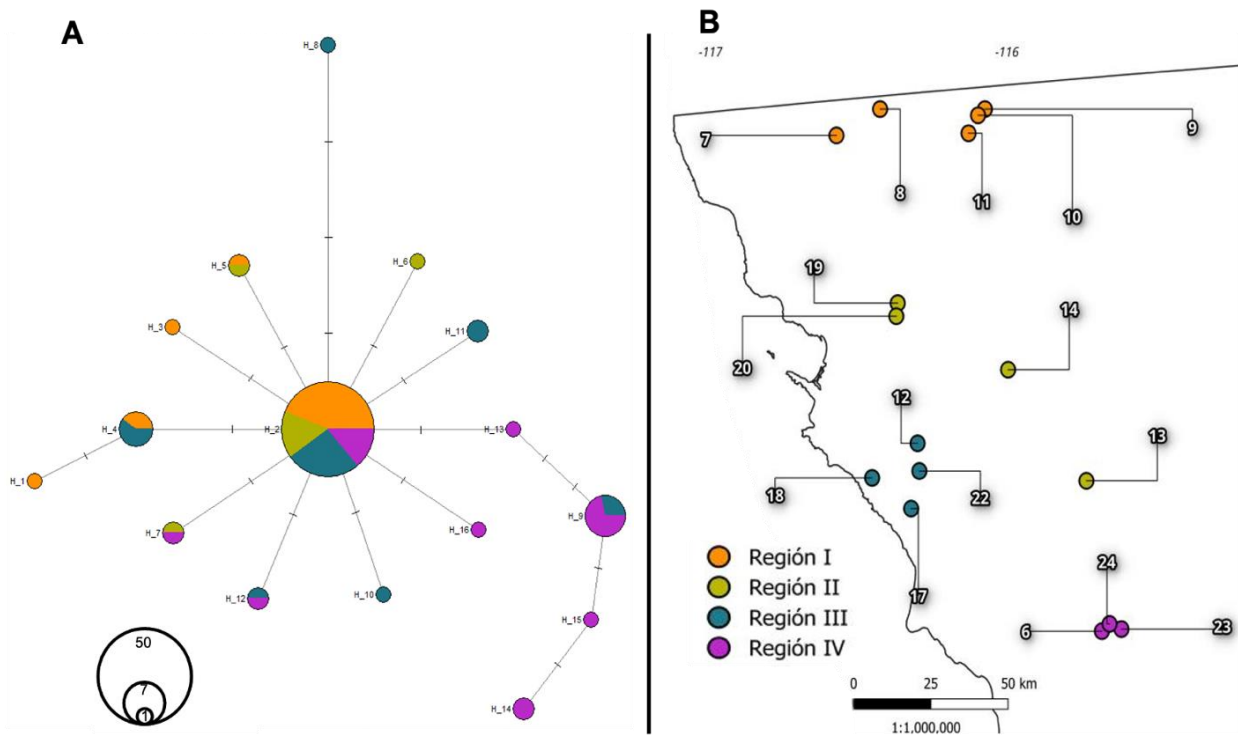


Figura 6. A) Red haplotípica basada en 680 pb del gen *COI* de *T. maculata*. Cada círculo corresponde con un haplotipo diferente, el tamaño de estos es proporcional con el número de individuos que presenta el haplotipo, las líneas entre círculos representan la conectividad entre haplotipos, y las líneas de intersección representan una mutación, mientras que los colores corresponden a la región de la cual fueron obtenidos. **B)** Mapa de las regiones estudiadas, los números corresponden a la identidad de los sitios.

Tabla 3. Análisis de varianza molecular (AMOVA) usando 680 pb del gen *COI* en 80 individuos de *T. maculata* y 83 de *P. marginatus* en la península de Baja California.

Fuente de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Componentes de varianza
<i>Tegeticula maculata</i>			
Entre regiones (Φ_{CT})	3	8.489	0.116
Grupo dentro de regiones (Φ_{SC})	76	44.136	0.581
Totales	79	52.625	0.697
<i>Prodoxus marginatus</i>			
Entre regiones	3	10.73	0.040
Grupo dentro de regiones	80	220.4	2.755
Totales	83	231.12	2.794

Tabla 4. Diferenciación genética pareada (F_{ST}) entre las regiones de muestreo para *T. maculata*.

<i>Tegeticula maculata</i>				
	Región I	Región II	Región III	Región IV
Región I	0	NA	NA	NA
Región II	0.011	0	NA	NA
Región III	0.012	0.007	0	NA
Región IV	0.31	0.232	0.151	0

*Los valores en negritas expresan una diferencia significativa

Tabla 5. Diferenciación genética pareada (F_{ST}) entre las regiones de muestreo para *P. marginatus*.

<i>Prodoxus marginatus</i>				
	Región I	Región II	Región III	Región IV
Región I	0	NA	NA	NA
Región II	-0.014	0	NA	NA
Región III	-0.02	-0.034	0	NA
Región IV	0.056	0.07	0.06	0

Los resultados de la prueba de Mantel no mostraron significancia estadística para ninguna de las especies. Utilizando el centroide del polígono de cada región para estimar la distancia geográfica no se encontró una correlación significativa para ninguna de las dos especies (*P. marginatus*: $r = 0.4532$; $P = 0.375$; *T. maculata*: $r = 0.6663$; $P = 0.1667$). De la misma forma, con el método de la distancia mínima entre polígonos tampoco se encontró una correlación significativa para ninguna de las dos especies (*P. marginatus*: $r = -0.2505$; $P = 0.625$; *T. maculata*: $r = 0.3459$; $P = 0.4166$).

3.4 Patrón filogeográfico de las polillas a lo largo del área de distribución

Entre las 86 secuencias analizadas de *T. maculata* provenientes de toda la distribución geográfica de la especie (78 Baja California-México, 8 USA), se identificaron 23 sitios polimórficos en las 680 pb, que resultaron en 21 haplotipos (Tabla 13 y 15; Fig. 8). La diversidad haplotípica fue de 0.644, y nucleotídica de 0.002. El haplotipo más frecuente fue H2 que se encontró en el 59.1% de los individuos ($n=52$) y estuvo presente entre las latitudes 30°N a 33°N. También se identificaron haplotipos únicos (Tabla 15, 17 y 18). La red haplotípica (Fig. 8) mostró que los haplotipos difieren entre ellos entre una a nueve mutaciones.

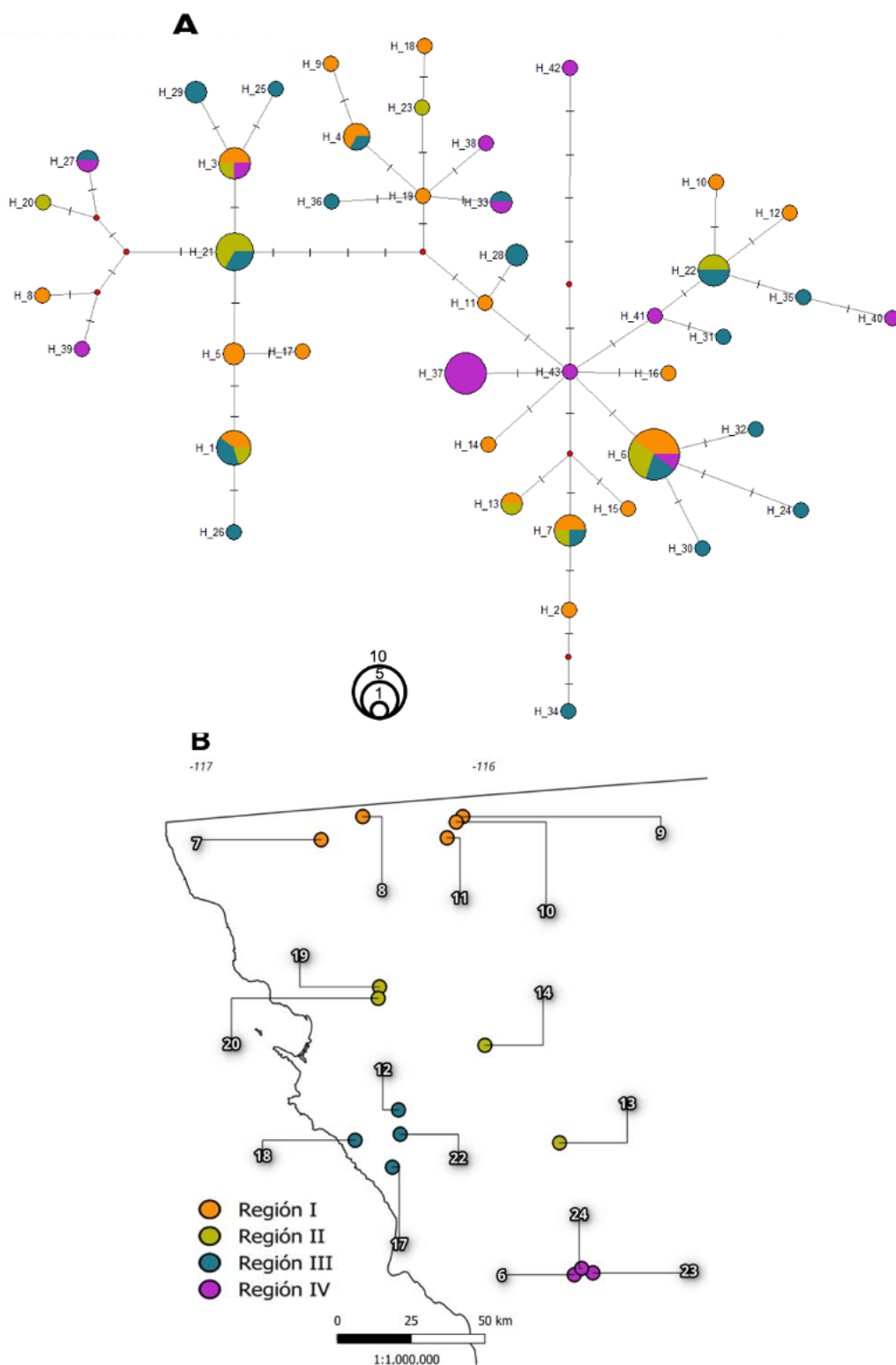


Figura 7. A) Red haplotípica basada en 680 pb del gen *COI* de *P. marginatus*. Cada círculo corresponde con un haplotipo diferente, el tamaño de estos es proporcional con el número de individuos que presenta el haplotipo, las líneas entre círculos representan la conectividad entre haplotipos, y las líneas de intersección representan una mutación, mientras que los colores corresponden a la región de la cual fueron obtenidos **B)** Mapa de las regiones estudiadas. Los números corresponden a la identidad de los sitios.

Para *P. marginatus* se analizaron 120 secuencias de toda la distribución geográfica de la especie (90 Baja California-México, 30 USA), se identificaron 62 sitios polimórficos en las 680 pb, que resultaron en 61 haplotipos (Tabla 14 y 15). La diversidad haplotípica fue de 0.966, y nucleotídica de 0.009. El haplotipo más frecuente fue H2 que se encontró en 13% de los individuos (n=16) y se presentó entre las latitudes 28°N a 31°N. Además, se identificaron haplotipos únicos en cada una de las latitudes muestreadas (Tabla 15). La red haplotípica (Fig. 9) mostró que los haplotipos presentaron una cantidad variable de mutaciones de una a más de 10 con respecto a H2.

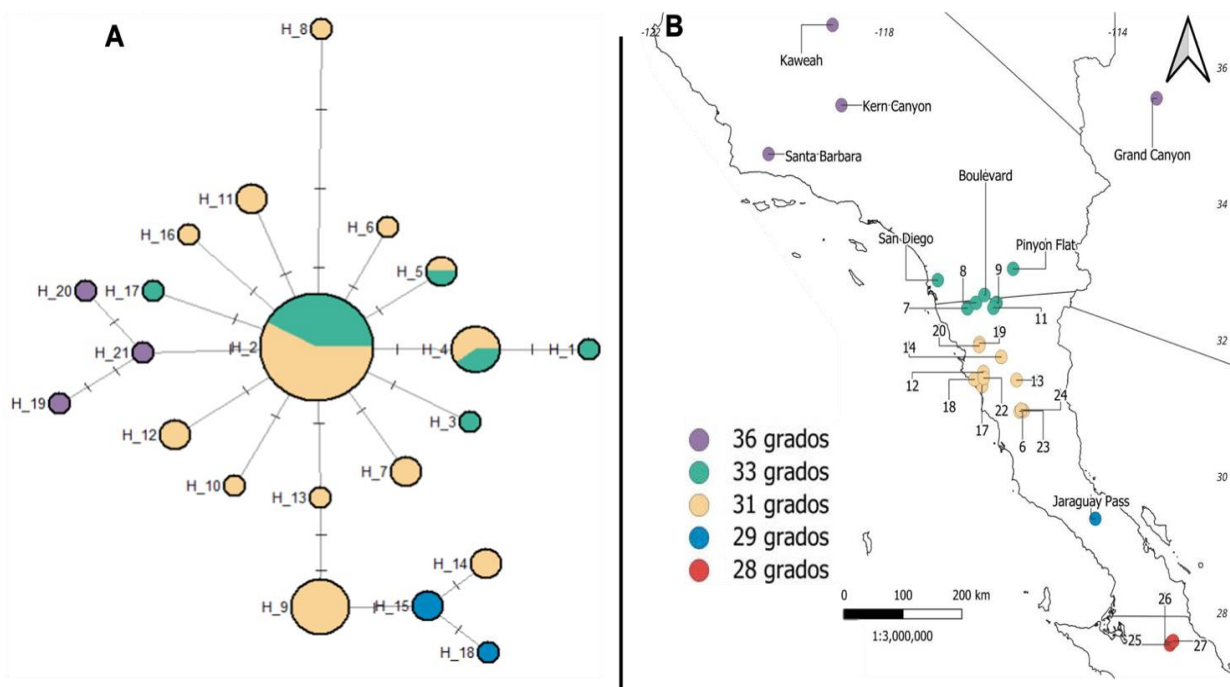


Figura 8. A) Red haplotípica basada en 680 pb del gen *COI* de *T. maculata*. Cada círculo corresponde con un haplotipo diferente, el tamaño de estos es proporcional con el número de individuos que presenta el haplotipo, las líneas entre círculos representan la conectividad entre haplotipos, y las líneas de intersección representan una mutación, mientras que los colores corresponden con la latitud de la cual fueron obtenidos B) Mapa de los sitios geográficos de donde provienen los individuos analizados.

A lo largo de la distribución geográfica de las especies se identificaron haplotipos exclusivos a la península de Baja California para *T. maculata* (Fig. 10; Tabla 13) y *P. marginatus* (Fig. 11; Tabla 14), así como haplotipos compartidos con las zonas más norteñas, y también exclusivos en los límites de la distribución, a 36°N y por debajo de los 29°N debido, probablemente al reducido tamaño de muestra de las zonas muestreadas.

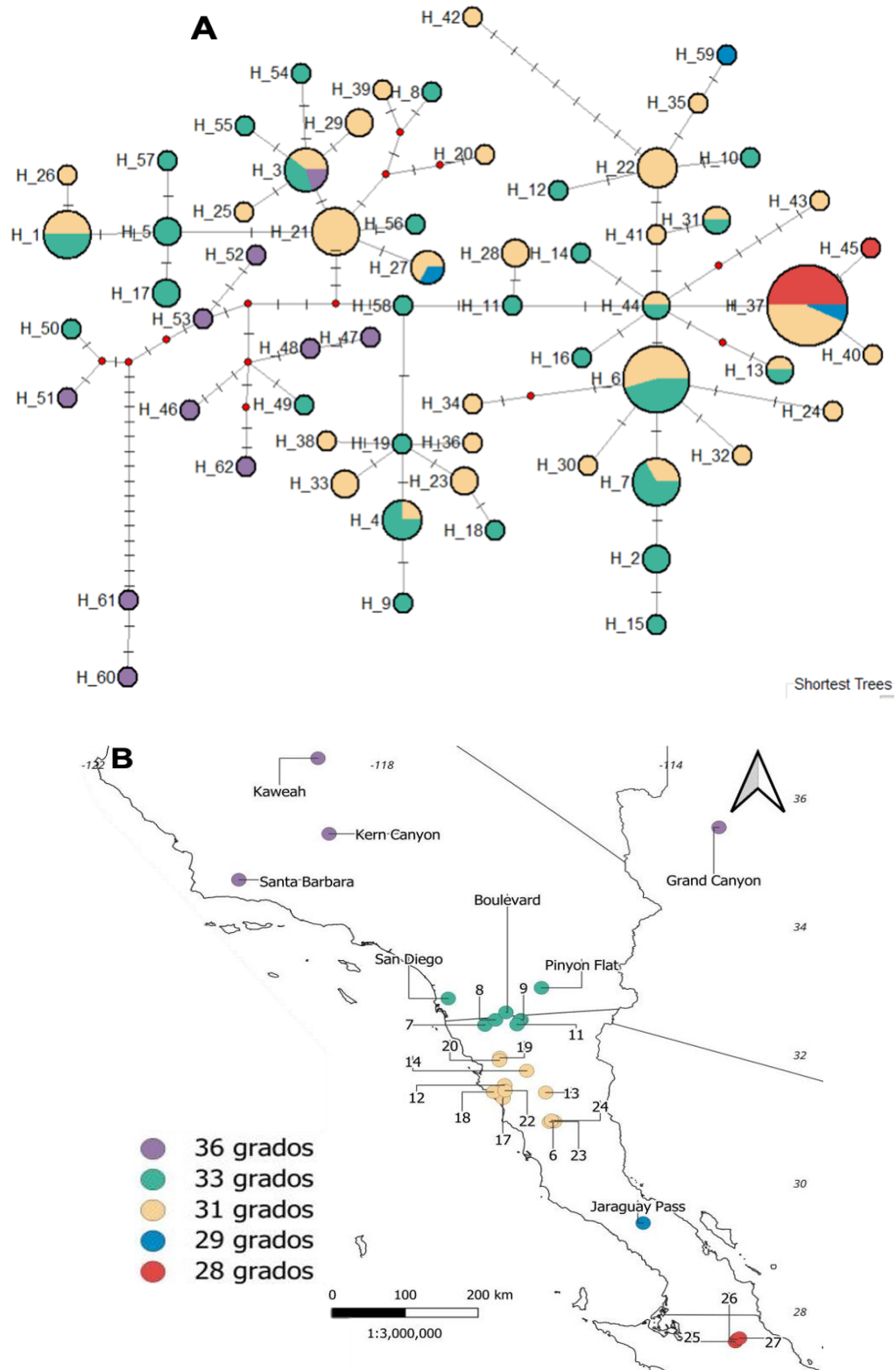


Figura 9. A) Red haplotípica basada en 680 pb del gen *COI* de *P. marginatus*. Cada círculo corresponde con un haplotipo diferente, el tamaño de estos es proporcional con el número de individuos que presenta el haplotipo, las líneas entre círculos representan la conectividad entre haplotipos, y las líneas de intersección representan una mutación, mientras que los colores corresponden con la latitud de la cual fueron obtenidos. **B)** Mapa de los sitios geográficos de donde provienen los individuos analizados.

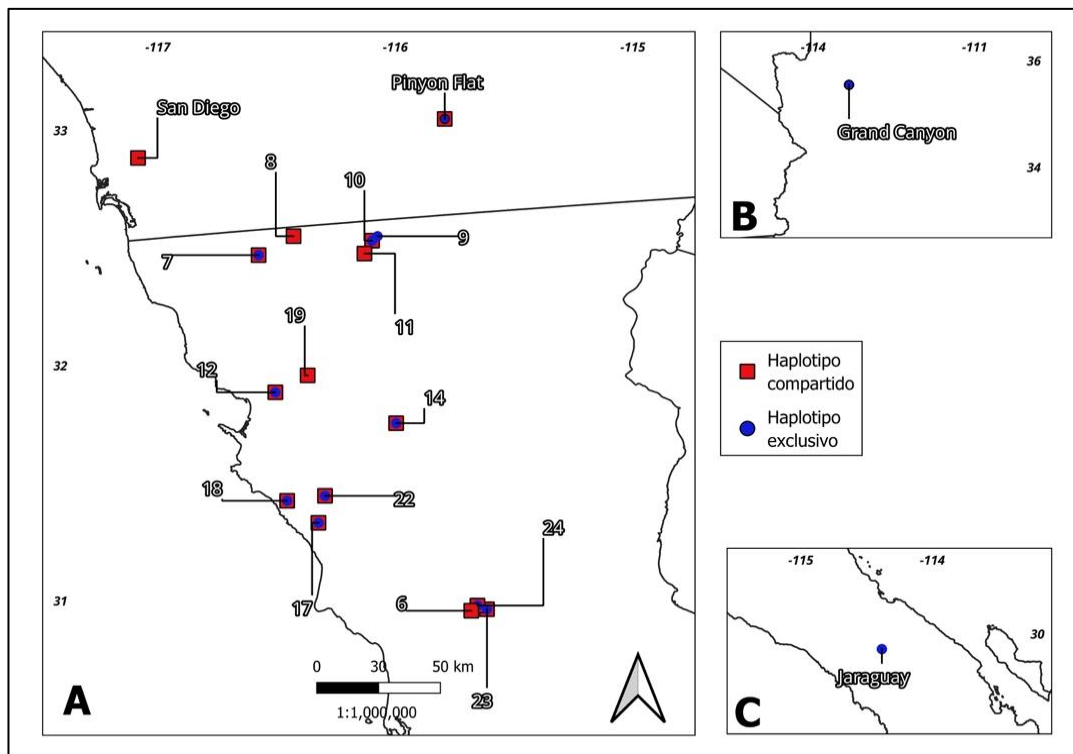


Figura 10. Distribución geográfica de haplotipos compartidos y exclusivos de *T. maculata* al valle de California (USA) y a la península de Baja California (México). **A)** Muestra la parte norte de la península de Baja California; **B)** Distribución más norteña en el Gran cañón; **C)** Distribución más sureña en Jaraguay (Tabla 13).

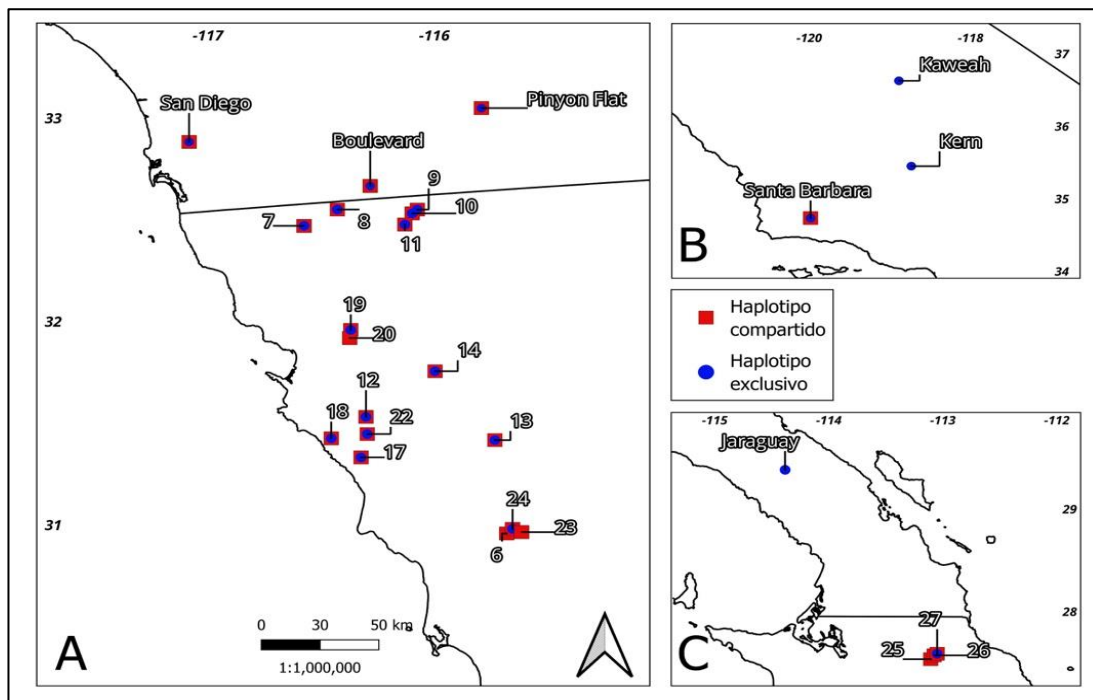


Figura 11. Distribución geográfica de haplotipos compartidos y exclusivos de *P. marginatus* al valle de California (USA) y a la península de Baja California (México). **A)** Muestra la parte norte de la península de Baja California; **B)** Distribución más norteña en el valle de California; **C)** Distribución más sureña en Jaraguay y desierto del Vizcaíno (Tabla 14).

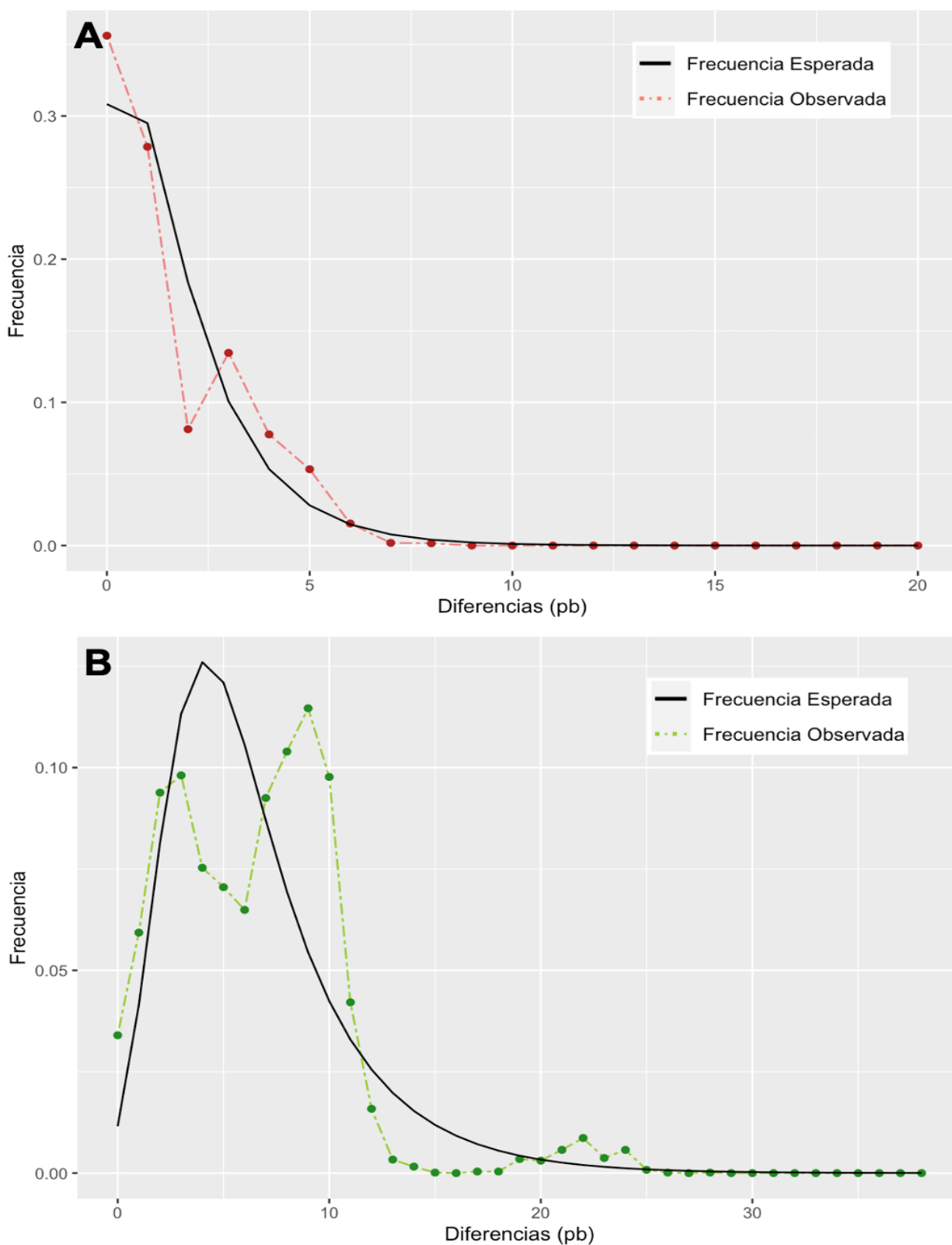


Figura 12. Distribución “mismatch” para el gen mitocondrial *COI* de A) *Tegeticula maculata* y B) *Prodoxus marginatus*. En el eje X se observa el número de diferencias nucleotídicas entre cada par de secuencias. En el eje Y se encuentra la frecuencia relativa. La línea continua (negro) indica las frecuencias esperadas bajo un modelo de expansión poblacional, mientras que la línea punteada (Rosa para *T. maculata*; Verde para *P. marginatus*) representa las frecuencias observadas.

3.5 Historia demográfica de polillas polinizadoras y comensalistas

El análisis de distribución “*mismatch*” indicó que, en *T. maculata* hubo una frecuencia elevada de pequeñas diferencias entre haplotipos. En otras palabras, aunque se presentaron diferencias genéticas, estas son cambios pequeños en la secuencia de ADN de los haplotipos. En el caso de *T. maculata* (Fig. 12A) no se encontró diferencia significativa entre las frecuencias observadas y las esperadas ($P = 0.312$), se observó un patrón de distribución unimodal y la prueba D de Tajima mostró un resultado negativo y significativo (-1.984 ; $P < 0.05$). Mientras que para *P. marginatus* (Fig. 12B) no se encontró diferencia significativa entre las frecuencias observadas y las esperadas ($P = 0.287$), el patrón de distribución *mismatch* obtenido fue bimodal y la prueba D de Tajima mostró un resultado negativo, pero no significativo de (-1.432 ; $P = 0.10$).

Capítulo 4. Discusión

Entre los factores que modifican la distribución geográfica de las especies se encuentran las interacciones ecológicas, que también moldean, en parte, la distribución de la variación genética de las especies (Carmona et al., 2015 en Alamo-Herrera, 2017; Memmott et al., 2007). En este trabajo se estudiaron los niveles de diversidad y estructura genética en dos especies de polillas asociadas de manera obligatoria con la planta de chaparral *Hesperoyucca whipplei*. Se encontraron menores niveles de diversidad genética en la polilla polinizadora *Tegeticula maculata*, en comparación con la polilla comensalista *Prodoxus marginatus*, y los niveles de estructura genética poblacional fueron similares en ambas especies. Estos resultados sugieren que las diferencias en la diversidad genética de cada especie de polilla podrían ser causadas por sus diferentes estrategias de interacción ecológica con su planta hospedera, pero para poner a prueba dicha hipótesis serían necesarios estudios más profundos en donde se tomen en cuenta otros posibles factores como las historias de vida, factores demográficos y las conductas de cada especie.

4.1 Diversidad genética de polillas polinizadoras y comensalistas

Nuestros resultados concordaron con la hipótesis planteada, donde los niveles de diversidad y estructura difieren en especies con diferentes tipos de interacción con su planta hospedera. *P. marginatus* presentó una mayor diversidad genética, en comparación con la diversidad baja reportada para *T. maculata*. Patrones similares han sido reportados en estas especies, pero en otras regiones del área de distribución, como California y Arizona en Estados Unidos de América, donde Althoff et al., (2007) reportaron 18 haplotipos para *T. maculata* y 30 haplotipos para *P. marginatus*. Además, en estudios realizados en especies de polillas taxonómicamente cercanas, y utilizando el mismo marcador molecular (*COI*) también se han registrado niveles de diversidad genética similares al encontrado en este estudio. Por ejemplo, en integrantes del género *Prodoxus* como *P. decipiens*, se registró una alta diversidad haplotípica y nucleotídica de 0.603 y 0.15 respectivamente (Althoff & Pellmyr, 2002), mientras que los niveles registrados para polillas polinizadoras son menores (*T. baja*: Hd = 0.7 y Pi = 0.005, Sicaeros, 2023; *T. yuccasella*: Hd = 0.9 y Pi = 0.36 Leebens-Mack & Pellmyr, 2004).

Los mayores niveles de diversidad genética reportados en las polillas comensalistas analizadas en este estudio, comparados con los niveles encontrados en polillas polinizadoras, podrían explicarse, en parte, al tamaño poblacional de las especies. En el caso de especies altamente fértiles, que producen una mayor

cantidad de descendientes a lo largo de su vida, como el caso de *P. marginatus*, se favorece un tamaño poblacional más grande y, por ende, se propician niveles más elevados de diversidad genética. A diferencia de especies menos fértiles, que generan una cantidad reducida de descendientes resultando probablemente en tamaños poblacionales más limitados que propician menos diversidad genética como en *T. maculata* (Ellegren & Galtier, 2016; Lynch, 2010; Romiguier et al., 2014).

Adicionalmente, la disponibilidad temporal del sustrato sobre el cual las polillas depositan sus huevos, puede también afectar el tamaño poblacional de estos insectos y a su vez en la diversidad genética. Por ejemplo, la polilla polinizadora *T. maculata* oviposita en sustratos más efímeros como son las flores recién abiertas. Esto restringe la ventana de oportunidad para encontrar sitios adecuados para la oviposición. Entre tanto, la polilla comensalista *P. marginatus* emplea tanto flores recién polinizadas, como frutos jóvenes para ovipositar, lo que amplía la ventana de oportunidad para dejar descendencia, manteniendo un mayor tamaño poblacional (Althoff et al., 2007a).

Finalmente, la presión selectiva ejercida por la planta hospedadora sobre las polillas modificará el tamaño de las poblaciones de acuerdo con la estabilidad ecológica de las interacciones, que se da gracias a la presencia de mecanismos que controlan el efecto negativo que tiene cada especie sobre la otra. En el caso de la interacción mutualista, en las especies del género *Tegeticula* se ha observado que cada polilla coloca un único huevo por flor (*T. yucasella*, Riley, 1892), y visitan múltiples flores. Las hembras de *Tegeticula* suelen preferir ovipositar en flores que no han sido utilizadas por otras polillas (Aker & Udovic, 1981) ya que en este tipo de interacción (yucas y sus polillas polinizadoras) se han reportado mecanismos como la aborción de flores, cuando estas presentan una alta cantidad de oviposiciones (Shapiro & Addicott, 2003).

Debido a que esto impactaría el ciclo de vida de la planta y el desarrollo del fruto porque las larvas ingieren una mayor cantidad de semillas provocando la aborción del fruto (Udovic, 1981; Udovic & Aker, 1981) y reduciendo el número de posibles descendientes de *H. whipplei*. Para el polinizador, al reducirse el número de plantas disponibles para ovipositar, incrementaría la intensidad de competencia con otros conespecíficos, disminuyendo la adecuación de los interactuantes (Udovic, 1981; Udovic & Aker, 1981).

Por el contrario, para otras especies de polillas, como las comensalistas del género *Prodoxus*, no se han registrado este tipo de mecanismos que controlan el efecto negativo de las interacciones (Snell & Addicott, 2008; Shapiro & Addicott, 2003). Al ser una especie comensalista, la presión selectiva es menos intensa, por ello pueden ovipositar varias veces en la base de la flor sin que ésta sufra daño o sea abortada, contrario a la polilla polinizadora, en *P. marginatus* se pueden desarrollar más larvas en el fruto, porque

aparentemente podría tener un menor efecto sobre el desarrollo de este, ya que estas larvas consumen el mesocarpio y no afectan a las semillas. Lo mismo ocurre con larvas de la polilla *P. decipiens* las cuales habitan el quiote y no afectan su desarrollo (Althoff et al., 2004). Aunque no hay registros sobre la cantidad de huevos depositados por cada hembra de *P. marginatus*, para otra especie del género se ha observado que cada polilla coloca un único huevo dentro del tejido de la flor o el fruto (*P. quinquepunctellus*, Groman & Pellmyr, 2000; Pellmyr et al., 2006).

Como evidencia de estos factores sobre el tamaño poblacional de las polillas, en nuestro estudio observamos una proporción de 1:6 individuos encontrados por fruto, siendo mayor el número de larvas de la polilla comensalista *P. marginatus*. Aunque no existen datos de la sobrevivencia de ambas especies en estadio larval, el patrón observado sugiere una mayor contribución de individuos a la población de *P. marginatus*, en comparación con *T. maculata*. En el caso de *T. maculata* se encontró con mayor frecuencia una única larva por fruto, y en pocas ocasiones hubo dos larvas o más en la misma hilera de semillas o en hileras independientes, tal como se había reportado anteriormente (0.4 – 4.4; Powell, 1992).

Para el caso de *P. marginatus* se observó la presencia de un mayor número de larvas en comparación con *T. maculata*, las cuales estaban dispersas no solo en el pedúnculo sino también en el mesocarpio que rodea las hileras de semillas, y es posible encontrar frutos con más de 20 larvas (obs pers.)(Tabla 16). Estos datos no han sido previamente reportados en la literatura por lo que este trabajo posibilita una aproximación inicial en la determinación de la cantidad de larvas de esta especie que pueden desarrollarse en el fruto. Una manera de detectar la cantidad de oviposiciones realizadas, es mediante el conteo de las zonas de daño formadas tras la puesta (Shapiro & Addicott, 2003) lo que permitiría estimar la cantidad de huevos dentro de cada fruto. Cabe resaltar que en este estudio no se establecieron métodos para determinar el tamaño poblacional de las especies, pero los datos recopilados podrían servir como base para plantear futuras investigaciones orientadas hacia los atributos de la historia de vida de las larvas, como sus hábitos y lugares de alimentación.

4.2 Estructura genética de polillas polinizadoras y comensalistas

Considerando principalmente la baja movilidad que presentan las polillas (aproximadamente 53 m para *T. maculata*; Powell, 2013) se esperaba encontrar estructura genética entre las regiones de muestreo (Región I, II, III y IV). Sin embargo, los resultados indican una ausencia de diferenciación genética a lo largo de su distribución geográfica en la península de Baja California (Tablas 3, 4 y 11). Además, contrario a lo

esperado, no se observó aislamiento por distancia en ninguna de las dos especies (*P. marginatus* y *T. maculata*) descartando la posibilidad de evidenciar estructuración genética por aislamiento geográfico.

En estudios previos con otras especies del género *Tegeticula* y utilizando el mismo marcador molecular (*COI*) se registró una baja estructuración genética (*T. yucasella*, $F_{st} = 0.043$, Leebens-Mack et al., 1998; *T. baja*, $F_{st} = 0.012$, Sicaeros, 2023), que corresponde a una alta conectividad de las poblaciones de polinizadores y ha sido interpretada en términos de la capacidad de desplazamiento de la polilla (Leebens-Mack et al., 1998) y de la distribución continua de las poblaciones de las plantas huéspedes (Sicaeros, 2023). Por otro lado, en congéneres de *Prodoxus marginatus*, como *P. decipiens* ($F_{st} = 0.51$) (Althoff & Pellmyr, 2002) y *P. quinquepunctellus* ($F_{st} = 0.25 - 0.48$) (Althoff et al., 2001) si se ha observado estructura genética, por el aislamiento de las poblaciones a lo largo de grandes distancias geográficas debido a la formación de mecetas que limitó el contacto entre las poblaciones (Althoff et al., 2001) así como por la fragmentación del hábitat (Althoff & Pellmyr, 2002).

En esta investigación, la ausencia de estructura genética detectada entre las regiones de muestreo para ambas especies, puede ser explicada por la amplia distribución de las poblaciones de *Hesperoyucca* sp., la planta hospedera, que les permite a las poblaciones de polillas mantener una conectividad genética. Aunque los sitios de muestreo de este estudio se encontraban de manera discontinua a lo largo de la carretera, es posible que haya más poblaciones de plantas a lo largo de las sierras, de tal manera que fungen como corredores biológicos y permiten el desplazamiento de las polillas al volar cortas distancias, tal como lo reportó Alamo-Herrera et al., (2022) para *T. baja*. Además, este mecanismo de conexión de poblaciones a través de las sierras, ha sido observado en otras especies como la araña *Pardosa sierra* en la parte central y sur de la península de Baja California (Correa, 2010).

Entre las regiones de muestreo, la mayor diversidad genética se registró en la región IV correspondiente a la Sierra de San Pedro Mártir. A pesar de ser el sitio en el que se analizaron un menor número de secuencias, estas fueron muy diversas y las más divergentes del resto de la península. Este resultado podría deberse a que la región IV es geográficamente la más alejada del resto de localidades muestreadas, y probablemente al haber una disminución de la conectividad genética, estas poblaciones están evolucionando en aislamiento, como se ha visto que ocurre en otra especie de polilla (Leebens-Mack, 2004).

Por otro lado, *P. marginatus* presentó valores de diversidad haplotípica parecidos en todas las áreas analizadas, y no hubo diferenciación genética entre las localidades de muestreo, lo que podría ser

explicado porque podrían tener una mayor ventana temporal para ovipositar, ya que puede utilizar como sustrato desde flores hasta frutos jóvenes que beneficia la cantidad de puestas por parte de las hembras, que no entran en competencia por el espacio y porque al ser una población mayor los efectos de la deriva son menores.

Finalmente, la falta de detección de diferenciación genética a lo largo de la península puede ser causada también por factores metodológicos como el tipo de marcador molecular escogido. El gen *COI* acumula variación de manera lenta, por lo que la detección de la distribución de variación genética puede corresponder a inferencias históricas de miles a millones de años (Avice, 2009). Por lo que se propone utilizar microsatélites, que permiten evaluar eventos genéticos recientes (flujo génico actual) como se ha evidenciado en diferentes investigaciones (Ávila-Herrera et al., 2021; K. A. Crandall et al., 2000; S.-J. Wei et al., 2013).

4.3 Patrón filogeográfico e historia demográfica de las polillas asociadas a *Hesperoyucca whipplei* a lo largo del área de distribución

A lo largo de la distribución geográfica de ambas especies de polillas, se observó el mismo patrón detectado para la península, donde la polilla comensalista (*P. marginatus*) presentó mayor diversidad haplotípica y nucleotídica que la hallada en la polilla polinizadora (*T. maculata*). La mayor diversidad haplotípica en *P. marginatus* se debe principalmente a los factores discutidos en secciones anteriores. Por otro lado, la similitud entre los haplotipos dentro de cada especie (diversidad nucleotídica parecida) podría ser indicativo de que las especies hayan presentado expansiones de los tamaños poblacionales en su historia evolutiva reciente (Márquez et al., 2006).

En el caso de *T. maculata* la red haplotípica presentó una topología de estrella (Fig. 9), caracterizada por la presencia de un haplotipo muy común en el centro, y otros que divergen por pocas mutaciones. Este tipo de red en forma de estrella, la *D* de Tajima negativa significativa y el patrón unimodal del análisis de diferencias pareadas, indican que esta especie pasó por una expansión demográfica histórica como se ha evidenciado en diferentes especies de polillas (*P. decipiens* y *Plutella xylostella*, Althoff & Pellmyr, 2002; Wei et al., 2013) y otras especies que también se distribuyen en la península de Baja California, como las moscas cactófilas *Drosophila nigrospiracula* y *D. pachea* (Hurtado et al., 2004), el pseudoescopión cactófilo *Dinocheirus arizonensis* y la mosca que lo dispersa *Odontoloxozus longicornis* (Pfeiler et al., 2009).

El último máximo glacial se ha considerado a menudo como una posible explicación de los procesos de expansión poblacional (Hewitt, 2004 en Jenkins et al., 2018). Pellmyr & Leebens-Mack, (1999) con base en registro fósil, evidenciaron cambios periódicos en la distribución histórica de las poblaciones de las plantas hospederas (*H. whipplei*) que solían abarcar el desierto de Mojave y Sonora durante la última glaciación (Spaulding, 1990 en Segraves & Pellmyr, 2001; Van Devender, 1991). Estos sucesos pudieron haber desempeñado un papel en la historia demográfica de *T. maculata*, llevando a la población a través de cuellos de botella seguidos de procesos de expansión poblacional, como se ha demostrado en poblaciones de insectos asociadas a las plantas hospederas durante el Pleistoceno (1.8 Ma y 10, 000 años) (Cole, 1986; King & Van Devender, 1977; Segraves & Pellmyr, 2001a).

Entre tanto, para *P. marginatus* fue obtenida una red haplotípica con muchas reticulaciones (Fig. 10) que se caracteriza por la presencia de algunas ramas separadas por un gran número de mutaciones, mientras que otras presentan pocas mutaciones. Este tipo de red indica que la población de esta especie se encuentra en equilibrio demográfico. Este patrón coincide con el reportado para el colibrí de Xantus, endémico de la península de Baja California (*Hylocharis xantusii*, González-Rubio et al., 2016), así como en la mosca *D. arizonae* (Pfeiler, 2019). A pesar de ser una especie especialista en su interacción con *H. whipplei*, *P. marginatus* presenta un patrón demográfico diferente asociado con un mayor tamaño poblacional donde se reduce el efecto de la deriva causado por reducciones poblaciones históricos de su planta huésped.

Para ambas especies, se encontraron una gran cantidad de haplotipos únicos hasta ahora no documentados, que se distribuyen a lo largo de la península de Baja California, y una menor cantidad de haplotipos compartidos con la región norte de la distribución de las especies (Tabla 15). Estos resultados podrían atribuirse a la exploración de nuevas áreas, y a la variabilidad biológica y de ecorregiones presentes a lo largo de la península de Baja California. El conocimiento de nuevos haplotipos en una especie proporciona información sobre la variabilidad genética de las poblaciones, su historia evolutiva, y la conectividad genética entre regiones. Además, los altos niveles de diversidad genética se consideran importantes indicativos del potencial adaptativo de las poblaciones silvestres. Con base en estos conocimientos se pueden establecer estrategias de conservación (Markert et al., 2010; Spielman et al., 2004; J. C. Teixeira & Huber, 2021; Weeks et al., 2016) que permitan la permanencia de las especies.

Capítulo 5. Conclusiones

La evaluación de la estructura genética de las polillas a lo largo de la península de Baja California no encontró estructuración genética a lo largo de la península, probablemente debido a la historia demográfica, tamaño poblacional y flujo genético de las especies. Además, se determinó que la distancia es un factor que no afecta significativamente a las poblaciones de polillas. Para complementar los resultados obtenidos en esta investigación se sugiere utilizar marcadores nucleares como los microsatélites o SNPs (Single Nucleotide Polymorphism) que permitan detectar flujo génico limitado de estructuración más reciente.

Entre las dos especies estudiadas, la polilla comensalista *P. marginatus* presentó mayor diversidad genética en comparación con la polilla polinizadora *T. maculata*. Lo anterior puede estar relacionado con el tamaño poblacional y los caracteres de historia de vida de las especies. Futuros estudios enfocados en estimar el tamaño poblacional de ambas especies ayudarán a esclarecer estas interrogantes. Este estudio evidenció que la península de Baja California comparte diversidad genética con el norte de la distribución de las dos especies. Sin embargo, en la península de Baja California se encontraron una mayor cantidad de haplotipos no registrados previamente. Las historias demográficas revelaron que *T. maculata* pasó por un proceso de expansión poblacional, probablemente influenciado por cambios en el área de distribución de la planta hospedera durante el último máximo glacial. Mientras que *P. marginatus* ha mantenido una población estable por su mayor tamaño poblacional que reduce los efectos de la deriva.

En este estudio se demostró cómo las interacciones ecológicas moldean el nivel y distribución de la variación genética de especies que interactúan de manera obligatoria con una planta del chaparral. Futuras investigaciones ayudarían a tener una mejor comprensión sobre los atributos de la historia de vida de las larvas como el número de huevos por puesta, la cantidad de puestas por hembra y la distancia de dispersión de *P. marginatus*. También deben explorarse otras áreas en las que se distribuye *H. whipplei*, como el desierto de Sonora, que permitiría examinar la diversidad genética de las poblaciones de polillas distribuidas en el continente y el efecto peninsular sobre la diversidad genética de estas especies. Finalmente, es necesario realizar investigaciones semejantes en otros modelos de estudio como *P. cinereus* y *P. aenescens*. Y considerar abordar estas investigaciones desde un punto de vista tritrófico, en el que se consideren a las avispas parasitoides de las larvas.

Literatura citada

- Aker, C. L. (1982). Spatial and temporal dispersion patterns of pollinators and their relationship to the flowering strategy of *Yucca whipplei* (Agavaceae). *Oecologia*, 54(2), 243–252. <https://doi.org/10.1007/BF00378399>
- Aker, C. L., & Udovic, D. (1981). Oviposition and pollination behavior of the yucca moth, *Tegeticula maculata* (Lepidoptera: Prodoxidae), and its relation to the reproductive biology of *Yucca whipplei* (Agavaceae). *Oecologia*, 49(1), 96–101. <https://doi.org/10.1007/BF00376905>
- Alamo-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 Maestría en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. https://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1007/3010/1/De_la_Rosa_Conroy_17_oct_2019.pdf
- Alamo-Herrera, C. 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 pollination mutualism. *Biological Journal of the Linnean Society*, 136(2), 364–374. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blac031>
- Althoff, D. M., Groman, J. D., Segraves, K. A., & Pellmyr, O. (2001). Phylogeographic Structure in the Bogus Yucca Moth *Prodoxus quinquepunctellus* (Prodoxidae): Comparisons with Coexisting Pollinator Yucca Moths. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(1), 117–127. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.0995>
- Althoff, D. M., & Pellmyr, O. (2002). Examining genetic structure in a bogus yucca moth: a sequential approach to phylogeography. *Evolution*, 56(8), 1632–1643. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01475.x>
- Althoff, D. M., Segraves, K. A., & Sparks, J. P. (2004). Characterizing the interaction between the bogus yucca moth and yuccas: do bogus yucca moths impact yucca reproductive success? *Oecologia*, 140(2), 321–327. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1584-5>
- Althoff, D. M., Svensson, G. P., & Pellmyr, O. (2007a). The influence of interaction type and feeding location on the phylogeographic structure of the yucca moth community associated with *Hesperoyucca whipplei*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(2), 398–406. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.10.015>
- Althoff, D. M., Svensson, G. P., & Pellmyr, O. (2007b). The influence of interaction type and feeding location on the phylogeographic structure of the yucca moth community associated with *Hesperoyucca whipplei*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(2), 398–406. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.10.015>
- Althoff, D. M., & Thompson, J. N. (2001). Geographic structure in the searching behaviour of a specialist parasitoid: combining molecular and behavioural approaches. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(3), 406–417. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00286.x>
- Arteaga, M. C., Medellín, R. A., Luna-Ortíz, P. A., Heady, P. A., & Frick, W. F. (2018). Genetic diversity distribution among seasonal colonies of a nectar-feeding bat (*Leptonycteris yerbabuenae*) in the

Baja California Peninsula. *Mammalian Biology*, 92, 78–85.
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.04.008>

- Ávila-Herrera, C. L., Pacheco-Almanzar, E., Guevara-Chumacero, L. M., Velázquez-Aragón, J. A., Serrato-Díaz, A., Ramírez-Saad, H., & Ibáñez, A. L. (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(6), 95.
<https://doi.org/10.1007/s00227-021-03907-x>
- Avice, J. C. (2009). Phylogeography: Retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36(1), 3–15.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x>
- Avice, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A., & Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 489–522.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.002421>
- Berggren, Å., Björkman, C., Bylund, H., & Ayres, M. P. (2009). The distribution and abundance of animal populations in a climate of uncertainty. *Oikos*, 118(8), 1121–1126.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17558.x>
- Bronstein, J. L., & Ziv, Y. (1997). Costs of two non-mutualistic species in a yucca/yucca moth mutualism. *Oecologia*, 112(3), 379. <https://doi.org/10.1007/s004420050323>
- Brower, A. V. (1994). Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(14), 6491–6495. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.14.6491>
- Carmona, D., Fitzpatrick, C. R., & Johnson, M. T. J. (2015). Fifty years of co-evolution and beyond: integrating co-evolution from molecules to species. *Molecular Ecology*, 24(21), 5315–5329.
<https://doi.org/10.1111/mec.13389>
- Chakraborty, R. (1993). Analysis of Genetic Structure of Populations: Meaning, Methods, and Implications. En *Human Population Genetics* (pp. 189–206). Springer US.
https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2970-5_14
- Cheng-Ruei, L. & Mitchell-Olds, T. (2011). Quantifying effects of environmental and geographical factors on patterns of genetic differentiation. *Molecular Ecology*, 20(22), 4631–4642.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05310.x>
- Clary, K. H. (2001). *The Genus Hesperoyucca (Agavaceae) In The Western United States And Mexico: New Nomenclatural Combinations*. *SIDA, Contributions to Botany*, 19(4), 839-847.
<https://www.jstor.org/stable/41967935>
- Cole, K. L. (1986). The Lower Colorado River Valley: A Pleistocene Desert. *Quaternary Research*, 25(3), 392–400. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(86\)90010-4](https://doi.org/10.1016/0033-5894(86)90010-4)
- Correa, M. (2010). *Análisis de la diversidad genética de Pardosa sierra Banks, 1898 (Araneae: Lycosidae) en la península de Baja California, México* [Tesis de Doctorado, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.].

http://dspace.cibnor.mx:8080/bitstream/handle/123456789/411/correa_m.pdf?sequence=4&isAllowed=y

- Crandall, K. A., Bininda-Emonds, O. R. P., Mace, G. M., & Wayne, R. K. (2000). Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, *15*(7), 290–295. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01876-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01876-0)
- 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>
- Davis, D. R. (1967). A Revision of the Moths of the Subfamily Prodoxinae (Lepidoptera: Incurvariidae). *Bulletin of the United States National Museum*, *255*, 1–170. <https://doi.org/10.5479/si.03629236.255.1>
- 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*(2), 183–196. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.154>
- Dupanloup, I., Schneider, S., & Excoffier, L. (2002). A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology*, *11*(12), 2571–2581. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01650.x>
- Ellegren, H., & Galtier, N. (2016). Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics*, *17*(7), 422–433. <https://doi.org/10.1038/nrg.2016.58>
- Excoffier, L., & Lischer, H. (2011). *ARLEQUIN Ver 3.5.1.3 User Manual An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis*. <http://cmpg.unibe.ch/software/arlequin3513/man/Arlequin35.pdf>
- Forster, P., Torroni, A., Renfrew, C., & Röhl, A. (2001). Phylogenetic Star Contraction Applied to Asian and Papuan mtDNA Evolution. *Molecular Biology and Evolution*, *18*(10), 1864–1881. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003728>
- Freedman, H. I., Addicott, J. F., & Rai, B. (1983). *Nonobligate and Obligate Models of Mutualism In H. Freedman & C. Strobeck (Eds.), Population biology. Lecture Notes in Biomathematics*, (pp. 349–354). Springer-Verlag. https://doi.org/10.1007/978-3-642-87893-0_44
- Garnier, J., & Lafontaine, P. (2022). Life history traits and dispersal shape neutral genetic diversity in metapopulations. *Journal of Mathematical Biology*, *84*(6), 45. <https://doi.org/10.1007/s00285-022-01749-9>
- Godsoe, W., Murray, R., & Plank, M. J. (2015). The effect of competition on species' distributions depends on coexistence, rather than scale alone. *Ecography*, *38*(11), 1071–1079. <https://doi.org/10.1111/ecog.01134>
- 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>

- Gorelick, R. (2015). *Hesperoyucca whipplei*. *Cactus and Succulent Journal*, 87(6), 269–270. <https://doi.org/10.2985/015.087.0607>
- Groman, & Pellmyr. (2000). Rapid evolution and specialization following host colonization in a yucca moth. *Journal of Evolutionary Biology*, 13(2), 223–236. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00159.x>
- Gucker, C. L. (2012). *Hesperoyucca whipplei*, *H. newberryi*. Fire Effects Information System. <https://www.fs.fed.us/database/feis/plants/forb/hesspp/all.html#18>
- Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1442), 183–195. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1388>
- Holland, J. N., & Bronstein, J. L. (2008). Mutualism. En *Encyclopedia of Ecology* (pp. 2485–2491). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00673-X>
- Hurtado, L. A., Erez, T., Castrezana, S., & Markow, T. A. (2004). Contrasting population genetic patterns and evolutionary histories among sympatric Sonoran Desert cactophilic *Drosophila*. *Molecular Ecology*, 13(6), 1365–1375. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02169.x>
- 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*, 6(9), e5684. <https://doi.org/10.7717/peerj.5684>
- Keeley, J. E., Keeley, S. C., Swift, C. C., & Lee, J. (1984). Seed Predation Due to the Yucca-moth Symbiosis. *American Midland Naturalist*, 112(1), 187. <https://doi.org/10.2307/2425472>
- King, J. E., & Van Devender, T. R. (1977). Pollen Analysis of Fossil Packrat Middens from the Sonoran Desert. *Quaternary Research*, 8(2), 191–204. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(77\)90045-X](https://doi.org/10.1016/0033-5894(77)90045-X)
- Leebens-Mack, J. (2004). Patterns of Genetic Structure among Populations of an Oligophagous Pollinating Yucca Moth (*Tegeticula yuccasella*). *Journal of Heredity*, 95(2), 127–135. <https://doi.org/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. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb02019.x>
- Loveless, M. D., & Hamrick, J. L. (1984). Ecological Determinants of Genetic Structure in Plant Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1), 65–95. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.000433>
- Lübeck, M. (2004). Molecular Characterization of *Rhizoctonia solani*. En *Applied Mycology and Biotechnology* (Vol. 4, Número C, pp. 205–224). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1874-5334\(04\)80011-X](https://doi.org/10.1016/S1874-5334(04)80011-X)
- Lynch, M. (2010). Evolution of the mutation rate. *Trends in Genetics*, 26(8), 345–352. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2010.05.003>

- Markert, J. A., Champlin, D. M., Gutjahr-Gobell, R., Grear, J. S., Kuhn, A., McGreevy, T. J., Roth, A., Bagley, M. J., & Nacci, D. E. (2010). Population genetic diversity and fitness in multiple environments. *BMC Evolutionary Biology*, *10*(1), 205. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-205>
- Márquez, A., Maldonado, J. E., González, S., Beccaceci, M. D., Garcia, J. E., & Duarte, J. M. B. (2006). Phylogeography and Pleistocene demographic history of the endangered marsh deer (*Blastocerus dichotomus*) from the Río de la Plata Basin. *Conservation Genetics*, *7*(4), 563–575. <https://doi.org/10.1007/s10592-005-9067-8>
- Mathis, K. A., & Bronstein, J. L. (2020). Our Current Understanding of Commensalism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *51*(1), 167–189. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011720-040844>
- Memmott, J., Gibson, R., Carneiro, L. G., Henson, K., Heleno, R. H., Mikel, M. L., & Pearce, S. (2007). The conservation of ecological interactions. En *Insect Conservation Biology* (Número May 2014, pp. 226–244). CAB International. <https://doi.org/10.1079/9781845932541.0226>
- Mougi, A. (2016). The roles of amensalistic and commensalistic interactions in large ecological network stability. *Scientific Reports*, *6*(1), 29929. <https://doi.org/10.1038/srep29929>
- Nunes, C. E. P., Maruyama, P. K., Azevedo-Silva, M., & Sazima, M. (2018). Parasitoids Turn Herbivores into Mutualists in a Nursery System Involving Active Pollination. *Current Biology*, *28*(6), 980–986.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.02.013>
- Pellmyr, O. (1997). Pollinating Seed Eaters: Why is Active Pollination so Rare? *Ecology*, *78*(6), 1655. <https://doi.org/10.2307/2266090>
- Pellmyr, O. (2003). Yuccas, Yucca Moths, and Coevolution: A Review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *90*(1), 35. <https://doi.org/10.2307/3298524>
- Pellmyr, O., Balcázar-Lara, M., Althoff, D. M., Segreaves, K. A., & Leebens-Mack, J. (2006). Phylogeny and life history evolution of *Prodoxus yucca* moths (Lepidoptera: Prodoxidae). *Systematic Entomology*, *31*(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2005.00301.x>
- Pellmyr, O., & Leebens-Mack, J. (1999). Forty million years of mutualism: Evidence for Eocene origin of the yucca-yucca moth association. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *96*(16), 9178–9183. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.16.9178>
- Pfeiler, E. (2019). Genetic Diversity and Demographic History in the Cactophilic *Drosophila repleta* Species Group (Diptera: Drosophilidae) in North America Inferred from Mitochondrial DNA Barcodes. *Journal of Heredity*, *110*(1), 34–45. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy023>
- Pfeiler, E., Bitler, B. G., Castrezana, S., Matzkin, L. M., & Markow, T. A. (2009). Genetic diversification and demographic history of the cactophilic pseudoscorpion *Dinocheirus arizonensis* from the Sonoran Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *52*(1), 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.12.020>
- Pfeiler, E., & Markow, T. A. (2011). Phylogeography of the Cactophilic *Drosophila* and Other Arthropods Associated with Cactus Necroses in the Sonoran Desert. *Insects*, *2*(2), 218–231. <https://doi.org/10.3390/insects2020218>

- Powell, J. A. (1992). Interrelationships of yuccas and yucca moths. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(1), 10–15. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90191-D](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90191-D)
- Powell, J. A. (2013). Longevity and Individual Activity of the Yucca Moth, *Tegeticula maculata extranea* (Prodoxidae), Based on Mark-Release Monitoring. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 67(3), 187–195. <https://doi.org/10.18473/lepi.v67i3.a5>
- Rebman, J. P., Roberts, N. C., & Ezcurra, E. (2012). *Baja California Plant Field Guide* (3rd ed.). San Diego Natural History Museum. Sunbelt publications.
- Riley, C. V. (1892). The Yucca Moth and Yucca Pollination. *Missouri Botanical Garden Annual Report*, 99–158. <https://doi.org/10.2307/2992075>
- Romiguier, J., Gayral, P., Ballenghien, M., Bernard, A., Cahais, V., Chenuil, A., Chiari, Y., Dernet, R., Duret, L., Faivre, N., Loire, E., Lourenco, J. M., Nabholz, B., Roux, C., Tsagkogeorga, G., Weber, A. A.-T., Weinert, L. A., Belkhir, K., Bierne, N., Galtier, N. (2014). Comparative population genomics in animals uncovers the determinants of genetic diversity. *Nature*, 515(7526), 261–263. <https://doi.org/10.1038/nature13685>
- Rozas, J., Sánchez-DelBarrio, J. C., Messeguer, X., & Rozas, R. (2003). DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*, 19(18), 2496–2497. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg359>
- Sakai, S. (2002). A review of brood-site pollination mutualism: plants providing breeding sites for their pollinators. *Journal of Plant Research*, 115(3), 161–168. <https://doi.org/10.1007/s102650200021>
- Segraves, K. A., & Pellmyr, O. (2001a). 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. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01275.x>
- Segraves, K. A., & Pellmyr, O. (2001b). 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. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01275.x>
- Shapiro, J. M., & Addicott, J. F. (2003). Regulation of moth–yucca mutualisms: mortality of eggs in oviposition-induced ‘damage zones’. *Ecology Letters*, 6(5), 440–447. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00450.x>
- Sicaeros, N. (2023). *Distribución de la diversidad genética de Tegeticula baja (Lepidoptera: Prodoxidae), polillas polinizadoras de yuca endémicas de la península de Baja California*. [Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3834>.
- Snell, R. S., & Addicott, J. F. (2008). Limiting the success of stem borers (*Prodoxus quinquepunctellus*) in yuccas: indirect effects of ants, aphids, and fruit position. *Ecological Entomology*, 33(1), 119–126. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00946.x>
- Soberón, J. M. (2010). Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33(1), 159–167. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06074.x>

- Spielman, D., Brook, B. W., & Frankham, R. (2004). Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(42), 15261–15264. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403809101>
- Teixeira, J. C., & Huber, C. D. (2021). The inflated significance of neutral genetic diversity in conservation genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(10). <https://doi.org/10.1073/pnas.2015096118>
- Thompson, J. N. (1999). The Evolution of Species Interactions. *Science*, *284*(5423), 2116–2118. <https://doi.org/10.1126/science.284.5423.2116>
- Tian, E., Nason, J. D., Machado, C. A., Zheng, L., Yu, H., & Kjellberg, F. (2015). Lack of genetic isolation by distance, similar genetic structuring but different demographic histories in a fig-pollinating wasp mutualism. *Molecular Ecology*, *24*(23), 5976–5991. <https://doi.org/10.1111/mec.13438>
- Trần, J. K., Ylioja, T., Billings, R. F., Régnière, J., & Ayres, M. P. (2007). Impact of Minimum Winter Temperatures on the Population Dynamics of *Dendroctonus frontalis*. *Ecological Applications*, *17*(3), 882–899. <https://doi.org/10.1890/06-0512>
- Turner, M. G. (1989). Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *20*(1), 171–197. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001131>
- Turner, R., Bowers, J., & Burgess, T. (1995). *Sonoran Desert Plants: An Ecological Atlas*. The University of Arizona Press. https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=IbKmK2_Tn74C&oi=fnd&pg=PR9&dq=Sonoran+Desert+Plants:+an+Ecological+Atlas&ots=Z2BtYC48Jo&sig=j5Nva6vRwxVtb4PQKHACdVhuRi4#v=onepage&q=Sonoran%20Desert%20Plants%3A%20an%20Ecological%20Atlas&f=false.
- Udovic, D. (1981). Determinants of fruit set in *Yucca whipplei*: Reproductive expenditure vs. pollinator availability. *Oecologia*, *48*(3), 389–399. <https://doi.org/10.1007/BF00346500>
- Udovic, D., & Aker, C. (1981). Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. *Oecologia*, *49*(2), 245–248. <https://doi.org/10.1007/BF00349196>
- Scott Anderson, R. (1991). Packrat Middens: The last 40,000 Years of Biotic Change. Edited by J. L. Betancourt, T. R. Van Devender, and P. S. Martin. The University of Arizona Press, Tucson, AZ, 1990, 467 pp. \$55.00. *Quaternary Research*, *35*(2), 298–299. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(91\)90075-G](https://doi.org/10.1016/0033-5894(91)90075-G)
- Weeks, A. R., Stoklosa, J., & Hoffmann, A. A. (2016). Conservation of genetic uniqueness of populations may increase extinction likelihood of endangered species: the case of Australian mammals. *Frontiers in Zoology*, *13*(1), 31. <https://doi.org/10.1186/s12983-016-0163-z>
- Wei, S.-J., Shi, B.-C., Gong, Y.-J., Jin, G.-H., Chen, X.-X., & Meng, X.-F. (2013). Genetic Structure and Demographic History Reveal Migration of the Diamondback Moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) from the Southern to Northern Regions of China. *PLoS ONE*, *8*(4), e59654. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059654>
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N. M., ... Svenning, J. (2013). The

role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88(1), 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>

Wright, S. (1943). Isolation by Distance. *Genetics*, 28(2), 114–138. <https://doi.org/10.1093/genetics/28.2.114>

Xu, B., Sun, G., Wang, X., Lu, J., Wang, I. J., & Wang, Z. (2017). Population genetic structure is shaped by historical, geographic, and environmental factors in the leguminous shrub *Caragana microphylla* on the Inner Mongolia Plateau of China. *BMC Plant Biology*, 17(1), 200. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1147-7>

Anexos

Tabla 6. Sitios de muestreo de *Hesperoyucca whipplei* a lo largo de la península de Baja California.

Sitio de muestreo	Coordenadas	Mes de floración	Ecosistema
H6 (San Pedro Mártir)	30.9583 N -115.67996 O	Marzo	Chaparral de A. <i>fasciculatum</i>
H7 (Las macetas)	32.47036 N -116.57556 O	Mayo	Chaparral de A. <i>fasciculatum</i>
H8 (Rancho "Mi querido viejo")	32.55075 N -116.42835 O	Mayo	Chaparral de A. <i>fasciculatum</i>
H9 (Parque eólico)	32.55066 N -116.07469 O	Mayo	Bosque de pino <i>Pinus cembroides</i>
H10 (Vallecitos)	32.53178 N -116.09778 O	Mayo	Chaparral abierto
H11 (Los pinitos)	32.47689 N -116.12991 O	Mayo	Chaparral de A. <i>fasciculatum</i>
H12 (Basurero)	31.5313164 N -116.301836 O	Abril	Chaparral con matorral costero
H13 (Valle de la trinidad)	31.41693 N -115.73218 O	Mayo	Matorral desértico
H14 (Pino solo)	31.75579 N -115.99636 O	Mayo	Chaparral
H17 (Ejido Eréndira)	31.33218 N -116.32362 O	Abril	Matorral costero
H18 (San Juan de las Pulgas)	31.42715 N -116.45281 O	Abril	Matorral costero
H19 (Las chamaebantias)	31.95886 N -116.36899 O	Mayo	Chaparral de A. <i>fasciculatum</i>
H20 (Las chamaebantias 2)	31.91898 N -116.37366 O	Mayo	Chaparral de A. <i>fasciculatum</i>
H22 (Entrada San Jacinto)	31.44687 N -116.29585 O	Abril	Matorral costero

H23 (Piñoneros)	30.9648 N -115.614 O	Marzo	Chaparral con bosque de pino (<i>P. cembroides</i>)
H24 (Sin nombre)	30.98052 N -115.65398 O	Marzo	Chaparral
H25 (Sierra San Francisco)	27.53539 N -113.10602 O	Febrero	Chaparral
H26 (Cerro Precioso)	27.5726 N -113.07589 O	Febrero	Chaparral
H27 (Sierra San Francisco 3)	27.58838 N -113.04947 O	Febrero	Chaparral

Tabla 7. Frecuencias de haplotipos basados en 680 pb del gen *COI* de *T. maculata* en la península de Baja California.

Sitios															
Hap.	6	7	8	9	10	11	12	14	17	18	19	22	23	24	n
H1		1													1
H2		6	7		3	6	3	6	3	3	2	4	1	6	50
H3		1													1
H4				1	1		3								5
H5					1			1							2
H6								1							1
H7											1			1	2
H8									1						1
H9	3								2				1	1	7
H10									1						1
H11										2					2
H12	1											1			2
H13	1														1
H14	1													1	2
H15	1														1
H16													1		1

En sombreado se muestran los haplotipos únicos (presente en solo un individuo). n, número de individuos que comparten haplotipo.

Tabla 8. Frecuencias de haplotipos basados en 680 pb del gen *COI* para *P. marginatus* en la península de Baja California.

Sitio																	n
Hap	6	7	8	9	10	11	12	13	14	17	18	19	20	22	23	24	
H1		1			1						2		1				5
H2		1															1
H3		1				1						1			1		4
H4		1			1		1										3
H5		1	1														2
H6	1	1	1	1	1			1	2	1				1			10
H7		1				1	1						1				4
H8		1															1
H9			1														1
H10			1														1
H11			1														1
H12			1														1
H13				1					1								2
H14					1												1
H15					1												1
H16						1											1
H17						1											1
H18						1											1
H19						1											1
H20								1									1
H21							1	1	3	1							6
H22								1	1	1				1			4
H23												1					1
H24							1										1
H25							1										1
H26							1										1
H27										1						1	2
H28										2							2
H29										1				1			2

Tabla 11. Matriz de la distancia genética (F_{st}) entre secuencias de *Tegeticula maculata* de cada región estudiada.

	Región 1	Región 2	Región 3	Región 4
Región 1	0	NA	NA	NA
Región 2	0.01092	0	NA	NA
Región 3	0.01196	0.00760	0	NA
Región 4	0.31183	0.23223	0.15116	0

Tabla 12. Matriz de la distancia genética (F_{st}) entre secuencias de *Prodoxus marginatus* de cada región estudiada.

	Región 1	Región 2	Región 3	Región 4
Región 1	0	NA	NA	NA
Región 2	-0.01409	0	NA	NA
Región 3	-0.01810	-0.03481	0	NA
Región 4	0.05673	0.07244	0.05780	0

Tabla 13. Frecuencias de haplotipos basados en 680 pb del gen *COI* para la distribución geográfica de *T. maculata*.

Sitios																			
Hap.	6	7	8	9	10	11	12	14	17	18	19	22	23	24	JP	SD	PF	GC	n
H1		1																	1
H2		6	7		3	6	3	6	3	3	2	4	1	6		1	1		52
H3		1																	1
H4				1	1		3												5
H5					1			1											2
H6								1											1
H7											1			1					2
H8									1										1
H9	3								2				1	1					7
H10									1										1
H11										2									2
H12	1											1							2
H13	1																		1
H14	1													1					2
H15	1														1				2

	H2 (3), H4 (1), H5 (1),	H1 (1), H4 (1), H6 (1), H14 (1), H15 (1)
11	Total = 1	Total = 6
	H2 (6)	H3 (1), H7 (1), H16 (1), H17 (1), H18 (1), H19 (1)
12	Total = 2	Total = 6
	H2 (3), H4 (3)	H4 (1), H7 (1), H21 (1), H24 (1), H25 (1), H26 (1)
13		Total = 4
		H11 (1), H20 (1), H21 (1), H22 (1)
14	Total = 3	Total = 4
	H2 (6), H5 (1), H6 (1)	H6 (2), H13 (1), H21 (3), H22 (1)
17	Total = 4	Total = 6
	H2 (3), H8 (1), H9 (2), H10 (1)	H6 (1), H21 (1), H22 (1), H27 (1), H28 (2), H29 (1),
18	Total = 2	Total = 4
	H2 (3), H11 (1)	H1 (2), H30 (1), H31 (1), H32 (2)
19	Total = 2	Total = 4
	H2 (2), H7 (1)	H3 (1), H30 (1), H31 (1), H32 (1)
20		Total = 2
		H1 (1), H7 (1)
22	Total = 2	Total = 6
	H2 (24), H12 (1)	H6 (1), H22 (1), H29 (1), H33 (1), H34 (1), H35 (1), H36 (1)
23	Total = 3	Total = 2
	H2 (1), H9 (1), H16 (1)	H3 (1), H38 (1)
24	Total = 4	Total = 8
	H2 (6), H7 (1), H9 (1), H14 (1)	H27 (1), H37 (2), H39 (1), H40 (1), H41 (1), H42 (1), H43 (1), H44 (1)
25		Total = 1
		H25 (2)
26		Total = 1
		H37 (5)

27		Total = 2
		H37 (1), H45 (1)
JP	Total = 2	Total = 3
	H15 (1), H18 (1)	H27 (1), H37 (1), H59 (1)
SD	Total = 1	Total = 4
	H2 (1)	H4 (1), H6 (1), H44 (1), H56 (1)
PF	Total = 1	Total = 4
	H17 (1)	H17 (1), H23 (1), H31 (1), H57 (1)
GC	Total = 3	
	H19 (2), H20 (1), H21 (1)	
BSD		Total = 5
		H1 (1), H2 (1), H3 (1), H7 (2), H55 (1)
SB		Total = 4
		H3 (1), H48 (1), H61 (1), H62 (1)
KC		Total = 3
		H52 (1), H53 (1), H58 (1)
K		Total = 5
		H46 (1), H49 (1), H59 (1), H54 (1), H60 (1)

Tabla 16. Relación entre la cantidad de larvas y frutos totales por sitio de muestreo.

Sitio	<i>Tegeticula maculata</i>	Frutos por sitio	Promedio	<i>Prodoxus marginatus</i>	Frutos por sitio	Promedio
H6 (San Pedro Mártir)	15	11	1.3	67	11	6.09
H7 (Las macetas)	24	29	0.8	128	29	4.41
H8 (Rancho "Mi querido viejo")	25	27	0.9	132	27	4.88
H9 (Parque eólico)	0	2	0	7	2	3.5
H10 (Vallecitos)	2	10	0.2	49	10	4.9
H11 (Los pinitos)	1	10	0.1	30	10	3
H12 (Basurero)	1	13	0.07	135	13	10.38

H13 (Valle de la trinidad)	0	7	0	9	7	1.28
H14 (Pino solo)	5	1	5	11	1	11
H17 (Ejido Eréndira)	9	20	0.45	171	20	8.55
H18 (San Juan de las Pulgas)	2	5	0.4	22	5	4.4
H19 (Las chamaebatias)	5	5	1	10	5	2
H20 (Las chamaebatias 2)	0	4	0.75	7	4	1.75
H22 (Entrada San Jacinto)	2	11	0.18	49	11	4.45
H23 (Piñoneros)	7	3	2.33	4	3	1.33
H24 (Sin nombre)	21	25	0.84	143	25	5.72
H25 (Sierra San Francisco)	0	2	0	4	2	2
H26 (Cerro Precioso)	0	9	0	22	9	2.4
H27 (Sierra San Francisco 3)	0	33	0	54	33	1.63

Tabla 17. Identidad de los haplotipos por individuos de *Tegeticula maculata*.

<i>Tegeticula maculata</i>			
Haplotipo	Individuos		
Haplotipo 1	H7_1_TGM		
Haplotipo 2	H7_3_A_TGM	H14_6_3_TGM	H24_12_2_TGM H24_13_TGM Halotipo D Haplotipo F
	H7_3_B_TGM	H14_6_4_TGM	
	H7_4_TGM	H14_9_2_TGM	
	H7_6_TGM	H14_9_3_TGM	
	H7_9_TGM	H19_2_TGM	
	H7_10_TGM	H19_6_TGM	
	H8_1_TGM	H12_4_B_TGM	
	H8_2_TGM	H12_10_TGM	
	H8_4_TGM	H12_13_TGM	

	H8_8_TGM H8_8_TGM(2) H8_11_TGM H8_12_TGM H10_1_TGM H10_1_2_TGM H10_11_TGM H11_1_TGM H11_12_TGM H11_15_TGM H11_16_TGM H11_17_TGM H11_18_TGM H14_1_TGM H14_6_TGM	H17_6_3_TGM H17_9_TGM H17_10_TGM H18_13_TGM H18_13_3_TGM H18_13_2_TGM H22_8_2_TGM H22_1_TGM H22_1_B_TGM H22_8_TGM H24_3_TGM H23_10_B_TGM H24_1_TGM H24_11_TGM H24_12_TGM	
Haplotipo 3	H7_16_TGM		
Haplotipo 4	H9_11_TGM H10_11_2_TGM H12_2_TGM H12_4_TGM H12_4_A_TGM		
Haplotipo 5	H10_12_TGM H14_6_2_TGM		
Haplotipo 6	H14_9_TGM		
Haplotipo 7	H19_7_TGM H24_6_2_TGM		
Haplotipo 8	H12_13_TGM		
Haplotipo 9	H17_6_TGM H17_6_2_TGM H6_10_TGM H6_10_A_TGM H6_10_B_TGM		

	H23_10_A_TGM H24_11_2_TGM		
Haplotipo 10	H17_11_TGM		
Haplotipo 11	H18_6_TGM H18_6_2_TGM		
Haplotipo 12	H22_1_A_TGM H6_9_B_TGM		
Haplotipo 13	H6_1_TGM		
Haplotipo 14	H6_9_TGM H24_6_TGM		
Haplotipo 15	H6_9_A_TGM Haplotipo G		
Haplotipo 16	H23_10_TGM		
Haplotipo 17	Haplotipo C		
Haplotipo 18	Haplotipo E		
Haplotipo 19	Haplotipo L		
Haplotipo 20	Haplotipo M		
Haplotipo 21	Haplotipo K		

Tabla 18. Identidad de los haplotipos por individuos de *Prodoxus marginatus*.

<i>Prodoxus marginatus</i>			
Haplotipo	Individuo	Haplotipo	Individuo
Haplotipo 1	H7_1_PX	Haplotipo 31	H18_6_2_PX PX_M25
	H10_1_3_PX		
	H20_3_1_PX		
	H18_13_PX		
	H18_13_2_PX		
	PX_M14		
Haplotipo 2	H7_3_PX PX_M23	Haplotipo 32	H18_13_3_PX
Haplotipo 3	H7_4_PX H11_1_PX	Haplotipo 33	H22_1_2_PX H6_9_2_PX

	H19_9_PX H23_10_PX PX_M12		
Haplotipo 4	H7_6_PX H10_3_PX H12_2_PX PX_M19	Haplotipo 34	H22_2_PX
Haplotipo 5	H7_9_PX H8_6_PX	Haplotipo 35	H22_8_PX
Haplotipo 6	H7_10_PX H8_11_PX H9_11_1_PX H10_1_2_PX H13_3_PX H14_1_PX H14_1_PX(2) H17_5_PX H22_2_3_PX H6_9_1_PX PX_M24	Haplotipo 36	H22_8_3_PX
Haplotipo 7	H7_16_PX(2) H11_15_PX H20_3_PX H12_10_PX(2) PX_M18 PX_M22	Haplotipo 37	H6_1_PX H6_1_1_PX H6_9_PX H6_10_PX H6_10_1_PX H24_6_PX H24_12_PX(2) H25_6_PX H25_6_1_PX H26_11_PX H26_12_PX H26_12_PX(2) H26_13_PX(2)

			H26_13_PX H27_11_PX PX_M28
Haplotipo 8	H7_16_PX	Haplotipo 38	H23_10_1_PX
Haplotipo 9	H8_1_PX	Haplotipo 39	H24_1_PX
Haplotipo 10	H8_2_PX	Haplotipo 40	H24_3_PX
Haplotipo 11	H8_4_PX	Haplotipo 41	H24_7_PX
Haplotipo 12	H8_12_PX	Haplotipo 42	H24_12_PX
Haplotipo 13	H9_11_PX H14_4_PX(3)	Haplotipo 43	H24_13_PX(2) PX_M26
Haplotipo 14	H10_1_PX	Haplotipo 44	H27_11_PX
Haplotipo 15	H10_11_PX	Haplotipo 45	PX_M1
Haplotipo 16	H11_12_PX	Haplotipo 46	PX_M2
Haplotipo 17	H11_16_PX PX_M15	Haplotipo 47	PX_M3
Haplotipo 18	H11_17_PX	Haplotipo 48	PX_M5
Haplotipo 19	H11_18_PX	Haplotipo 49	PX_M6
Haplotipo 20	H13_1_PX	Haplotipo 50	PX_M7
Haplotipo 21	H13_1_1_PX H14_4_PX H14_4_PX(2) H14_6_PX H12_10_PX H17_4_PX(2)	Haplotipo 51	PX_M8
Haplotipo 22	H13_4_PX H14_9_PX H17_4_PX H22_2_PX(2)	Haplotipo 52	PX_M9
Haplotipo 23	H19_2_PX PX_M20	Haplotipo 53	PX_M10
Haplotipo 24	H12_1_PX	Haplotipo 54	PX_M11
Haplotipo 25	H12_1_A_PX	Haplotipo 55	PX_M13
Haplotipo 26	H12_1_B_PX	Haplotipo 56	PX_M16

Haplotipo 27	H17_9_PX H24_13_PX PX_M17	Haplotipo 57	PX_M21
Haplotipo 28	H17_9_A_PX H17_9_B_PX	Haplotipo 58	PX_M27
Haplotipo 29	H17_10_PX H22_1_PX	Haplotipo 59	PX_M29
Haplotipo 30	H18_6_PX	Haplotipo 60	PX_M30
		Haplotipo 61	PX_M4

