

UNIVERSIDAD DE SONORA

FACULTAD INTERINDISCIPLINARIA DE CIENCIAS
BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS

BIOGEOGRAFÍA EVOLUTIVA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS DE *Callisaurus*
draconoides (Reptilia:Phrynosomatidae) EN EL NOROESTE DE MÉXICO



TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

TUDO·LO·ILUMINAN

CON OPCIÓN EN:

RECURSOS NATURALES TERRESTRES

PRESENTA:

RUBÉN MARTÍNEZ GRIEGO

Hermosillo, Sonora

Septiembre, 2023.

Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

FORMATO DE APROBACIÓN

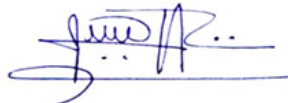
Los miembros del Comité de Tesis designado para revisar la Tesis de Rubén Martínez Griego la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito para obtener el Título de Licenciado en Biología con Opción en (Recursos naturales terrestres).



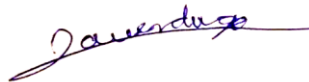
M.C. Nohelia Guadalupe Pacheco Hoyos
Director de tesis



Dr. Carlos Alonso Ballesteros Córdova
Sinodal Secretario



Ocean. Adolfo Bustamante Monge
Sinodal



Biol. Javier Edgar Verdugo Molina
Suplente

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a las personas que estuvieron presentes durante todo el proceso y esfuerzo que este supuso. A mi familia y amigos que estuvieron ahí dándome ánimos. También es para aquellos que ya no están y me hubiera gustado que vieran este esfuerzo que hice. Y finalmente se lo dedico también a mis sobrinos Sofía y Oscar, quienes vinieron a transformar mi vida y la de todos de la mejor manera posible.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco primeramente a la Universidad de Sonora, a la recién renombrada Facultad Interdisciplinaria de Ciencias Biológicas y de la Salud, y mayormente a mi directora de tesis M.C. Nohelia Guadalupe Pacheco Hoyos por haberme guiado durante el proceso de elaboración de este trabajo y también durante la carrera con las oportunidades que me dio para ser un mejor profesionista.

A mi comité de tesis por haber sido parte fundamental en el desarrollo y elaboración de este trabajo, cuya guía será de gran importancia para mí no solo durante este trabajo, sino durante el resto de mi carrera como profesionista en los años por venir. Me gustaría dar un agradecimiento a Ximena Valeria Martínez Miranda por haberme apoyado con material visual para este trabajo, así como a Karla Elisa Martínez Cota y a Samaí Arce Jiménez por haberme apoyado con sus trabajos anteriores de este organismo del cual profundizo en el presente trabajo.

Muchas gracias a todos los profesores y personas con las que conviví y crecí durante la carrera, sin ellos no sería yo mismo por esas experiencias únicas, buenas y malas que me ayudaron a ser quién soy en día.

Un agradecimiento a mi familia que me tuvo paciencia durante todo este proceso, por aguantarme y apoyarme con esta odisea en la que me embarqué al elaborar esta tesis. Y también un agradecimiento muy importante a todos mis amigos que estuvieron ahí durante mi paso por la carrera, pero sobre todo a Stephany Alejandra Lopez Rivera que fue quién más ánimos y más tiempo estuvo ahí durante todo este tiempo.

Y por último un agradecimiento muy especial para mí, por haberme permitido y no rendido con este trabajo y seguir adelante con ello a pesar de los altibajos que tuve durante todo el proceso; por no rendirme cuando pude y por no desistir a pesar de no poder ver el arcoíris al final de la tormenta por mucho tiempo. Y, sobre todo, por haber escogido esta carrera que disfruté con todo mi ser y no haberme dejado llevar por la opinión de otros sobre mi futuro en aquel entonces.

ÍNDICE

FORMATO DE APROBACIÓN	i
DEDICATORIA.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
LISTA DE TABLAS	1
LISTA DE FIGURAS	2
RESUMEN.....	2
I. INTRODUCCIÓN	3
II. ANTECEDENTES	6
I.1 Biología evolutiva y sus aplicaciones.....	6
II.2 Marcadores moleculares en estudios biológicos	7
II.3 Sistemática filogenética	10
II.4 Biogeografía y barreras geográficas.....	16
II.5 Especiación	19
II.6 Reptiles: Orden Squamata.....	21
II.7 Familia Phrynosomatidae.....	22
II.8 <i>Callisaurus draconoides</i> como especie de estudio	22
III. JUSTIFICACIÓN.....	24
IV. HIPÓTESIS	26
V. OBJETIVOS	27
V.1 Objetivo general.....	27
V.2 Objetivos específicos	27
VI. METODOLOGÍA	28
VI.1 Área de estudio	28
VI.2 Obtención de datos	28

VI.2.1 Muestreo de tejido y colecta de individuos.....	28
VI.2.2 Extracción de ADN.....	29
VI.3 Análisis y selección de datos	29
VI.3.1 Edición y búsqueda de secuencias	29
VI.3.2 Análisis filogenético: Máxima Parsimonia	30
VI.3.3 Análisis filogenético: Inferencia Bayesiana.....	30
VI.3.4 Análisis filogenético: Máxima Verosimilitud.....	31
VI.3.4 Análisis biogeográfico	31
VII. RESULTADOS.....	33
VII.1 Distribución.....	33
VII.2 Análisis Filogenético.....	36
VII.2.1 Máxima parsimonia	36
VII.2.2 Inferencia bayesiana	36
VII.2.3 Máxima verosimilitud.....	37
VIII. DISCUSIÓN	38
VIII.1 Distribución.....	38
VIII.2 Análisis Filogenéticos	39
IX. CONCLUSIONES	45
X. BIBLIOGRAFÍA.....	46
XI. APÉNDICES	54

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Marcadores moleculares utilizados en biología evolutiva y molecular.	10
Tabla 2.	Métodos de análisis filogenéticos utilizados actualmente.	14

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Árbol parsimonia de endemismos de estados mexicanos y estadounidenses para la familia Phrynosomatidae. 33
- Figura 2 Mapa de distribución de la especie *Callisaurus draconoides* (verde) y los puntos donde se han registrado observaciones divididos en las áreas de cada subespecie. 34
- Figura 3 Topologías comparativas de “Sand Lizards” tomadas de Wilgenbusch y De Queiroz, (2000). 38
- Figura 4 Árbol consenso de Máxima Parsimonia, no se resuelven los “Sceloporines”. 40
- Figura 5 Árbol Inferencia Bayesiana con 10 millones de repeticiones y con MajRule 50, no se resuelve el clado de “Sand Lizards”. 41
- Figura 6 a) Árbol de Máxima Verosimilitud, los nombres mostrados en azul corresponden a las nuevas secuencias muestreadas en Bahía de Kino, Sonora en el 2018. En color rojo se muestran la irrupción del género *Phrynosoma* entre las “Sand Lizards”, en verde la única secuencia obtenida de GenBank que mostró similitudes con las muestreadas en campo. El gradiente azul a verde de las ramas representa el porcentaje de 100 a 0 % de valores de Bootsrap (comparados con los de Inferencia bayesiana que están en negro sobre los de Máxima Verosimilitud). 43

RESUMEN

La biología evolutiva es la disciplina encargada de estudiar los cambios en las poblaciones al describir el origen de la biodiversidad utilizando la genética de poblaciones, la ecología y los aspectos paleontológicos. En la actualidad, los estudios de relaciones evolutivas y biodiversidad se realizan mediante el uso de marcadores moleculares que permiten obtener resultados robustos y darnos una comparativa más precisa inter e intraespecífica. La distribución actual de las especies puede explicarse mediante historia evolutiva y biogeografía. México se encuentra entre los primeros lugares de biodiversidad en el mundo, en reptiles es el segundo país con mayor diversidad de estos vertebrados. Entre la diversidad de herpetofauna del estado de Sonora encontramos a la especie *Callisaurus draconoides* Balinville 1835, además se distribuye en otras regiones áridas de Norteamérica. El objetivo de este trabajo fue describir los aspectos biogeográficos y relaciones filogenéticas de *Callisaurus draconoides* dentro de la familia Phrynosomatidae. Para esto, se utilizó como marcador molecular el gen Citocromo b para 32 especies de phrynosomatidos y 10 subespecies de *C. draconoides*, además de secuencias obtenidas en campo no registradas en bases de datos. Se realizó un Análisis de Parsimonias de Endemismos (PAE) que mostró una relación entre diversidad y filogenia de esta familia. Se construyeron análisis robustos de Máxima Parsimonia, Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud, en los cuales solo el último resuelve las relaciones evolutivas del género estudiado. Se encontraron concordancias con clados de “Sand Lizards” previamente publicados. Las secuencias nuevas no se agruparon de manera esperada junto con otras etiquetadas como género *Callisaurus* obtenidas de GenBank, esto podría indicar que está ocurriendo un posible evento de aislamiento y diferenciación genética dentro de las poblaciones de esta especie de interés.

I. INTRODUCCIÓN

El concepto moderno de evolución se basa en las declaraciones de Dobzhansky y a grandes rasgos se define como el cambio de las frecuencias alélicas de las poblaciones a través del tiempo. El concepto aplicado a biología fue primero propuesto por Darwin y Wallace en el siglo XIX (Darwin, 1839). Actualmente es definida como los cambios en la composición genética de las poblaciones de organismos, ya que son las poblaciones las que evolucionan, no los individuos (Dobzhansky, 1937; Chaos, 2021; Pardo, 2014). La biología evolutiva es la disciplina encargada de estudiar estos cambios en las poblaciones al describir el origen de la biodiversidad a partir de la paleontología, ecología y la genética de poblaciones, lo que la vuelve una ciencia integral (Caponi, 2001; Caponi, 2003).

Una forma estimar las relaciones evolutivas y diversidad de taxones es a partir de marcadores moleculares con los que es posible analizar su variabilidad genética y así realizar estudios filogenéticos robustos (Shulman, 2006; Alcántara, 2007) para obtener una comparativa intra e interespecífica más precisa (Navajas y Fenton, 2000). Los marcadores pueden ser ADN tanto nuclear, mitocondrial, de cloroplastos o ribosomal; y adicionalmente se pueden utilizar marcadores de tipo Isoenzimas/Aloenzimas, RAPDs, microsatélites, ISSRs, ALFPs, Microarrays o por Secuenciación (Alcántara, 2007). Una región del gen mitocondrial utilizado en este trabajo es el citocromo b, que gracias a su alta variabilidad entre individuos y de conservación relativa, lo hace una región importante para el estudio de relaciones filogenéticas entre vertebrados, y más específicamente de reptiles (Faith y Pollock, 2003; Johns y Avise, 1998; Tzika et al., 2011).

El proceso evolutivo puede ser estudiado a través de la biología evolutiva desde dos enfoques, la macroevolución que son las relaciones de los organismos con el medio y los cambios a niveles taxonómicos más altos al de especie; y la microevolución que es un cambio gradual y continuo de los individuos y las relaciones entre ellos; este enfoque se conoce como genética de poblaciones (Caponi, 2003; Reznik y Ricklefs, 2009; Hautmann, 2020). Una herramienta para el estudio de los procesos macroevolutivos es la sistemática. Esta tiene como tarea el clasificar e identificar a los organismos a través de sus relaciones genealógicas a partir del análisis filogenético (Crisci y López-Armengol, 1983; Ibáñez y Méndez, 2014).

Para los análisis filogenéticos existen tres métodos que serán revisados y utilizados en este trabajo: Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana (Ibáñez y Méndez, 2014). La sistemática filogenética tiene como fin realizar clasificaciones naturales que a su vez sean un reflejo de la clasificación de los organismos visualizándolo a través de árboles filogenéticos (Morrone, 2000; Abascal et al., 2014).

La distribución de muchas especies es complicada de determinar. Por una parte pueden cubrir un área de distribución muy grande, pero en pequeñas poblaciones, o por otra parte cubrir un área muy pequeña con individuos muy dispersos. Lo anterior complica los análisis para determinar y explicar los eventos de las poblaciones. La distribución actual de las especies puede explicarse mediante la historia evolutiva y con el apoyo de la biogeografía, ya que esta última busca dar una explicación espacial y temporal de la distribución geográfica de las especies (Morrone, 2000).

Dentro de la biogeografía han surgido diferentes enfoques tales como la Panbiogeografía, la Biogeografía Cladística y el Dispersalismo (Humphries y Parenti, 1999; Huidoboros-Campos, 2006). La biogeografía cladística trata de explicar la distribución de las especies al extraer señales de congruencia geográfica explicada mediante la evolución (Ebach y Humphries, 2002). Por otro lado, la panbiogeografía supone una relación entre la evolución de los taxones y la evolución de las barreras geográficas. Por, último, la escuela dispersalista menciona que las especies, enfocándose en taxones individuales que tienen un centro de origen geográfico que se mueven y establecen en sitios que no habitaban anteriormente atravesando barreras geográficas; el mayor problema de esta escuela es el poder definir los criterios para reconocer y determinar los centros de origen y por esta problemática es el menos utilizado actualmente (Morrone, 2000; Huidoboros-Campos, 2006).

México se encuentra entre los primeros lugares de biodiversidad en el mundo, y en reptiles es el segundo con una mayor diversidad de estos vertebrados; esta alta diversidad se debe a la ubicación entre zonas biogeográficas, y además de su geografía y topología (Sarukhan et al., 2017). Lo anterior se ve reflejado en el estado de Sonora, por su alta diversidad de herpetofauna compuesta por 38 especies de anfibios y 162 de reptiles (Lemos-Espinal et al., 2019).

Entre la diversidad de herpetofauna del estado de Sonora encontramos a la especie *Callisaurus draconoides* Balinville 1835, también llamada lagartija cola de cebra, cachora del desierto o perrita que se distribuye en regiones áridas de Norteamérica (Eifler, 2010). En el estado se encuentra en el desierto y regiones bajas subtropicales de la Sierra Madre Occidental (Lemos-Espinal et. al., 2019). Existen registros de nueve subespecies de *C. draconoides* distribuidas entre noroeste de México y suroeste de E..E.U.U. (Wilgenbusch y de Queiroz, 2000). Esta es la especie focal de este trabajo, su importancia ecológica y el ser una especie amenazada la vuelve de interés para estudios de conservación (Lemos-Espinal et al., 2015; Martínez-Cota, 209) y para ello también se debe definir el estatus entre las subespecies. Estas subespecies de *C. draconoies* son poco utilizadas y estudiadas en la literatura, además se han hecho trabajos utilizando pocos datos de la especie y muy pocos utilizando datos obtenidos en México; lo cual dificulta resolver las relaciones evolutivas de *C. draconoides* con otros miembros de la familia Phrynosomatidae (Leaché et al., 2015; Wilgenbusch y de Queiroz, 2000; Schulte y de Queiroz, 2008; Martínez-Cota, 2019; Arce-Jiménez, 2019).

II. ANTECEDENTES

I.1 Biología evolutiva y sus aplicaciones

El término evolución proviene del latín “*evolutio*”, “desenrollarse” y se empleaba más que nada para referirse al desarrollo y sus etapas, pero también es un sinónimo de cambio y se usa en otros ámbitos y área, no solo en biología (Chaos, 2021). El concepto de evolución biológica fue propuesto primero por Chales Darwin quien la definió como la descendencia con modificaciones de los seres vivos; este concepto que fuera compartido por Wallace en sus estudios independientes y está basado en que los organismos evolucionan por medio de selección natural (Morrone, 2000; Reznik y Ricklefs, 2009). Esta primera definición sentó las bases para que posteriormente surgiera la genética de poblaciones y se desarrollara la biología evolutiva, la cual se basa en la acción de las fuerzas evolutivas que permiten comprender cómo se originan, mantienen y modifican los caracteres de los seres vivos y se genera la biodiversidad (Morrone, 2000). Entonces, el concepto de evolución biológica es el proceso histórico de cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones de organismos, ya que en la actualidad se entiende que son las poblaciones las que evolucionan, no los individuos (Chaos, 2021; Pardo, 2014); estos cambios en las poblaciones son todos aquellos que pueden ser genéticamente heredables de una generación a la siguiente (Pardo, 2014).

La evolución de los organismos puede ser estudiada desde dos puntos de vista diferentes, uno de ellos estudiando el proceso en el que se dan los cambios evolutivos y el aislamiento reproductivo dentro y a través de poblaciones; y el otro punto de vista estudiando los cambios y efectos en las especies o grupos taxonómicos completos a través del tiempo geológico (Hautmann, 2020). La primera perspectiva es lo que actualmente se conoce como microevolución, para el cual Darwin anticipó que este proceso de micoevolución sería un cambio continuo y gradual (Reznik y Ricklefs, 2009). Por otro lado, el término macroevolución se refiere al origen de nuevas especies y a la división y evolución de taxones de nivel supra-específico o rangos taxonómicos más altos que el de especie; es decir, familia, orden, clase; y también al origen de adaptaciones complejas (Reznik y Ricklefs, 2009; Hautmann, 2020).

Las ideas de microevolución y macroevolución comenzaron a asentarse cuando Theodosius Dobzhansky, en 1937, ofreció una nueva visión acerca de cómo la genética mendeliana y la evolución darwiniana se podrían integrar y explicar utilizando y comprobando los modelos matemáticos propuestos por Fisher, Wright y Haldane al publicar su libro “Genetics and the Origin of Species” el que fuera un punto inicial para la síntesis evolucionista (Dietrich, 2010). Su principal aportación fue el reconocimiento de que la especiación involucra tanto a la divergencia como al aislamiento reproductivo (Reznik y Ricklefs, 2009). En la actualidad se puede afirmar que lo que origina las especies es en esencia un proceso de microevolución porque son una consecuencia de la acción de fuerzas evolutivas que funcionan en conjunto, pero el resultado final y el ratio en el que se da son eventos macroevolutivos. La microevolución requiere competencia intraespecífica mientras que la interespecífica es un proceso clave en macroevolución que dicta una correlación entre los ratios en los que se originan y extinguen las especies (Hautmann, 2020).

II.2 Marcadores moleculares en estudios biológicos

Los marcadores moleculares son una herramienta necesaria en campos de estudio de la biología como los de evolución y biodiversidad, ya que permiten conocer las proporciones de genes en las poblaciones al localizar y aislar genes de interés (Rentería, 2007). Un marcador genético es un gen o secuencia de ADN del cual se conoce su localización y asociación con un rasgo o gen en particular y puede ser descrito como una variación observable en el loci, ya sea por mutación o alteración del genoma. Un marcador genético puede ser una secuencia corta, como un SNP, o una secuencia larga, como un gen mitocondrial (Rashad Al-Samarai y A. Al-Kazaz, 2015). En la actualidad los marcadores moleculares son ampliamente utilizados en estudios filogenéticos (Tabla 1) debido a las limitaciones que estaban presentando los caracteres morfológicos. Los marcadores moleculares son en esencia una secuencia de nucleótidos que están en un lugar físico específico y que tienen un suficiente grado de polimorfismo entre organismos (Shulman, 2006). Esto permite realizar comparaciones de los pares de bases a nivel individual para las

secuencias de ADN. Como consecuencia, esto se vuelve un método más directo para medir y cuantificar la variación genética entre individuos y entre especies (Navajas y Fenton, 2000).

Entre los marcadores moleculares más utilizados se encuentran los de ADN nuclear, estos se implementan en estudios de eucariontes, ya que el ADN se encuentra en el núcleo empaquetado y asociado a histonas que forma los cromosomas por lo cual está sometido a las leyes de herencia mendeliana y lo más importante, porque estos reflejan el estado transicional en poblaciones que están divergiendo y evolucionando unas de otras donde las etapas iniciales y ratios de especiación serán diferentes e involucraran regiones de ADN propias para cada población (Grechko et al., 2006). También están los de ADN de cloroplasto, el organelo encargado de la fotosíntesis, típicamente bacteriano circular de 120 a 200 kb. Otro es el ADN ribosomal, el cual contiene la información para el ARN de los ribosomas, formado por tres subunidades altamente conservadas: 18 rADN, 5.8 rADN y 28 rADN (Rentería, 2007). Entre los marcadores moleculares de ADN también encontramos los que se basan en el ADN mitocondrial, este se encuentra en la mitocondria, un organelo en el citosol de las células eucariotas y que se encarga en la producción de energía a través de fosforilación oxidativa para la producción de ATP (Malik y Czajka, 2012). El ADN mitocondrial consta de una hebra pesada y otra ligera organizadas en una nucleoproteína compleja (Malik y Czajka, 2012), tiene un tamaño aproximado de 15 a 17 kb y su longitud varía entre especies (Rentería, 2007). Este es ampliamente utilizado gracias a su rápida evolución, por su falta de recombinación y su herencia uniparental (Lockwood et al., 1993; Rentería, 2007); además de excelente para examinar el tiempo y modo de la evolución molecular (Brown et al 1982). Esto se ha demostrado en estudios de vertebrados, ya que existe una heterogeneidad en el ratio de sustitución entre grupos taxonómicos y entre sitios del mismo, esto podría deberse a la asimetría de las hebras la que a su vez puede ser por los diferentes gradientes de exposición a mutágenos durante la replicación da una asimetría entre hebras en los procesos de sustitución de nucleótidos (Faith y Pollock, 2003).

	Marcador molecular	Aplicación	Limitaciones
Isoenzimas/ Aloenzimas	Cuantifican las frecuencias alélicas y genotipos de los individuos.	Cuantifican heterocigosis, diversidad genética, diferenciación genética y otros medios de variación genética intra e interpoblacional.	Revelan poca variación, la técnica es muy tediosa y requiere de mucho tiempo y práctica, es poco reproducible entre laboratorios.
RAPDs	Amplifican aleatoriamente segmentos de ADN, es la probabilidad de que se den sitios complementarios al oligonucleótido, son marcadores dominantes.	Elaboración de mapas genéticos, estudios de parentesco y análisis de estructura poblacional.	Puede haber bandas “erróneas”, poca reproducibilidad de resultados y la comigración de bandas, dan menos información genética por locus que los marcadores codominantes.
Microsatélites	Son secuencias repetidas simples y muy pequeñas (1 a 4 pb) de regiones codificantes y no codificantes.	Estudios de variación génica, análisis de linajes, de flujo génico, introgresión, análisis de paternidad; en inferencias de parámetros demográficos y para determinación de procesos históricos de especiación.	Se debe tener conocimiento previo, así como la identificación de la secuencia para el diseño del primer específico para la ampliación de la región deseada.
ISSRs	Son secuencias repetidas intersimples que utilizan un primer di o trinucleótido repetido dando una secuencia usualmente larga.	Estudios de variación poblacional y de análisis de paternidad.	Las bandas son leídas como dominantes, lo que no permite saber si hay heterocigosis u homocigosis.
ALFPs	Polimorfismos de longitud de los fragmentos amplificados, combinando la digestión de las enzimas Mse I y Eco RI.	Útil para generar huellas genéticas y mapeo, para caracterización de germoplasma, estudios filogenéticos en plantas, bacterias, hongos y de genética de poblaciones.	Requiere un gran número de pasos para producir resultados.
Secuenciación de ADN	Secuenciar solo la región de interés para diferentes individuos.	Análisis de genética de poblaciones y en problemas taxonómicos.	Su alto costo, y también el no tener bien identificada la secuencia con la variación necesaria, no tener suficientes secuencias y errores en la alienación o en la secuenciación.
Microarrays	Arreglo de cientos de millares de secuencias inmovilizadas y bien ordenadas en forma de matriz adheridas a una superficie sólida.	Detectar niveles de expresión de los genes, utilizado también en estudios de tejidos finos, células durante el desarrollo y en estudios de transgénicos.	Variación en los niveles de expresión de experimento a experimento por las diversas fuentes de errores aleatorios y sistemáticos durante el análisis; pequeño número de muestras en comparación con el número de variables y el costo.

Tabla 1. Marcadores moleculares utilizados en biología evolutiva y molecular. (Alcántara, 2007)

En este trabajo se analizó ADN mitocondrial, más específicamente la región citocromo b, la cual se encuentra en la hebra H (pesada) del genoma mitocondrial y se localiza en la parte inicial de la replicación de este genoma. Por lo tanto, pasa el mayor tiempo en un único estado de la hebra H, dando oportunidad a la acumulación de mutaciones (Faith y Pollock, 2003), las cuales se mantienen por la alta tolerancia a los errores ya que el mtADN no codifica proteínas involucradas de forma directa en su propia replicación, transcripción y replicación (Scotto, 2006). También es una región que está relativamente conservada y cuya estructura primaria, función y patrón evolutivo está bien caracterizado en vertebrados (Lockwood et al., 1993). Por lo tanto, es poco probable que sea severamente comprometido por efectos de saturación que involucren sustitución nucleotídica superpuesta (Johns y Avise, 1998). Además, el genoma mitocondrial ha sido muy útil en responder cuestiones filogenéticas profundas, como el origen de tetrápodos (Lockwood et al., 1993). En reptiles este ha sido utilizado en estudios de diversidad, filogenia y ayudó a comenzar a esclarecer las relaciones entre reptiles, mamíferos y aves (Hedges, 1999; Slowinski y Lawson, 2002; Tzika et al., 2011; Avise, 1994).

II.3 Sistemática filogenética

La sistemática es una rama de la biología que abarca la clasificación, taxonomía y determinación de las clases y diversidad de organismos junto con sus interrelaciones. Por otro lado; la taxonomía se refiere al estudio de la clasificación y además trata de explicar cómo se clasifican e identifican los organismos; a través de la búsqueda de la posición o ubicación de un organismo no identificado en la clase o grupo al que pertenece tras la utilización de una clasificación construida previamente (Crisci y López-Armengol, 1983). La sistemática considera que una clasificación natural está basada en las relaciones genealógicas, y su objetivo principal como método de investigación biológica es la de obtener una clasificación de los seres vivos (Morrone, 2000). Los análisis filogenéticos son una herramienta para valorar la historia evolutiva de un grupo, la cual se representa por medio de un árbol filogenético que describe las relaciones entre ancestros y descendientes; es decir, narra la historia evolutiva del grupo en cuestión. Para obtener estos resultados se trabajan

distintos métodos basados en algoritmos o estadística entre los que destacan la máxima parsimonia, máxima verosimilitud y la inferencia bayesiana (Ibáñez y Méndez, 2014).

La sistemática se ha convertido en un área de alta relevancia para la biología moderna. En la actualidad es difícil encontrar estudios de diversidad que no tengan un cladograma como mecanismo de deducción o de comparación de hipótesis sobre la historia de vida de los organismos, ya sean sus atributos, funciones o de sus procesos genéticos y evolutivos (De Luna y Chew-Taracena, 2005). De las disciplinas biológicas, la sistemática es las más fundamentales y de las más inclusivas; fundamental porque todos los organismos deben de tener una sistematización coherente de ellos para poder ser tratados científicamente e inclusiva porque reúne y esquematiza todo conocimiento que se tiene sobre los organismos vivos, es decir, simplifica y reúne la morfología, fisiología, ecología, biogeografía, ecología, biología molecular, entre otras; haciendo que la sistemática sea el sistema general de referencia de la biología (Morrone, 2013).

Dentro de la sistemática, poder clasificar e identificar a los organismos es un aspecto importante para poder llevarla a cabo con la rigurosidad que está requiere; la clasificación es la parte más relevante de la sistemática al dar un ordenamiento de los organismos, grupos o taxones sobre la base de sus relaciones (Morrone, 2013). Ante esto, se puede llegar a confundir con taxonomía. Algunos autores designan a la taxonomía para cuestiones teóricas como los principios y procedimientos para clasificar organismos, y de otro modo utilizan sistemática para un campo de conocimiento más amplio (Morrone, 2000). Para llevar a cabo esta clasificación de los organismos, es necesario el entender la historia de los grupos involucrados y cómo se relacionan entre sí, o en otras palabras la filogenia de interés (De Luna y Chew-Taracena, 2005); por ende, la mejor clasificación será la más estable, robusta y predictiva. En otras palabras, será la que no se modifique por incorporar nueva información, que no sea alterada por adición de nuevos organismos y que permita tener una idea de cómo se podrían ver organismos aún no descritos dentro de esta clasificación (Crisci y López-Armengol, 1983).

Método	Características	Ventajas	Software
Máxima Parsimonia	<p>Estima una filogenia utilizando el principio de la Navaja de Ockham, según el cual la respuesta más simple o que implica el menor número de pasos evolutivos tiende a ser la mejor usando un mínimo de asunciones a priori de los caracteres al asumir que cualquier carácter heredable es una homología potencial.</p> <p>Consiste en calcular la verosimilitud de múltiples filogenias candidatas y reportar aquella con el valor máximo como la filogenia representativa de un grupo de organismos. Es decir, estima la probabilidad de qué tan bien la matriz de caracteres es explicada por los árboles filogenéticos.</p>	<p>Algoritmo rápido para analizar cientos de secuencias. bastante intuitiva y de requerir pocos recursos computacionales en comparación con métodos estadísticos más demandantes.</p>	<p>PAUP, Mesquite, PHYLIP, TNT, WinClada</p>
Máxima Verosimilitud	<p>Estima la probabilidad de qué tan bien los árboles filogenéticos son explicados por los datos la cual dependerá de asumir una probabilidad a priori para cada árbol y del uso de cadenas de markov.</p>	<p>El valor de la verosimilitud refleja de manera clara la información que aportan los datos sobre la filogenia bajo un modelo evolutivo dado.</p>	<p>PAUP, PhyML, RAxML, PHYLIP, MEGA.</p>
Inferencia Bayesiana	<p>Estima la probabilidad de qué tan bien los árboles filogenéticos son explicados por los datos la cual dependerá de asumir una probabilidad a priori para cada árbol y del uso de cadenas de markov.</p>	<p>Más rápido para evaluar el soporte de los árboles que la máxima verosimilitud. También la generación directa de probabilidades posteriores para cada clado en la filogenia final, por lo cual no se requiere de bootstrapping como medida de incertidumbre.</p>	<p>Mr. Bayes, BEAST, RevBayes.</p>

Tabla 2. Métodos de análisis filogenéticos utilizados actualmente. (Duchen, 2021; Peña, 2011)

Durante la historia de la sistemática se han desarrollado diferentes métodos para clasificar a los organismos vivos (Tabla 2), entre los principales se encuentran tres: la taxonomía gradista o evolucionista, la taxonomía fenética o numérica y la cladística o filogenética (Morrone, 2000; Lanteri y Cigliano, 2006). La sistemática gradista tiene como base la agrupación de taxones sosteniendo que estas deben de ser consistentes con la filogenia del grupo. Sin embargo, para la diferenciación de los grupos toma en cuenta las relaciones de ancestralidad común o genealógicas y las diferencias entre los mismos, así como la cantidad de cambios evolutivos o pasos que pudieron haberse acumulado con respecto al antecesor, dando como resultado delimitaciones tanto monofiléticas como parafiléticas (Morrone, 2000; Lanteri y Cigliano, 2006). La taxonomía fenética o numérica se basa en la idea de agrupar taxones por su similitud aparente o general al analizar un gran número de caracteres de todos los estados de desarrollo y de todas las fuentes posibles, y el cómo se distribuyen en los taxones al obtener coeficientes que expresan las relaciones entre estos últimos. Esto da como resultado un fenograma. uno de los problemas de este método es que se pueden incluir taxones polifiléticos no naturales (Morrone, 2000; Lanteri y Cigliano, 2006). Con la taxonomía fenética no se puede realizar una clasificación que sea capaz de expresar la filogenia o sea consecuente con ella debido al desconocimiento de detalles suficientes sobre la historia evolutiva del grupo, ya sea por falta de fósiles u otro tipo de información que dé luz sobre la genealogía por lo que la vuelve altamente especulativa (Crisci y López-Armengol, 1983).

La sistemática filogenética o cladística es el método taxonómico más empleado y robusto para construir clasificaciones naturales; es decir, descubre y describe patrones naturales verdaderos que tienen descendencia con alguna modificación (Morrone, 2000). Sus principios señalan que las clasificaciones deben de reflejar la filogenia de los organismos estudiados al representar el orden o patrón de relaciones genealógicas de los taxones, o su historia evolutiva, las cuales deben de ser naturales o monofiléticas; todo esto es representado a través de un cladograma, que detalla los caracteres que justifican cada uno de los agrupamientos o clados (Morrone, 2000; Lanteri y Cigliano, 2006). Los clados son los únicos que se reconocen como válidos por los taxónomos cladistas, debido a que la cladística se basa en el principio de simplicidad o parsimonia que se ven representados en los cladogramas al expresar gráficamente las relaciones de parentesco entre los taxones (Morrone, 2000;

Lanteri y Cigliano, 2006). Esto se logra al seleccionar caracteres en los que pueda determinarse su estado ancestral, es decir, que lo posea el más reciente ancestro del grupo lo que da como resultado una monofilia del grupo o taxón (Crisci y López-Armengol, 1983).

Los análisis filogenéticos robustos se utilizan para estudiar los procesos evolutivos donde se involucre una gran biodiversidad, donde se busca trazar y seguir caracteres fenéticos o genéticos en las filogenias para determinar hipotéticamente cuándo y cómo se dan transiciones evolutivas de estos (Castresana, 2010), lo que puede generar eventos de especiación al aparecer nuevos linajes evolutivos (Morrone, 2000). Una manera de visualizar estos cambios es mediante la interpretación de árboles filogenéticos, ya que son una forma de entender cómo se dan los cambios en las especies ancestrales y son una representación de la historia evolutiva de las especies. En un árbol filogenético se presentan ramas terminales que son especies actuales, ramas internas que son sus ancestros hipotéticos y nodos que los relacionan según su relación ancestro-descendiente (Abascal et al., 2014).

En los análisis filogenéticos una forma de inferir una hipótesis filogenética es a través de las homologías entre las especies; al encontrarlas podemos tener una pista de descendencia común dentro del grupo o taxón a estudiar al constatar el que pertenecen a un mismo linaje (Castresana, 2010). Por lo tanto, una filogenia es considerada una hipótesis sobre la historia evolutiva de un grupo de organismos porque es aceptada hasta que se tenga nueva evidencia que la modifique (Ibáñez y Méndez, 2014) debido a que solo es una inferencia al basarse en información incompleta al solo tener acceso a información de organismos actuales (Abascal et al., 2014).

Los árboles filogenéticos, que indican relaciones de ancestro-descendencia de los organismos y por ende su historia evolutiva, pueden ser estimados utilizando diferentes algoritmos y métodos que poseen su propia terminología y cada parte tiene su nombre (Ibáñez y Méndez, 2014). Los métodos de reconstrucción filogenética fueron concebidos para llevar a cabo estas inferencias de parentesco, pero en la actualidad los métodos filogenéticos se utilizan con otros fines (Ibáñez y Méndez, 2014), como el de estudiar los procesos involucrados en la generación de la biodiversidad actual al trazar caracteres para estudiar el cuándo y cómo se producen transiciones evolutivas, ya sean caracteres morfológicos o genéticos (Castresana, 2010). Los tres métodos de reconstrucción filogenética son la máxima

parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia bayesiana y pueden ser utilizados por separado. Cada uno tiene sus pros y contras, pero algunos prefieren utilizarlos en un procedimiento conciliatorio en el cual, si las topologías o formas de los árboles coinciden usando los tres métodos, la hipótesis filogenética que resulta se considera robusta (Ibáñez y Méndez, 2014).

El método de reconstrucción filogenética más antiguo y utilizado es el de máxima parsimonia, este método se basa en la idea de que la solución más simple es aceptada sobre la más compleja (Ibáñez y Méndez, 2014), y en el caso de filogenias este método se utiliza para asumir que entre hipótesis alternativas se debe de elegir la que requiera un menor número de homoplasias o caracteres que se desarrollan independientemente a partir de ancestros diferentes. Sin embargo, si este proviene del mismo estado ancestral, se refiere como paralelismo (Morrone, 2000); o, dicho de otra forma, el que requiera de un menor número de pasos evolutivos (Ibáñez y Méndez, 2014).

Un método de reconstrucción de árboles filogenéticos es el de máxima verosimilitud, este se basa en las probabilidades y con bases estadísticas (Ibáñez y Méndez, 2014) permite hallar el estado ancestral más probable entre varios (Abascal et al., 2014). Ya que es un medio probabilístico que ajusta un modelo y encuentra sus parámetros dado un conjunto de datos u observaciones al encontrar el árbol más probable según los datos bajo un árbol dado y un modelo especificado para los cambios de ADN (Ibáñez y Méndez, 2014). Este método posee varias propiedades optimas en estimación: suficiencia, información completa acerca del parámetro de interés contenida en el estimador de máxima verosimilitud; eficiencia, la menor varianza posible de estimaciones del parámetro logradas asintóticamente; y parametrización invariada, al ser la misma solución de la estimación de máxima verosimilitud obtenida independientemente de a parametrización utilizada (Myung, 2002). Este método es muy preferido para analizar caracteres moleculares, y no es usualmente aceptado como método cladístico apropiado, y se ha demostrado que este tiende a fallar cuando taxones relacionados tienen ramas largas (Morrone, 2000).

El modelo de reconstrucción filogenética más reciente es el de inferencia bayesiana, esta es una teoría de la inferencia estadística basada en la idea racional de acumulación de conocimientos científicos (Ibáñez y Méndez, 2014), y este calcula la probabilidad posterior

para cada posible estado de dicho carácter (Abascal et al., 2014) al usar probabilidad de distribuciones hará describir el nivel de incertidumbre de todos los desconocidos, incluyendo el parámetro del modelo (Nascimento, 2017). En términos filogenéticos, este método estima la probabilidad de qué tan bien los árboles filogenéticos son explicados por los datos sobre una muestra de árboles (Ibáñez y Méndez, 2014).

El desarrollo de la sistemática filogenética, la panbiogeografía y la biogeografía cladística impuso desafíos teóricos y metodológicos a los estudios evolutivos. Esto generó que las hipótesis filogenéticas permitan estudiar diferentes tipos de patrones evolutivos (Morrone, 2000). Todo esto ha culminado en que el análisis de los árboles filogenéticos y cómo se ramifican, ayuda y es crucial para entender los mecanismos que hacen posibles la generación de la biodiversidad (Castresana, 2010).

II.4 Biogeografía y barreras geográficas

La biogeografía es una disciplina que estudia y busca poder describir y comprender la distribución tanto espacial como temporal de los seres vivos, mediante la descripción de los patrones de la distribución geográfica y cómo esta se ve representada por taxones y por el registro fósil (Morrone, 2000). Es una ciencia interdisciplinaria y ocupa un lugar intermedio entre la geografía, geología y biología por lo que es practicada tanto por sistemáticos, ecólogos, paleontólogos, geógrafos y biólogos evolutivos (Barreda-Moreno, 2008). Por este motivo es muy heterogénea en sus principios, conceptos y métodos que en su mayoría provienen de ecología, sistemática, biología evolutiva, geografía, entre otras disciplinas (Corral-Rosas, 2017).

Los objetivos principales de la biogeografía son descubrir patrones generales en la distribución de organismos e indagar las causas que han producido dichas distribuciones (Huidoboros-Campos, 2006). Para desarrollar esto, se han propuesto diferentes enfoques biogeográficos con sus respectivas teorías y metodologías únicas, lo cual ha llegado a ocasionar que se cuestione que sea una disciplina coherente debido a la falta de comprensión de los alcances de los diferentes enfoques (Morrone, 2008).

Los diferentes enfoques de la biogeografía han surgido dependiendo de las necesidades de los investigadores al momento de hacer un análisis biogeográfico incluso antes de saber que la biogeografía era una disciplina (Morrone, 2013). Las tres propuestas de enfoques biogeográficos que más repercusión han tenido en los estudios biogeográficos son: el dispersalismo, la panbiogeografía y la biogeografía cladística (Huidoboros-Campos, 2006).

El paradigma biogeográfico dispersalista se originó a partir de las ideas de Darwin desarrolladas principalmente durante el siglo XX, y se basa en la identificación de un centro de origen de un taxón el cual funge como punto de partida para este método, y a partir de este se busca reconstruir la historia biogeográfica de dicho taxón al proponer diferentes rutas de dispersión posible (Morrone, 2000), todo esto a través y teniendo una geografía estable. Por lo tanto, las premisas son: cada taxón tiene un centro de origen, un área original limitada desde donde se dio la especiación; los taxones nuevos evolucionan y se dispersan, lo que desplaza a los que ya existían o eran más primitivos a las periferias, quedando los nuevos y modernos en el centro; y la última premisa es que esta dispersión es al azar y depende de la capacidad de cada taxón, por lo que no genera patrones generales (Huidoboros-Campos, 2006).

Entre vertientes de la biogeografía más recientes se encuentra el enfoque panbiogeográfico, el cual enfatiza la dimensión espacial o geográfica de los seres vivos para una mejor comprensión de los patrones y procesos biogeográficos (Morrone, 2013), además de que este supone que las barreras geográficas evolucionan junto con los organismos, es decir, hay una relación entre la historia de la tierra y la historia de los organismos, además de que busca estimar biotas ancestrales (Morrone, 2000; Huidoboros-Campos, 2006). A la biogeografía cladística o de la vicarianza que asume una correspondencia entre las relaciones filogenéticas de los taxones y las relaciones de las áreas que habitan (Morrone, 2013). Esta analiza la distribución de los seres vivos al buscar patrones de relaciones entre áreas de endemismo basadas en relaciones filogenéticas de los taxones que se encuentran en dichas áreas. Es decir, hay una relación directa entre los taxones y las áreas que estos habitan y si hay patrones de distribución similares en muchos de estos es evidencia de que hay una historia en común (Corral-Rosas, 2017) y el objetivo principal de este método es la reconstrucción de la genealogía o interrelaciones históricas entre organismos o entre áreas de

endemismo y al mismo tiempo se busca reconstruir la secuencia de las áreas de endemismo involucradas (Huidoboros-Campos, 2006). De esta forma se busca determinar los patrones de distribución comunes comparando cladogramas de áreas de distintos taxones y a pesar de ser considerada diferente a la panbiogeografía se ha propuesto que la biogeografía cladística y la panbiogeografía, puedan ser integradas como etapas diferentes de un mismo análisis y así poder responder a distintas preguntas (Morrone, 2000).

Entre la biogeografía cladística y panbiogeografía existen algunas equivalencias en conceptos y metodologías llegando a ser casi indiferenciables entre sí, por lo que existe un debate entre si la panbiogeografía es precursora de la biogeografía cladística o si esta última es una variante de la primera (Morrone, 2000). Lo que ambas posturas sostienen es que la historia geológica y la de los organismos van juntas y son una sola (Huidoboros-Campos, 2006).

Entre algunos métodos de biogeografía más contemporáneos se encuentra la filogeografía intraespecífica que estudia los principios y procesos que rigen la distribución geográfica de linajes con base en datos moleculares (ADN mitocondrial o de cloroplastos) y la filogeografía comparada que analiza comparativamente la distribución de especies co-distribuidas enfatizando la vicarianza (Morrone, 2013). Por otro lado, se tiene también la biogeografía evolutiva que integra datos de distribución, filogenéticos, moleculares y paleontológicos para así descubrir patrones y evaluar los cambios históricos que dieron forma a los organismos, y sigue un enfoque paso a paso integrativo (Morrone, 2008) y comprende una serie de estudios relacionados con el modo en el que los caracteres se originan, mantienen y modifican a través de procesos evolutivos (Morrone, 2000).

A pesar de entender los procesos por los cuales se originan las especies y el tener clasificaciones para las mismas, existe cierta ambigüedad con el término “especie” (Morrone, 2000), ya que a lo largo de la historia han sido propuestos numerosos conceptos que la definen de diversos modos para cubrir las necesidades de la propia disciplina que la estudia y que no suele ser aplicable a todos los seres vivos y puede ser útil para determinados propósitos (Perfectti, 2002). Todas las definiciones biológicas de especie tienen ciertas características generales que las define como grupos de poblaciones que se entrecruzan, comparten rasgos distintivos y evolucionan de forma separada (Perfectti, 2002); y entre los

conceptos encontramos el concepto clásico, el cual la define como organismos que se pueden reproducir entre sí y comparten morfología. El concepto biológico, que dice que son poblaciones naturales, iguales a nivel genético, infértiles y aisladas reproductivamente de otros grupos; concepto de selección, lo define como un sistema de individuos que a causa de un conjunto de presiones de selección natural los mantiene cohesivos y balancea las fuerzas de mutación y de recombinación génica. El concepto ecológico, donde las poblaciones que poseen su propio nicho que las separa de otras provocando aislamiento. Además, el concepto evolutivo dice que una línea de poblaciones ancestro-descendientes mantiene su identidad, tendencias evolutivas y destino histórico con respeto a otras; concepto filogenético se basa en el taxon menos inclusivo reconocible en una clasificación en la que los organismos se agrupan siguiendo una evidencia de monofilia (Perfectti, 2002; Morrone, 2000; Morrone, 2013).

II.5 Especiación

La especiación es el conjunto de procesos que hacen posible la aparición de nuevos linajes evolutivos a partir de especies ancestrales (Morrone, 2000) o, dicho de otra forma, los procesos por los que se originan nuevas especies (Morrone, 2013) y a su vez, diferentes procesos pueden dar como resultado diferentes especies y pueden ser clasificados utilizando los modos de especiación geográfica tradicionales (Weins, 2004). La especiación puede darse ya sea por factores extrínsecos como el surgimiento de barreras geográficas o ecológicas que aíslan físicamente a los organismos; o por factores intrínsecos como cambios genéticos y cromosómicos que ocurren en los organismos (Morrone, 2013; Lanteri y Cigliano, 2006).

Los principales mecanismos que dan origen a especies nuevas o especiación se clasifican en función de si hay o no barreras geográficas (Lanteri y Cigliano, 2006) además de diferir en la importancia relativa de estos factores, así podemos distinguir a la especiación alopátrida, geográfica o por vicarianza y a la especiación simpátrida, en cuello de botella o por principio fundador (Morrone, 2013; Lanteri y Cigliano, 2006). La forma de saber cuál mecanismo fungió en el proceso de especiación es mediante el análisis de los patrones de distribución geográficos que exhiben las especies que forman parte de un grupo monofilético

adjuntando además un cladograma que muestre su historia evolutiva (Morrone, 2000) por medio de pruebas de vicarianza a través información geológica conocida y utilizando métodos moleculares que posibilitan el conocer cuándo fue la divergencia entre poblaciones (Crisp et al., 2011).

La especiación alopátrida se produce por la separación física por el surgimiento de una barrera que impide la dispersión de una población, y termina separada en dos subpoblaciones que evolucionan independientemente (Morrone, 2000), resultando así en poblaciones que alcanzaron una diferencia genética que comienza a determinar mecanismos de aislamiento reproductivo que se van reforzando y se completan, siendo este aislamiento una consecuencia de la gradual y profunda divergencia genética de las poblaciones que fueron separadas y sometidas a diferentes presiones selectivas (Lanteri y Cigliano, 2006). Pero si la población original o ancestral carece de variabilidad geográfica habrá que esperar a que una de sus subpoblaciones adquiera alguna novedad evolutiva y sea capaces de fijarla una vez se produzca la separación geográfica de la población ancestral (Morrone, 2000) además, con esta especiación no existe un requerimiento de que las poblaciones evolucionen mecanismos de aislamiento reproductivo adicionales de las barreras geográficas (Weins, 2004).

Cuando la diferenciación a nivel local en un gradiente ambiental logra restringir el flujo génico y provoca una fragmentación de las subpoblaciones que se va expandiendo y perfeccionando su aislamiento, y no existen barreras geográficas que provoquen una separación física y definitiva de las subpoblaciones, se le conoce como especiación parapátrida (Lanteri y Cigliano, 2006), en este modelo las subpoblaciones pueden compartir pequeñas facciones de áreas de distribución, entrecruzarse en estas zonas de contacto y aun así llegar a diferenciarse (Morrone, 2013). Esta especiación es una variación del modelo alopátrido basado en las poblaciones que se encuentran en hábitats marginales y en los márgenes de la población original, y el patrón biogeográfico que muestran estas poblaciones marginales debido a las diferentes capacidades de dispersión no será obligatoriamente congruente (Morrone, 2000) y puede ser difícil de distinguir de un proceso de especiación alopátrida que fue seguida de un contacto secundario posterior entre poblaciones (Perfectti, 2002).

En la especiación simpátrida el origen de nuevas especies sucede sin la que ocurra una separación geográfica (Morrone, 2000), pero está favorecida por el aislamiento de hábitat y es impulsada también por la especialización ecológica (Perfectti, 2002; Lanteri y Cigliano 2006) así como hibridación entre dos especies sexuales, macromutaciones, reproducción asexual al surgir una especie asexual de una ancestral sexual, o por poliploidía (Morrone, 2000; Morrone, 2013). Dentro de este modelo se incluyen cuatro tipos de especiación: especiación por hibridación, muy común en plantas; especiación por apomixis, se origina una especie con reproducción asexual a partir de un ancestro con reproducción sexual; especiación de una población en una con nula o escasa migración, aquí el flujo genético es tan poco que no es suficiente para proveer una conexión a la especie ancestral; y especiación ecológica que se da por segregación de hábitats (Morrone 2013). Esta especiación fue muy discutida en los años siguientes a su proposición, pero pudo ser demostrada y validada, particularmente en especies de parásitos (Lanteri y Cigliano 2006).

II.6 Reptiles: Orden Squamata

Los reptiles son cordados, vertebrados, tetrápodos, amniotas, cubiertos de escamas, considerados como una clase hasta que en años recientes se propuso a la clase Sauropsida, la cual incluye a los linajes de Testudines, Lepidosauria y Archosauria. Esta nueva clasificación unifica a las aves y reptiles en una sola agrupación sistemática, esto debido a que en términos genéticos las aves y cocodrilos (que son considerados reptiles) forman el linaje de Archosauria. A pesar de que este linaje de aves y cocodrilos sea excluido con las cerca de 10 000 especies de aves, aún se contaría con alrededor de 8 000 especies de reptiles dentro de la clase Sauropsida, siendo uno de los más diversos en comparación con otras (Tzika et al., 2011).

El orden Squamata es de los vertebrados terrestres con mayor diversidad, se compone por 31 familias de lagartijas con un aproximado de 5 500 especies, y por 22 familias de serpientes con cerca de 3 378 especies (Lemos-Espinal et al., 2015); y con posibilidad que ese número aumente, estos se encuentran en casi todos los continentes excepto en la Antártica,

y en los océanos Índico y Pacífico; presentan una diversidad de formas desde formas para madrigueras sin extremidades hasta planeadores arborícolas (Pyron et al., 2013).

II.7 Familia Phrynosomatidae

La familia Phrynosomatidae, está formada por las lagartijas morfológica y ecológicamente más diversas de Norteamérica (Leaché et al., 2015); la cual consta de 163 especies descritas, distribuidas en acuerdo con “The Reptile Database” (Uetz et al., 2021) se distribuyen desde el sur de Canadá hasta el oeste de Panamá, son pequeños en tamaño con escamas en el dorso quilladas o granulares con tubérculos quillados; escamas alargadas por la región dorsal ausentes, se alimentan en su mayoría de insectos, son activos y diurnos, prefieren ambientes rocosos, saxícolas o arborícolas (Reeder y Wiens, 1996; Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). Su amplia distribución y su gran diversidad las ha vuelto un grupo focal para estudios comparativos de ecología y filogenética (Leaché et al., 2015).

II.8 *Callisaurus draconoides* como especie de estudio

En el territorio mexicano concurren dos grandes zonas biogeográficas: la Neártica y a Neotropical. Además de que están presentes dentro del territorio casi todos los tipos de climas existentes, los cuales junto con la geografía y topología hacen posible que dentro de nuestro país existan casi todos los ecosistemas del mundo. Estos aspectos hacen que México sea clasificado como un país megadiverso, en estos países se concentran dos terceras partes de toda biodiversidad del mundo. México ocupa el cuarto lugar en biodiversidad en el mundo de cuatro grupos de vertebrados (mamíferos, aves, reptiles y anfibios), y es el segundo país con mayor diversidad de reptiles, con un total de 908 especies descritas hasta el 2009, siendo superado solo por Australia (Sarukhán et al., 2017).

En el estado de Sonora se desarrollan gran diversidad de topologías y climas, con alturas desde el nivel del mar hasta los 2 625 m, extensas planicies en el oeste y sierra en el este, y más de 1 200 km de costa lo que da como resultado altos niveles de biodiversidad

dentro del estado, entre ellas de herpetofauna (Lemos-Espinal et al., 2019). *Callisaurus draconoides* Balinville 1835, también llamada lagartija cola de cebra, cachora del desierto o perrita, es un reptil perteneciente a la familia Phrynosomatidae, es un insectívoro territorial diurno que se distribuye sobre todo en regiones áridas de norteamérica (Eifler, 2010) y en el estado lo podemos encontrar en el desierto y en las tierras bajas subtropicales de la Sierra Madre Occidental (Lemos-Espinal et al., 2019).

C. draconoides fue clasificada originalmente dentro de la familia Iguanidae; hasta que en 1989 Frost y Etheridge crearon la familia Phrynosomatidae y reclasificaron géneros completos para así evitar condiciones de parafilia con la familia Iguanidae; el contenido considerado en esta nueva familia por ellos fueron los géneros: *Callisaurus* Blainville, 1835; *Holbrookia* Girard, 1851 (incluido *Cophosaurus* Troschel, 1852); *Petrosaurus* Boulenger, 1885; *Phrynosoma* Wiegmann, 1828; *Sceloporus* Wiegmann, 1828 (incluido *Sator* Dickerson, 1919); *Uma* Baird, 1858; *Urosaurus* Hallowell, 1854; *Uta* Baird y Girard, 1852 (Frost y Etheridge 1989). Su estudio tuvo bases sólidas y sustentadas con la monofilia recién creada para ese entonces de la familia Phrynosomatidae (Reeder y Wiens, 1996).

C. draconoides se identifica como una lagartija de tamaño moderado con un tamaño máximo Hocico-Cloaca de 109 milímetros. Su cuerpo está dorsoventralmente comprimido, con abertura de oído presente, con escamas muy quilladas en el labio superior, escamas homogéneas granulares en espalda y muslos, de 2-3 barras corporales ventrales en machos adultos. La cola está marcada por debajo con franjas negras y blancas, las cuales usa como despliegue territorial (Lemos-Espinal et al., 2015). La Normativa Oficial Mexicana 59 publicada en el año 2023 (NOM-059) la enlista como una especie amenazada en el territorio mexicano.

Actualmente se reconocen nueve subespecies de *C. draconoides* distribuidas en distintas islas del Golfo de California y en el continente; esta especie junto con los géneros *Cophosaurus*, *Holbrookia* y *Uma* forman el clado de “sand lizards” o lagartijas de arena, y forman el clado “Horned lizard-Sand Lizard” con las especies del género *Phrynosoma* (Wilgenbusch y de Queiroz, 2000; Schutle y de Queiroz, 2008).

III. JUSTIFICACIÓN

La familia Phrynosomatidae es una de las más diversas y emblemática de América del Norte y América Central, siendo sus puntos de mayor diversidad México y E.E.U.U. (Reeder y Montanucci, 2001; Leaché et. al, 2015) Esta alta diversidad de morfologías y de hábitats junto con su amplia distribución la vuelve un grupo focal para estudios de ecología y evolución (Leaché et. al, 2015). No obstante, existen incógnitas de esta familia de lagartijas sin resolver, como lo es la de la relación entre los géneros *Uma*, *Hoolbrokia*, *Cophosaurus* y *Callisaurus* a partir de los estudios de Schulte en el 2008 y de Queiroz en el 2000, y más recientes los de Weins en el 2010; en su mayoría relacionados con estudios de la familia Phrynosomatidae en general.

Sobre *Callisaurus draconoides* en específico, Martínez- Cota (2019) realizó un trabajo sobre el flujo genético y estructura poblacional mitocondrial, mientras que Arce-Jiménez en el mismo año realizó un trabajo de variabilidad genética y principios filogeográficos de *C. draconoides* en poblaciones de la costa de Sonora donde se encontró poco intercambio entre poblaciones por lo que la deriva génica debe estar actuando entre ellas, ambos siendo los trabajos más recientes sobre *C. draconoides* sin embargo, se requieren estudios más actualizados y robustos que incluyan la biogeografía evolutiva y análisis filogenéticos de *C. draconoides* con la inclusión de otros miembros de la familia Phrynosomatidae. Esto permitirá un mejor entendimiento de la biodiversidad y las relaciones filogenéticas de esta familia de reptiles. Por lo anterior, este estudio busca entender las relaciones evolutivas entre las subespecies de *C. draconoides* y al interior de la familia Phrynosomatidae con especial énfasis en los datos de México, debido a su importancia ecológica y por ser una especie de estatus amenaza en el país. Por otra parte, determinar la diversidad de esta especie apoyará al conocimiento de su sistemática y al diseño de planes de manejo para su conservación.

Entre los pocos estudios filogenéticos que se han realizado sobre *Callisaurus draconoides* se han utilizado tanto ADN nuclear como ADN mitocondrial, por ejemplo, utilizando sitios de restricción asociada; o RADseq en inglés; y citocromo b. Pero en la metodología utilizada solo se basaban en un método filogenético, siendo en su mayoría solo

Máxima Verosimilitud y Máxima Parsimonia; Inferencia Bayesiana ha sido utilizada pero más que nada con datos de ADN nuclear (Leaché et al., 2015; Wilgenbusch y de Queiroz, 2000; Schulte y de Queiroz, 2008) sin hacer uso y comparación entre los tres métodos en un mismo estudio, lo que podría dar una mejor claridad entre las relaciones filogenéticas de estas especies. En estudios biogeográficos no hay información disponible en específico para *Callisaurus draconoides*, y muy poca para otras especies y géneros de phrynosomatidos.

Una problemática de los trabajos realizados anteriormente con esta especie, y la familia en general, es que dependiendo del tipo de estudio y de marcador analizado cambia la relación filogenética entre miembros de la familia Phrynosomidae, como lo obtenido por Reeder y Weins en 1996 donde las relaciones cambiaban dependiendo de tipo de dato analizado. Otro problema es de la existencia de cuatro hipótesis diferentes de las relaciones con los otros géneros de “sand lizard” puestas a prueba por de Queiroz en el 2000. Estas relaciones entre géneros son diferentes incluso en estudios extensos; como el realizado por Pyron et al, (2013) o el estudio comparativo de Leché et al., (2015), los cuales no aseguran ninguna relación específica y esto sin tomar en cuenta las diferentes subespecies registradas de *C. draconoides*. Sin embargo, se han realizado análisis filogenéticos de otros miembros de la familia, para determinar su diversidad, y se han encontrado especies crípticas, pero no con intención de estudiar las relaciones filogenéticas dentro de la familia (Blair et al., 2017; Solis-Zurita et al 2019; Derycke et al., 2020; Wiens et al., 2010; Leché et al., 2015).

IV. HIPÓTESIS

Callisaurus draconoides es una especie con una amplia distribución por lo que se infiere que existe una diferenciación genética entre sus poblaciones y que esta diferenciación se relacione y sea concordante con el gradiente de distribución actual de la especie y con las relaciones filogenéticas que presenten sus poblaciones.

V. OBJETIVOS

V.1 Objetivo general

Describir los aspectos biogeográficos y las relaciones filogenéticas de *Callisaurus draconoides* dentro de la familia Phrynosomatidae

V.2 Objetivos específicos

Describir la distribución local de *C. draconoides* y sus subespecies para el estado de Sonora.

Describir la distribución espacial con los clados de relaciones filogenéticas en las subespecies de *C. draconoides*.

Comparar las relaciones filogenéticas entre las subespecies de *C. draconoides* y los miembros de la familia Phrynosomatidae.

VI. METODOLOGÍA

VI.1 Área de estudio

El área de estudio comprende la distribución general de la familia Phrynosomatidae que va desde el sur de Canadá hasta el oeste de Panamá (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén 2010), y más específico de *C. draconoides* comprende los estados de Nevada, Arizona, California y Nuevo México de Estados Unidos; y los estados de Sonora, Baja California, Baja California Sur y Sinaloa; estas comprenden en su mayoría áreas desérticas o semi áridas de suelo suelto arenoso, rocoso o suelto. En donde las temperaturas varían entre los 49° C y los -8° C con una precipitación anual que va de los 2.3-3 cm hasta los 15.2 cm, y alturas desde los 80 a los 1800 metros sobre el nivel del mar (Eifler, 2010).

VI.2 Obtención de datos

VI.2.1 Muestreo de tejido y colecta de individuos

Los datos de campo se obtuvieron mediante colectas de individuos utilizando cañas herpetológicas y sacos para la captura y contención de estos. En total se colectaron 50 individuos entre los municipios de Hermosillo y Guaymas durante el 2019 (Apéndice 3). Una vez capturados los individuos se realizaron mediciones morfológicas del largo hocico-cloaca y cloaca-cola además de tomar fotografías de los individuos en posición ventral y dorsal. Posteriormente para tener una muestra de tejido se les cortó aproximadamente 2 cm de cola, con tijeras quirúrgicas previamente desinfectadas con alcohol al 96%. El tejido fue depositado en tubos eppendorf de 1.5 ml con alcohol al 96% y se almacenó a una temperatura de -4 °C para la posterior extracción de ADN.

VI.2.2 Extracción de ADN

La extracción de ADN se llevó a cabo con el método de extracción QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen). La calidad y concentración del ADN se observó en geles de agarosa al 1%. Se utilizaron 2.5 ml de Bromuro de Etidio para teñirlos y estos se corrieron en un buffer TAE utilizando un marcador molecular de 100pb (Invitrogen). Las cuantificaciones de ADN se llevaron a cabo con un NanoDrop 1000.

Posteriormente se realizaron PCR, para ello se prepararon con un volumen final de 25 µl. Las concentraciones de la reacción fueron: 2 µl de ADN genómico, 12.5 µl de Master Mix, 8.5 µl de agua libre de nucleasas y 1 µl de cada uno de los primers. Los primers que se utilizaron fueron diseñados por Kocher et al., (1989) y modificados por Varela-Romero, (2007). La secuencia de los primers fue: L15058-F: 5'-TGACTTGAAAAMCCACCGTTG-3' y H16249-R: 5'-TCAGTCTCCGGTTTACAAGACC-3'.

Los productos de PCR se visualizaron en geles de agarosa al 2% teñidos con 2.5 µl de bromuro de Etidio. Los geles se corrieron con buffer TAE, utilizando un marcador de peso molecular (Invitrogen). Los productos de PCR se analizaron en el secuenciador de la empresa Macrogen ubicada en Corea.

VI.3 Análisis y selección de datos

VI.3.1 Edición y búsqueda de secuencias

Se realizó una búsqueda de secuencias de individuos de la familia Phrynosomatidae en GenBank, priorizando todas las subespecies de *C. draconoides* y con al menos dos secuencias diferentes por especie, en total se consiguieron 32 especies diferentes de phrynosomatidos más 10 subespecies de *C. draconoides*. (Apéndice 4)

Las secuencias brutas fueron visualizadas y editadas en el programa ChromasPro v2.1.10, después se utilizó el programa DnaSP v6.12.03 para comparar las secuencias en busca de

haplotipos y depurar la muestra de aquellas secuencias idénticas. Una vez editadas fueron juntadas y alineadas en MEGA 11 v11.0.8 utilizando el algoritmo MUSCLE junto con las obtenidas de GenBank. Una vez alineadas las secuencias se creó un archivo NEXUS con los datos para su análisis filogenético.

VI.3.2 Análisis filogenético: Máxima Parsimonia

Para este análisis se utilizó el programa PAUP 4.0a169 primero definiendo al grupo externo siendo la especie *Iguana iguana*; después se realizó una búsqueda heurística, con un mínimo de 1000000 repeticiones las cuales fueron aumentando hasta terminar el análisis por completo seleccionando que el programa arrojase solo el mejor árbol. Posterior de la obtención de los árboles, se realizó un consenso de estos para su comparación.

VI.3.3 Análisis filogenético: Inferencia Bayesiana

Utilizando el programa MrBayes v3.2.7 y el archivo de las secuencias en formato NEXUS se introdujeron los datos del modelo de sustitución, que ya habían sido obtenidos para máxima verosimilitud, y se fijaron los valores de transiciones y transversiones para cada aminoácido, el valor de gamma, y se definió el grupo externo (la especie *Iguana iguana*) así como el valor de las iteraciones de las cadenas de Markov Monte Carlo que se fijaron con valor de un millón; se establecieron muestreos cada 200 árboles, que se mostrara cada 200 árboles la información en pantalla; se fijó un valor de 0.2 para el total de datos descartados y se guardaron las longitudes de las ramas.

Una vez corridos los datos, se evaluaron los valores estimados del modelo de sustitución con un aproximado del 20 % del total datos muestreados por el programa. Una vez hecho esto nos da una vista previa del árbol obtenido; este puede ser abierto en PAUP o FigTree v1.4.4 para ser editado o visualizado más fácilmente. Este árbol consenso se analizó y comparó con los ya obtenidos.

VI.3.4 Análisis filogenético: Máxima Verosimilitud

El análisis de Máxima Verosimilitud se llevó a cabo en PAUP 4.0a169 a partir del archivo NEXUS, y para ello se buscó el modelo de sustitución dentro del mismo programa después de haber definido al grupo externo, siendo la especie *Iguana iguana*. Para ello, se hizo un árbol de análisis de distancias especificando una búsqueda Neighbour-joining/UPGMA y especificando el análisis Neighbour-joining; una vez obtenido este árbol se hizo un análisis para el modelo automático de selección y así tener el modelo de sustitución que mejor se ajusta a las secuencias. El modelo de sustitución que mejor se ajusta a los datos fue GTR+G, con un valor Gamma de 0.434622; una vez seleccionados los valores de manera automático por el mismo PAUP y entrados los datos en el programa, se corrió una búsqueda heurística habiendo seleccionado Maximum Likelihood en el tipo de análisis de PAUP, igual que con parsimonia se corrió el programa hasta que este se detuvo solo y se hizo consenso de árboles para su comparación y análisis.

También se utilizó PhyML 3.0 mediante una web intermediaria (<http://www.atgc-montpellier.fr/phyml/>), en la cual se especificó el valor Gamma y el de las transiciones y transversiones de los aminoácidos.

VI.3.4 Análisis biogeográfico

Para el análisis biogeográfico se obtuvieron los mapas de distribución de la especie *C.draconoides* de CONABIO y bases de datos de E.E.U.U (USGS), para ello se editaron y crearon mapas utilizando QGIS 3.12.1, se realizó un mapa para cada subespecie así como uno general donde se visualizara la distribución estimada de cada subespecie utilizando puntos en contraste con la distribución general.

También se realizó una matriz de datos de ausencias y presencias de especies para un análisis de parsimonia de endemismos el cual se llevó a cabo en PAUP 4.0a169, mismo procedimiento que con el análisis de parsimonia del análisis filogenético, pero con una

cantidad de datos más pequeña. Esto con el fin de obtener un árbol el en cual se muestre las relaciones de diversidad y distribución de la familia Phrynosomatidae.

VII. RESULTADOS

VII.1 Distribución

En el cladograma de parsimonia de endemismos (Fig. 1) de la familia Phrynosomatidae muestra que los estados geográficamente más cercanos presentan una diversidad similar de especies de esta familia, lo anterior es más evidente entre los subclados en los que se divide este mismo cladograma. Por ejemplo, es muy notorio en el nodo de Sonora y Arizona, dos estados geográficamente cercanos que se encuentran en el Desierto de Sonora, otro estado que tiene una parte de este desierto es Nuevo México, pero no es la mayoría del estado como lo es entre Sonora y Arizona, pero en el clado podemos observar cómo comparte nodo con los estados de Sonora y Arizona.

En el cladograma también se observa cómo las especies más norteadas presentes en Estados Unidos y en el único estado canadiense se agrupan en su propio clado, sin embargo la diversidad va cambiando entre más al sur y se observa esto en el nodo formado entre las californias. En contraste, el sur del país se vuelve menos diverso a partir de Sinaloa, porque aquí se comienzan a observar especies con una distribución más amplia que las ubica en varios estados lo que podría deberse por el cambio en el clima y ecosistema, y al tamaño geográfico de los estados, siendo estos más pequeños.

La distribución de *Callisaurus draconoides* como puede observarse en el mapa 1 va desde el estado de Sinaloa en México en su distribución más sureña hasta el estado de Nevada en E.E.U.U., y las zonas donde más se sobreponen las poblaciones de las subespecies es en la península de Baja California, los puntos que marcan observaciones de las subespecies en esta área están separados a los más específicos obviando las zonas de traslape entre poblaciones de subespecies.

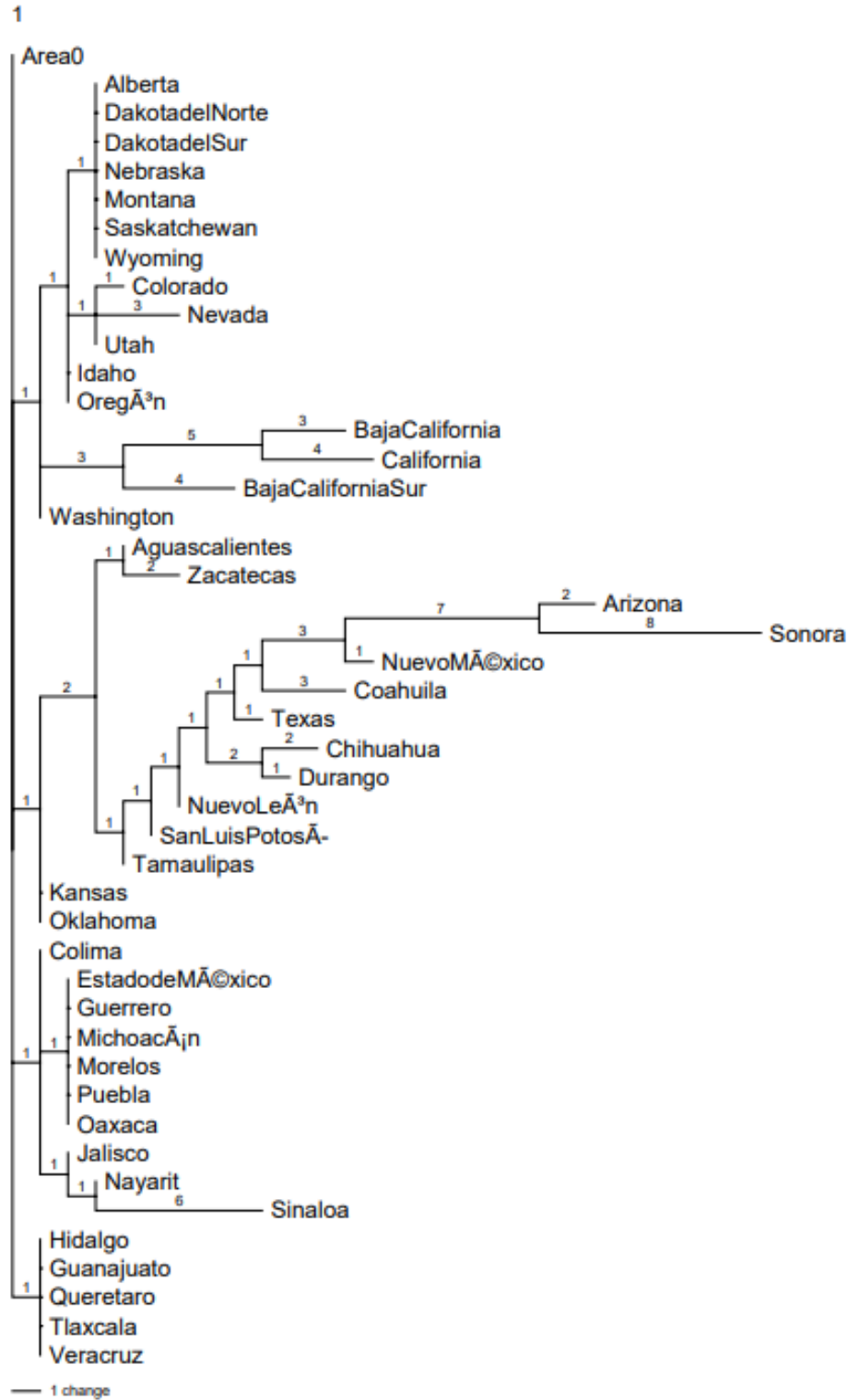


Figura 1. Árbol parsimonia de endemismos de estados mexicanos y estadounidenses para la familia Phrynosomatidae.

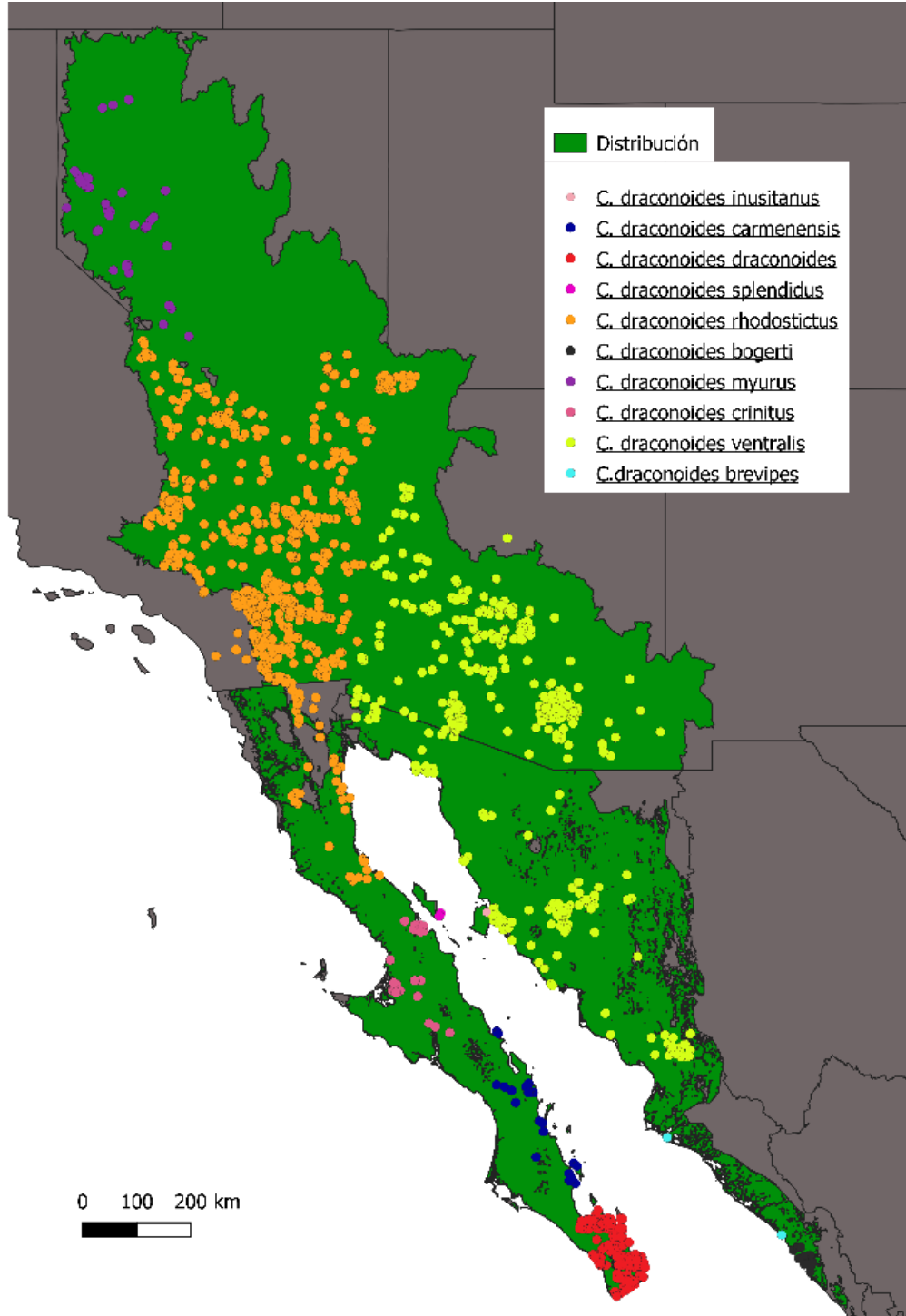


Figura 2. Mapa de distribución de la especie *Callisaurus draconoides* (verde) y los puntos donde se han registrado observaciones divididos en las áreas de cada subespecie.

VII.2 Análisis Filogenético

VII.2.1 Máxima parsimonia

Se encontraron 3151 árboles con topologías probables según el criterio de máxima parsimonia. De todos estos, el árbol de máxima parsimonia describe la una topología de seis clados, uniendo y colocando al mismo nivel y sin diferenciación a los géneros *Uta*, *Urosaurus* y *Petrosaurus*; los géneros *Hoolbrokia*, *Cophosaurus* y *Callisaurus* forman un clado monofilético, el denominado “Sand Lizards”. Teniendo como clado hermano el formado por el género *Uma* y haciendo una monofilia junto con *Phrynosoma*. En el nodo monofilético formado entre las “Sand Lizards” la diferencia más notoria se da solo por los datos que se utilizaron para el género *Callisaurus* dando como resultado este acomodo observado. Dentro del clado formado solo por datos de *Callisaurus* hay poca diferencia entre individuos, con la suficiente para la formación de dos clados siendo uno de los más diferenciados los obtenidos directamente de GenBank y el otro formado solo por datos de campo. (ver Figura 14, pág. 55)

VII.2.2 Inferencia bayesiana

Para este análisis se llevaron a cabo 10 millones de repeticiones, y se analizó una muestra de 80002 árboles que fueron seleccionados por el mismo programa. El árbol obtenido por inferencia bayesiana sí separa a los géneros *Uta*, *Urosaurus* y *Petrosaurus*, colocando a este último en una monofilia con *Sceloporus* los cuales a su vez forman una monoflia con *Urosaurus*, dejando como género muy diferenciado a *Uta*. Este árbol además ilustra una topología en la cual no se aprecia diferencia entre los géneros *Callisaurus*, *Holbrookia*, *Cophosaurus* ni *Uma*, estos géneros forman el clado propuesto de “Sand Lizards”, esto por la ausencia de un nodo que haga una separación entre géneros proponiendo un mismo nivel de similitud. Las subespecies y secuencias de *C. draconoides* muestran poco grado de diferencia, además de que las secuencias obtenidas de GenBank sí se agrupan juntas;

exceptuando a las subespecies *C. draconoides rhodosticus*, siendo estas secuencias las únicas que se separan por completo. *Callisaurus* se divide en dos clados, uno formado por las subespecies obtenidas de GenBank junto con solo tres de las nuevas secuencias obtenidas en campo; y el otro clado siendo de secuencias obtenidas solo de campo junto con los géneros *Holbrookia* y *Cophosaurus*; mientras que el género *Uma* se separa en un tercer clado del mismo nivel que los formados en su mayoría por *Callisaurus*. (ver Figura 15, pág. 56)

VII.2.3 Máxima verosimilitud

El análisis por máxima verosimilitud se llevó a cabo en PhyML 3.0 mediante la plataforma ATCG Montpellier Bioinformatics Platform; este solo arrojó el árbol resultado. Este árbol presenta una topología notoria sobre todo en el agrupamiento en monofilia al género *Phrynosoma* y a los datos de *C. draconoides* obtenidos en este estudio, y también se repite lo sucedido entre los géneros *Uta*, *Urosaurus*, *Petrosaurus* y *Sceloporus* en el árbol de inferencia bayesiana; pero a diferencia de este y al de los obtenido mediante máxima parsimonia, en máxima verosimilitud sí se resuelven las relaciones entre todas las secuencias mostrando acomodos parafiléticos más precisos entre grupos y por ello es el árbol principal de este trabajo.

VIII. DISCUSIÓN

VIII.1 Distribución

La distribución de nuestro grupo de interés se determinó mediante un análisis de parsimonia de endemismos de las subespecies de *C. draconoides* donde se utilizaron el área de distribución registrada y las observaciones e identificaciones hechas en campo para este estudio y corroboradas por terceros de la fuente de datos de iNaturalis. Lo anterior mostró que la distribución de las subespecies se ve reflejada en los análisis filogenéticos casi de manera precisa, como lo obtenido por Lindell et al (2005). En el trabajo antes mencionado el autor recalca la gran diferenciación entre las subespecies formando tres grupos diferentes, uno donde se agrupan la península de Baja California con California, otro continental entre Sonora y Sinaloa en su mayoría y una última agrupación siendo más que nada subespecies más norteñas que están distribuidas en E.E.U.U. Estas diferenciaciones de las subespecies son apreciables en los tres análisis, pero solo observable en las secuencias de GenBank.

Algo a contrastar es que se esperaba que nuestras secuencias hubieran sido acomodadas y emparentadas con y dentro de la subespecie *C. draconoides ventralis*, pero estas secuencias obtenidas de GenBank y que están identificadas no se agruparon con las nuestras obtenidas en campo, y podría deberse a que la mayoría de las secuencias de GenBank son anteriores al 2010 y los cambios y refinamiento de los métodos y procesos de extracción, amplificación y secuenciación de ADN podrían dar la falsa ilusión de cambios dentro de las mismas poblaciones en este pequeño lapso de tiempo, por lo cual el tener secuencias más recientes podría arrojar un resultado diferente que daría pie a una mejor comprensión de las relaciones de *C. draconoides*. Lo anterior supone que el tiempo entre secuencias podría haber afectado el cómo estas terminaban siendo agrupadas por los análisis de los programas.

VIII.2 Análisis Filogenéticos

El presente estudio incluye a los ocho géneros dentro de la familia Phrynosomatidae y al menos a dos especies por género o dos subespecies en su lugar en caso de ser género único; además también se incluyen las nueve subespecies de *Callisaurus* junto con datos de colecta reciente del estado de Sonora; mientras que otros estudios en su mayoría solo incluyen secuencias de E.E.U.U. con muy pocas o ninguna de individuos muestreados en México. Se encontraron varias concordancias en el arreglo sistemático de las “Sand Lizards” y su relación con el género *Phrynosoma*, mientras que las demás relaciones con otros miembros de la familia concuerdan con lo ya publicado en otros estudios. Esto podría deberse a que se utilizaron diferentes marcadores durante los trabajos realizados, en este trabajó se utilizó solo el citocromo b como marcador y sin buscar una topología en específico. Las principales diferencias con trabajos anteriores como de Pyron et al (2013) y Wilgenbusch y de Queiroz (2000) es su generalidad. Pyron et al (2013) incluyeron pocos individuos de ciertos géneros debido a lo extenso del análisis realizado; mientras que Wilgenbusch y de Queiroz (2000) solo se centraron en “Sand Lizards” y utilizando solo el análisis por Máxima Verosimilitud.

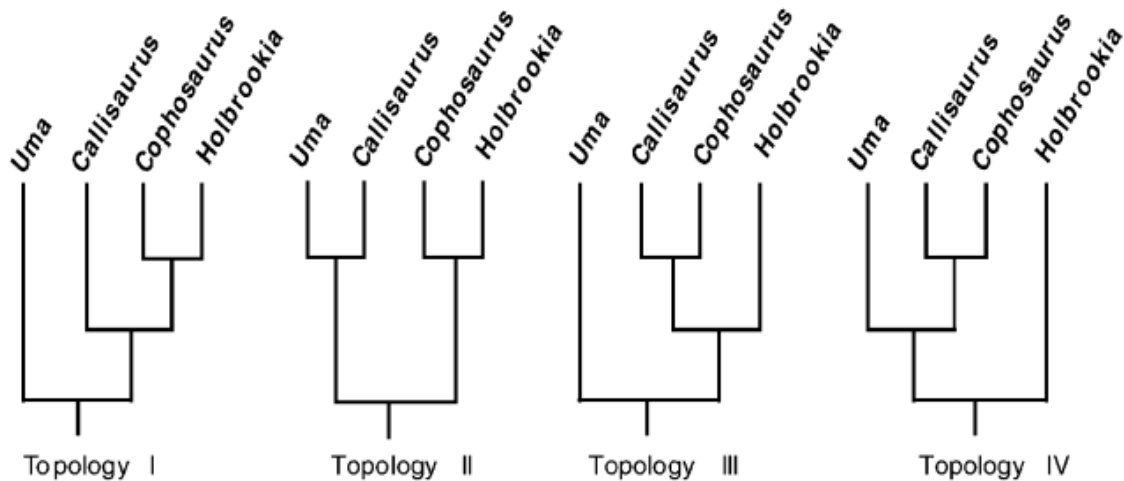


Figura 3. Topologías comparativas de “Sand Lizards” tomadas de Wilgenbusch y De Queiroz, (2000).

Los resultados de relaciones filogenéticas obtenidos mediante el algoritmo de máxima parsimonia concuerdan con lo descrito por Pyron et al (2013). Por otro lado, Wilgenbusch y

de Queiroz (2000) pusieron a prueba cuatro topologías de relaciones filogenéticas propuestas en trabajos anteriores que fueron obtenidas mediante diversos análisis para estos grupos (Fig. 3); de las cuales una es concordante con los resultados obtenidos mediante máxima parsimonia donde los géneros *Cophosaurus* y *Holbrookia* muestran un ancestro en común y a su vez *Callisaurus* se anida como su grupo hermano, y el género *Uma* resultó externo a estas tres. Leaché et al (2015) reporta otra topología en la cual *Holbrookia* y *Callisaurus* poseen un ancestro en común y solo *Uma* se mantiene en la misma posición. Por otro lado, el árbol obtenido mediante inferencia bayesiana para este trabajo muestra más diferencias, mientras que en Wilgenbusch y de Queiroz (2000) reportan una topología similar utilizando citocromo b y 12S, pero mediante máxima verosimilitud y parsimonia, y en el árbol de inferencia bayesiana las “Sand Lizards” no presentan una diferencia significativa entre sí más que el género *Uma*. El árbol con la topología más resuelta, es decir, que no presenta igualdades entre ramas/géneros, fue el obtenido mediante PhyML. En los árboles obtenidos las secuencias de individuos muestreados en el estado de Sonora no se alinearon con las secuencias identificadas de otras subespecies de *Callisaurus* obtenidas de GenBank y solo dos de estas secuencias nuevas se encuentran en el sub-clado con las de GenBank.

El análisis de las secuencias obtenidas en campo en el presente estudio para el estado de Sonora deberían acomodarse junto con las demás secuencias de la subespecie *C. draconoides ventralis* y no presentar un nivel de diferenciación significativo entre ellas, pero estas secuencias identificadas como tal subespecie registradas en GenBank son en su mayoría obtenidas de Nuevo México, esto confirmado mediante un BLAST de secuencias, cuando la mayor área de distribución de esta subespecie es el estado de Sonora en México. Estas secuencias del estado formaron una monofilia con el género *Phrynosoma*, lo cual podría indicar un polimorfismo ancestral lo que significaría la existencia de posibles unidades evolutivamente significativas que podría explicar su distribución actual y lo que el árbol de parsimonia de endemismos muestra con los estados donde esta subespecie se encuentra distribuida comparando estos resultados con los trabajos de filogenia de Wilgenbusch y De Queiroz (2000) y de distribución de Lindel et al (2005).

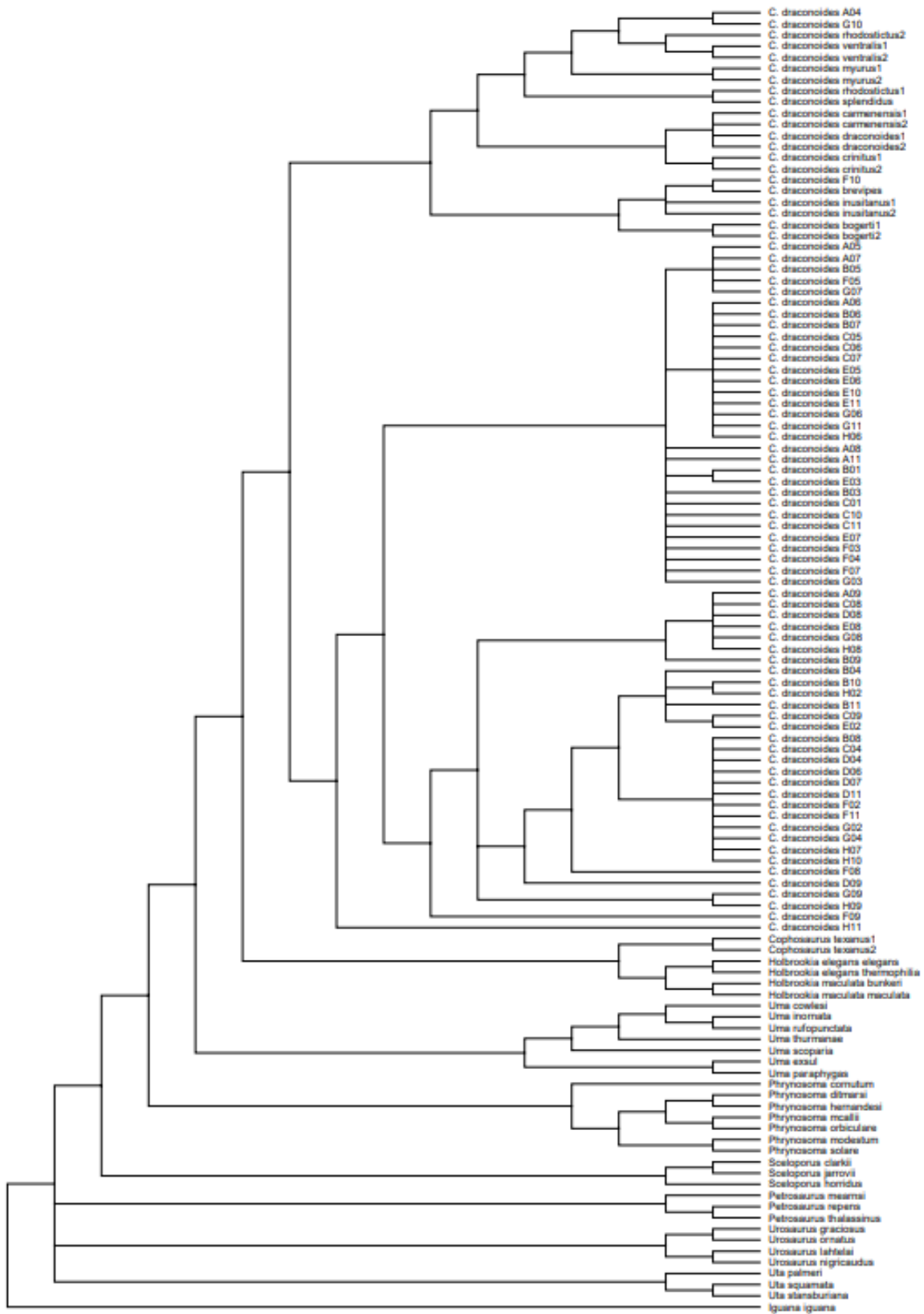


Figura 4. Árbol consenso de Máxima Parsimonia, no se resuelven los “Sceloporines”.

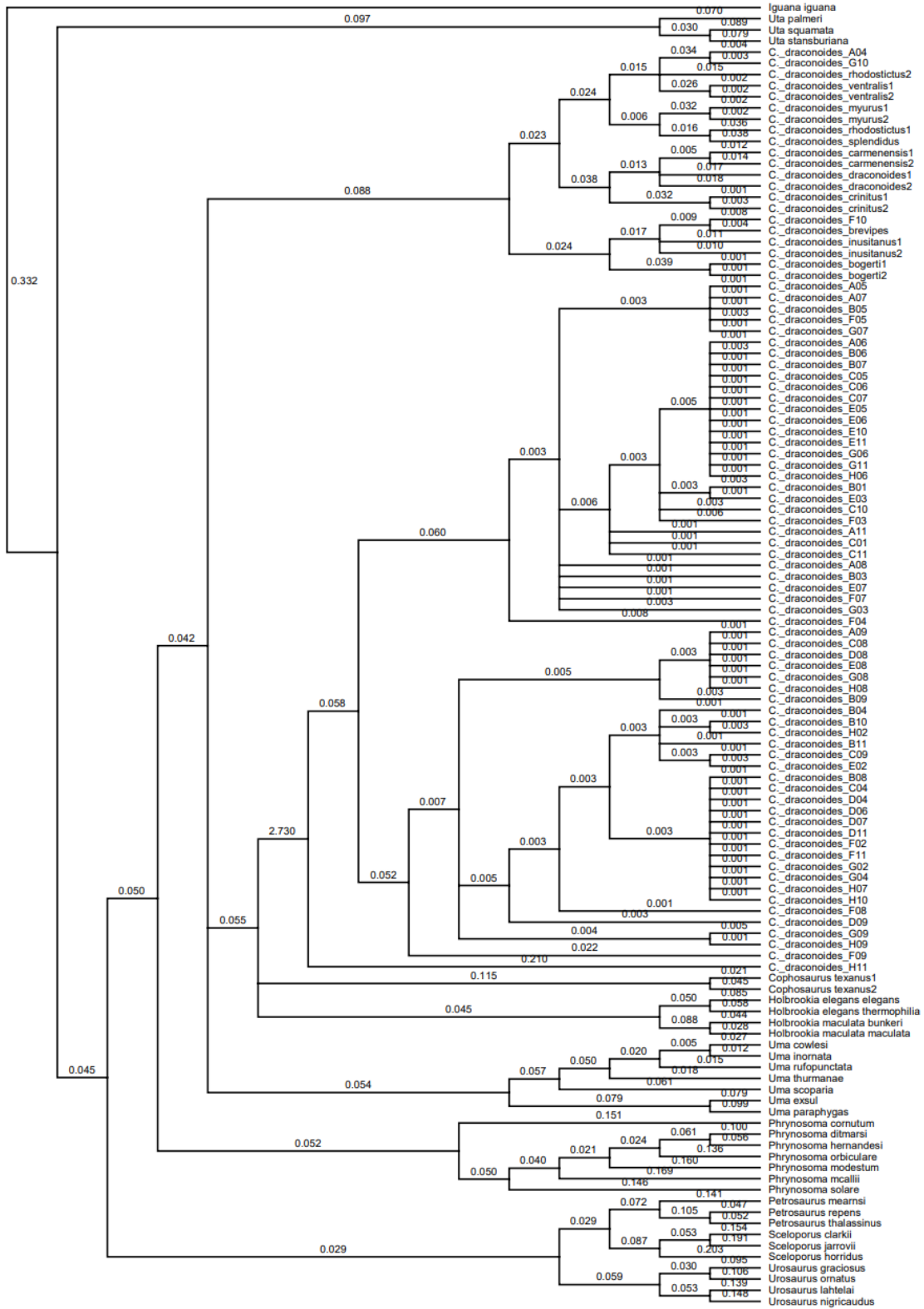


Figura 5. Árbol Inferencia Bayesiana con 10 millones de repeticiones y con MajRule 50, no se resuelve el clado de “Sand Lizards”.

Las relaciones filogenéticas entre las “Sand Lizards” quedaron definidas en los tres análisis realizados, siendo que *Holbrookia* y *Cophosaurus* están más relacionadas genéticamente entre ellas que entre *Callisaurus*, esta fue la constante entre los tres diferentes análisis que coincidía con lo revisado y encontrado en bibliografía. Lo obtenido mediante inferencia bayesiana nos indica que hace falta esclarecer más las relaciones entre estos tres géneros, porque aun siendo el análisis más robusto no se encontró una diferencia entre los tres géneros colocándolos en un mismo nivel taxonómico, posiblemente un acervo más grande de muestras de este clado y utilizando más métodos robustos podrían dar una nueva respuesta a estas relaciones. Otra constante entre los diferentes análisis realizados en este estudio fue que el género más cercano al clado de las “Sand Lizards” dentro de la misma familia fue *Phrynosoma* lo cual no pone en duda las demás relaciones entre los géneros de phrynosomatidos, así que la incógnita más grande cae más que nada dentro de este subclado formado por *Holbrookia*, *Cophosaurus* y *Callisaurus*.

Los resultados de este trabajo mostraron un cambio en las relaciones filogenéticas entre Phrynosomatidos, previamente sugeridas para los Sceloporines (*Uta*, *Urosaurus*, *Petrosaurus* y *Sceloporus*), siendo que los análisis de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana para el género *Petrosaurus* presenta una monofolia con *Sceloporus* y no con *Uta* como en Leaché et. al. (2015) y Pyron et. al. (2013), esto podría deberse por el uso de los nuevos datos de Sonora de *C. draconoides* en el análisis de la familia Phrynosomatidae.

IX. CONCLUSIONES

La especie *Callisaurus draconoides* se distribuye en hábitats con clima, suelo y localización geográfica específica para esta y otras “Sand Lizards” siendo suelos arenosos o sueltos y climas cálidos, siendo su mayor distribución el Desierto de Sonora y zonas áridas cercanas a este; además podemos afirmar que el género *Phrynosoma* es el más cercano a este clado biogeográfica y filogenéticamente.

Existe una relación entre la distribución de las subespecies y sus relaciones filogenéticas; las que se encuentran más cercanas geográficamente son las más parecidas a nivel genético.

Callisaurus draconoides muestra un ancestro en común con *Holbrookia* y *Cophosaurus* las cuales son géneros hermanos que es consistente con secuencias de GenBank y con trabajos previos que involucran a esta especie.

Las nuevas secuencias de *Callisaurus draconoides* utilizadas en este trabajo muestran una diferenciación a tal grado que se separan de las demás secuencias registradas como como *C. draconoides* obtenidas de la base de datos de GenBank, esta diferenciación podría señalar que estas poblaciones se encuentran en medio de un posible evento de aislamiento y diferenciación genética que sería refutado por medio de taxonomía molecular.

X. BIBLIOGRAFÍA

- Abascal, F., Irisarri, I., & Zardoya, R. (2014). Filogenia y evolución molecular. *Bioinformática con Ñ*, 1, 231-257.
- Al-Samarai, F. R., & Al-Kazaz, A. A. (2015). Molecular markers: An introduction and applications. *European journal of molecular biotechnology*, 9(3), 118-130.
- Alcántara, M. R. (2007). Breve revisión de los marcadores moleculares. *Ecología molecular*, 541-566.
- Barrera-Moreno, O. M. (2008) Panbiogeografía en la franja volcánica transmexicana utilizando modelos digitales de elevaciones: un caso de estudio con especies del orden Rodentia [Tesis de licenciatura, UNAM]
- Blair, C., & Bryson Jr, R. W. (2017). Cryptic diversity and discordance in single-locus species delimitation methods within horned lizards (Phrynosomatidae: Phrynosoma). *Molecular Ecology Resources*, 17(6), 1168-1182.
- Brown, W.M., E.M. Prager, And A.C. Wilson. (1982). Mitochondrial DNA sequences of primates: tempo and mode of evolution. *J. Mol. Evol.* 18:225-239.
- Canseco-Márquez, L. and Gutiérrez-Mayén, M., 2010. *Anfibios y Reptiles del Valle de Tehuacán-cuicatlán*. 1st ed. D.F.: CONABIO.
- Castresana, J. (2010). Reconstrucción filogenética, diversificación y especiación. <http://hdl.handle.net/10261/43699>
- Caponi, G. (2001). Biología funcional vs. biología evolutiva. *Episteme*, 12, 23-46.
- Caponi, G. (2003). Experimentos en biología evolutiva: ¿qué tienen ellos que los otros no tengan?. *Episteme*, 16, 61-97.
- Chaos Cador, Á. (2021). *¿Hay un dinosaurio en mi sopa!: una guía rápida sobre evolución biológica*. Fondo de Cultura Económica.
- Corral-Rosas, M. V. (2017). Biogeografía cladística de la zona de transición mexicana (ZTM) [Tesis de maestría modalidad: por artículo científico, UNAM]

- Crisci, J. V., & Armengol, M. F. L. (1983). *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica* (No. 57.06 CRI). Washington: OEA.
- Crisp M. D., Trewick, S. A., Cook, L. G. (2011). Hypothesis testing in biogeography. , 26(2), 0–72. doi:10.1016/j.tree.2010.11.005
- Darwin, C. (1839), *Journal of Researches into the Geology and Natural History of the Various Countries Visited by H.M.S. Beagle from 1832-1836*, London, Henry Colburn.
- De Luna, E., Guerrero, J. A., & Chew-Taracena, T. (2005). Systematic biology: advances and directions in theory and methods of phylogenetic reconstruction. *Hidrobiológica*, 15(3), 351-370.
- Derycke, E. G., Gottscho, A. D., & Mulcahy, D. G. (2020). A new cryptic species of fringed-toed lizards from southwestern Arizona with a revised taxonomy of the *Uma notata* species complex (Squamata: Phrynosomatidae). *Zootaxa*, 4778(1), zootaxa-4778.
- Dietrich, M. R. (2009). Microevolution and macroevolution are governed by the same processes. Francisco J. Ayala and Robert Arp, 169.
- Dobzhansky, T. (1937). Genetic nature of species differences. *The American Naturalist*, 71(735), 404-420.
- Duchen, P. (2021). Métodos de reconstrucción filogenética I: máxima verosimilitud. *Tequio. Revista de divulgación, investigación e innovación*, 4(11), 69-79.
- Duchen, P. (2021). Métodos de reconstrucción filogenética II: inferencia bayesiana. *Tequio. Revista de divulgación, investigación e innovación*, 4(11), 81-89.
- Ebach, M. C., & Humphries, C. J. (2002). Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography*, 29(4), 427-444.
- Eifler, D., & Eifler, M. (2010). Characteristics and use of the tail in signaling by the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *The Southwestern Naturalist*, 55(1), 104-109. Retrieved April 17, 2021, from <http://www.jstor.org/stable/40588610>

Felsenstein, J. (1983). Parsimony in Systematics: Biological and Statistical Issues. Annual Review of Ecology and Systematics, 14(1), 313–333. Doi:10.1146/annurev.es.14.110183.001525

Frost, D. R., y R. Etheridge. (1989). A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards. Misc. Publ. Univ. Kansas 81:1-65.

GIS Development Team. 2019. “QGIS Geographic Information System.” Open Source Geospatial Foundation Project. Accessed on March 26, 2022. <http://qgis.org>

Goetting, A. y M. Testerman (2011). “*Callisaurus draconoides*” (On-line), Animal Diversity Web. Accessed February 23, 2022 at https://animaldiversity.org/accounts/Callisaurus_draconoides/

Grechko, V. V., Fedorova, L. V., Ryabinin, D. M., Ryabinina, N. L., Ciobanu, D. G., Kosushkin, S. A., & Darevsky, I. S. (2006). The use of nuclear DNA molecular markers for studying speciation and systematics as exemplified by the “*Lacerta agilis* complex” (Sauria: Lacertidae). Molecular Biology, 40(1), 51–62. doi:10.1134/s0026893306010092

Guindon S., Dufayard J.F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W., Gascuel O. 2010. New Algorithms and Methods to Estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0. Systematic Biology, 59(3):307-21, 2010.

Hautmann, M. (2020). What is macroevolution?. Palaeontology, 63(1), 1-11.

Hedges, S. B. (1999). A Molecular Phylogeny of Reptiles. Science, 283(5404), 998–1001. doi:10.1126/science.283.5404.998

Huidoboro-Campos, L. (2006). Filogenia y biogeografía del género *Poeciliopsis* (Pisces: Poeciliidae) [Tesis de doctorado, UNAM]

Humphries, C. J., & Parenti, L. R. (1999). Cladistic biogeography. OUP Oxford.

Ibañez C. y Méndez M. (2014). Filogenia y Método Comparado. En Introducción a la Biología Evolutiva (165-174). Santiago, Chile: SOCEVOL y ESEB.

Jáuregui O., Ernesto, & Cruz Navarro, Francisco. 1980. Algunos aspectos del clima de Sonora y Baja California: Equipatas y surgencias de humedad. *Investigaciones geográficas*, (10), 143-180.

Jiménez-Arce, S. (2019). Variabilidad Genética y Principios Filogeográficos de *Callisaurus draconoides* en el Estado de Sonora con base en el gen Citocromo B (Cyt b) [Tesis de licenciatura, Universidad de Sonora]

Koichiro Tamura, Glen Stecher, and Sudhir Kumar. 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38:3022-3027

Lanteri, A., & Cigliano, M. (2006). *Sistemática Biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones* (3rd ed.). La Plata (Argentina): UNLP.

Leaché, A. D., Chavez, A. S., Jones, L. N., Grummer, J. A., Gottscho, A. D., & Linkem, C. W. (2015). Phylogenomics of Phrynosomatid Lizards: Conflicting Signals from Sequence Capture versus Restriction Site Associated DNA Sequencing. *Genome Biology and Evolution*, 7(3), 706–719. Doi:10.1093/gbe/evv026

Lemos-Espinal, J. A., Smith, H. M., Dixon, J. R., & Cruz, A. (2015). *Anfibios y Reptiles de Sonora, Chihuahua y Coahuila, Mexico; Tomo I y II* (1.ª ed.). D.F., México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). D.F., México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).

Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., & Rorabaugh, J. C. (2019). A conservation checklist of the amphibians and reptiles of Sonora, Mexico, with updated species lists. *ZooKeys*, 829, 131.

Lindell, J., Méndez-de la Cruz, F. R., & Murphy, R. W. (2005). Deep genealogical history without population differentiation: discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Molecular phylogenetics and Evolution*, 36(3), 682-694.

Leopardi-Verde, C. L., & Escobedo-Sarti, G. J. (2021). Filogenias: conceptos y generalidades. *Tequio. Revista de divulgación, investigación e innovación*, 4(11), 7-25.

- Lockwood, S. F., Dillinger Jr., R. E., Birt, T. P., Green, J. M., & Snyder, T. P. (1993). Phylogenetic Relationships among Members of the Coregoninae Inferred from Direct Sequencing of PCR-Amplified Mitochondrial DNA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(10), 2112–2118. Doi:10.1139/f93-236
- Malik, A. N., & Czajka, A. (2013). Is mitochondrial DNA content a potential biomarker of mitochondrial dysfunction?. *Mitochondrion*, 13(5), 481-492.
- Martínez Cota, K. E. (2019). Flujo genético y Estructura Poblacional Mitocondrial de la Lagartija cola de cebra (*Callisaurus draconoides*) con distribución en la costa central de Sonora [Tesis de licenciatura, Universidad de Sonora]
- Morrone, J. J. (2000). El lenguaje de la cladística. UNAM, Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial.
- Morrone, J. J. (2001). Sistemática, Biogeografía, Evolución: los patrones de la biodiversidad en espacio-tiempo.
- Morrone, J. J. (2008). Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies. Columbia University Press.
- Morrone, J. J. (2013). Biogeografía evolutiva: Un enfoque integrativo. 10.2307/j.ctv1xxv06.11.
- Morrone, J. J. (2013). Sistemática: Fundamentos, métodos, aplicaciones (1st ed.). México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Myung, I. (2003). Tutorial on maximum likelihood estimation. *Journal Of Mathematical Psychology*, 47(1), 90-100. Doi: 10.1016/s0022-2496(02)00028-7
- Nascimento, F. F., Reis, M. dos, & Yang, Z. (2017). A biologist's guide to Bayesian phylogenetic analysis. *Nature Ecology & Evolution*, 1(10), 1446–1454. Doi:10.1038/s41559-017-0280-x
- Navajas, M., & Fenton, B. (2000). The application of molecular markers in the study of diversity in acarology: a review. *Experimental & applied acarology*, 24, 751-774.

Pardo, M. C. (2014). Introducción a la Biología Evolutiva (1.^a ed., pp. 42–67). Santiago, Chile: Marco A. Méndez y José Navarro B., Santiago, Chile: Marco A. Méndez y José Navarro B.

Peña, C. (2011). Métodos de inferencia filogenética. *Revista peruana de Biología*, 18(2), 265-267.

Perfectti, F. (2002). Capítulo 18: ESPECIACIÓN: MODOS Y MECANISMOS. EVOLUCIÓN, 307.

Pyron, R. A. Pyron, Burbrink, F.T. & Wiens, J.J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13:93

Reeder, T., & Wiens, J. (1996). Evolution of the Lizard Family Phrynosomatidae as Inferred from Diverse Types of Data. *Herpetological Monographs*, 10, 43-84. Doi:10.2307/1466980

Rentería-Alcántara, M. (2007.) Breve revisión de los marcadores moleculares. (Capítulo 18). En: Eguiarte, L., V. Souza y X. Aguirre. (eds). P. 541-566. *Ecología Molecular*. 1ra Edición. Editorial SEMARNAT, INE, UNAM y CONABIO. México. 592 p.

Reznick, D. N., & Ricklefs, R. E. (2009). Darwin's bridge between microevolution and macroevolution. *Nature*, 457(7231), 837-842.

Ronquist, F., and J.P. Huelsenbeck. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.

Rozas, J., & Rozas, R. (1999). DnaSP version 3: an integrated program for molecular population genetics and molecular evolution analysis. *Bioinformatics* (Oxford, England), 15(2), 174-175.

Sarukhán, J., et al. (2017). *Capital natural de México. Síntesis: evaluación del conocimiento y tendencias de cambio, perspectivas de sustentabilidad, capacidades humanas e institucionales*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México

Schulte, J. A., & de Queiroz, K. (2008). Phylogenetic relationships and heterogeneous evolutionary processes among phrynosomatine sand lizards (*Squamata, Iguanidae*) revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(2), 700–716. Doi:10.1016/j.ympev.2008.01.010

Scotto, C. (2006). Análisis filogenético comparativo entre secuencias codificadoras (Cyt b y ATPasa 8) y secuencias no codificadoras (D-Loop) del ADN mitocondrial de vertebrados y sus implicancias evolutivas en los primates y homínidos. *Horizonte Médico (Lima)*, 6(2), 111-129.

Slowinski J. B. & Lawson R. (2002). Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. , 24(2), 194–202. doi:10.1016/s1055-7903(02)00239-7

Solis-Zurita, C., De Luna, E., & González, D. (2019). Phylogenetic relationships in the *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) complex based on three molecular markers, continuous characters, and geometric morphometric data. *Zoologica Scripta*, 48(4), 419-439.

Swofford, D. L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Tzika, A.C., Helaers, R., Schramm, G. et al. (2011). Reptilian-transcriptome v1.0, a glimpse in the brain transcriptome of five divergent Sauropsida lineages and the phylogenetic position of turtles. *EvoDevo* 2, 19. <https://doi.org/10.1186/2041-9139-2-19>

Uetz, P., Freed, P, Aguilar, R. & Hošek, J. (eds.) (2021) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed February 2, 2022

Wiens, J. J., Kuczynski, C. A., Arif, S., & Reeder, T. W. (2010). Phylogenetic relationships of phrynosomatid lizards based on nuclear and mitochondrial data, and a revised phylogeny for *Sceloporus*. *Molecular phylogenetics and evolution*, 54(1), 150-161.

Weins, J. J. (2004). (2004). What Is Speciation and How Should We Study It?. *The American Naturalist*, 163(6), 914–923. doi:10.1086/386552

Wilgenbusch, J., & De Queiroz, K. (2000). Phylogenetic Relationships Among the Phrynosomatid Sand Lizards Inferred from Mitochondrial DNA Sequences Generated by

Heterogeneous Evolutionary Processes. *Systematic Biology*, 49(3), 592–612.
Doi:10.1080/10635159950127411

XI. APÉNDICES

Apéndice 1. Descripciones obtenidas de TheReptileDataBase y de la guía de campo “A field guide to western Reptiles and Amphibians”

- *Callisaurus draconoides draconoides*

Usualmente presentan solo dos barras oscuras en el abdomen más evidentes en machos. Sin bordes de escamas puntiagudas en los dedos.

- *Callisaurus draconoides crinitus*

Presentan tres barras oscuras en el abdomen, más evidentes en machos. Escamas puntiagudas en los bordes del segundo, tercero y cuarto dedo.

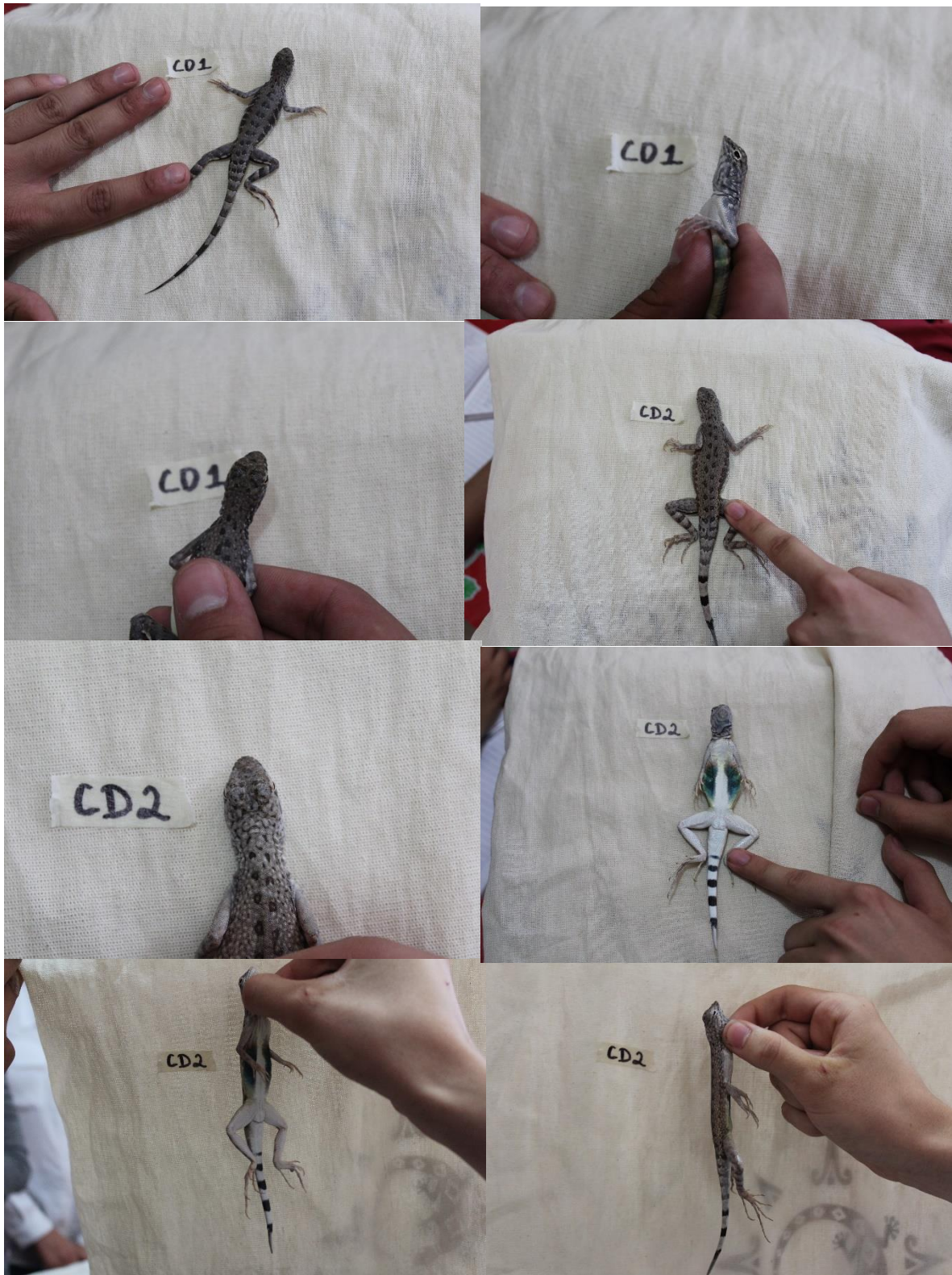
- *Callisaurus draconoides carmenensis*

Presencia de un arreglo en línea de escamas fina mayormente notorias en dorsales, en las escamas formando el margen denticulado del pliegue gular, en el pecho posterior al pliegue gular, en las escamas alargadas de los parches inferiores de los hombros y las tibiales. Área lateral-ventral azul con muy poco cambio a un tono púrpura-café posterior; bandas lateral-ventral oscuras, cortas y estrechas en paralelo y algo curvadas; parte posterior de la cola con manchas negras solo debajo.

- *Callisaurus draconoides inusitatus*

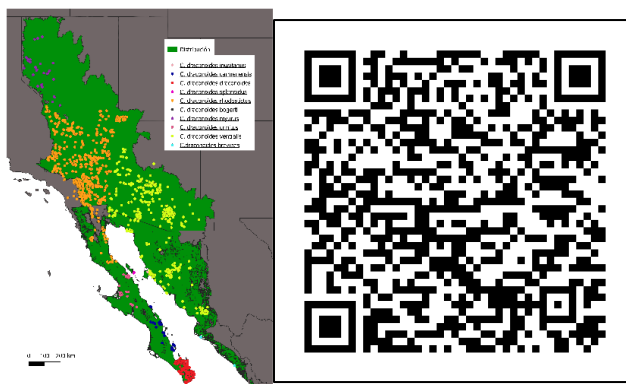
Adultos normalmente exceden los 200 mm del largo total. Patas posteriores igual o más largas que la distancia del hocico-ano. Dos bandas laterales negras, muy oblicuas, largas con ancho variable e irregulares de contorno; de marcas oscurecidas unidas de la parte inferior junto al margen del área azul, formando así una mancha azul en forma de U debajo del doblez lateral. El área azul lateral-ventral es prominente y se extiende casi a la ingle. Parte ventral de la cola de color blanco con seis a nueve bandas negras horizontales, con la superficie dorsal-caudal café con marcas cafés no negras.

Apéndice 2. Fotografías de individuos muestreados en Bahía de Kino, Sonora, México en el 2018. Tomadas y proporcionadas por Lic. En Biol. Ximena Valeria Martínez Miranda

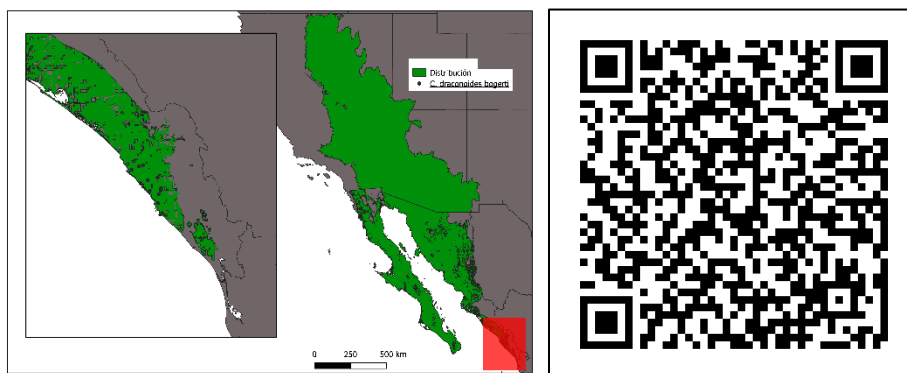




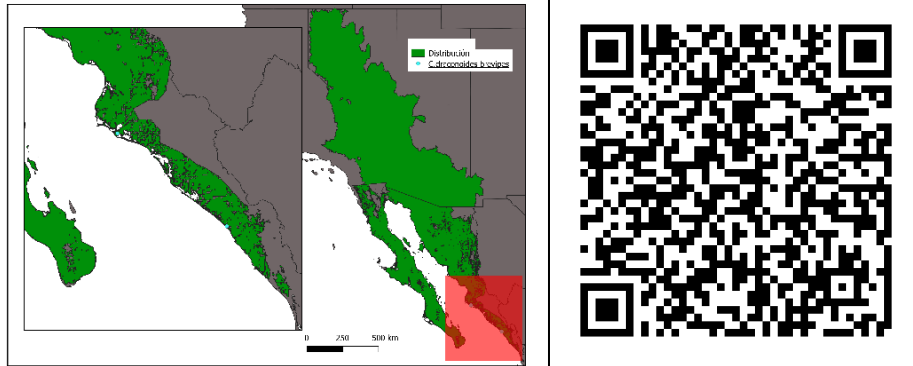
Apéndice 3. Mapas de observaciones y distribución de subespecies de *Callisaurus draconoides*.



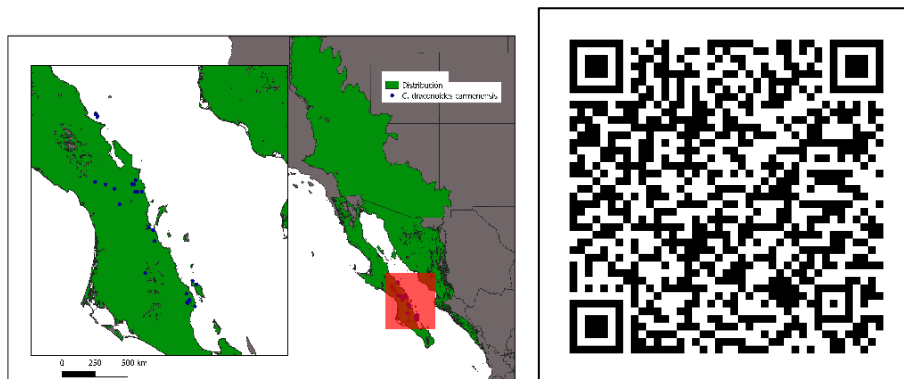
Código QR de la Figura 2 del mapa de la distribución de *Callisaurus draconoides* y sus subespecies registradas. (<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribucion-Callisaurus-draconoides/blob/main/Callisaurus%20draconoides%20distribucion.png>)



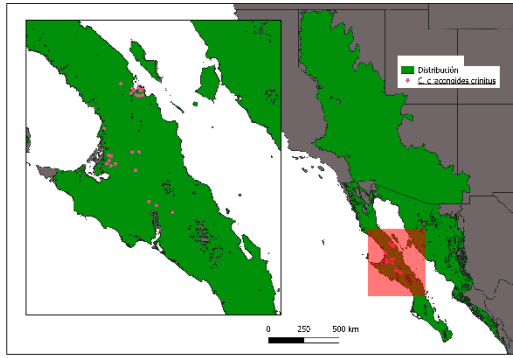
Código QR de mapa de observaciones de iNaturalista de *Callisaurus draconoides bogerti*. (<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribucion-Callisaurus-draconoides/blob/main/C.draconoides%20bogerti.png>)



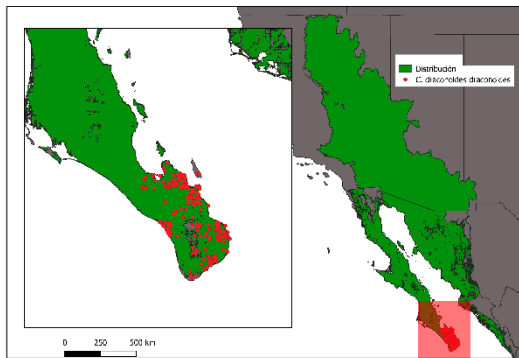
Código QR de mapa de observaciones de iNaturalista de *Callisaurus draconoides brevipes*.
 (<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribuci-n-Callisaurus-draconoides/blob/main/C.draconoides%20brevipes.png>)



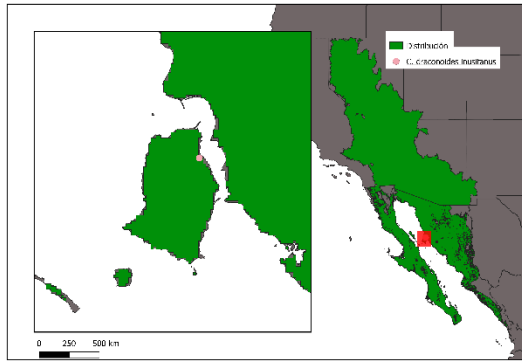
Código QR de mapa de observaciones de iNaturalista de *Callisaurus draconoides carmenensis*.
 (<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribuci-n-Callisaurus-draconoides/blob/main/C.draconoides%20carmenensis.png>)



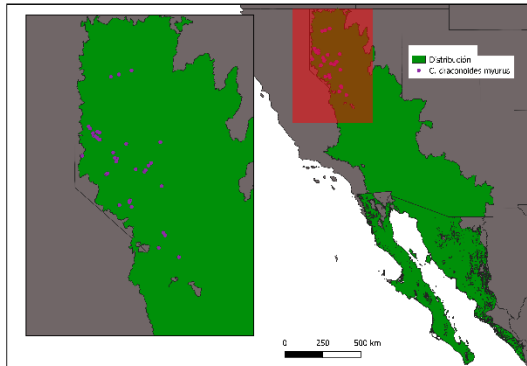
Código QR de mapa de observaciones de iNaturalista de *Callisaurus draconoides crinitus*.
<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribuci-n-Callisaurus-draconoides/blob/main/C.draconoides%20crinitus.png>)



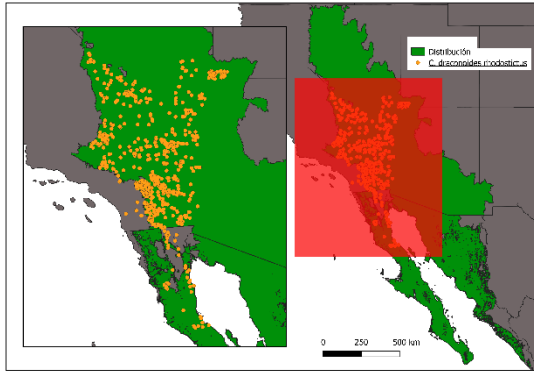
Código QR de mapa de observaciones de iNaturalista de *Callisaurus draconoides draconoides*.
<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribuci-n-Callisaurus-draconoides/blob/main/C.draconoides%20draconoides.png>)



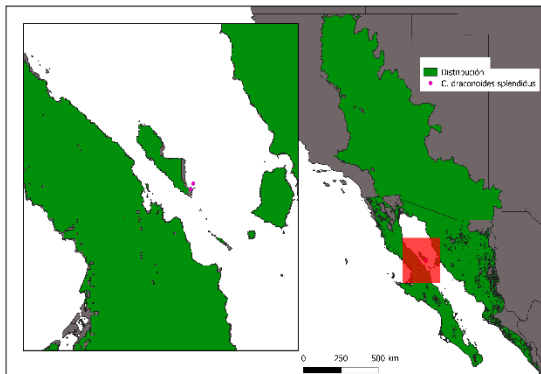
Código QR de mapa de observaciones de iNaturalista de *Callisaurus draconoides inusitanus*.
<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribuci-n-Callisaurus-draconoides/blob/main/C.draconoides%20inusitanus.png>



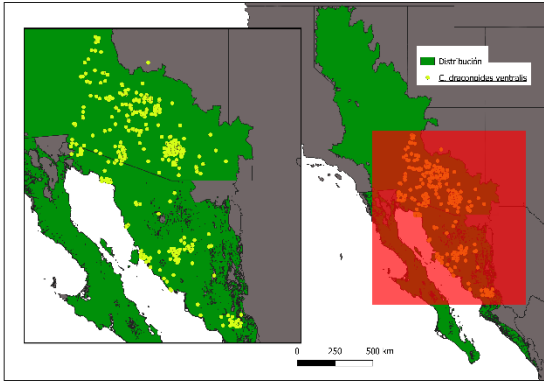
Código QR de mapa de observaciones de iNaturalista de *Callisaurus draconoides myurus*.
<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribuci-n-Callisaurus-draconoides/blob/main/C.draconoides%20myurus.png>



Código QR de mapa de observaciones de iNaturalista de *Callisaurus draconoides rhodostictus*. (<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribuci-n-Callisaurus-draconoides/blob/main/C.draconoides%20rhodostictus.png>)



Código QR de mapa de observaciones de iNaturalista de *Callisaurus draconoides splendidus*. (<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribuci-n-Callisaurus-draconoides/blob/main/C.draconoides%20splendidus.png>)



Código QR de mapa de observaciones de iNaturalista de *Callisaurus draconoides ventralis*.
(<https://github.com/RubioZen/Mapas-distribuci-n-Callisaurus-draconoides/blob/main/C.draconoides%20ventralis.png>)

Apéndice 3. Coordenadas geográficas de las áreas de estudio de las muestras colectadas durante el 2019 en los municipios de Guaymas y Hermosillo, obtenido de Martínez-Cota (2019), en la página 20.

Población	Ubicación	Posición geográfica	Altitud (msnm)
Cerro Bachoco	Hermosillo, Sonora	29°08'46.39"N 110°57'10.67"O	378
Cerro Johnson	Hermosillo, Sonora	29°09'13.13"N 110°57'40.11"O	340
Playa Miramar	Guaymas, Sonora	27°55'17"N 110°56'43"O	0
Bahía de Kino	Hermosillo, Sonora	28°49'06"N 111°57'13"O	0

Apéndice 4. Lista de organismos de la familia Phrynosomatidae utilizados para este estudio, ordenadas por género junto el código de acceso de la secuencia en la base de datos de GenBank.

Callisaurus

Callisaurus draconoides

- C. draconoides bogerti* (EU543757, DQ001804)
- C. draconoides brevipes* (EU543758)
- C. draconoides carmenensis* (DQ001795, DQ001793)
- C. draconoides crinitus* (DQ001779, DQ001778)
- C. draconoides draconoides* (DQ001799, DQ001797)
- C. draconoides inusitanus* (DQ001802, DQ001801)
- C. draconoides myurus* (DQ001764, AF194225)
- C. draconoides rhodostictus* (DQ001774, DQ001772)
- C. draconoides splendidus* (DQ001775)
- C. draconoides ventralis* (DQ001800, AF194224)

Cophosaurus

- Cophosaurus texanus* (EU543762, AF194227)

Holbrookia

- Holbrookia elegans elegans* (AF194238)
- Holbrookia elegans thermophilia* (AF194239)
- Holbrookia maculata maculata* (AF194242)
- Holbrookia maculata bunkerii* (AF194241)

Petrosaurus

- Petrosaurus mearnsi* (U46719)
- Petrosaurus repens* (EF653318)
- Petrosaurus thalassinus* (HQ141230)

Phrynosoma

- Phrynosoma cornutum* (AY141087)
- Phrynosoma ditmarsii* (AY141088)

Phrynosoma hernandesi (AY141090)

Phrynosoma mcallii “Flat-tail horned lizard” (AY141098)

Phrynosoma modestum (AY141091)

Phrynosoma orbiculare “Mountain horned lizard” (AY141092)

Phrynosoma solare (AY141094)

Sceloporus

Sceloporus clarkia (KP207840)

Sceloporus horridus (KP207760)

Sceloporus jarrovii “Yarrow's spiny lizard” (EU543743)

Uma

Uma cowlesi (MN662744)

Uma exsul (EU543748)

Uma inornata (MN662756)

Uma paraphygas (EU543749)

Uma rufopunctata “Yuman Desert fringe-toed lizard” (EU543752)

Uma scoparia (MN662774)

Uma thurmanae “Mohawk Dunes fringe-toed lizard” (MN662743)

Urosaurus

Urosaurus graciosus (EF653310)

Urosaurus lahtelai (EF653309)

Urosaurus nigricaudus (EF653308)

Urosaurus ornatus (EU543745)

Uta

Uta palmeri (U46720)

Uta squamata (GQ272792)

Uta stansburiana (GQ272693)

Apéndice 5. Código QR del árbol resuelto de las filogenias Máxima Verosimilitud. Enlace de acceso directo a internet: https://github.com/RubioZen/Mxima_Verosimilitud_Phrynosomatidae/blob/main/PhyML%20Phrynosomatidos%20con%20valores%20de%20MrBayes.pdf

