



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

Programa de Estudios de Posgrado

Refugios pleistocénicos de roedores en la península de  
Baja California, México.

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación Ecología de Zonas Áridas)

Presenta

**Landy Leticia Cab Sulub**

La Paz, Baja California Sur, Octubre del 2016

## ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:30 horas del día 4 del Mes de Octubre del 2016, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**"Refugios pleistocénicos de roedores en la península de Baja California, México"**

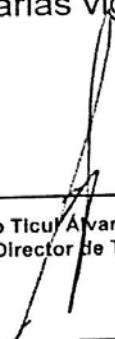
Presentada por el alumno:


**Landy Leticia Cab Sulub**


Aspirante al Grado de MAESTRA EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Ecología de Zonas Áridas**

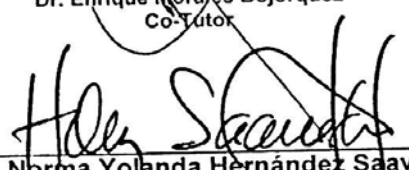
Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Sergio Ticu Álvarez Castañeda  
Director de Tesis

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Pedro Peña Garcillán  
Co-Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Enrique Morales Bojórquez  
Co-Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos

## **COMITÉ TUTORIAL**

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Director de Tesis

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.

Dr. Pedro Peña Garcillán

Co-Tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.

Dr. Enrique Morales Bojórquez

Co-Tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.

## **COMITÉ REVISOR DE TESIS**

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Dr. Pedro Peña Garcillán

Dr. Enrique Morales Bojórquez

## **JURADO DE EXAMEN DE GRADO**

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Dr. Pedro Peña Garcillán

Dr. Enrique Morales Bojórquez

## **SUPLENTE**

Dr. Gustavo Arnaud Franco

## RESUMEN

La distribución de las especies y la composición de las comunidades han sido dinámicas a través del tiempo, especialmente por los cambios climáticos ocurridos. Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno tuvieron un profundo impacto en la distribución de muchas especies. En etapas frías del Pleistoceno numerosas especies con afinidad desértica pudieron sobrevivir en zonas denominadas refugios pleistocénicos. Los refugios pleistocénicos fueron propuestos para explicar la distribución actual de las especies, se basa en el supuesto de que los cambios climáticos pasados provocaron que la distribución de muchas especies se comprimiera y expandiera; se reconocen como lugares donde las especies persistieron durante las glaciaciones, con microclimas apropiados que permitieran su supervivencia. En la península de Baja California (PBC) se ha reportado la presencia de discontinuidad genética en diferentes especies de vertebrados, en especial de roedores; hipotetizando que el distanciamiento genético encontrado actualmente se debe al aislamiento de sus poblaciones en el pasado. Por lo que el objetivo principal del presente trabajo fue demostrar el aislamiento espacial de las poblaciones de un grupo de roedores durante Último Máximo Glacial (UMG). Para alcanzar el objetivo, se proyectó el nicho ecológico de diferentes clados/especies de roedores; empleando datos de la colección de mamíferos del CIBNOR y 19 variables bioclimáticas obtenidas de WorldClim. La modelación de nicho y las proyecciones al UMG se realizaron a través del algoritmo Maxent. Los modelos obtenidos evidenciaron la separación espacial de las poblaciones de las diferentes especies en el pasado. Además, permitieron proponer dos refugios pleistocénicos para los clados que se encuentran en la parte sur de la península.

**Palabras clave:** modelación de nicho ecológico, roedores, Último Máximo Glacial.

## ABSTRACT

Species distribution and community structure have been variable through time, especially by climate changes. Climate fluctuations of the Pleistocene had a deep impact in the distribution of many species. In cold periods of the Pleistocene many species with desert affinity could survive in Pleistocene refugia, which were proposed to explain species current distribution. It is based on the theory that past climate changes caused the distribution of many species to be compressed or expanded; these refugia are known as places where species endured during glaciations with microclimate suitable to survive. In the Baja California peninsula (BCP) the presence of genetic breaks in different vertebrate species has been reported, especially with rodents; hypothesizing, the genetic distance currently found is due to the isolation of their populations in the past. The main objective of this study was to demonstrate the spatial isolation of the populations of a rodent group during the Last Glacial Maximum (LGM). To achieve the objective we projected the ecological niche of different species/clades of rodents using data of CIBNOR Mammal Collection and 19 bio-climate variables obtained from WordClim. The niche models and the LGM projections were performed with the Maxent algorithm. The models showed the spatial separation among populations of the different species in the past. Moreover, they allowed proposing two Pleistocene refugia for the clades that are found in the southern part of the peninsula.

**Key words:** ecological niche modelling, Last Glacial Maximum, rodents.

*A mis seres queridos*

## **AGRADECIMIENTOS**

Al CIBNOR, como institución receptora de los estudios de posgrado y todas las facilidades otorgadas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada con número 393741.

A los proyectos CONACYT con números 153573 y 151189.

A mi comité tutorial conformado por el Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda, Dr. Enrique Morales Bojórquez y Dr. Pedro Peña Garcillán, por todos los comentarios para mejorar este trabajo.

Al Laboratorio de Mastozoología del CIBNOR; sin su esfuerzo de colecta para la Colección Mastozoológica este trabajo no habría podido ser.

A laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, por sacarme de algunas dudas.

A mi familia, por creer en mí y apoyarme siempre; especialmente a mi madre.

A Daniel, por su apoyo incondicional.

Y a todas las personas que de alguna manera me han ayudado.

¡¡Muchas gracias!!

## CONTENIDO

Resumen en español.....	i
Resumen en inglés.....	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	v
Lista de figuras.....	vii
Lista de tablas.....	x
Lista de abreviaturas.....	xi
<b>1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
<b>2. Antecedentes.....</b>	<b>3</b>
2.1 Distribución actual de roedores en la península de Baja California...	3
2.1.1 Familia Sciuridae.....	3
2.1.2 Familia Heteromyidae.....	5
2.1.3 Familia Cricetidae.....	9
2.1.4 Familia Geomyidae.....	11
2.2 Cambio climático del Último Máximo Glacial del Pleistoceno.....	13
2.3 Modelación de nicho ecológico.....	14
2.3.1 Concepto de nicho ecológico.....	14
2.3.2 Modelado de nicho ecológico.....	15
2.3.3 Técnicas de modelado de nicho.....	19
2.3.4 Conservadurismo de nicho.....	20
<b>3. Justificación.....</b>	<b>21</b>
<b>4. Pregunta de investigación.....</b>	<b>22</b>
<b>5. Hipótesis.....</b>	<b>23</b>
<b>6. Objetivos.....</b>	<b>24</b>
6.1 Objetivo general.....	24
6.2 Objetivos particulares.....	24
<b>7. Materiales y Métodos.....</b>	<b>25</b>
7.1 Área de estudio.....	25
7.2 Registros de presencia.....	26
7.3 Variables bioclimáticas.....	29
7.4 Modelación de nicho ecológico.....	30
<b>8. Resultados.....</b>	<b>33</b>
8.1 Registros de presencia.....	33
8.2 Validación de modelos.....	35
8.3 Modelos de nicho ecológico y proyecciones al UMG.....	36
8.3.1 Variables bioclimáticas.....	36
8.3.2 Modelos de nicho de roedores.....	40
8.4 Refugios pleistocénicos.....	53
<b>9. Discusión.....</b>	<b>56</b>
9.1 Refugios pleistocénicos de roedores en la PBC.....	56
9.2 Modelos de nicho de roedores de la PBC del presente.....	66



9.3 Modelación de nicho ecológico de los roedores de la PBC.....	70
<b>10. Conclusiones.....</b>	<b>72</b>
<b>11. Literatura citada.....</b>	<b>74</b>

## Lista de figuras

- Figura 1.** Distribución y división de clados de *Ammospermophilus leucurus* en la PBC. Círculos: localidades del clado norte. Cuadros: localidades del clado Sur. Tomado y modificado de Álvarez-Castañeda (2007)..... 4
- Figura 2.** Distribución de *Otospermophilus beecheyi* en la PBC. Los triángulos representan los registros de presencia del clado norte y los círculos del clado sur..... 5
- Figura 3.** Distribución del complejo *C. arenarius*: *C. arenarius* (área blanca), *C. ammophilus* (área gris) y *C. siccus* (área negra) en la península de Baja California. Tomado y modificado de Álvarez-Castañeda y Rios (2010)..... 6
- Figura 4.** Distribución de *Chaetodipus fallax* en la PBC y división de clados. Círculos representando los registros del clado norte. Triángulos representando los registros del clado sur..... 7
- Figura 5.** División de clados de *Dipodomys merriami* en la península de Baja California (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009). Círculos: clado norte. Triángulos: clado sur..... 9
- Figura 6.** Distribución de *Peromyscus eva* (triángulos) y *P. fraterculus* (círculos) en la península de Baja California ..... 11
- Figura 7.** División de clados de *Thomomys nigricans* en la PBC (Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013). Equis: clado norte, triángulo: clado norte-medio, estrella: clado medio y círculo: clado sur..... 12
- Figura 8.** Representación gráfica del nicho realizado (área gris oscuro) y el nicho fundamental (área gris claro), según Hutchinson (1957)..... 15
- Figura 9.** Diagrama BAM; B: variables bióticas, A: variables abióticas, M: región que ha sido accesible para la especie. El área gris representa el nicho realizado; DA: distribución actual, DP: distribución potencial y DH: distribución histórica. Tomado y modificado de Soberón y Peterson (2005)..... 17
- Figura 10.** Configuraciones del Diagrama BAM. a: mundo clásico. b: mundo de Hutchinson. c: mundo de Wallace. A: factores abióticos o condiciones climáticas; M: espacio geográfico que ha sido accesible para la especie. G0: Distribución actual; G1: Distribución potencial (invadible)..... 19
- Figura 11.** A: Mapa de la península de Baja California, México; indicando las zonas referidas en este trabajo y los tipos de clima de la PBC. B: Límites presentes y pasados (Último Máximo Glacial: aproximadamente hace 22 mil años) de la PBC. C: Ubicación geográfica de la PBC en México..... 26

**Figura 12.** Registros de presencia de 10 especies de roedores de la península de Baja California, en el plano geográfico. Clados: Norte (triángulo), Norte-Medio (Diamante), Medio (equis), Sur (Cuadro), especies sin división de clados (Círculo)..... 34

**Figura 13.** Modelos de nicho ecológico y proyecciones al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de los clados norte y sur de la ardilla *A. leucurus* en la península de Baja California, México. Los recuadros muestran el sobrelape de los modelos de nicho de los dos clados, lo que indica que en esa área geográfica ambos clados podrían encontrar el hábitat adecuado..... 41

**Figura 14.** Modelos de nicho ecológico y proyecciones al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de los clados norte y sur de la ardilla de California *O. beecheyi* en la península de Baja California, México. Círculo: área para el clado sur alejada de la mayor parte de su distribución. Flechas: sitios alejados de la mayor parte de las respectivas distribuciones de cada clado en el UMG..... 42

**Figura 15.** Modelos de nicho ecológico y proyecciones al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de los clados norte y sur de la rata canguro *D. merriami* en la península de Baja California, México. Recuadros: área donde ambos clados podrían encontrar el hábitat adecuado (sobrelape de los modelos)..... 43

**Figura 16.** Modelos de nicho ecológico y proyecciones al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de los clados norte y sur de *C. fallax* en la península de Baja California, México. Recuadros: áreas con condiciones favorables para ambos clados en los modelos del presente. Círculos: áreas con condiciones favorables para ambos clados en los modelos del pasado. Flechas: presente, área lejos de su distribución actual; pleistoceno, área lejos de su probable distribución en el UMG..... 45

**Figura 17.** Modelo de nicho ecológico y proyección al Último Máximo Glacial (Pleistoceno.) de *C. arenarius* para la península de Baja California, México..... 46

**Figura 18.** Modelo de nicho ecológico y proyección al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) para *C. ammophilus* en la península de Baja California, México. Círculo: área propuesta donde probablemente se restringió la especie en el pasado..... 47

**Figura 19.** Modelo de nicho ecológico y proyección al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de *C. siccus* en la península de Baja California, México. Círculo: área propuesta donde posiblemente la especie habitó en el pasado..... 48

**Figura 20.** Modelo de nicho ecológico y proyección al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de *P. eva* en la península de Baja California, México..... 49

**Figura 21.** Modelo de nicho ecológico y proyección al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de *P. fraterculus* en la península de Baja California, México..... 50

**Figura 22.** Modelos de nicho ecológico y proyecciones al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de los clados de *T. nigricans* en la península de Baja California, México. Flechas: clado norte, áreas alejadas de su posible distribución en el pasado; clado medio, área donde probablemente se encontró durante el UMG. Recuadros en gris claro: área donde los clados norte, norte-medio y medio, pueden hallar la favorabilidad climática. Recuadro en gris oscuro: áreas alejadas de la mayor parte de la probable distribución en el pasado del clado norte-medio..... 52

**Figura 23.** Coincidencias de distribuciones de roedores de la península de Baja California en el Último Máximo Glacial. Norte: especies/clados con distribución al norte de la PBC (clados norte: *A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami*, *C. fallax*; *T. nigricans* norte, norte-medio y medio y *P. fraterculus*. Sur: especie/clados con distribución al sur de la península (clados sur: *A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami*, *C. fallax* y *T. nigricans*; *C. ammophilus*, *C. siccus* y *P. eva*)..... 55

## Lista de tablas

<b>Tabla I.</b> Especies de roedores incluidas en el presente trabajo.....	27
<b>Tabla II.</b> Descripción de los campos para la creación de la base de datos de los registros de presencia para las especies de roedores.....	28
<b>Tabla III.</b> Variables bioclimáticas incluidas en la modelación de nicho ecológico de roedores de la península de Baja California.....	30
<b>Tabla IV.</b> Registros de presencia de roedores en la península de Baja California.....	33
<b>Tabla V.</b> Clasificación de los registros al tipo de clima correspondiente, de acuerdo a los valores de las variables bioclimáticas y los límites de tolerancia de temperatura. Tipos de clima dentro la clasificación seca.....	35
<b>Tabla VI.</b> Compendio de validación de los modelos de nicho para todos los clados incluidos en el trabajo.....	36
<b>Tabla VII.</b> Variables más influyentes según la prueba de <i>Jackknife</i> (obtenida de Maxent) en los modelos de nicho ecológico de las especies/clados de roedores. Orden izquierda a derecha: mayor a menor influencia.....	37
<b>Tabla VIII.</b> Contribución de las variables a los modelos de nicho ecológico de las especies/clados estudiados. ALN: <i>Ammospermophilus leucurus</i> norte, ALS: <i>Ammospermophilus leucurus</i> sur, OBN: <i>Otospermophilus beecheyi</i> norte, OBS: <i>Otospermophilus beecheyi</i> sur, DMN: <i>Dipodomys merriami</i> norte, DMS: <i>Dipodomys merriami</i> sur, CFN: <i>Chaetodipus fallax</i> norte, CFS: <i>Chaetodipus fallax</i> sur, CA: <i>Chaetodipus arenarius</i> , CAmm: <i>Chaetodipus ammophilus</i> , CS: <i>Chaetodipus siccus</i> , PE: <i>Peromyscus eva</i> , PF: <i>Peromyscus fraterculus</i> , TNN: <i>Thomomys nigricans</i> norte, TNNM: <i>Thomomys nigricans</i> norte-medio, TNM: <i>Thomomys nigricans</i> medio y TNS: <i>Thomomys nigricans</i> sur. Bio: variable bioclimática (ver Tabla III).....	38
<b>Tabla IX.</b> Áreas con altas probabilidades de encontrar hábitat adecuado para diferentes especies de roedores de la PBC en los modelos de nicho del presente y las proyecciones al UMG.....	54

## Lista de abreviaturas

- ANP.** Área Natural Protegida.
- AUC.** Área bajo la curva/Area Under Curve.
- BCS.** Baja California Sur.
- BRT.** Árboles de regresión impulsado/Boosted Regression Trees.
- CIBNOR.** Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.
- CCSM.** Comunidad de Modelos de Sistemas Climáticos/Community Climate System Model.
- cytb.** Citocromo b.
- COIII.** Citocromo oxidasa subunidad 3.
- CSM.** Modelo de espacio climático/Climate Space Model.
- EE. UU.** Estados Unidos de América.
- ENFA.** Análisis de Factores de Nicho Ecológico/Ecological Niche Factor Analysis.
- GAM.** Modelos Aditivos Generalizados/Generalized Additive Models.
- GARP.** Algoritmo Genético basado en Reglas/Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction.
- GLM.** Modelos Lineales Generalizados/Generalized Linear Models.
- INEGI.** Instituto de Estadística y Geografía.
- JAMSTEC.** Agencia Japonesa de Ciencia y Tecnología Marina-Terrestre/Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology.
- MEC.** Modelo de Expansión-Contracción.
- MIROC-ESM.** Modelo de Investigación Interdisciplinaria sobre el Cambio Climático/Model for Interdisciplinary Research on Climate.
- MNE.** Modelación de Nicho Ecológico / Modelo de Nicho Ecológico.
- MPI-M.** Instituto Max Planck de Meteorología/Max Planck Institute for Meteorology.
- NF.** Nicho fundamental.
- NIES.** Instituto Nacional de Estudios Ambientales/National Institute Environmental Studies.
- NP.** Nicho potencial.
- NR.** Nicho realizado.
- PBC.** Península de Baja California.
- ROC.** Característica de funcionamiento del receptor/Receiver Operating Characteristic.
- SC.** Sistema Californiano.
- SIG.** Sistemas de Información Geográfica.
- SVM.** Máquinas de soporte vectorial/Support Vector Machine.
- UMG.** Último Máximo Glacial.
- UIG.** Último Interglacial.

## 1. INTRODUCCIÓN

Entre los factores que forman al ambiente, el clima es uno de los más importantes, ya que actúa sobre otros (vegetación natural, topografía, suelo, etc.) modificándolos. Desde una perspectiva paleoclimática, el cambio del clima es normal y parte de la variabilidad natural de la Tierra, está relacionado con la interacción entre los sistemas atmósfera-océano-Tierra, así como con los cambios en la radiación solar que llega a la Tierra (Uriarte-Cantolla, 2003).

La distribución de las especies y la composición de las comunidades han sido muy dinámicas, debido a los cambios climáticos. El conocimiento de las distribuciones de las especies a través del tiempo es una base fundamental para nuestro entendimiento sobre las relaciones evolutivas entre linajes (Riddle *et al.*, 2000b; Ceballos *et al.*, 2005). Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno-Holoceno tuvieron un profundo impacto en la distribución actual de muchas especies de plantas y animales. Estos cambios provocaron que las áreas de distribución de las especies se expandieran o contrajeran durante los ciclos climáticos favorables y desfavorables, respectivamente (Bonatelli *et al.*, 2014).

El estudio de los efectos de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno en los patrones de distribución de los mamíferos de México es reciente. Comprender las dinámicas de los refugios glaciales y el mejoramiento de los datos paleobiológicos debería ser prioritario para la conservación de las especies (Ceballos *et al.*, 2005; Davis *et al.*, 2014).

Particularmente, las condiciones geológicas de la península de Baja California (PBC), el tipo de clima, la influencia de corrientes oceánicas y la variación latitudinal y altitudinal, son algunos factores que han inducido a la heterogeneidad de hábitats en la región. La diferenciación de hábitats limita el fácil movimiento de los individuos, lo que provocaría que las poblaciones permanecan aisladas y evolucionen de manera diferente (Álvarez-Castañeda y Patton, 1999; De la Paz-Cuevas *et al.*, 2014).

Estudios filogenéticos han demostrado que los cambios climáticos jugaron un papel importante en la diversificación evolutiva de las biotas en todo el mundo (Bonatelli *et al.*, 2014; Gottscho *et al.*, 2014; Anadón *et al.*, 2015). Análisis de los genes citocromo b (*cytb*) y citocromo oxidasa subunidad 3 (*COIII*) en el DNA mitocondrial de vertebrados e invertebrados de la PBC apoyan la hipótesis de una discontinuidad genética que divide en dos o más clados a los taxa (Riddle *et al.*, 2000; Crews y Hedin, 2006; Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014).

Particularmente se ha hallado estructuración genética en algunas especies de roedores de la península de Baja California, resultando en la división de clados (*Ammospermophilus leucurus*, *Otospermophilus beecheyi*, *Dipodomys merriami*, *Chaetodipus fallax* y *Thomomys nigricans*; Álvarez-Castañeda, 2007; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009; Rios y Álvarez-Castañeda, 2010; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2011; Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013). La actual discontinuidad genética encontrada pudo ser consecuencia de la separación espacial de las poblaciones de cada especie, provocada por el cambio climático pasado.



## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Distribución actual de roedores en la península de Baja California

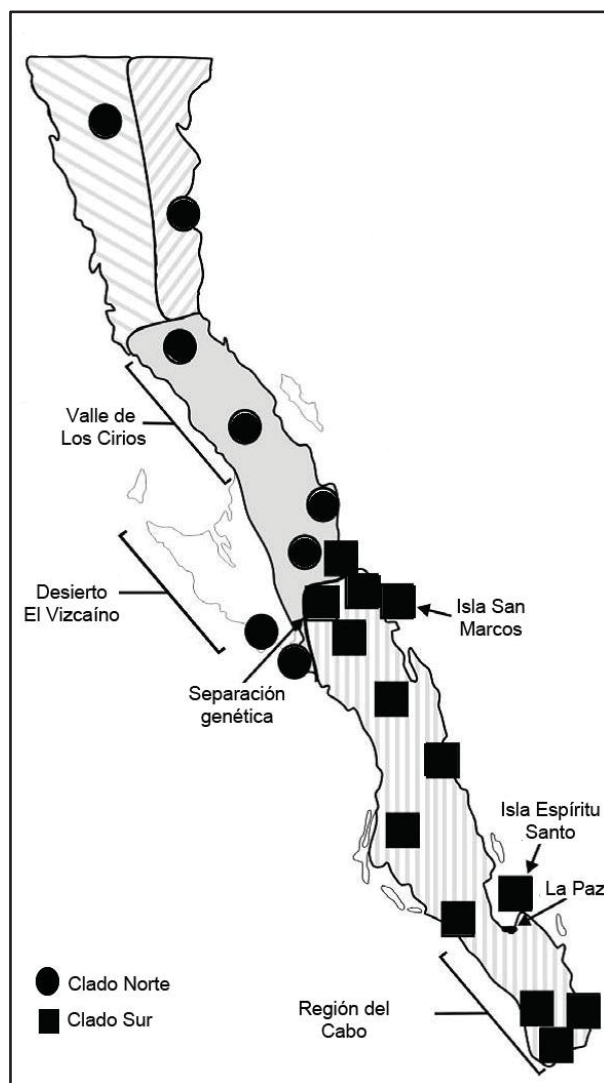
El orden Rodentia incluye más de 2,200 especies. Entre ratones, tuzas, castores, ardillas arbóreas y voladoras, marmotas, perritos de la pradera, entre otros (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2015). En la PBC se registran roedores de las Familias: Sciuridae, Heteromyidae, Cricetidae y Geomydae (De la Paz-Cuevas *et al.*, 2014).

En la PBC se han reportado divisiones en dos o más clados en especies de roedores como *Ammospermophilus leucurus*, *Otospermophilus beecheyi*, *Dipodomys merriami*, *Chaetodipus fallax* y *Thomomys nigricans* (Álvarez-Castañeda, 2007; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009; Rios y Álvarez-Castañeda, 2010; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2011; Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013). Por lo cual, se han incluido estas especies en el presente estudio, completándolo con las especies *C. arenarius*, *C. ammophilus*, *C. siccus*, *Peromyscus eva* y *P. fraterculus* (Álvarez-Castañeda y Rios, 2010; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010). Se eligieron dichas especies por sus distintas preferencias de hábitats; así como por presentar diferentes tamaños de áreas de distribución y estar ubicadas en zonas distintas a lo largo de la PBC. Lo que podría avalar las predicciones de los modelos, al no incluir únicamente especies con nichos semejantes, ni especies con áreas de distribución similar.

#### 2.1.1 Familia Sciuridae

En la península de Baja California se encuentran los géneros *Tamiasciurus*, *Xerospermophilus*, *Neotamias*, *Otospermophilus* y *Ammospermophilus*. El género *Ammospermophilus* registra una especie (ardilla antílope de cola blanca, *A. leucurus*) ampliamente distribuida a lo largo de toda la PBC y en algunos estados de Estados Unidos de América (EE. UU.). Análisis moleculares encontraron la división de dos clados en su distribución a través de la península (Fig. 1), con

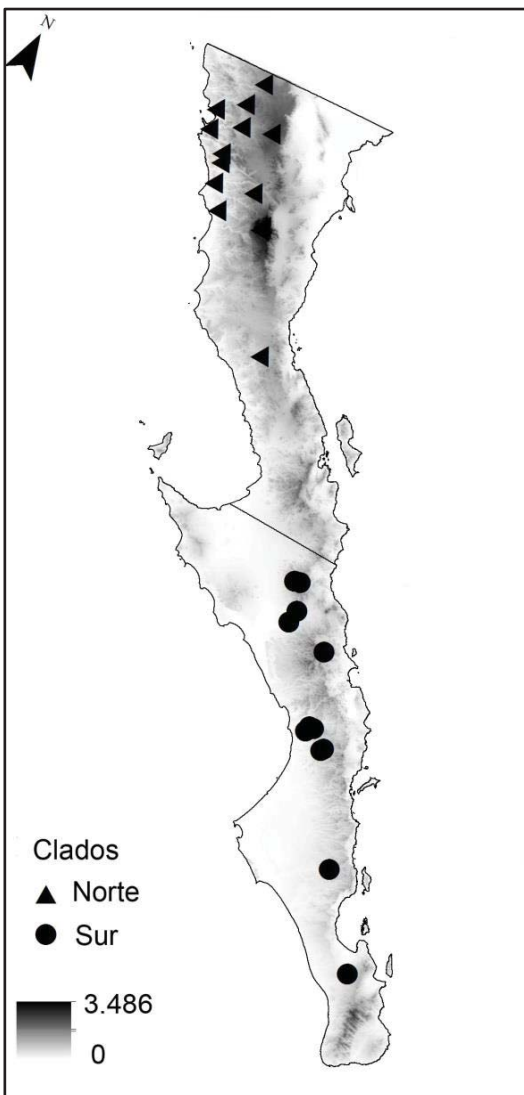
separación entre el clado Norte y Sur localizada en la parte media de la península, en el Desierto de El Vizcaíno (Álvarez-Castañeda, 2007).



**Figura 1.** Distribución y división de clados de *Ammospermophilus leucurus* en la PBC. Círculos: localidades del clado norte. Cuadros: localidades del clado Sur. Tomado y modificado de Álvarez-Castañeda (2007).

Del género *Otospermophilus* se encuentra en la PBC la ardilla terrestre de California (*O. beecheyi*), que se encuentra desde Washington en EE. UU. hasta el estado de Baja California Sur (BCS) en México. Al sur de su distribución en la PBC se encuentra en áreas con roca basáltica y hábitats méxicos. Mientras que en el norte se encuentra en praderas, bosques y áreas de agricultura en bajas

elevaciones. Por las diferencias en las preferencias de hábitat se han definido dos grupos geográficos denominados clado norte y sur (Fig. 2; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2011).

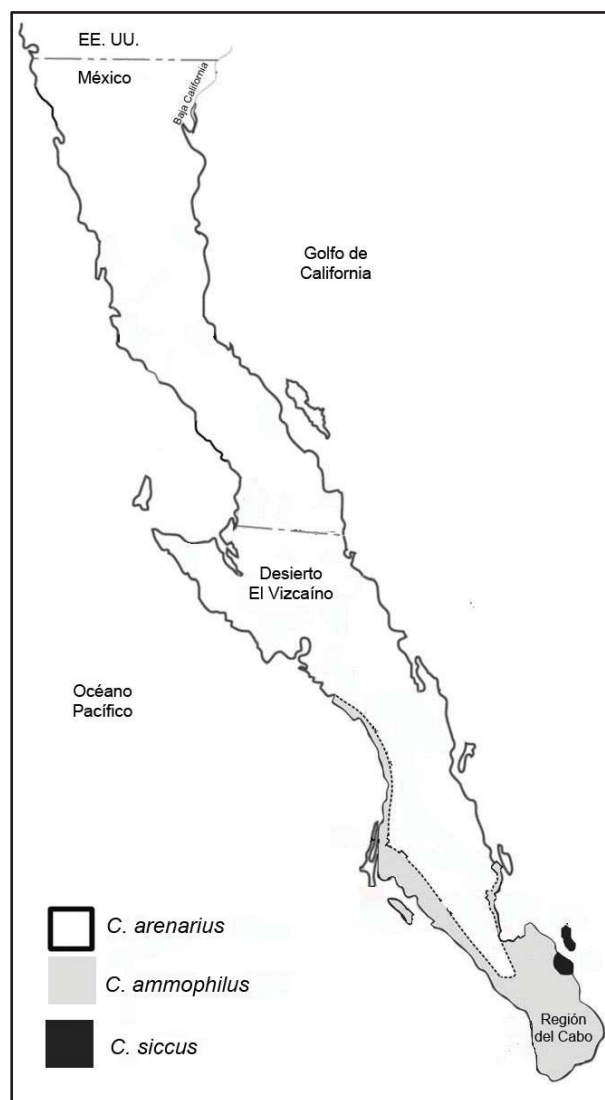


**Figura 2.** Distribución de *Otospermophilus beecheyi* en la PBC. Los triángulos representan los registros de presencia del clado norte y los círculos del clado sur.

### 2.1.2 Familia Heteromyidae

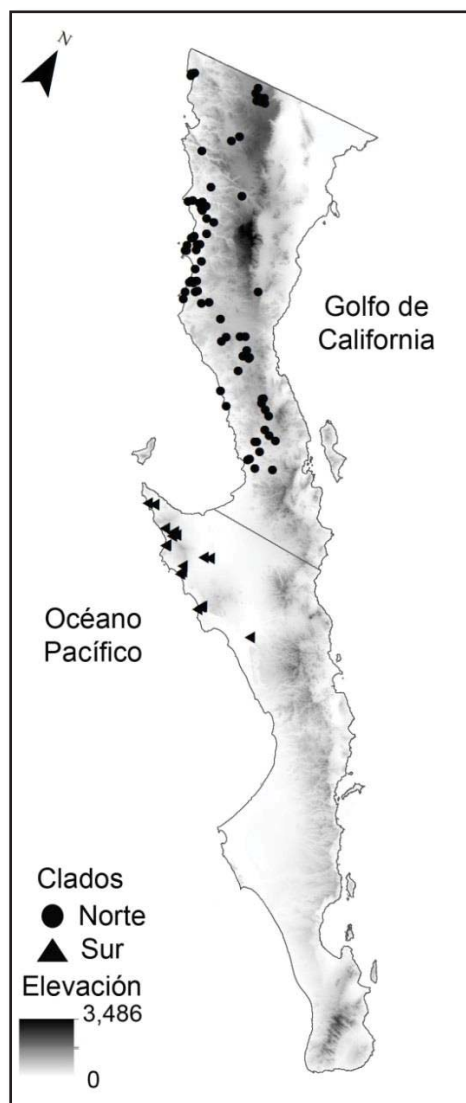
En la PBC se encuentran los géneros *Chaetodipus* y *Dipodomys* de la Familia Heteromyidae. El género *Chaetodipus* incluye las especies *C. arenarius*, *C. ammophilus* y *C. siccus*, entre otras, reconocidas como endémicas de la PBC. Estas tres especies forman el complejo *Chaetodipus arenarius*. *C. ammophilus* se

encuentra en la Región del Cabo, en el sur de la península. *C. arenarius* se distribuye en todo el estado de Baja California y el 80% del estado de Baja California Sur (hasta el norte de La Paz), incluyendo isla Magdalena, y *C. siccus* se encuentra en la cuenca de Los Planes, al sur de La Paz y en isla Cerralvo (Fig. 3; Álvarez-Castañeda y Rios, 2010, 2013).



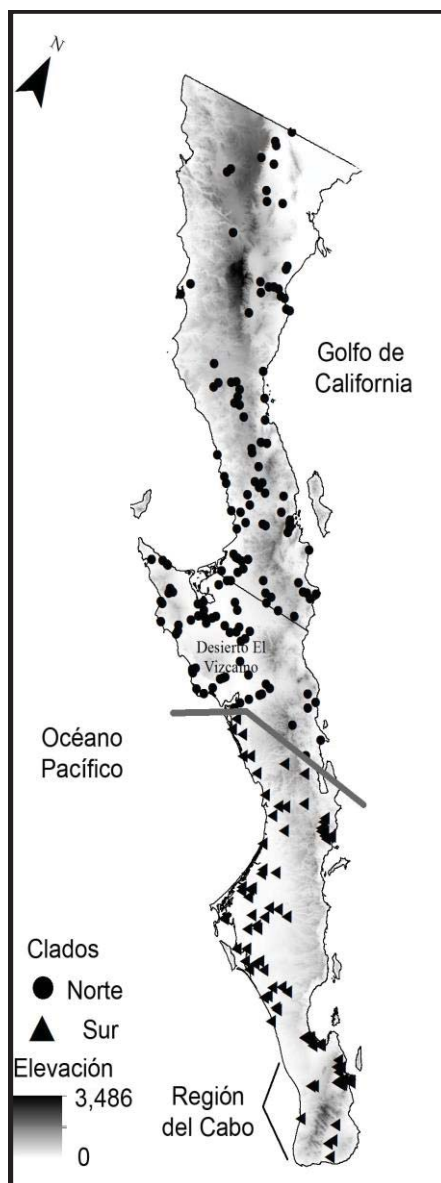
**Figura 3.** Distribución del complejo *C. arenarius*: *C. arenarius* (área blanca), *C. ammophilus* (área gris) y *C. siccus* (área negra) en la península de Baja California. Tomado y modificado de Álvarez-Castañeda y Rios (2010).

*Chaetodipus fallax* está restringido al centro y norte de la PBC y al suroeste de California en EE. UU. Se encuentra en una amplia variedad de hábitats áridos. Estudios filogenéticos de *C. fallax*, usando el gen *cytb*, determinó la presencia de dos clados en su distribución en la península. El primero (clado norte) incluye poblaciones del estado de Baja California. El segundo, lo conforman muestras de áreas del noroeste del estado de Baja California Sur (clado sur; Fig. 4; Rios y Álvarez-Castañeda, 2010).



**Figura 4.** Distribución de *Chaetodipus fallax* en la PBC y división de clados. Círculos representando los registros del clado norte. Triángulos representando los registros del clado sur.

La rata canguro (*Dipodomys merriami*) se encuentra ampliamente distribuida por toda la PBC, habitando zonas áridas y arenosas de baja altitud. Su distribución incluye áreas con diversas características de clima, suelo y vegetación (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009). Se ha reportado la presencia de dos clados monofiléticos en la PBC para esta especie (Fig. 5; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009). El clado sur, representado por ejemplares de la parte sur de la península, desde la región del Cabo hasta la latitud 26.8 °N, al sur del Desierto de El Vizcaíno y el clado norte, representado por poblaciones desde el Desierto de El Vizcaíno hasta el extremo norte de la PBC, en la zona fronteriza con EE. UU.



**Figura 5.** División de clados de *Dipodomys merriami* en la península de Baja California (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009). Círculos: clado norte. Triángulos: clado sur.

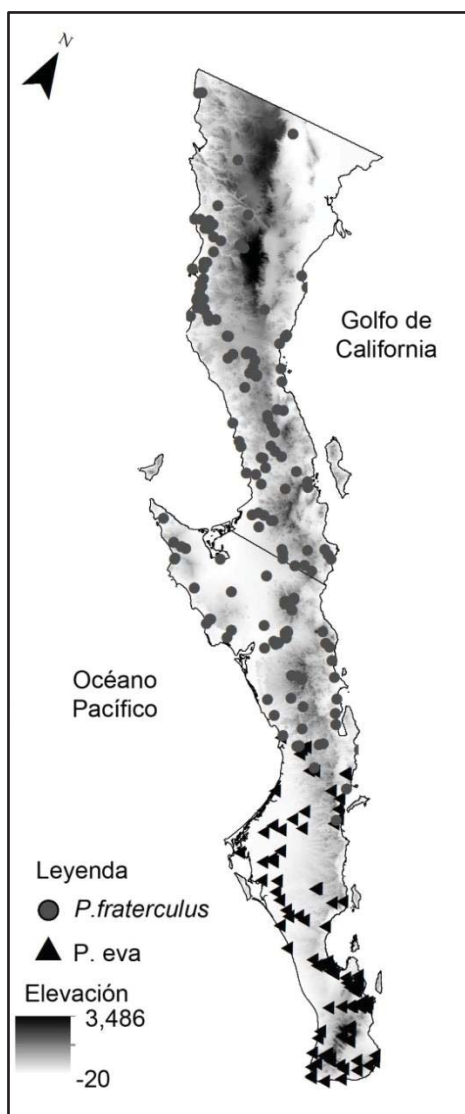
### 2.1.3 Familia Cricetidae

En la PBC se encuentran los géneros: *Peromyscus*, *Reithrodontomys*, *Microtus*, *Oryzomys* y *Neotoma*. Del género *Peromyscus* se encuentran las especies *P. californicus*, *P. guardia*, *P. interparietalis*, *P. caniceps*, *P. dickeyi*, *P.*

*stephani*, *P. pseudocrinitus*, *P. crinitus*, *P. slevini*, *P. eva* y *P. fraterculus* (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2015).

El área de distribución propuesto para *P. eva* comprende de la parte media hacia el sur de la PBC, incluyendo tierras de baja y alta elevación, siendo prácticamente endémica del estado de BCS. En contraste, *P. fraterculus* es encontrada desde California en EE. UU. hasta la porción norte del estado de BCS, así como en las islas Margarita, Espíritu Santo y San José; además se considera introducida en isla Catalina, aunque en esta investigación no se incluyeron los registros de las islas (Fig. 6). El parecido morfológico entre ambas especies, hace difícil delimitar su distribución con precisión (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010). La información sobre el uso de hábitat para ambas especies todavía es insuficiente. La diferencia más marcada en las características de microhábitat entre *P. eva* y *P. fraterculus* se encuentra en sus preferencias de suelo (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010).



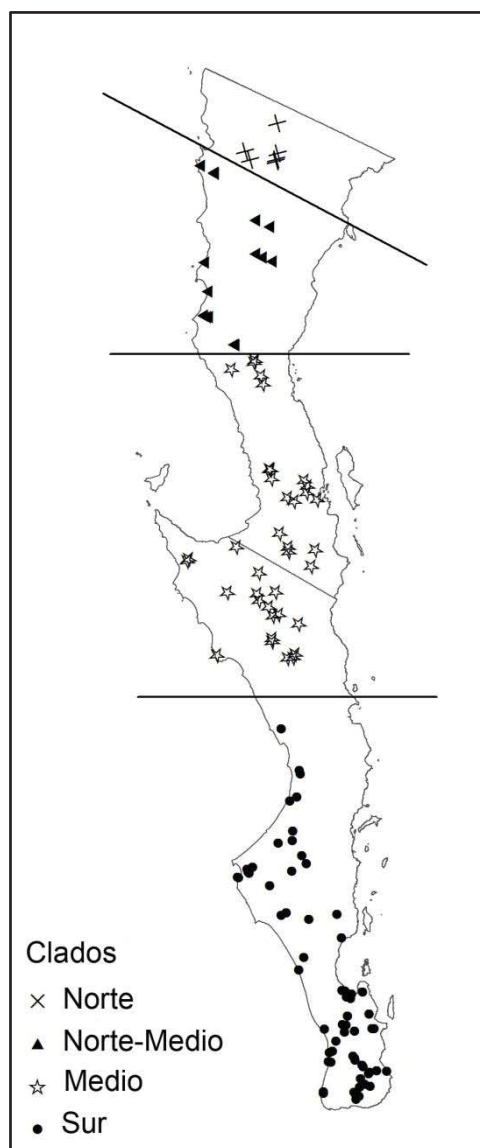


**Figura 6.** Distribución de *Peromyscus eva* (triángulos) y *P. fraterculus* (círculos) en la península de Baja California.

#### 2.1.4 Familia Geomyidae

La Familia Geomyidae incluye las tuzas. En la PBC se encuentra únicamente el género *Thomomys* con una sola especie, *T. nigricans*, ampliamente distribuida. Se ha reportado división en cuatro clados en la PBC para *Thomomys nigricans* (Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013). El clado norte se extiende en el extremo superior de la península, en zona fronteriza con EE. UU. El clado norte-medio, se encuentra a través del municipio de Ensenada, Baja California, desde

tierras altas de Sierra Juárez hasta San Pedro Mártir. El Medio, va del centro de Baja California hasta el norte del estado de BCS. El clado Sur se encuentra desde el centro hasta la Región del Cabo en el estado de Baja California Sur, incluyendo poblaciones con bajas y altas elevaciones (Fig. 7; Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013).



**Figura 7.** División de clados de *Thomomys nigricans* en la PBC (Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013). Equis: clado norte, triángulo: clado norte-medio, estrella: clado medio y círculo: clado sur.

## 2.2 Cambio climático del Último Máximo Glacial del Pleistoceno

Las causas fundamentales de los cambios climáticos a lo largo de la historia de la Tierra se atribuyen a las alteraciones regulares o cíclicas en la órbita terrestre alrededor del sol o cambios en los parámetros orbitales (precesión, excentricidad y oblicuidad; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008).

El Pleistoceno (desde hace 2.5 millones de años hasta hace 10 mil años) se caracterizó por fluctuaciones climáticas muy marcadas. Estos ciclos se manifestaron en la alternancia de etapas más frías que el clima actual (en promedio, 8 °C menos); conocidas como glaciales y etapas en las que el clima fue similar o un poco más cálido (2 °C a 3 °C mayor) que el presente, conocidas como interglaciares (Caballero *et al.*, 2010; Ahmadzadeh *et al.*, 2013). Durante los periodos glaciales, los casquetes de hielo del planeta crecieron y se expandieron hacia latitudes más ecuatoriales que las actuales (aprox. 40 °N en Norteamérica). En consecuencia el nivel del mar descendió aproximadamente 130 m en relación al nivel actual, dejando expuestas grandes extensiones de la plataforma continental (Ceballos *et al.*, 2005; Caballero *et al.*, 2010).

La última etapa fría del Pleistoceno se conoce como Último Máximo Glacial (UMG), el cual se extendió aproximadamente desde 22,000 a 14,000 años antes del presente, con su máximo hace 18,000 años. Esta etapa recibe diferentes nombres en el mundo, en Norte América se le conoce como “Wisconsin” y en Europa como “Wurm”. Las paleo-reconstrucciones del UMG indican que este periodo se caracterizó por climas fríos y secos en las regiones continentales de todo el mundo (Ingenloff y Peterson, 2015).

En los periodos glaciales, las especies pudieron sobrevivir a los cambios climáticos habitando zonas denominadas refugios pleistocénicos, donde las condiciones no fueron tan extremas. Posteriormente, cuando el clima fue óptimo, las especies recolonizaron otras latitudes. A este supuesto se le conoce como Modelo de Expansión-Constracción (MEC). El episodio de expansión más reciente propuesto fue después del UMG (Hewitt, 2004; Provan y Bennett, 2008; Clark *et al.*, 2009; Martin y Harrell, 2014). Determinar la ubicación exacta de refugios

pleistocénicos de las especies es difícil. No obstante, las especies presentan ciertos requerimientos ecológicos, entre ellos de temperatura y precipitación, (nicho ecológico), que mediante su modelación pueden ayudar a inferir su distribución en diferentes escenarios tanto del pasado como del futuro (Wilson y Pitts, 2012).

La dinámica en los cambios del paisaje a través de grandes regiones pudo tener un profundo efecto en la evolución de la biota. Por ello, la comprensión de la distribución histórica y el impacto del clima sobre las especies podría proporcionar una explicación sobre la distribución y diversidad de los taxa modernos (Pepper *et al.*, 2011, Bonatelli *et al.*, 2014; Ingenloff y Peterson, 2015). Algunas consecuencias del cambio climático ocurrido durante Pleistoceno se ven reflejadas en la distribución actual de muchas especies. Por ejemplo, se han reportado especies con distribuciones disyuntas; zonas de hibridación y registros fósiles de mamíferos del norte, muy al sur de su distribución actual (Martin y Harrel, 2014).

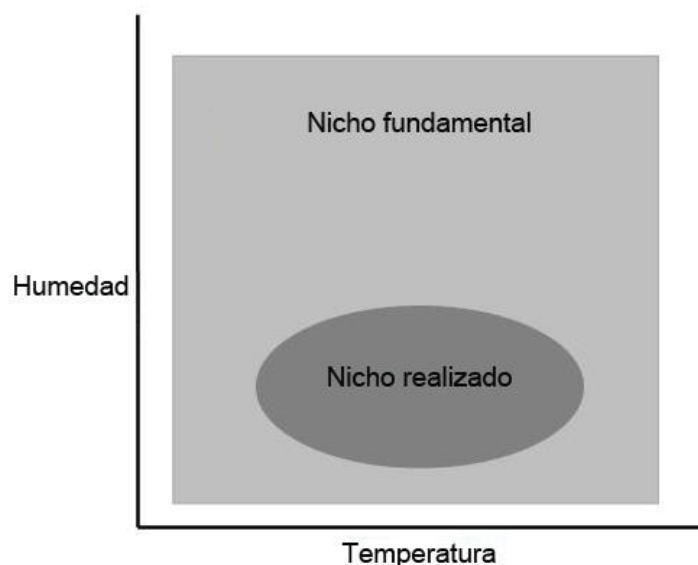
## **2.3 Modelación de nicho ecológico**

### **2.3.1 Concepto de nicho ecológico**

El concepto de “nicho” fue utilizado por primera vez por Grinnell (1924), interpretado como un hueco o espacio ecológico ocupado por una especie, reconociendo que el nicho es una propiedad del ambiente y no de las especies. Más tarde, Elton (1927), define el nicho como el estatus de un animal en la comunidad, lo cual indica el papel o rol que juegan las especies dentro de las redes tróficas. Por su parte, Hutchinson (1957) concreta la definición de nicho como la suma de todos los factores ambientales que actúan sobre un organismo, conceptualizado como una región n-dimensional del hiperespacio ecológico.

Las condiciones bajo las cuales las especies podrían vivir son a menudo más amplias que las condiciones en donde en realidad viven, y esto se debe frecuentemente a las interacciones bióticas. Se interpreta por tanto, el nicho fundamental (NF) como todo el espacio del hipervolumen n-dimensional en ausencia de otras especies (con condiciones ambientales favorables para la

supervivencia de las especies), y el nicho realizado (NR), como la parte del nicho fundamental en la que las especies están restringidas por las interacciones interespecíficas, de donde se tienen registros actuales de las especies (Fig. 8; Hutchinson, 1957).



**Figura 8.** Representación gráfica del nicho realizado (área gris oscuro) y el nicho fundamental (área gris claro), según Hutchinson (1957).

### 2.3.2 Modelado de nicho ecológico

Durante las últimas décadas, nuestra capacidad tecnológica se ha incrementado enormemente. Ahora tenemos metodologías y programas de computación necesarios para manejar conjuntos de datos grandes y complejos. Un ejemplo de ello son los Sistemas de Información Geográfica (SIG; Pliscoff y Fuentes, 2011). Por otro lado, una de las herramientas útiles para el estudio de la distribución de las especies, es la modelación de nicho ecológico (MNE). La MNE se centra en la relación de las especies con el ambiente, realiza las predicciones sobre los registros de presencia de la especie y los factores ambientales. El conjunto de métodos de modelación de nicho ecológico tiene como propósito identificar sitios adecuados para la supervivencia de una especie (Guisan y Zimmermann, 2000; Loyn *et al.*, 2004; Soberón y Nakamura, 2009).

El procedimiento de la modelación de nicho ecológico implica seis pasos (Guisan y Zimmermann, 2000):

1) Definición del modelo conceptual y el sistema que será simulado (campo del conocimiento), selección del algoritmo de modelación y el área de estudio (resolución y extensión).

2) Preparación de la información (capas ambientales y registros de presencia).

3) Aplicación del algoritmo de modelación y ajuste del modelo.

4) Evaluación del modelo (pruebas estadísticas).

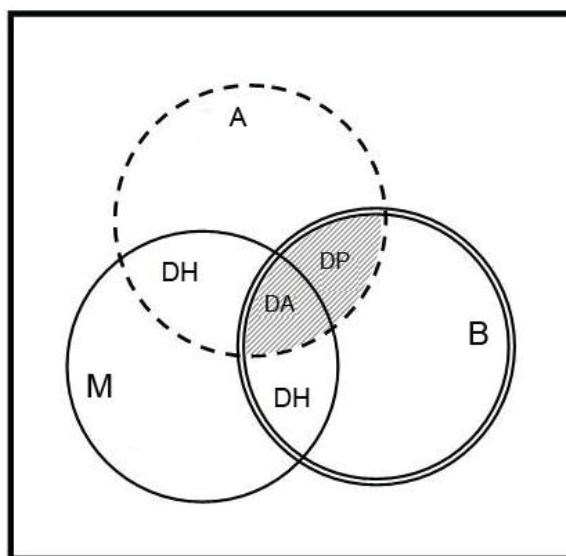
5) Predicciones espaciales.

6) Aplicación del modelo (interpretaciones).

La modelación de nicho tiene aplicación en biogeografía, conservación, evolución ecológica, manejo de invasión de especies, entre otras, debido a la capacidad predictiva a escenarios actuales y poder proyectar en el espacio geográfico-ecológico en el pasado y futuro (Anderson y Martínez-Meyer, 2004).

El primer paso de la modelación de nicho, tiene que ver con la elección de la configuración del diagrama BAM, de acuerdo a los objetivos del trabajo. El diagrama BAM ilustra los dominios que determinan las áreas de distribución de las especies, en la modelación de nicho ecológico (Fig. 9; Soberón y Peterson 2005). En este diagrama A representa la región del espacio con las condiciones abióticas (clima, tipo de suelos, elevación, etc.) requeridas para la presencia de la especie (Nicho Fundamental, Hutchinson, 1957); B, representa el espacio que contiene las interacciones bióticas (depredación, competencia, etc.) y M, representa la región que ha sido accesible para la especie a través de un determinado tiempo. La intersección de A con B representa la extensión geográfica del nicho realizado (NR) de la especie, es decir, los sitios que cuentan con las condiciones ambientales adecuadas y las interacciones bióticas favorables para que la especie pueda estar presente. La intersección de A, B y M, representa la distribución actual, definida como DA; y es la región con condiciones bióticas y abióticas adecuadas para la especie y donde ha podido moverse y permanecer. La distribución potencial (DP), es el área que cuenta con factores bióticos y abióticos

favorables para la especie, pero que por falta de tiempo o limitantes geográficas, aún no se ha expandido hacia esas áreas. La distribución histórica (DH) se refiere a los sitios donde ha “muestreado” o estado en tiempos pasados, pero por cambios climáticos u orográficos (intersección A con M) se ha extinguido de esa zona; o bien, por la inserción de nuevas especies, mayor competencia u otros factores bióticos (intersección B con M) que limitaron su distribución hacia la actual (Fig. 9; Soberón y Peterson, 2005).

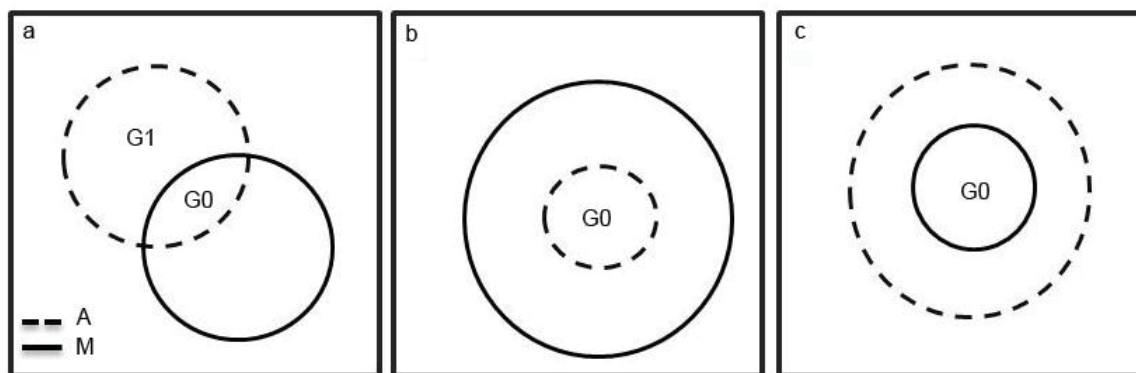


**Figura 9.** Diagrama BAM. B: variables bióticas, A: variables abióticas, M: región que ha sido accesible para la especie. El área gris representa el nicho realizado; DA: distribución actual, DP: distribución potencial y DH: distribución histórica. Tomado y modificado de Soberón y Peterson (2005).

Existen además otras tres formas de configuración del diagrama BAM, conocidos como mundo Clásico, mundo de Hutchinson y mundo de Wallace (Fig. 10; Soberón y Peterson, 2005). Estas configuraciones no toman en cuenta el componente B (variables bióticas), debido a que es poco frecuente contar con mapas que representen las interacciones bióticas. Además, se teoriza que las variables bióticas son más importantes a escalas pequeñas o locales (en los modelos de nicho; Hutchinson, 1957; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008).

En la configuración del mundo Clásico (con el cual fue realizado este trabajo), M representa el área geográfica que ha muestreado la especie; A, representa las condiciones ambientales o factores abióticos adecuados para la especie. La intersección de A con M representa la distribución actual denotada como G0 y G1 su distribución potencial, ya que cuenta con las condiciones ambientales adecuadas, pero la especie aún no ha llegado a tales sitios (Fig. 10a). El mundo de Hutchinson supone que la dispersión no es una limitante para la especie, es decir que puede tener acceso a cualquier sitio del mundo. Sin embargo, las ausencias tienen como causa el medio inadecuado, por lo que G0 se restringe a la parte del mundo donde las condiciones ambientales son favorables para la especie (Fig. 10b). Algunos ejemplos del mundo de Hutchinson, son las especies con amplia capacidad dispersiva, como las plantas invasoras o el mosquito *Aedes aegypti* (agente transmisor del virus del Zika, entre otras), que se ha extendido por gran parte del globo, pero que aún no han cubierto su totalidad; por haber sitios con ambientes climáticos difíciles para su supervivencia (Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014; Samy *et al.*, 2016). Por el contrario, en el mundo de Wallace la causa principal de ausencias es la capacidad limitada para dispersarse, suponiendo entonces, que todo el planeta cuenta con condiciones adecuadas para la especie (A), pero se encuentra en sitios restringidos (G0) por su poca capacidad de dispersión (Fig. 10c), un ejemplo son las especies endémicas de las islas, como los marsupiales de Australia (Hutchinson, 1957; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008).





**Figura 10.** Configuraciones del Diagrama BAM. a: mundo clásico. b: mundo de Hutchinson. c: mundo de Wallace. A: factores abióticos o condiciones climáticas; M: espacio geográfico que ha sido accesible para la especie. G0: Distribución actual; G1: Distribución potencial (invadible).

### 2.3.3 Técnicas de modelado de nicho

Existen numerosos algoritmos para realizar la modelación de nicho ecológico, así como diversas plataformas para ello. Para elegir el algoritmo a usar, primero se debe considerar los datos con los que se cuenta. Existen algoritmos que requieren datos de solo presencia (BIOCLIM, distancia euclidiana y distancia de Mahalanobis); algoritmos que requieren datos de presencia y ausencia (Modelos Lineales Generalizados (GLM, por sus siglas en inglés), Modelos Aditivos Generalizados (GAM, por sus siglas en inglés) y Boosted Regression Trees (BRT); algoritmos que requieren datos de presencia y pseudoausencia (Algoritmo Genético basado en Reglas (GARP, por sus siglas en inglés), Máquinas de soporte vectorial) y algoritmos que requieren datos de presencia y del entorno (Análisis de Factores de Nicho Ecológico [ENFA, por sus siglas en inglés], Modelo de Espacio Climático [CSM, por sus siglas en inglés] y Máxima Entropía [Maxent]; Martínez-Meyer, 2014).

Por contar con datos solamente de presencia, se optó por usar Maxent. Este algoritmo, genera probabilidades de encontrar hábitat adecuado para la especie en cuestión. Se basa en el principio de que la distribución modelada a partir de registros y condiciones ambientales debe coincidir con la distribución conocida de la especie (Chávez y Zarza, 2009; Cuervo-Robayo y Monroy-Vilchis, 2012;

Dueñas, 2013). Las ventajas que ofrece Maxent son que presenta un resultado continuo espacialmente, es repetible, capacidad interpretativa en dimensiones ecológicas (curvas de respuesta), rápido y exacto (se ajusta a los datos). Permite la validación del modelo que se enfoca en la caracterización de la confiabilidad de los resultados, más que en la definición de uno como correcto o incorrecto (Pliscoff y Fuentes, 2011; Dueñas, 2013).

#### **2.3.4 Conservadurismo de nicho**

Las proyecciones de nicho ecológico a escenarios pasados o futuros, asumen que las especies conservan su nicho a lo largo del tiempo. El conservadurismo de nicho es la tendencia de las especies a mantener estables en el tiempo caracteres de sus nichos ecológicos cuando se enfrentan a condiciones ambientales nuevas. En el contexto del modelado de nicho ecológico estos caracteres se refieren a variables del ambiente que determinan sus distribuciones geográficas (Wiens y Donoghue, 2004; Wiens *et al.*, 2010).

Los modelos de nicho ecológico en combinación con las reconstrucciones paleo-climáticas constituyen una poderosa herramienta con la que inferir las distribuciones pasadas de las especies en periodos temporales clave (por ejemplo: UMG y UIG (Último Interglaciario), y son particularmente útiles en la exploración de hipótesis como la existencia de refugio pleistocénico (Davis *et al.*, 2014; Ingenloff y Peterson, 2015).

### 3. JUSTIFICACIÓN

Sin duda la distribución actual de las especies es resultado en gran medida de los cambios climáticos pasados. Son varias las especies reportadas con estructura genética en la península de Baja California. Entre ellas, las especies de roedores de este estudio. Incluir diferentes especies resulta un buen comienzo hacia el entendimiento de la afectación del cambio climático pasado sobre la estructuración genética actual de roedores de la península de Baja California. Además, el entendimiento de las dinámicas pasadas en la distribución de las especies respecto a cambios en el clima, nos puede permitir predecir con mayor certeza la respuesta de las especies a los cambios climáticos futuros.

Por otro lado, la utilización de herramientas como la modelación de nicho ecológico, permite conocer y analizar las preferencias medioambientales de las especies. Asimismo, permite obtener información acerca de la distribución de especies en diferentes escenarios climáticos en distintos periodos de tiempo. Lo que nos ayuda a avanzar hacia el entendimiento de como las especies reaccionan a los diferentes cambios climáticos, que han ocurrido en la Tierra. Es por ello que se optó por el método de modelación de nicho para conocer la distribución pasada de las diferentes especies de roedores y evidenciar que el cambio climático del Último Máximo Glacial tuvo un impacto en su estructura genética actual.

#### **4. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN**

¿Por qué existen discontinuidades genéticas en varias especies de roedores de la península de Baja California?

## 5. HIPÓTESIS

Las condiciones climáticas durante el Último Máximo Glacial no fueron óptimas para especies de hábitos desérticos, lo que indujo el desplazamiento de su distribución hacia áreas con condiciones climáticas que permitieran su supervivencia (refugios pleistocénicos), provocando el aislamiento entre las poblaciones. El aislamiento de las poblaciones limitó el flujo genético entre las mismas, lo que provocó las discontinuidades genéticas (división de clados) actualmente encontradas en algunas especies de roedores de la península de Baja California.

## **6. OBJETIVOS**

### **6.1 Objetivo general**

Determinar la separación espacial de los diferentes clados de especies de roedores de la península de Baja California durante el Último Máximo Glacial mediante aproximaciones con modelos de nicho ecológico.

### **6.2 Objetivos particulares**

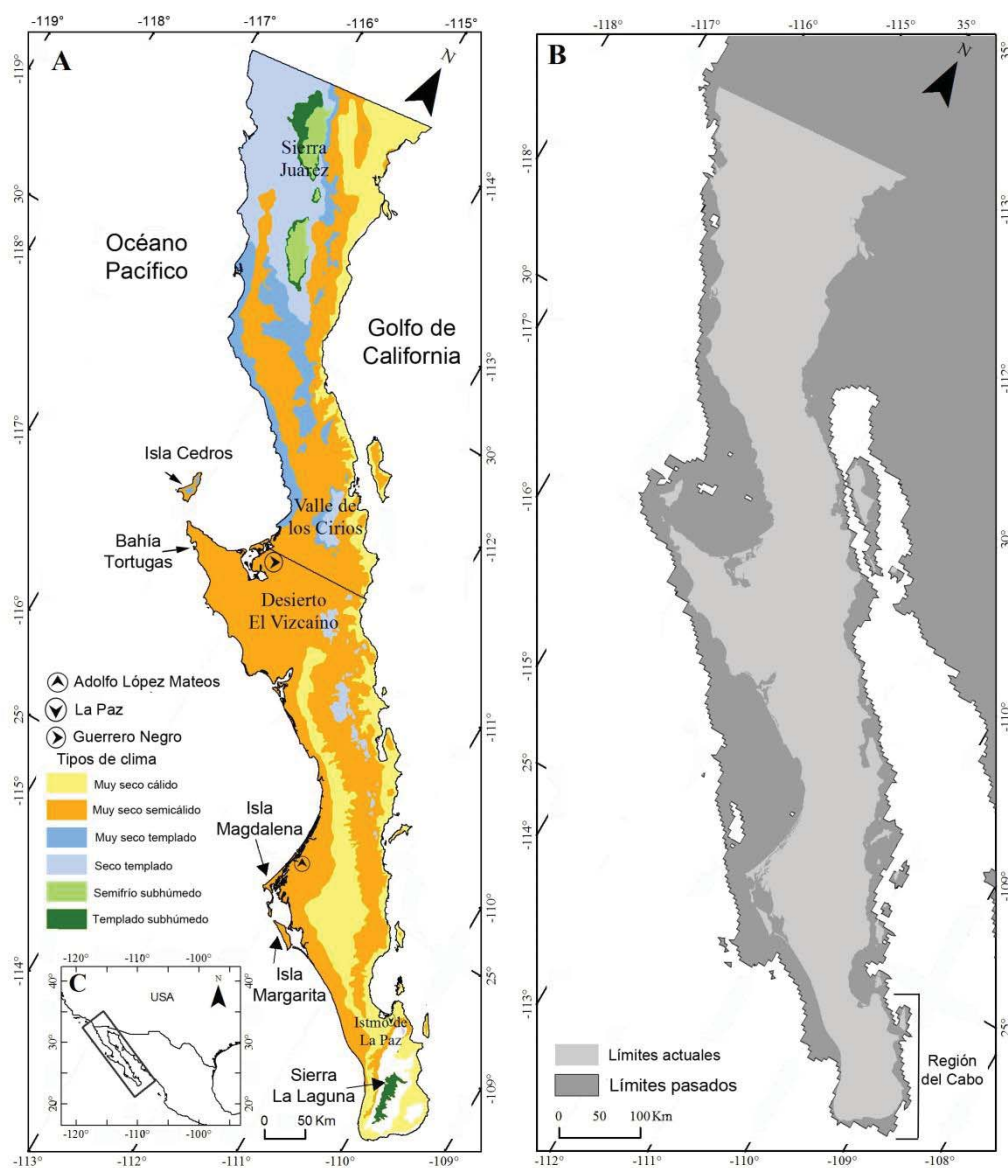
- Modelar el nicho ecológico actual de los clados de 10 especies de roedores.
- Proyectar el nicho ecológico al UMG para los diferentes clados de las 10 especies.
- Estimar áreas con condiciones climáticas que pudieron funcionar como zonas de refugios pleistocénicos para roedores de hábitos desérticos de la PBC.
- Analizar la correspondencia entre la separación espacial durante el UMG de las poblaciones de roedores y sus discontinuidades genéticas actuales.

## 7. MATERIALES Y MÉTODOS

### 7.1 Área de estudio (M, en el modelo BAM: mundo clásico)

La península de Baja California es una angosta franja de tierra de aproximadamente 1,300 km de longitud, con una anchura promedio de 100 km, situada en el noroeste de México (Fig. 11). De acuerdo al tipo de datos obtenidos (registros de presencia y variables abióticas o bioclimáticas), se eligió la configuración del mundo clásico del Diagrama BAM (Fig. 10a), donde la PBC representa el círculo M y las 19 variables bioclimáticas representan A (variables abióticas).

En la península se reconocen tres grandes ecorregiones: 1) región mediterránea, 2) desierto y 3) región tropical (González-Abraham *et al.*, 2010). Con excepción del Río Colorado, hay tres vertientes hidrológicas en la PBC atendiendo a sus características orográficas y morfológicas: 1) la que drena directamente en el océano Pacífico cubriendo una superficie de 82,766 km<sup>2</sup>; 2) la del Mar de Cortés (53,100 km<sup>2</sup>), y 3) la endorreica de la Laguna Salada (4,386 km<sup>2</sup>) (INECC, 2011). La PBC cuenta con los tipos de clima: muy seco cálido, muy seco semicálido, muy seco templado, seco cálido, seco semicálido, seco templado, semifrío subhúmedo, semiseco semicálido y templado subhúmedo (INEGI, 2004, 2005).



**Figura 11.** Mapas de la península de Baja California, México. A, indica las zonas referidas en este trabajo y los tipos de clima. B, indica los límites presentes y pasados (Último Máximo Glacial: aproximadamente hace 22 mil años). C, Ubicación geográfica.

## 7.2. Registros de presencia

Los registros de presencia para cada especie incluida en este trabajo (Tabla I), se obtuvieron de estudios genéticos previos (Álvarez-Castañeda, 2007; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009; Álvarez-Castañeda y Rios, 2010; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010; Rios y Álvarez-Castañeda, 2010; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2011;



Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2013), complementándolos con datos de la Colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). Estos registros son resultado de años de trabajo y esfuerzo de colecta por parte del grupo de investigación sobre mamíferos del Centro. Cabe señalar que no se incluyeron registros de las islas, para ninguna especie/clado.

**Tabla I.** Especies de roedores incluidas en el presente trabajo.

<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>Especie</b>	<b>Clados</b>
Sciuridae	<i>Ammospermophilus</i>	<i>A. leucurus</i>	Norte y Sur
	<i>Otospermophilus</i>	<i>O. beecheyi</i>	Norte y Sur
Heteromyidae	<i>Dipodomys</i>	<i>D. merriami</i>	Norte y Sur
		<i>C. fallax</i>	Norte y Sur
	<i>Chaetodipus</i>	<i>C. arenarius</i>	Sur
		<i>C. ammophilus</i>	Sur
		<i>C. siccus</i>	Sur
Cricetidae	<i>Peromyscus</i>	<i>P. eva</i>	Sur
		<i>P. fraterculus</i>	Norte
Geomyidae	<i>Thomomys</i>	<i>T. nigricans</i>	Norte, Norte-Medio, Medio y Sur

Los registros se depuraron a través de tres filtros: 1) eliminación de localidades repetidas, 2) eliminación de registros mal georreferenciados, y 3) desagregación de puntos. Para evitar sesgos en los modelos (Boria *et al.*, 2014). Una vez obtenida la base de datos definitiva, se revisó cada registro directamente en la Colección de Mamíferos del CIBNOR para corroborar que los datos fuesen correctos. Los campos incluidos en la base de datos se describen en la Tabla II.

La depuración de localidades repetidas se realizó en Excel 2010, manteniendo un registro por localidad. La eliminación de los registros mal georreferenciados se realizó en un SIG, desplegando los registros sobre la capa de la península para luego localizar los puntos que estuviesen mal ubicados. La desagregación de puntos se realizó en el software R, tomando en cuenta el intervalo de movimiento de cada especie; se delimitó una distancia mínima entre un registro a otro.

**Tabla II.** Descripción de los campos para la creación de la base de datos de los registros de presencia para las especies de roedores.

<b>Nombre del campo</b>	<b>Descripción</b>
ID	Identificar único del registro
X	Longitud
Y	Latitud
Especie	Especie al que pertenece el registro
Clado	Clado al que pertenece
Sitio	Localidad de registro
Fecha	Fecha en el que se obtuvo el registro

Para caracterizar el nicho de cada clado/especie de roedores del estudio, se realizó un análisis de correspondencia entre los registros de presencia obtenidos y las 19 variables bioclimáticas. Para cada registro de cada clado/especie se obtuvo el valor correspondiente de cada variable. En la obtención de los valores de cada variable respecto a los registros, se utilizó la herramienta *Extract Multi Values to Points* de ArcGis 10.1. Una vez obtenidos todos los valores de las variables para cada registro, en Excel se obtuvo el promedio del total de registros por cada variable y el intervalo de variación de temperatura en que se encontraron los registros de cada clado/especie, es decir el valor de la Tmax (temperatura máxima) menos el valor de la Tmin (temperatura mínima). Los promedios de temperatura media anual (Tma) y precipitación media anual (Pma), fueron empleados para clasificar los valores de las variables bioclimáticas al tipo de clima correspondiente, para lo cual se empleó información del Diccionario de datos climáticos del INEGI ([http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reclnat/clima/doc/dd\\_climaticos\\_1m\\_250k.pdf](http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reclnat/clima/doc/dd_climaticos_1m_250k.pdf)).

En la PBC se encuentran 10 tipos de clima: muy seco cálido, muy seco muy cálido, muy seco semicálido, muy seco templado, seco cálido, seco semicálido, seco templado, semifrío subhúmedo, semisecho semicálido y templado subhúmedo. Sin embargo, de acuerdo a los valores obtenidos de Pma de los registros de roedores, únicamente se emplearon las subclasificaciones del clima

seco. El clima seco se clasifica en desértico (si la Tma es mayor que la Pma) o estepario (si la Pma es mayor que la Tma); cada subclasificación tiene cuatro subdivisiones, que toma en cuenta la temperatura media anual: cálido (Tma > 22°C), semicálido (Tma entre 18 – 22 °C), templado (Tma entre 12 – 18 °C) y Semifrío (Tma entre 5 – 12 °C).

Este análisis de correspondencia se realizó para sustentar el conservadurismo de nicho de los roedores incluidos, pues se espera que las áreas proyectadas de los nichos al pasado se encuentren dentro del intervalo de tolerancia de la actualidad.

### **7.3 Variables bioclimáticas**

Las variables bioclimáticas incluidas en los modelos fueron obtenidas de la base de datos de WorldClim (<http://www.worldclim.org>). Éste sitio tiene disponibles capas bioclimáticas para el presente, pasado (Holoceno Medio: hace 6 mil años; UMG: hace 22 mil años aprox.; UI: hace 120 – 140 mil años) y para el futuro (no relevante para este trabajo). En la Tabla III, se enlistan las 19 variables bioclimáticas descargadas para la realización de los modelos.

La creación de las capas climáticas del presente de WorldClim fueron realizadas a partir de la interpolación de información de parámetros climáticos de diferentes estaciones meteorológicas alrededor del mundo. El periodo de los datos obtenidos abarcó 50 años (1950 - 2000; Hijmans *et al.*, 2005). La creación de las capas climáticas para el pasado se realizó con diferentes métodos de interpolación, por diferentes laboratorios de distintos países. La resolución de las capas actuales utilizadas fueron de 0.8 por 0.9 km por pixel y las capas del UMG de 4 por 4.5 km por pixel. Las variables bioclimáticas son de gran utilidad para estudiar la relación entre el clima y la distribución de los seres vivos.

WorldClim cuenta con tres escenarios climáticos para el UMG. Sin embargo, se utilizó únicamente el escenario denominado MPI-ESM-P, realizado por Max Planck Institute for Meteorology (MPI-M) de Alemania para la realización de las proyecciones al pasado. El modelo MPI-ESM-P se basa en modelos anteriores de

ECHAM5/MPIOM desarrollados por el mismo instituto; además de incluir temperaturas actuales, se incluyeron información sobre la circulación atmosférica, datos de hielo marino, transferencia de radiación, dinámica de la vegetación y ciclo del carbono para generar el modelo (MPI-M, 2012).

**Tabla III.** Variables bioclimáticas incluidas en la modelación de nicho ecológico de roedores de la península de Baja California.

Variable	Definición	Unidad	Intervalo actual	Intervalo pasado
Bio1	Temperatura media anual	°C	6.6 – 24.6	0.2 - 22.4
Bio2	Intervalo medio diurno <sup>+</sup>	°C	7.6 – 18.9	5.5 - 17.5
Bio3	Isotermalidad (Bio2/Bio7)(*100)	°C	4.3 – 6.3	3.0 - 6.3
Bio4	Temperatura estacional <sup>+</sup>	°C	166 – 748.8	189.5 - 812.6
Bio5	Temp. máxima del mes más cálido	°C	18.9 – 42.7	15.1 - 37.7
Bio6	Temp. mínima del mes más frío	°C	-4.1 – 13.3	-10.4 - 11.2
Bio7	Intervalo anual de temp. (Bio5 - Bio6)	°C	12.3 – 38.4	11.1 - 36.1
Bio8	Temp. media del trim. más húmedo	°C	1.8 – 31.0	-5.8 - 28.6
Bio9	Temp. media del trim. más seco	°C	6.2 – 29.6	4.1 - 25.5
Bio10	Temp. media del trim. más cálido	°C	12.7 – 32.4	7.6 - 29.2
Bio11	Temp. media del trim. más frío	°C	1.8 – 19.7	-5.8 - 17.8
Bio12	Precip. anual	mm	3.6 – 80.0	6.6 - 244.7
Bio13	Precip. del mes más húmedo	mm	0.8 – 18.7	0.9 - 44.5
Bio14	Precip. del mes más seco	mm	0 – 0.5	0.1 - 2.3
Bio15	Precip. estacional <sup>**</sup>	mm	4.9 – 13.3	2.4 - 13.3
Bio16	Precip. del trim. más húmedo	mm	1.8 – 49.4	2.4 – 128.0
Bio17	Precip. del trim. más seco	mm	0 – 3.5	0.3 - 19.1
Bio18	Precip. del trim. más cálido	mm	0.2 – 37.6	0.5 - 54.6
Bio19	Precip. del trim. más frío	mm	1.2 – 39.5	1.2 - 112.8

Temp.: Temperatura. Precip.: Precipitación. Trim.: Trimestre. <sup>+</sup>(Promedio mensualmente (temp max- temp min)). <sup>+</sup> Desviación estándar \* 100. <sup>\*\*</sup> Coeficiente de variación

#### 7.4. Modelación de nicho ecológico

Los Modelos de Nicho Ecológico (MNE) se realizaron en el software Maxent versión 3.3.3k (disponible en: <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent>). La idea de Maxent es estimar una distribución de probabilidad de destino mediante la búsqueda de la distribución de máxima entropía (Phillips *et al.*, 2006).

El funcionamiento de Maxent se expresa en la siguiente ecuación:

$$p_i = P(Y = 1 | f_{i1}, f_{i2}, f_{i3}, \dots, f_{iN}) \quad \text{Ecuación (1)}$$

Donde  $p_i$  son las condiciones del pixel  $i$ -ésimo que se quiere conocer,  $P$  es la probabilidad,  $Y = 1$  representa la presencia de la especie y las  $f_{i1} \dots f_{iV}$  representan las variables bioclimáticas.

Para generar las probabilidades de hábitat adecuado Maxent debe cumplir con tres condiciones:

- 1) Por ser una función de probabilidad. La suma de las probabilidades de cada combinación ambiental debe dar 1.
- 2) La esperanza matemática (promedio) de las ocurrencias o registros debe ser igual a la esperanza matemática de los variables ambientales.
- 3) Hallar la máxima entropía; para lo cual se necesita maximizar la entropía, y se realiza aplicando la técnica de Lagrange (donde se aplica diversas operaciones matemáticas a la ecuación de entropía). Una vez realizado lo anterior, Maxent encuentra la entropía relativa, que es encontrar el mayor peso de cada variable

La configuración del algoritmo y la calibración de los modelos variaron dependiendo del número de registros obtenidos para la especie y clado. Para las especies/clados con pocos datos (< 20), se configuró el algoritmo para realizar un proceso interno llamado *Crossvalidate*, donde se obtiene réplicas del modelo igual al número de datos obtenidos. Para las especies/clados con suficientes datos (> 20), se dividieron los registros *a priori*, para que el algoritmo tomara el 75% para la creación de los modelos y el 25% para validarlos internamente, configurando a Maxent para realizar procesos de *Subsample*, repitiendo el proceso 10 veces por especie/clado. Además, se siguió parte de la configuración recomendada por los autores (Philips *et al.*, 2006), en todos los casos se configuró el algoritmo para obtener curvas de respuesta y la prueba de *Jackknife* para conocer el aporte de cada variable al modelo.

Los modelos resultantes fueron llevados a un SIG, donde fueron analizados, reclasificados y consensuados. Para los procesos de *Crossvalidate*, se tomó los modelos promedios dados por Maxent. En los procesos de *Subsample*, se reclasificó el promedio de los modelos generados.

En la validación de los modelos se obtuvo el valor de AUC (Area Under Curve) proporcionada por Maxent. Esta prueba pondera los valores de correcta predicción de las presencias con los valores de predicción de las ausencias, en las diferentes probabilidades de los modelos (Swets, 1988). Adicional a ésta, se realizó la prueba de ROC parcial para especies y/o clados con datos < 20 y validación con la P de Pearson para especies/clados con registros > 20. La ROC parcial pondera los errores de comisión (ausencias predichas como presencias) del eje de las “x” contra los aciertos de presencia en “y”, construye la curva con diferentes valores umbrales de probabilidad. Mientras más alejado a uno, indica que el modelo es mejor (Peterson *et al.*, 2008). La P de Pearson (prueba de Jackknife) construye tantos modelos como puntos se tenga menos uno, el punto que queda fuera en cada modelo es evaluado en el modelo que se realizó con los puntos restantes (Pearson *et al.*, 2007).

Una vez validados los modelos de nicho actuales, se realizaron sus respectivas proyecciones al UMG, realizados en Maxent, configurando al algoritmo de manera similar que en la realización de los modelos actuales descritos con anterioridad.

## 8. RESULTADOS

### 8.1 Registros de presencia

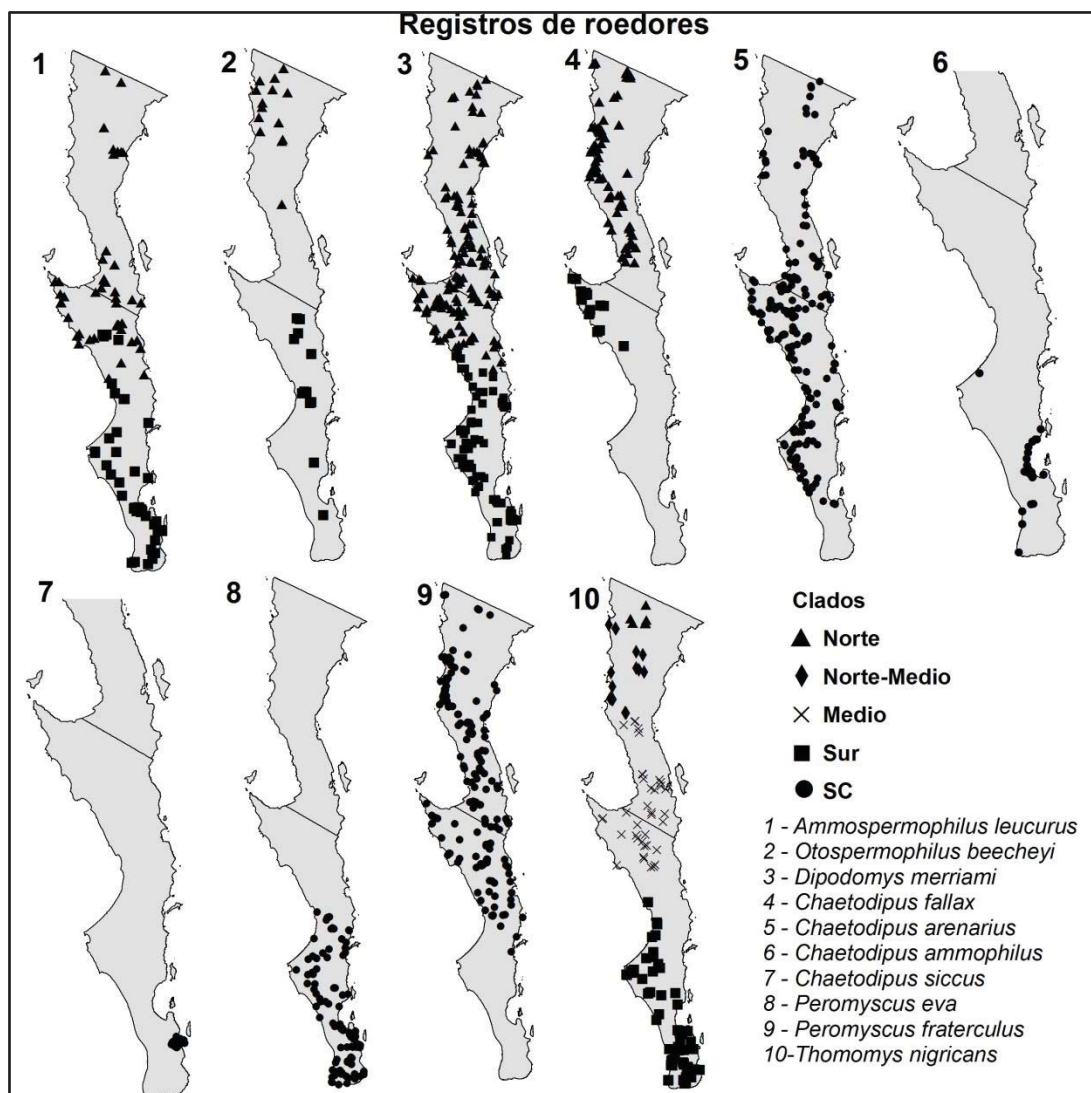
Se obtuvo números de registros diferentes para cada especie y clado de roedores incluidos en el trabajo. Las especies con mayor y menor número de registros fueron *Dipodomys merriami* y *Otospermophilus beecheyi* respectivamente. En cuanto al número de registros por clado, el mayor número corresponde al clado norte de *D. merriami*, y el menor número al clado norte de *Thomomys nigricans* (Tabla IV). Fueron cinco los clados considerados con pocos datos (< 20 registros): ambos clados de *O. beecheyi*, clado sur de *C. fallax* y los clados norte y norte-medio de *T. nigricans*.

**Tabla IV.** Registros de presencia de roedores en la península de Baja California.

Especie	Registros CIBNOR	Filtros			Registros finales			
		1	2	3	N	NM	M	S
<i>Ammospermophilus leucurus</i>	341	105	100	90	45	-	-	45
<i>Otospermophilus beecheyi</i>	87	31	31	26	14	-	-	12
<i>Dipodomys merriami</i>	1,616	258	253	233	144	-	-	89
<i>Chaetodipus fallax</i>	545	112	111	94	76	-	-	18
<i>Chaetodipus arenarius</i>	1,639	308	294	195	-	-	-	-
<i>Chaetodipus ammophilus</i>	732	74	36	31	-	-	-	-
<i>Chaetodipus siccus</i>	623	71	70	35	-	-	-	-
<i>Peromyscus eva</i>	606	140	136	102	-	-	-	-
<i>Peromyscus fraterculus</i>	863	203	202	162	-	-	-	-
<i>Thomomys nigricans</i>	948	134	133	123	6	15	37	64

1: Localidades repetidas, 2: Mal georreferenciados, 3: Desagregación de puntos, SC: sin clados. N: clado norte. S: clado sur. M: clado medio. NM: clado norte-medio.

Los registros de los clados norte y sur de *A. leucurus*, *D. merriami* y los clados norte con norte-medio, norte-medio con medio de *T. nigricans* se encuentran cercanos geográficamente. *C. arenarius* y *D. merriami* son las especies con distribución más amplia. *C. siccus* es la especie con distribución más restringida (Fig. 12).



**Figura 12.** Registros de presencia de 10 especies de roedores de la península de Baja California, en el plano geográfico. Clados: Norte (triángulo), Norte-Medio (Diamante), Medio (equis), Sur (Cuadro), especies sin división de clados (Círculo).

Para las especies con división de clados, fueron tres clados del norte y uno de norte-medio, que se ajustaron al clima seco estepario templado (*O. beecheyi*, *C. fallax*, *T. nigricans* norte y norte-medio). Los clados norte de *A. leucurus* y *D. merriami* concordaron con clima seco desértico semicálido. En cuanto a los clados sur, cuatro se clasificaron con clima seco desértico (sur: *A. leucurus*, *D. merriami*, *O. beecheyi* y *C. fallax*), al igual que el clado medio de *T. nigricans*; y uno con clima seco estepario cálido (*T. nigricans* sur). Las especies sin división de clados:



*C. siccus* y *C. ammophilus* se encontraron en clima seco desértico cálido; *C. arenarius* y *P. fraterculus* en seco desértico semicálido y *P. eva* en seco estepario cálido (Tabla V).

El intervalo de variación de temperatura en que se encontraron los registros de cada clado/especie fue mayor de 10°C para *P. fraterculus*, *T. nigricans* norte-medio, *O. beecheyi* norte y *T. nigricans* sur. Y menor de 2.5°C para *C. siccus*, *C. ammophilus* y *C. fallax* sur.

**Tabla V.** Clasificación de los registros al tipo de clima correspondiente, de acuerdo a los valores de las variables bioclimáticas y los límites de tolerancia de temperatura. Tipos de clima dentro la clasificación seca.

Especie / clado	Clasificación de clima		Intervalo de T*	Tmax**	Tmin***
<i>A. leucurus</i> norte	Desértico	Semicálido	8.8	23.1	14.3
<i>A. leucurus</i> sur	Desértico	Cálido	4.4	24.1	19.7
<i>O. beecheyi</i> norte	Estepario	Templado	11.1	18.3	7.2
<i>O. beecheyi</i> sur	Desértico	Semicálido	6.0	22.5	16.5
<i>D. merriami</i> norte	Desértico	Semicálido	9.2	23.7	14.5
<i>D. merriami</i> sur	Desértico	Cálido	4.2	23.9	19.7
<i>C. fallax</i> norte	Estepario	Templado	7.7	20.8	13.1
<i>C. fallax</i> sur	Desértico	Semicálido	2.5	21.5	19.0
<i>C. arenarius</i>	Desértico	Semicálido	7.5	23.9	16.4
<i>C. ammophilus</i>	Desértico	Cálido	1.8	23.7	21.9
<i>C. siccus</i>	Desértico	Cálido	1.2	23.7	22.5
<i>P. eva</i>	Estepario	Cálido	9.7	24.4	14.7
<i>P. fraterculus</i>	Desértico	Semicálido	12.7	24.0	11.3
<i>T. nigricans</i> norte	Estepario	Templado	3.4	15.5	12.1
<i>T. nigricans</i> norte-medio	Estepario	Templado	11.5	19.6	8.1
<i>T. nigricans</i> medio	Desértico	Semicálido	4.0	21.6	17.6
<i>T. nigricans</i> sur	Estepario	Cálido	10.6	24.3	13.7

\*Intervalo de temperatura ( $T_{max} - T_{min}$ ), en que los registros de cada clado/especie se encuentran. \*\*Temperatura media anual máxima encontrada entre los registros. \*\*\*Temperatura media anual mínima encontrada entre los registros.

## 8.2 Validación de modelos

Todos los modelos pueden ser considerados con muy buena discriminación, por estar arriba de 0.9 en el valor de AUC. Además, todos los modelos evaluados con la ROC parcial (por haber obtenido > 20 registros) fueron significativamente

mejores que al azar, en un proceso de *Bootstrap*, entre lo esperado por el azar y el modelo con un  $P = 0.001$ . Por otra parte, los modelos generados con pocos datos ( $< 20$ ), evaluados con la  $P$  de Pearson, mostraron ser altamente significativos por ser menores a  $P = 0.005$  (Tabla VI).

**Tabla VI.** Compendio de validación de los modelos de nicho para todos los clados incluidos en el trabajo.

<b>Especie</b>	<b>AUC</b>	<b>ROC-parcial</b>	<b>P de Pearson</b>
<i>A. leucurus</i> norte	0.943	1.75273177	-
<i>A. leucurus</i> sur	0.963	1.73047217	-
<i>O. beecheyi</i> norte	0.964	-	0.000010
<i>O. beecheyi</i> sur	0.957	-	0.000016
<i>D. merriami</i> norte	0.944	1.70163554	-
<i>D. merriami</i> sur	0.976	1.88910142	-
<i>C. fallax</i> norte	0.978	1.90336583	-
<i>C. fallax</i> sur	0.992	1.98314081	-
<i>C. arenarius</i>	0.948	1.76000857	-
<i>C. ammophilus</i>	0.992	1.85501923	-
<i>C. siccus</i>	0.998	1.99891116	-
<i>P. eva</i>	0.980	1.89932390	-
<i>P. fraterculus</i>	0.936	1.72478831	-
<i>T. nigricans</i> norte	0.984	-	0.000001
<i>T. nigricans</i> norte-medio	0.957	-	0.000001
<i>T. nigricans</i> medio	0.959	1.86582851	-
<i>T. nigricans</i> sur	0.985	1.92818689	-

### 8.3 Modelos de nicho ecológico y proyecciones al UMG

#### 8.3.1 Variables bioclimáticas

La prueba de *Jackknife* proporcionada por Maxent indica la influencia de las variables por sí solas a los modelos. De acuerdo a esta prueba, las variables derivadas de la temperatura fueron substancialmente más influyentes que las derivadas de la precipitación en los modelos de nicho para los roedores estudiados. Únicamente para los clados norte de *A. leucurus* y *O. beecheyi* y *C. arenarius* y *C. siccus* fue una variable derivada de la precipitación la que influyó

más. En la Tabla VII se presenta las cinco principales variables más influyentes para cada especie/clado.

**Tabla VII.** Variables más influyentes según la prueba de *Jackknife* (obtenida de Maxent) en los modelos de nicho ecológico de las especies/clados de roedores. Orden izquierda a derecha: mayor a menor influencia.

<b>Especie</b>	<b>Variables más influyentes (Bios)</b>				<b>Variable más influyente</b>
<i>A. leucurus</i> norte	3	4	17	12	Isotermalidad
<i>A. leucurus</i> sur	6	11	7	17	Temp. mínima del mes más frío
<i>O. beecheyi</i> norte	8	5	10	4	Temp. media del trim. más húmedo
<i>O. beecheyi</i> sur	17	3	4	7	Precip. del trim. más seco
<i>D. merriami</i> norte	3	17	13	4	Isotermalidad
<i>D. merriami</i> sur	6	11	7	17	Temp. mínima del mes más frío
<i>C. fallax</i> norte	8	3	18	4	Temp. media del trim. más húmedo
<i>C. fallax</i> sur	3	4	17	13	Isotermalidad
<i>C. arenarius</i>	17	4	6	12	Precip. del trim. más seco
<i>C. ammophilus</i>	6	7	11	19	Temp. mínima del mes más frío
<i>C. siccus</i>	19	6	11	1	Precip. del trim. más frío
<i>P. eva</i>	7	6	4	11	Intervalo anual de temperatura
<i>P. fraterculus</i>	3	4	7	14	Isotermalidad
<i>T. nigricans</i> norte	8	5	10	1	Temp. media del trim. más húmedo
<i>T. nigricans</i> norte-medio	4	8	7	5	Temperatura estacional
<i>T. nigricans</i> medio	3	4	7	12	Isotermalidad
<i>T. nigricans</i> sur	7	6	11	4	Intervalo anual de temperatura

El porcentaje de contribución de las variables bioclimáticas a los modelos fue diferente para cada especie/clado (Tabla VIII). El mayor porcentaje correspondió a las derivadas de la temperatura para todos los modelos, excepto para *C. arenarius* y *C. siccus* donde aportaron más las variables derivadas de la precipitación. Las variables isotermalidad (3), temperatura estacional (4) y temperatura media del trimestre más húmedo (8) las que aportaron en mayor número de modelos, cuatro cada una. La isotermalidad representa al intervalo de variación entre el intervalo diario y el anual.

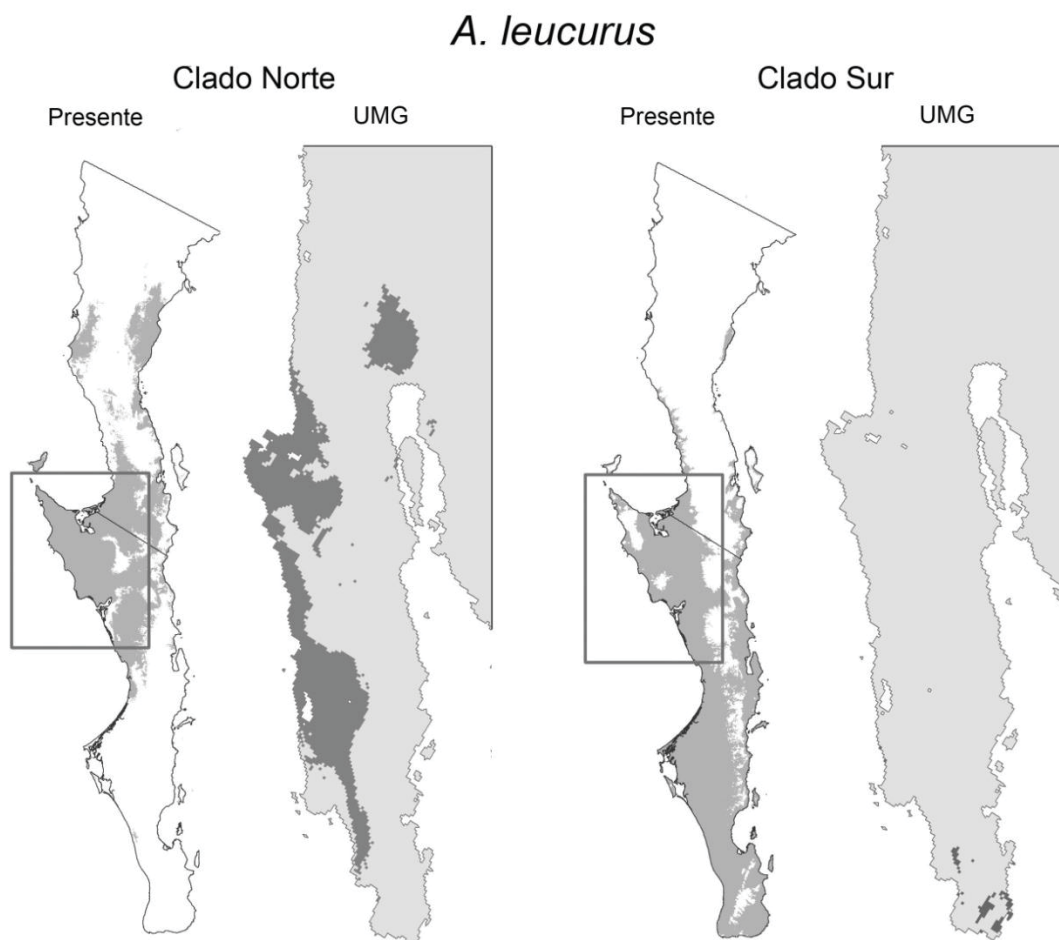




### **8.3.2 Modelos de nicho de roedores**

#### ***A. leucurus***

Para la ardilla antílope (*A. leucurus*) los MNE coinciden con lo reportado para cada clado de la especie. Además, ambos clados presentan una sobreposición en la parte media de la península, lo que indica que esta zona se podría encontrar el hábitat adecuado para ambos clados (Fig. 13). En cuanto a la distribución pasada, de acuerdo con los modelos obtenidos el clado norte poseía mayor extensión en su territorio. Inversamente, el clado sur abarcaba menos área que en la actualidad, restringiéndose en la parte sur de la península, en zonas de la Región del Cabo, al sur del Istmo de La Paz y áreas al este de la Sierra la Laguna, por lo que ambos clados posiblemente estuvieron aislados geográficamente.

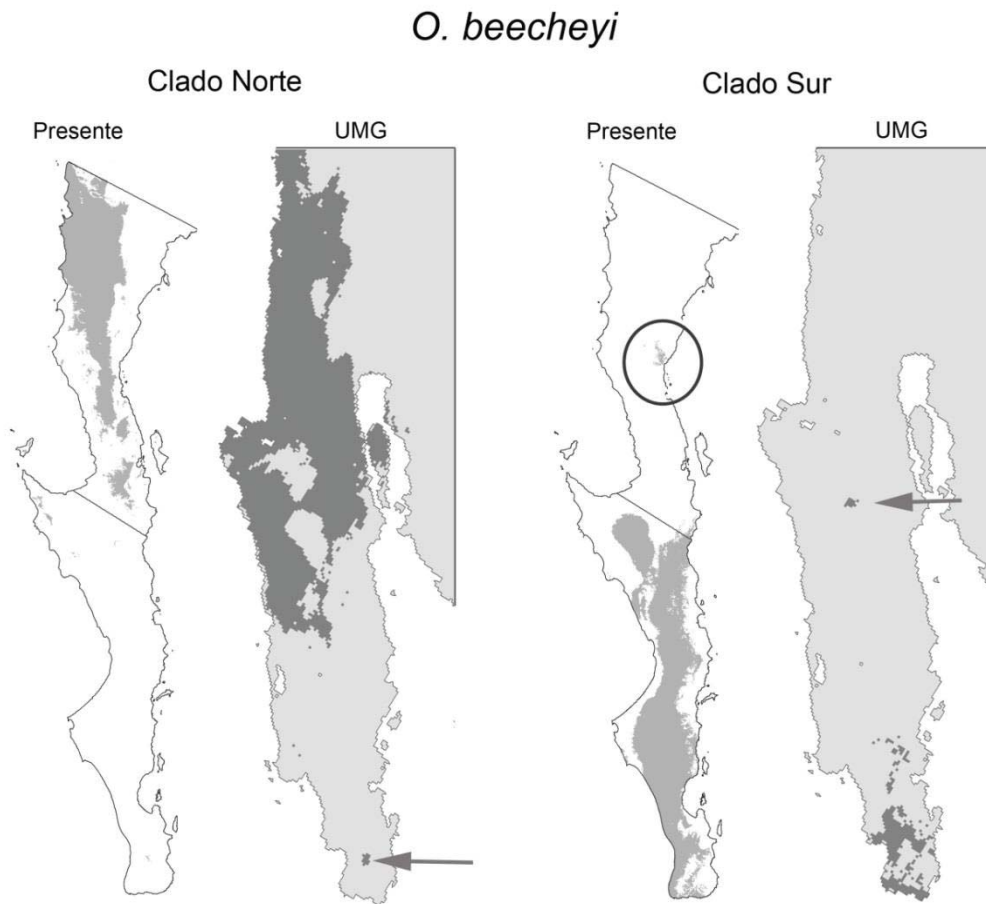


**Figura 13.** Modelos de nicho ecológico y proyecciones al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de los clados norte y sur de la ardilla *A. leucurus* en la península de Baja California, México. Los recuadros muestran el sobrelape de los modelos de nicho de los dos clados, lo que indica que en esa área geográfica ambos clados podrían encontrar el hábitat adecuado.

### *O. beecheyi*

Los MNE actuales concuerdan con las áreas donde actualmente se encuentra cada clado. El modelo indica que el clado norte encuentra hábitat adecuado solamente en el estado de Baja California. Por su parte, el clado sur presenta altas probabilidades de encontrar hábitat adecuado en el estado de Baja California Sur y un área pequeña al norte de esta (lejos de la mayor parte del hábitat favorable; Fig. 14).

Las proyecciones al UMG muestran una probable expansión en la distribución del clado norte, respecto a su distribución actual. En cambio, el clado sur probablemente se restringió en la parte sur de la PBC, en la Región del Cabo (en áreas al noroeste de la Sierra la Laguna). Además, cada clado presenta áreas pequeñas lejos de su probable distribución pasada (Fig. 14).



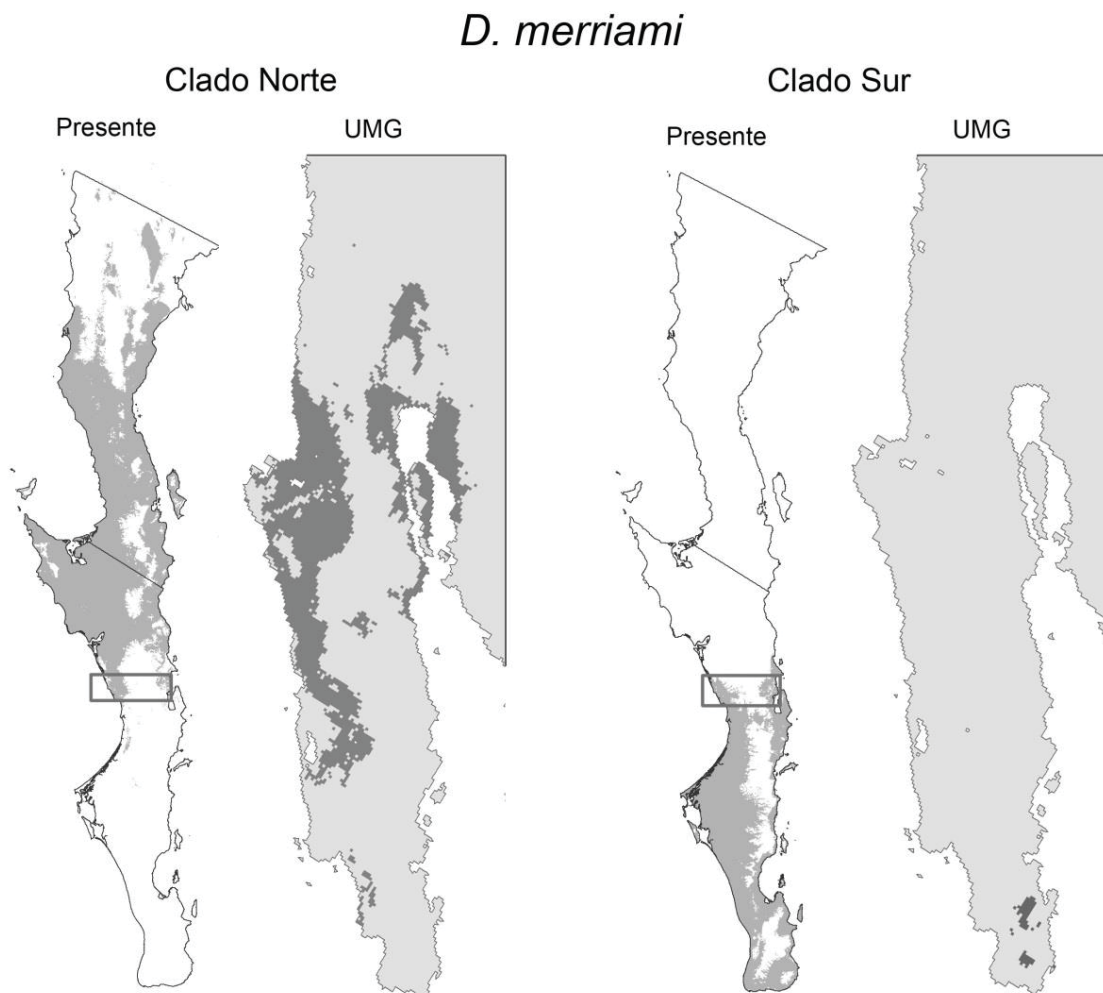
**Figura 14.** Modelos de nicho ecológico y proyecciones al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de los clados norte y sur de la ardilla de California *O. beecheyi* en la península de Baja California, México. Círculo: área para el clado sur alejada de la mayor parte de su distribución. Flechas: sitios alejados de la mayor parte de las respectivas distribuciones de cada clado en el UMG.

### ***D. merriami***

Los MNE actuales muestran un solapamiento de altas probabilidades de hábitat para ambos clados en la parte media de Baja California Sur, lo que sugiere que en esa zona, ambos clados podrían encontrar el hábitat adecuado (Fig. 15).



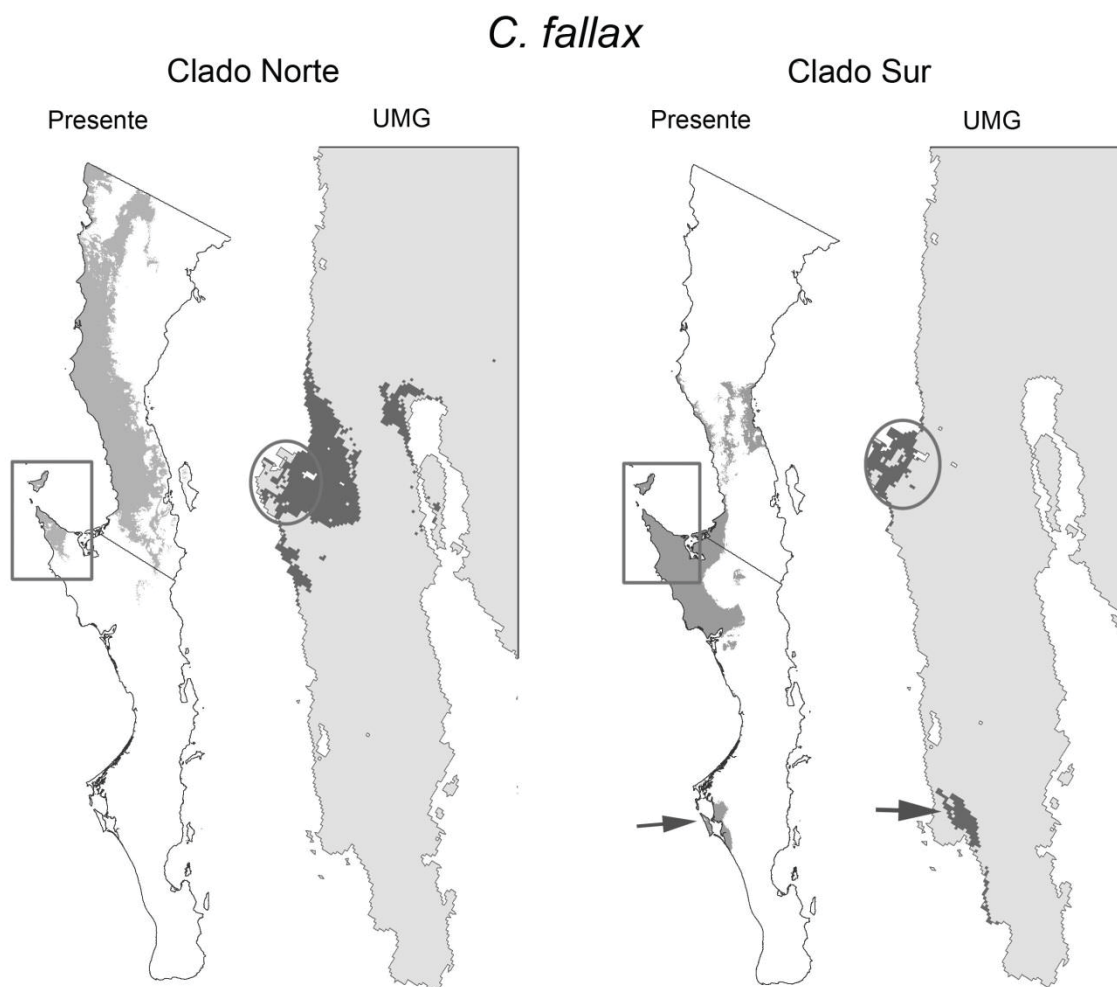
Los modelos de ambos clados concuerdan con la distribución conocida para cada clado respectivamente. En las proyecciones al UMG se hipotetiza la amplitud en la distribución del clado norte. Por el contrario, el clado sur probablemente su distribución se redujo en gran medida, restringiéndose en la parte sur de la península, en la Sierra la Laguna e Istmo de La Paz. También se evidencia la separación espacial entre ambos clados durante el UMG.



**Figura 15.** Modelos de nicho ecológico y proyecciones al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de los clados norte y sur de la rata canguro *D. merriami* en la península de Baja California, México. Recuadros: área donde ambos clados podrían encontrar el hábitat adecuado (sobrelepe de los modelos).

### ***C. fallax***

La modelación de nicho para el clado norte de *C. fallax* se ajusta a la distribución conocida del clado. No obstante, el modelo del clado norte incluye áreas donde no se ha registrado el clado, dichas áreas incluyen Bahía Tortugas e isla Cedros, que corresponden a la distribución actual del clado sur. El MNE del clado sur coincidió con la distribución conocida del clado, además de evidenciar otra área (lejos de su distribución actual conocida) con favorabilidad climática para el clado; las cuales corresponden a isla Margarita y zonas frente a la misma isla (Fig. 16). Las proyecciones al UMG sugieren que ambos clados se restringieron, en mayor medida el clado sur. En la zona centro-oeste (Fig. 16) los dos clados coincidieron en presentar altas probabilidades de encontrar hábitat adecuado durante el UMG. El clado sur, también evidenció altas probabilidades en áreas de los que hoy es isla Margarita, lejos de la mayor parte de su probable distribución.



**Figura 16.** Modelos de nicho ecológico y proyecciones al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de los clados norte y sur de *C. fallax* en la península de Baja California, México. Recuadros: áreas con condiciones favorables para ambos clados en los modelos del presente. Círculos: áreas con condiciones favorables para ambos clados en los modelos del pasado. Flechas: presente, área lejos de su distribución actual; pleistoceno, área lejos de su probable distribución en el UMG.

### ***C. arenarius***

En el modelo de nicho actual de *C. arenarius* presenta alta probabilidad de encontrar hábitat adecuado a lo largo de gran parte de la península, en especial en zonas cercanas a la costa, similar a su distribución conocida. La proyección al UMG indica dos áreas principales cerca de la costa oeste en la parte sur de la península, donde pudo encontrar su hábitat adecuado durante el UMG (Fig. 17).



**Figura 17.** Modelo de nicho ecológico y proyección al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de *C. arenarius* para la península de Baja California, México.

### ***C. ammophilus***

Actualmente *C. ammophilus* se encuentra en la parte sur de la península, en la Región del Cabo y en la costa Oeste en Adolfo López Mateos. Sin embargo, la modelación de nicho sugiere áreas ajenas a estas, donde la probabilidad de encontrar hábitat adecuado para la especie es alta. La proyección al UMG sugirió dos áreas donde probablemente *C. ammophilus* restringió su distribución durante

el pasado; en una de las cuales probablemente permaneció durante el UMG (Fig. 18).



**Figura 18.** Modelo de nicho ecológico y proyección al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) para *C. ammophilus* en la península de Baja California, México. Círculo: área propuesta donde probablemente se restringió la especie en el pasado.

### ***C. siccus***

*C. siccus* se encuentra únicamente en la cuenca de Los Planes en la parte continental. Sin embargo el MNE, además de coincidir perfectamente con su distribución conocida, evidenció áreas ajenas a éstas con altas probabilidades de

encontrar hábitat adecuado para la especie. Por otro lado, la proyección al UMG expuso tres áreas posibles donde la especie pudo encontrar el hábitat adecuado en el pasado (Fig. 19).



**Figura 19.** Modelo de nicho ecológico y proyección al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de *C. siccus* en la península de Baja California, México. Círculo: área propuesta donde posiblemente la especie habitó en el pasado.

### *P. eva*

El MNE actual coincide debidamente con la distribución conocida para la especie, que incluye áreas únicamente del estado de Baja California Sur. Para el UMG, la proyección sugiere que la especie no comprimió en gran medida su

distribución. Sin embargo, se aisló hacia la parte este de la península, en zonas de baja y mediana altitud (Fig. 20).



**Figura 20.** Modelo de nicho ecológico y proyección al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de *Peromyscus eva* en la península de Baja California, México.

### ***P. fraterculus***

El MNE concuerda con la distribución actual de *P. fraterculus*; encontrando altas probabilidades de hábitat adecuado a lo largo de Baja California y el norte de Baja California Sur. La proyección al UMG indica que la distribución de la especie

no se restringió en gran medida; concentrándose en la parte media de la península y en algunas zonas de la parte norte de lo que hoy es BCS (Fig. 21).



**Figura 21.** Modelo de nicho ecológico y proyección al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de *P. fraterculus* en la península de Baja California, México.

### ***T. nigricans***

El MNE del presente para clado norte, además de coincidir con su distribución conocida, se extendió hasta el sur del estado de Baja California, principalmente en altitudes por encima de los 500 msnm, también se incluye un área en la Sierra la

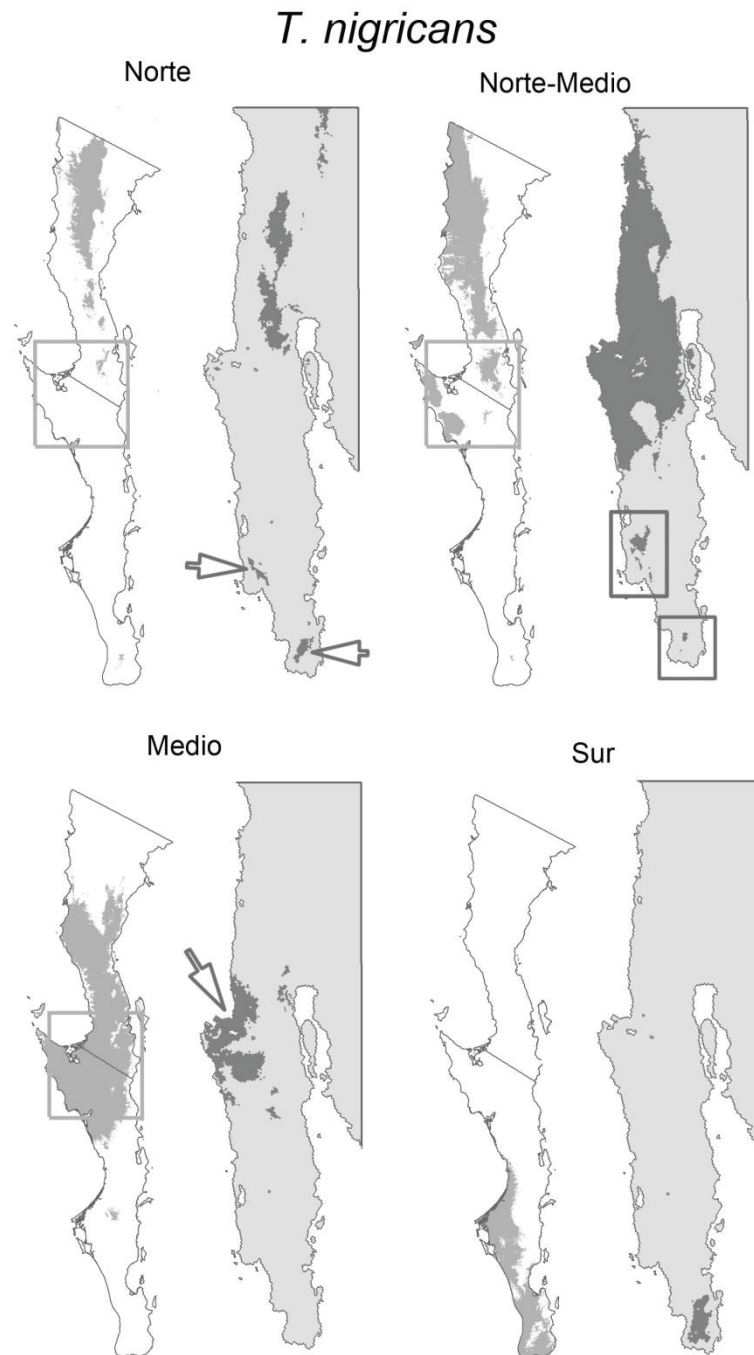


Laguna, muy al sur de su distribución. La proyección al UMG de este clado indica una distribución similar a lo obtenido en el modelación actual. Cabe señalar que se incluyen dos áreas demasiado al sur de su distribución, estas se encuentran en lo que actualmente es la Sierra la Laguna e isla Margarita (Fig. 22, clado norte).

En la modelación de nicho del clado norte-medio se incluyeron gran parte de las zonas con altas probabilidades para el clado norte. Sin embargo las áreas con altas probabilidades de encontrar hábitat adecuado para el clado norte-medio incluyen altitudes menores que el clado norte, es decir que su distribución podría estar relacionada con la elevación del área. La proyección al pasado para el clado norte-medio indica la expansión de su distribución durante el UMG. Asimismo, la proyección evidenció áreas alejadas de su probable distribución en el pasado, las cuales coinciden con las áreas alejadas de la distribución en la proyección al UMG del clado norte (Fig. 22, clado norte-medio).

En el MNE del clado medio, se observa altas probabilidades de hábitat adecuado en el medio de la península, abarcando las ANP's (Área Natural Protegida) "El Vizcaíno" y "El Valle de los Cirios". La proyección al UMG indica que probablemente su distribución se redujo en la parte media de la PBC (Fig. 22, clado medio). Cabe señalar que los clados norteños (norte, norte-medio y medio), comparten un área donde los tres clados podrían hallar sus respectivas favorabilidades climáticas.

Por último, el MNE del clado sur concuerda con la distribución conocida para el clado. A diferencia de los clados anteriores, para el UMG su distribución se redujo a la parte sur de la península, en la Región del Cabo (Fig. 22, clado sur).



**Figura 22.** Modelos de nicho ecológico y proyecciones al Último Máximo Glacial (Pleistoceno) de los clados de *T. nigricans* en la península de Baja California, México. Flechas: clado norte, áreas alejadas de su posible distribución en el pasado; clado medio, área donde probablemente se encontró durante el UMG. Recuadros en gris claro: área donde los clados norte, norte-medio y medio, pueden hallar la favorabilidad climática. Recuadro en gris oscuro: áreas alejadas de la mayor parte de la probable distribución en el pasado del clado norte-medio.

#### 8.4 Refugios pleistocénicos

Las proyecciones al UMG de los roedores estudiados indican que habitaron latitudes menores respecto a su distribución actual. Potencialmente, las especies/clados se pudieron agrupar en dos zonas principales a lo largo de la península, de un lado los clados norteños y del otro los sureños. Los clados del norte pudieron encontrarse en sitios cercanos a lo que hoy se conocen como Bahía Tortugas, Guerrero Negro e isla Cedros. Los del clado sur se encontraron en áreas principalmente de la Región del Cabo (Fig. 23).

Los ocho clados y especies considerados con distribución al norte de la PBC (*A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami* y *C. fallax*, *T. nigricans* [incluidos los clados norte-medio y medio] y *P. fraterculus*), coincidieron en un área reducida. Los clados y especies distribuidos en la parte sur de la península, la mayor coincidencia fue de cinco de los nueve considerados (*A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami*, *C. fallax* y *T. nigricans* y *C. arenarius*, *C. ammophilus*, *C. siccus* y *P. eva*).

Cuantificando el área con hábitat favorable de las diferentes especies/clados de las proyecciones al UMG, los clados sur de *A. leucurus*, *D. merriami* y *O. beecheyi* fueron los que presentaron los menores porcentajes de área en proyecciones realizadas al UMG respecto al área en los modelos de nicho actuales, es decir, ganando área de distribución del pasado al presente. Por otra parte, los clados norte de *A. leucurus* y *O. beecheyi*, así como el clado norte-medio de *T. nigricans* resultaron con áreas mayores en el UMG respecto a los modelos actuales, perdiendo áreas de su distribución del pasado a la actualidad (Tabla IX).

Comparando la extensión de área de los modelos de nicho entre clados, en el presente los clados sur de *A. leucurus* y *O. beecheyi* obtuvieron área mayor respecto a sus contrapartes del norte. Por el contrario, el área de los clados norte de *D. merriami* y *C. fallax* fue mayor que sus respectivos clados sur. En los clados de *T. nigricans*, el clado con mayor área fue el medio y con menor área correspondió al sur. En cuanto a las extensiones de las áreas en las proyecciones

al UMG; fueron los clados norte de *A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami* y *C. fallax* los que ocuparon mayor área respecto a sus respectivos clados sur. En las proyecciones al UMG de *T. nigricans*, el clado norte-medio ocupó mayor área (Tabla IX).

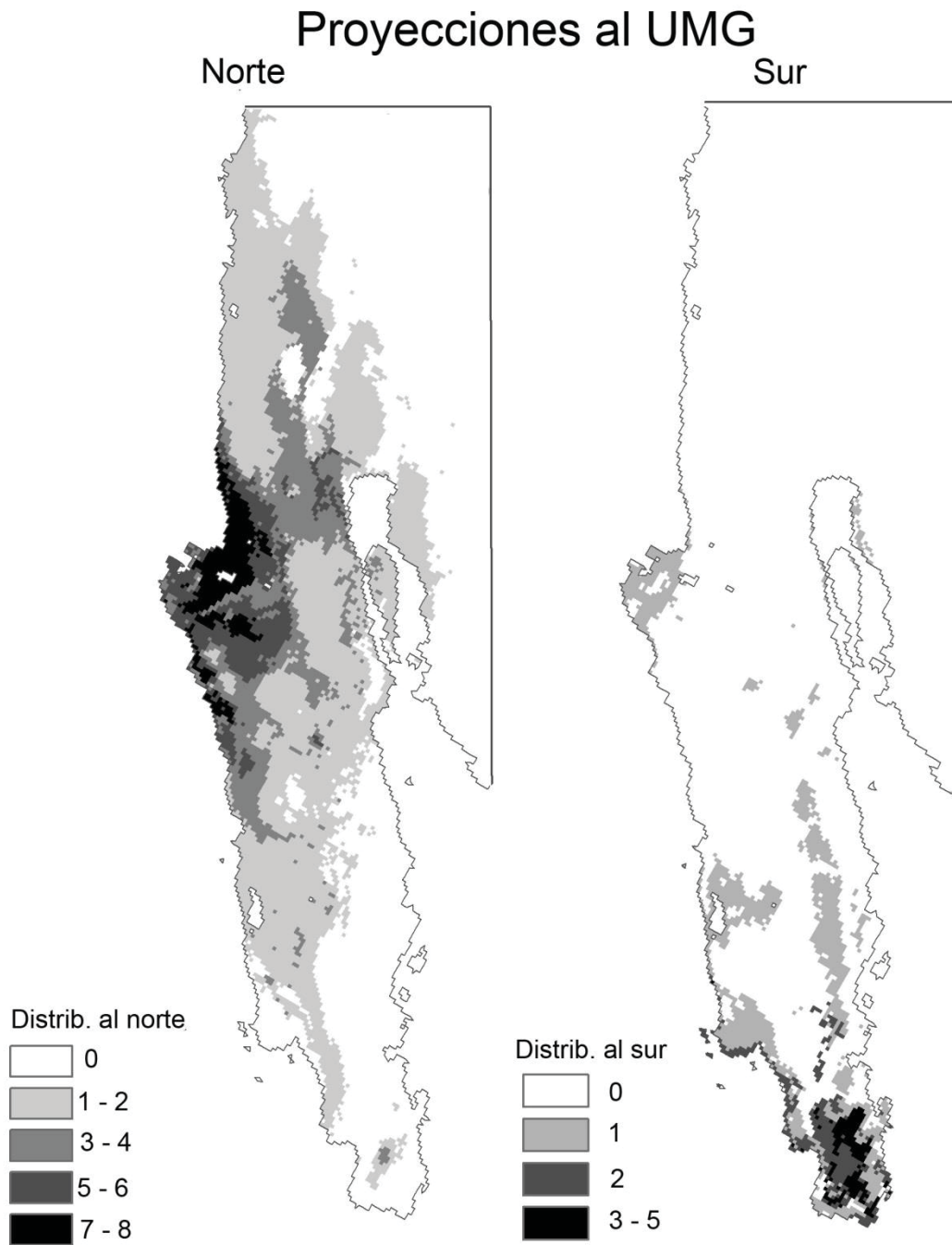
**Tabla IX.** Áreas con altas probabilidades de encontrar hábitat adecuado para diferentes especies de roedores de la PBC en los modelos de nicho del presente y las proyecciones al UMG.

Especie/clado	Área en MNE actual (km <sup>2</sup> ; a) <sup>'''</sup>	Área en proyecciones al UMG (km <sup>2</sup> ; b) <sup>'''</sup>	% de área del UMG respecto al presente <sup>^^</sup>	Diferencia entre el área de la proyección al UMG y el área del MNE actual (b-a) <sup>**</sup>
<i>A. leucurus</i> norte	50,923,800	>54,837,900	+7.68	<b>-3,914,100</b>
<i>A. leucurus</i> sur	>100,895,400	1,586,700	1.57	+99,308,700
<i>O. beecheyi</i> norte	35,433,000	>107,992,350	+67.18	<b>-72,559,350</b>
<i>O. beecheyi</i> sur	>49,491,900	6,830,550	13.80	+42,661,350
<i>D. merriami</i> norte	>73,446,300	>62,307,000	84.83	+11,139,300
<i>D. merriami</i> sur	37,071,900	1,219,050	3.28	+35,852,850
<i>C. fallax</i> norte	>43,223,400	>21,846,150	50.54	+21,337,250
<i>C. fallax</i> sur	23,247,900	7,120,800	26.32	+17,127,100
<i>C. arenarius</i>	56,198,700	8,572,050	15.25	+47,626,650
<i>C. ammophilus</i>	12,060,000	2,167,200	17.90	+9,892,800
<i>C. siccus</i>	3,756,600	3,405,600	90.65	+351,000
<i>P. eva</i>	31,814,100	9,171,900	28.82	+22,642,200
<i>P. fraterculus</i>	83,480,400	39,067,650	46.79	+44,412,750
<i>T. nigricans</i> norte	36,121,500	31,114,800	86.13	+5,006,700
<i>T. nigricans</i> N/M	53,365,500	>103,270,950	+48.32	<b>-49,905,450</b>
<i>T. nigricans</i> medio	>66,619,800	21,613,950	32.44	+45,005,850
<i>T. nigricans</i> sur	23,384,700	4,295,700	18.36	+19,089,000

<sup>'''</sup>Símbolo ">" indica los clados con mayor área en comparación con otros clados de la misma especie.

<sup>^^</sup>Números positivos indican que están arriba del 100%, siendo mayor el área del pasado respecto al presente.

<sup>\*\*</sup>Números positivos indican la ganancia del área en el presente respecto al pasado. Números negativos indican la pérdida de área en el presente respecto al pasado.



**Figura 23.** Coincidencias de distribuciones de roedores de la península de Baja California en el Último Máximo Glacial. Norte: especies/clados con distribución al norte de la PBC (clados norte: *A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami*, *C. fallax*; *T. nigricans* norte, norte-medio y medio y *P. fraterculus*. Sur: especie/clados con distribución al sur de la península (clados sur: *A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami*, *C. fallax* y *T. nigricans*; *C. ammophilus*, *C. siccus* y *P. eva*).

## 9. DISCUSIÓN

### 9.1 Refugios pleistocénicos de roedores en la PBC

Los resultados obtenidos permiten constatar la separación espacial durante el Último Máximo Glacial entre clados del norte y sur de las especies *A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami* y *C. fallax*, así como entre los clados medio y sur de *T. nigricans*. Para las especies sin división de clados (*C. arenarius*, *C. ammophilus*, *C. siccus*, *P. eva* y *P. fraterculus*), a partir de los modelos se deduce que en el pasado habitaron latitudes menores, con respecto a su distribución actual. Por lo anterior, se acepta la hipótesis planteada y se propone refugios pleistocénicos para las especies con afinidad desértica y de climas cálidos. Se sugiere considerar el Este de la Sierra la Laguna, como refugio pleistocénico al que nombraremos “refugio sureño”, para especies que habitan ambientes desérticos y cálidos (*A. leucurus*, *D. merriami* y *T. nigricans*) y la costa Oeste de la parte media de lo que hoy es el estado de Baja California Sur como “refugio costero” para *C. arenarius*.

Se reconoce que la orografía es uno de los factores causantes de la aridez, ya que las montañas representan una barrera que impide el paso de vientos húmedos de los océanos. Los vientos al chocar con las montañas se elevan, condensándose y precipitándose del lado de dónde proviene (barlovento); propiciando condiciones de aridez, del lado opuesto a los vientos (sotovento; González-Medrano, 2012). Además, se han propuesto que algunas áreas del planeta se pudieron mantener estables climáticamente a través del tiempo (Wilson y Pitts, 2012). Entonces, siguiendo estas ideas es probable que la Sierra la Laguna evitara el paso de humedad de Oeste a Este, por lo que el lado Este de la Sierra conservaría ambientes xerófilos, siendo óptimo durante el UMG para la supervivencia de especies con afinidad desértica.

En México, particularmente en la PBC se tiene poca información sobre el clima durante el UMG. Por lo que, al analizar las reconstrucciones climáticas utilizadas en el trabajo, se infirió que en el área del refugio sureño propuesto, la temperatura estuvo entre 15.7 - 21.6 °C (con promedio de 19.1 °C) y la precipitación de 26.3 y

73.9 mm (con promedio de 47.4 mm; MPI-M, 2012); de acuerdo a la clasificación climática del INEGI (2005), podría clasificarse dentro del clima seco estepario semicálido. Al comparar los datos climáticos del refugio propuesto con los datos climáticos correspondientes de los registros actuales de roedores (Tabla V), resulta ser factible que dicha área (Este de la sierra la Laguna: refugio sureño) mantuviera las condiciones climáticas adecuadas para resguardar los clados sur de *A. leucurus*, *O. beecheyi* y *T. nigricans*.

En el caso del “refugio costero” propuesto, este se ubica frente a las costas del medio del estado de Baja California Sur, entre las latitudes 25° y 26°N, hoy cubierto por mar. Acorde al modelo de MPI-M, (2012) en el área propuesta la temperatura oscilaba entre 19–20.3°C (con promedio de 19.6°C) y las precipitaciones entre 13.7–18.9 mm (con promedio de 16.31 mm); y conforme al análisis de los registros con la variables bioclimáticas, se dedujo que *C. arenarius* se encuentra en temperaturas entre 16.4–23.9°C (con promedio de 21.2°C) y precipitaciones entre 4.4–26.6 mm (con promedio 10.5 mm: Tabla V). Es entonces posible que la especie haya estado en resguardo en dicha zona, porque en el área propuesta como refugio costero se encuentra dentro del intervalo climático favorable para la especie.

Los refugios pleistocénicos fueron propuestos para explicar la distribución actual de las especies. Se basa en la idea de que los cambios climáticos pasados; enfriamientos y calentamientos (glaciares e interglaciares, respectivamente), provocaron que la distribución de muchas especies de la Amazonia se comprimiera o expandiera según el caso (Haffer, 1969). Los refugios pleistocénicos se reconocen como lugares donde las especies persistieron durante las glaciaciones, con microclimas apropiados que permitieran su supervivencia (Stewart *et al.*, 2010).

Han sido diversos estudios alrededor del mundo que apoyan y/o aplican la hipótesis de refugios pleistocénicos, para explicar patrones de distribución o cuestiones evolutivas de la biota actual (Anthony *et al.*, 2007; Byrne, 2008; Wisely *et al.*, 2008; Nieto-Feliner, 2011; Bonatelli *et al.*, 2014; Roberts y Hamann, 2015).

Específicamente para la PBC no se había trabajado con la distribución de roedores u otros mamíferos aplicando la teoría de los refugios pleistocénicos, hasta ahora. Pero si se ha estudiado la distribución de algunas especies de escorpiones, bajo la hipótesis de que el cambio climático del pleistoceno afectó a la distribución actual de las especies (Graham *et al.*, 2014).

Existen pocos estudios que incluyen esta región para identificar refugios a nivel Norteamérica de diferentes especies (Waltari *et al.*, 2007; Wilson y Pitts, 2012). Se basan en el principio de que el cambio climático del pleistoceno, especialmente el UMG, tuvo un profundo impacto en la distribución de las especies y su estructura genética. En algunos estudios que infieren áreas potenciales de refugios pleistocénicos, se utilizó la herramienta de modelado de nicho, al igual que el presente trabajo.

Waltari *et al.* (2007) contrastaron la técnica de modelación nicho con estudios filogeográficos para 20 especies de vertebrados de Norteamérica (anfibios, reptiles, aves y mamíferos), para probar la correspondencia y efectividad de ambos métodos infiriendo refugios pleistocénicos. Se encontró que 14 de las 20 especies incluidas concordaron en sitios considerados refugios en los dos métodos analizados. Se dedujeron sitios de refugio distintos para cada especie. Los refugios que incluyeron la PBC fueron los de las especies *Poliophtia californica* y *Crotalus atrox*. Para *P. californica* hallaron como refugio (derivado de los modelos de nicho) cerca del 90% del área total de la península, muy similar al refugio propuesto para *C. atrox*. Los predicciones para el UMG indicaron hábitat adecuado en latitudes menores que su distribución actual para las diferentes especies incluidas en el estudio por Waltari *et al.* (2007); similar a lo hallado en las proyecciones al UMG para los roedores de este estudio. Aunque se concuerda con las distribuciones durante el UMG de las especies hacia áreas al sur de su distribución, los refugios propuestos por Waltari *et al.* (2007) para las especies *P. californica* y *C. atrox*, fueron muy extensos. Posiblemente en las proyecciones al UMG de *P. californica* y *C. atrox* influyó el gran tamaño del área de estudio (toda Norteamérica) utilizada en su trabajo y sobre predecir áreas. Por lo que el



presente estudio, al enfocarse solo a la PBC y emplear especies de amplia, mediana y reducida distribución, los resultados son más confiables para la península.

Wilson y Pitts (2012) analizaron los patrones filogeográficos del complejo *Sphaeorpthalma difficilis* para la identificación de áreas que pudieron funcionar como refugio durante el pleistoceno en Norteamérica, combinando datos genéticos y ecológicos. Se encontraron diversos sitios que pudieron ser refugios para las diferentes especies del complejo. Particularmente en la PBC se propuso toda la parte media al norte como refugio, al que nombraron “refugio peninsular”; sin embargo, tomando en cuenta el área de distribución de la subespecie encontrada en la península, es muy extenso para considerarlo un refugio, pues prácticamente es del mismo tamaño. No obstante, si se toma en cuenta el tamaño del área de distribución de todo el complejo, podría ser considerado un refugio, puesto que esa área representa una mínima parte del área total que habita el complejo.

Ambos trabajos (Waltari *et al.*, 2007; Wilson and Pitts, 2012) concuerdan con que la modelación de nicho y las reconstrucciones paleoclimáticas son métodos buenos para inferir en la estructura filogenética de la biota, analizando el efecto de los cambios climáticos pasados sobre la distribución de las especies. Sin embargo, proponen áreas de refugio pleistocénico muy extensas, por lo que las especies pudieron no encontrarse precisamente “refugiados” en dichas áreas, si no haberse “movido” de su área de distribución hacia sitios más favorables climáticamente. Aunque es difícil afirmar el tamaño y duración de cada refugio, se ha planteado la idea que su tamaño está en función de sus preferencias medioambientales y la amplitud de sus áreas de distribución. Y su duración, en función de la permanencia de cada etapa en los ciclos climáticos (Stewart *et al.*, 2010).

Los refugios pleistocénicos hacen referencia a la última etapa fría del pleistoceno (UMG), que duró aproximadamente 12 mil años, por lo que los refugios pudieron haber durado ese mismo lapso temporal. Autores han señalado que el tiempo de los ciclos del cambio climático podría influir directamente en la

especiación de la biota. Si el tiempo de aislamiento (lo que dura un glaciario o interglaciario) de las poblaciones de una especie es suficiente, podría provocar separación genética definitiva de sus poblaciones (Stewart *et al.*, 2010; Roberts y Hamann, 2015). En las especies estudiadas el aislamiento durante el UMG de sus poblaciones, no fue lo suficiente para dividir las en otras especies, pero sí lo suficiente para dividir las en clados. No obstante, el aislamiento genético actual puede ser el inicio de un proceso de especiación, puesto que cada clado tiene preferencias ambientales específicas, que pueden acentuarse en el futuro y traducirse en diferencias genéticas marcadas.

Es importante resaltar que este estudio abarca únicamente la PBC incluyendo especies de amplia (*A. leucurus*, *D. merriami* y *C. arenarius*) y mediana (*O. beecheyi*, *C. fallax*, *T. nigricans* y *P. fraterculus*) distribución a lo largo de la península, así como especies endémicas (*C. siccus*, *C. ammophilus* y *P. eva*); lo que proporciona diferentes perspectivas sobre las respuestas de las especies hacia el cambio climático del pleistoceno. Este trabajo es novedoso para la región y para las especies estudiadas, además de ser un buen acercamiento de cómo el cambio climático pasado repercutió en la estructuración de las actuales poblaciones de los roedores.

A continuación se discute la distribución durante el UMG, según las proyecciones de los modelos de nicho para cada especie. Se propone para los clados sur de *A. leucurus* y *D. merriami* el “refugio sureño” (Este de la Sierra la Laguna), debido a que concordaron en las proyecciones al UMG y ambos son de afinidad desértica, y el “refugio costero” para *C. arenarius* por sus preferencias climáticas y de suelo.

*A. leucurus* se ha descrito como una especie principalmente de hábitos semidesérticos (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2008). Los registros de presencia analizados indicaron que el clado norte actualmente se encuentra en ambientes semicálidos y el clado sur en ambientes cálidos. La temperatura mínima tolerable en el caso del norte es menor que para el sur (Tabla V). Al conocer que el clado norte puede tolerar temperaturas más templadas que el clado sur, se propuso que

este último optó por permanecer en refugios durante el UMG, donde las condiciones climáticas estuvieran dentro de sus límites climáticos. Como se ha mencionado anteriormente, en el Este de la Sierra la Laguna pudieron predominar áreas que favorecieran climáticamente al clado sur de *A. leucurus*. Por otra parte, para clado norte las proyecciones al UMG indicaron una distribución extendida principalmente a lo largo de la costa Oeste de la PBC, lo que sugiere su tolerancia y/o comodidad hacia climas templados. Además, el área en las proyecciones al UMG fue mayor respecto al modelo actual (Tabla IX), lo que indica que su distribución se ha reducido en la PBC, por predominar actualmente climas más cálidos. Sin embargo, el clado puede estar presente en latitudes superiores a la península, en áreas de EE. UU., en busca de climas menos cálidos.

Se ha descrito para *D. merriami* su preferencia hacia climas desérticos, lo que ha favorecido su expansión por gran parte de la PBC; también se conoce su marcada preferencia hacia áreas de suelo desnudo con manchones de vegetación, en baja y mediana altitud (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2008). Las proyecciones al UMG de cada clado, apoyan la idea de la separación espacial en el pasado. El clado norte no se considera que se encontró en algún refugio durante el UMG, por hallar áreas extensas de hábitat adecuado. Algunos registros del clado norte se han encontrado en temperaturas mínimas de 14.5 °C (Tabla V), lo que sugiere su tolerancia a climas templados y justifica la gran extensión de hábitat favorable obtenido de las proyecciones. Por otra parte, de acuerdo a la proyección al UMG del clado sur, donde se indica un área sustancialmente pequeña de hábitat favorable, se propuso que este clado estuvo en un refugio pleistocénico (“refugio sureño”: Este de la Sierra la Laguna; Fig. 15: clado sur). Los registros actuales del clado sur, indican su preferencia a climas cálidos, puesto que la temperatura mínima tolerable es de 19.7 °C (Tabla V), por lo que apoya la idea que el clado sur necesariamente estuvo resguardo climático.

No todos clados sur de todas las especies incluidas coincidieron en la misma área en las proyecciones al UMG. Esto se debe al tipo de hábitos climáticos específicos de las especies. Por ejemplo, *O. beecheyi* es particularmente de

hábitos neárticos, por lo que se esperaba que su distribución en el UMG fuera mayor a la actual. La expansión de su distribución se distinguió ampliamente en la proyección al pasado únicamente en el clado norte. El clado sur, aparentemente se restringió en el lado Oeste de la Sierra la Laguna, donde permanecerían ambientes menos desérticos por la influencia de los vientos de Oeste a Este. No se propone refugio para ningún clado, puesto que para el clado norte, en el pasado su distribución pudo ser más amplia; en el caso del clado sur, si bien se infiere una contracción hacia la Región del Cabo, no se piensa que pudo estar en un refugio pues las condiciones climáticas pudieron favorecerle; porque de acuerdo a los registros actuales, el clado tolera temperaturas hasta 16.5 °C, lo que lleva a pensar que tuvo oportunidad de adecuarse al intervalo climático pasado.

*C. fallax* se ha registrado en zonas de la vertiente Oeste de Sierra Juárez y sitios cercanos a la costa, en zonas de baja y mediana altitud (Álvarez-Castañeda y Patton, 1999). En la distribución pasada de *C. fallax* se infiere que la distribución del clado norte se concentró en áreas frente a lo que hoy es isla Cedros. El clado sur obtuvo altas probabilidades de hábitat adecuado en dos sitios; en uno de los cuales, probablemente nunca haya estado, contando solamente con las condiciones climáticas adecuadas para el clado, o bien haya estado y se extinguiera o incluso este presente y aún no se haya reportado, ya que en la actualidad esa área está demasiado alejada de su distribución conocida (Fig. 16). Las proyecciones al UMG de los clados de *C. fallax* no apoyan la idea de la separación espacial pasada, puesto que ambos clados coinciden en un área en el pasado donde ambos pudieron hallar sus respectivos hábitats adecuados; incluso el área favorable para el clado norte engloba totalmente el área favorable propuesta para el clado sur (Fig. 16). Las coincidencias de hábitat en las proyecciones de ambos clados sugieren gran similitud de nicho, por lo que la división genética actual de clados no se soporta con la separación espacial pasada. Entonces, se plantea la idea que la separación genética actualmente encontrada se debe a otra razón, tal vez por cuestiones bióticas como exclusión

competitiva entre ambos clados, que poco a poco ha ido delimitando y marcando el nicho de cada clado.

*C. arenarius* actualmente se encuentra ampliamente distribuida a lo largo de la PBC, su distribución conocida y el MNE coincidieron en gran medida. En cuanto a la proyección al pasado, se infieren dos zonas principales donde pudo encontrarse resguardada (Fig. 17), ambas se encuentran cubiertas por el mar en la actualidad. Sin embargo, conociendo la marcada preferencia hacia suelos arenosos de esta especie (Lackey, 1991), es factible que se encontrara en dichas zonas costeras. Debido a la reducción de su distribución, se considera que *C. arenarius* permaneció en un refugio, al que se nombró “refugio costero”, que abarca la costa Oeste de la parte inferior de la PBC. Aparentemente se presenta en dos zonas, que probablemente estuvieron en conexión, por lo cual, en la actualidad no se ha reconocido ninguna división genética.

Las especies endémicas con distribución limitada (*C. ammophilus* y *C. siccus*), no se consideran que estuvieron en refugios durante el UMG, precisamente por su distribución restringida. Si *C. ammophilus* y *C. siccus* redujeran su distribución, probablemente podrían extinguirse. La proyección al UMG de *C. ammophilus* indica altas probabilidades de hábitat adecuado dentro de su distribución conocida actualmente, aunque en menor extensión (Fig. 18). Sin embargo, *C. ammophilus*, tiene preferencias hacia zonas con climas desérticos cálidos; por lo que se infiere que pudo permanecer únicamente en el área marcada con un círculo en la figura 18. Puesto que dicha área (siguiendo el modelo de MPI, 2012) mantuvo condiciones de temperatura y precipitación dentro del rango tolerable por la especie. Por otro lado, *C. siccus* se encuentra únicamente en la cuenca de Los Planes, en la parte continental (Álvarez-Castañeda y Rios, 2010). El MNE actual y la proyección al UMG, expusieron altas probabilidades de hábitat adecuado para *C. siccus* en la zona donde hoy se encuentra, y en otras áreas. Los tamaños de las áreas de los modelos (actual y la proyección al UMG) son prácticamente iguales junto con su área de distribución conocida. Lo que indica que la distribución de la especie ha permanecido invariable desde el UMG; no ha

disminuido ni se ha expandido. A pesar que los modelos (pasado y presente) indicaron otras áreas con condiciones favorables climáticamente donde pudiese habitar, *C. siccus* no ha ampliado su distribución; probablemente a causas bióticas (competencia con otras especies) y/o a condiciones orográficas (barreras orográficas) lo que ha causado que permanezca en resguardo en la cuenca de Los Planes.

*P. eva* y *P. fraterculus* son particularmente difíciles de distinguir entre sí, por presentar características morfológicas y ecológicas muy similares; la principal distinción entre ambos se encuentra en sus respectivas preferencias de suelo (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010). Se piensa que *P. eva* y *P. fraterculus* no necesitaron de algún refugio durante el UMG. La proyección al UMG del modelo de nicho de *P. eva* sugiere que probablemente se restringió al Este de su distribución actual, quedando al Este de gran parte del Sistema Californiano (SC) que corre a lo largo de lo que hoy es BCS (Fig. 20). El SC pudo jugar un papel importante para el resguardo de *P. eva* durante la etapa fría del UMG, pues probablemente al igual que la Sierra la Laguna, impidió que vientos fríos del Oeste pasaran al Este, por lo que mantuvo cierta estabilidad climática al Este del SC para especies desérticas, como *P. eva*. El área favorable para la especie del pasado representa el 28.8% del área favorable actual para la especie (Tabla IX). Sin embargo, no se considera como refugio toda la parte Este del SC (donde las proyecciones indicaron hábitat favorable), porque la extensión del área es amplia y comparable con el área actual.

Por otro lado, se ha reportado la preferencia de *P. fraterculus* hacia zonas serranas asociado a áreas pedregosas (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2008). La proyección al UMG de *P. fraterculus* sugirió diferentes áreas con altas probabilidades de hábitat adecuado; indicando que probablemente la especie no fue afectada por las condiciones climáticas del pasado. En las áreas donde el modelo muestra altas probabilidades de hábitat adecuado, la temperatura oscila entre 15 – 18 °C; mientras que el análisis de los registros actuales indica que *P. fraterculus* tolera temperaturas entre 11.3–24 °C (Tabla V), por lo que se deduce

que para la especie no fue difícil hallar la estabilidad climática durante el UMG. Sin embargo, sus preferencias hacia zonas pedregosas pudieron definir los sitios de permanencia.

Las proyecciones al UMG de los clados del norte de la PBC (norte, norte-medio y medio) de *T. nigricans* no se consideraron afectados por el cambio climático del UMG. En los modelos del clado norte, la distribución pasada corresponde al 86.13% de su distribución actual (Tabla IX), lo que indica que durante el UMG las condiciones climáticas no comprometieron su distribución, y pudo mantenerse más o menos estable. Además, la proyección evidenció dos pequeñas áreas con favorabilidad climática para el clado norte (flechas en la Fig. 22, clado norte); las cuales se atribuye al error del modelo, puesto que se encuentra lejos del grueso de su distribución viable.

En el caso del clado norte-medio pudo verse favorecido por el clima del UMG, puesto que se infiere un aumento de su distribución respecto a la que se conoce en la actualidad, incluso el área de la proyección al pasado es mayor al que se obtuvo en el modelo de nicho para el presente (perdiendo el 48.32% de su distribución: Tabla IX). También, en la proyección al UMG del clado norte-medio, evidenció áreas alejadas a la mayor parte de su posible distribución (recuadros oscuros en la Fig. 22); dichas áreas se descartan que pudieran ser habitadas por el clado norte-medio de *T. nigricans* porque esa zona se encuentra lejana a su distribución actual. En las proyecciones al UMG de los clados norte y norte-medio el modelo indicó un solapamiento en el pasado, por lo que la discontinuidad genética actual entre estos clados no se puede explicar por la separación espacial de los clados en el pasado.

En cuanto al clado medio, probablemente compactó su distribución en áreas cercanas a isla Cedros y alrededores (Fig. 22, clado medio), como se indica en la proyección al UMG. A pesar de que aparentemente el área favorable climáticamente fue menor en el pasado, este representa el 32.44% del área favorable del presente, razón por la cual no se consideró algún refugio para dicho clado. Con base a la proyección al UMG del clado sur de *T. nigricans* se cree que

este estuvo en el refugio sureño propuesto, junto con poblaciones de *A. leucurus* y *D. merriami*. El modelo desplegó áreas climáticas favorables para el clado sur en la Región de la sierra la Laguna. Actualmente el clado sur de *T. nigricans* tiene preferencias hacia climas cálidos. Sin embargo los registros del clado estuvieron dentro del intervalo de temperatura que va de 13.7 °C a 24.3 °C, por lo que pudo soportar ambientes algo más templados. Se propone el refugio (“refugio sureño”: Este de la Sierra la Laguna) para el clado, puesto que el área favorable en el pasado pudo ser menor que en el presente.

### **9.2 Modelos de nicho de roedores de la PBC del presente**

Los modelos de nicho de las especies de roedores generados con Maxent se ajustaron a sus respectivas distribuciones actuales. Para *C. fallax* y *C. siccus*, en los modelos además de coincidir con su distribución actual conocida, se evidenciaron áreas adecuadas climáticamente ajenas a ésta.

El clado sur de *A. leucurus*, parece estar beneficiado con el cambio del clima (aumento en la temperatura global) del UMG a la actualidad; puesto que el área de su distribución se ha expandido más del 98% respecto al pasado. Por el contrario, el clado norte ha perdido área del UMG a la fecha. Entre los modelos de ambos clados, en la actualidad el clado sur tiene el área más amplia, porque habita áreas con condiciones climáticas más áridas. Se encontró un área, donde los modelos de ambos clados pudieran encontrar su hábitat adecuado, lo que indica que presentan cierta similitud ecológica. En la actualidad se encuentran cercanos geográfica y ecológicamente los clados de *A. leucurus*, lo que lleva a pensar que probablemente en un futuro pueda haber intercambio genético entre clados, lo que reduciría o perdería el distanciamiento genético actual.

Los registros actuales de los clados de *O. beecheyi* se encuentran separados uno respecto al otro. Sin embargo, en los modelos de nicho el hábitat favorable para cada clado está cercano geográficamente al otro, pero aún sin sobrelaparse. Se teoriza para futuro dos hipótesis: 1) ambos clados pueden ampliar sus respectivas áreas de distribución, entrar en contacto y haber flujo genético, hasta



el punto que reduzcan el distanciamiento genético presente; 2) con base a los intervalos de temperatura de los registros de cada clado, se piensa que cada clado puede especializarse en un nicho distinto y aunque estén geográficamente cercanos no habrá flujo genético entre las poblaciones, por lo que podrían seguir un proceso de especiación.

Los clados de *D. merriami* se encuentran cercanos geográficamente. Asimismo, las tolerancias de temperatura de ambos clados son similares. En cuanto a los modelos de nicho de cada clado, se encontró un área donde ambos clados podrían encontrar la favorabilidad climática (recuadros en la Fig. 15); lo que sugiere que son similares ecológicamente. De acuerdo a los resultados obtenidos, se piensa que entre los clados de esta especie puede haber flujo genético, por lo que en un futuro se reducirá la separación genética.

En los modelos y proyecciones de *C. fallax* se hallaron áreas donde ambos clados pudieron y pueden encontrar su hábitat adecuado, lo que sugiere que sus preferencias climáticas son muy similares. Sin embargo, en el análisis de correspondencia de los registros con sus respectivas tolerancias de temperatura, el clado norte tiene mayor tolerancia hacia menores temperaturas, pudiendo ser una de las razones que este clado se encuentre más extendido en comparación del sur (Tabla V). Por otro lado, en el modelo del clado sur, además de coincidir con áreas donde actualmente se encuentra, evidenció otras áreas con hábitat adecuado (en y frente a isla Margarita). No obstante, en esas áreas no se tiene registro de la especie, a pesar de que las condiciones climáticas sean favorables, la especie no ha podido llegar (Fig. 16).

El modelo de nicho *C. arenarius* predijo el 91% de los registros de la especie, por lo que se considera un buen modelo. *C. arenarius* se encuentra ampliamente distribuido por la PBC, prefiriendo sitios arenosos con poca vegetación y desprovistos de rocas, encontrándose en sitios de baja y mediana altitud (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2008). Se ha encontrado a *C. arenarius* en ambientes cálidos y semicálidos, razón por la cual el modelo predijo zonas favorables para la especie

de la latitud 30 °N hasta la Región del Cabo de la PBC, ya que al norte de Baja California se encuentran áreas con climas templados.

*C. ammophilus* ha sido considerada como una especie endémica de la Región del Cabo de la parte sur de la PBC (Rios y Álvarez-Castañeda, 2013). Álvarez-Castañeda y Rios (2010) mencionan que la distribución de *C. ammophilus* parece ser discontinua, debido a las particularidades de cada sitio donde se encuentra. Por su parte, el modelo de nicho indicó un área extensa con hábitat favorable para la especie, que va desde las costas de la ciudad de La Paz hasta el extremo sur, en Los Cabos (Fig. 18), donde el clima es principalmente cálido. Asimismo, el modelo no indicó favorabilidad climática en las zonas de Adolfo López Mateos e isla Margarita y alrededores, donde también se ha registrado la especie; esto pudo deberse a que en dicha región la humedad es mayor y el clima es semicálido difiriendo de áreas de La Paz y zonas al sur donde se tiene el mayor número de registros. Por lo que la discontinuidad de hábitat mencionado por Álvarez-Castañeda y Rios (2010) es concordante con la discontinuidad climática hallada. En la creación del modelo se utilizó un solo registro que se encuentra en condiciones húmedas y en clima semicálido (Adolfo López Mateos), razón probable por la cual Maxent distinguió la favorabilidad climática base al mayor porcentaje de registros (que se encontraron en áreas secas y en clima cálido) y predecir dichas condiciones como las favorables para *C. ammophilus*.

*C. siccus* se encuentra únicamente en la cuenca de Los Planes en la parte continental, ocupando un área de 242.32 km<sup>2</sup>. Se encuentra rodeado por elevaciones de mediana altitud (192–457 msnm), por tres lados y por el mar del Golfo de California en el cuarto. De las especies de este estudio, *C. siccus* obtuvo el menor intervalo de tolerancia de temperatura (1.2 °C: Tabla V), correspondiente al área pequeña que ocupa. El modelo de nicho además de coincidir totalmente con su distribución conocida, indicó otras áreas con condiciones climáticas favorables para la especie (Fig. 19). Sin embargo, es difícil que *C. siccus* se expanda a dichas áreas, pues se encuentra prácticamente encerrado en su cuenca, limitando su distribución.

*P. eva* y *P. fraterculus* son dos especies morfológicamente muy similares, se ha registrado simpatría entre las dos especies (Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2003). En sitios donde ambas especies se encuentran, se ha reportado ciertas diferencias en la preferencia de hábitat; dichas diferencias radican principalmente en sus respectivas preferencias de suelo. Además, *P. fraterculus* tiene preferencia hacia elevadas altitudes y pendientes pronunciadas en contraste con *P. eva* que se encuentra en elevaciones bajas. Sin embargo, *P. eva* también se encuentra en altas elevaciones, donde *P. fraterculus* está ausente (Sierra la Laguna). En cuanto a la vegetación no se ha reportado ninguna asociación particular para alguna de las especies (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010). Los modelos de nicho de *P. eva* y *P. fraterculus* se sobreponen en la parte media de Baja California Sur, lo que indica que en esa zona ambas especies podrían encontrar sus respectivos hábitats adecuados. Los registros de *P. eva* indican que prefieren elevaciones de 0 a 1763 msnm, ambientes cálidos y toleran temperaturas entre 14.7 a 24.4 °C; en contraste los registros de *P. fraterculus* se encontraron en elevaciones entre 0–1809 msnm, en ambientes semicálidos y en temperaturas entre 11.3–24 °C.

El modelo de nicho del clado norte de *T. nigricans* expuso un área un mayor amplitud, respecto donde se tienen los registros del clado. Los clados con distribución al norte de la PBC (norte, norte-medio y medio) presentaron un solapamiento un área, lo que indica que los tres clados podrían ocupar esa zona, pues los tres podrían encontrar el hábitat adecuado (Fig. 22). El solapamiento de los tres clados sugiere que tienen preferencias climáticas similares. Los registros obtenidos no se encuentran solapados, pero si cercanos geográficamente, por lo que se podría especular que en el futuro puedan reducir el distanciamiento geográfico, resultando también en la reducción del distanciamiento ecológico y genético.

### 9.3 Modelación de nicho ecológico de los roedores de la PBC

En general, todos los modelos de nicho se consideran con muy buen ajuste por tener valores arriba de 0.9 en el AUC. Los valores más altos del AUC correspondieron a *C. siccus*, *C. ammophilus* y al clado sur de *C. fallax*; probablemente por encontrarse en áreas pequeñas, siendo climáticamente más o menos homogéneas cada una. Los valores más altos en especies de distribución restringida no necesariamente indican un mejor modelo, puesto que podría presentar una sobrepredicción de nicho (Phillips *et al.*, 2006). No obstante, los clados norte y norte-medio de *T. nigricans*, así como el clado sur de *O. beecheyi*, que también se encuentran en áreas pequeñas, no se encontraron entre los valores más altos del AUC, aunque estos modelos se realizaron con una técnica diferente (*Crossvalidate*) por contar con pocos datos. El uso de diferentes técnicas para la realización de los modelos pudo influir en los diferentes valores de AUC obtenidos.

Por otro lado, el número de datos obtenidos fue diferente para cada especie y clado. No se recomienda usar menos de 10 datos para modelar, debido a que el algoritmo puede presentar un mal desempeño, ni emplear un número de datos por arriba de 200, por que el modelo puede sobrepredir áreas (Wisz *et al.*, 2008). Sin embargo, también hay que tomar en cuenta el tamaño del área donde se distribuye la especie (o clado). En los casos de los clados norte y norte-medio y el clado sur de *O. beecheyi*, sus respectivas áreas de distribución son pequeñas, por lo que tener muchos datos pueden sobreajustar los modelos. Por esta razón, a pesar de tener pocos datos se realizaron los modelos, pero aplicando un método distinto internamente en Maxent (*Crossvalidate*); donde se genera el mismo número de modelos como registros haya.

Las especies con buen número de datos (>20 registros), concuerdan con las especies y clados con amplia distribución (clado norte de *D. merriami*, *C. arenarius*, *P. eva* y *P. fraterculus*). Para generar modelos de especies con amplia distribución, se deben emplear mayor número de datos que representen toda su área de distribución. Debido a que el esfuerzo de muestreo ha sido amplio a lo

largo de la PBC, el error que pudiera causar la falta de muestreo se considera bajo. Por otra parte, la aplicación de los filtros de los registros reduce el efecto de la autocorrelación espacial (Boria *et al.*, 2014).

En cuestión de las variables bioclimáticas, las más influyentes fueron diferentes para cada especie, incluso diferentes entre clados de la misma especie. Razón por la cual se optó por emplear las 19 variables climáticas para generar los modelos, puesto que para cada especie/clado no tiene las mismas preferencias climáticas. En general, las variables derivadas de la temperatura resultaron ser más influyentes en los modelos.

Respecto a las proyecciones al Último Máximo Glacial, se asume que las especies conservan su nicho. Es por eso, que se esperaba que las especies con afinidad desértica redujeran su área de distribución, y que las especies con afinidad métrica, pudieran ser favorecidos con el clima pasado y expandir sus respectivas áreas de distribución.

## 10. CONCLUSIONES

Entre las especies estudiadas, a lo largo de la PBC se distinguen dos principales grupos geográficos, los que habitan al norte de la península y los del sur. Del trabajo realizado se desglosan las siguientes conclusiones:

Las proyecciones al Último Máximo Glacial de las poblaciones de *Ammospermophilus leucurus*, *Otospermophilus beecheyi*, *Dipodomys merriami* y *Thomomys nigricans* indican que se encontraban aisladas geográficamente. El aislamiento de sus poblaciones en el pasado impidió el flujo genético entre ellas, provocando el distanciamiento genético actualmente encontrado.

En la modelación de nicho ecológico para el presente, se encontró un solapamiento en espacio geográfico entre los clados de las especies: *A. leucurus*, *D. merriami*, *C. fallax* y *T. nigricans*. Lo que sugiere cierta semejanza ecológica entre los clados de dichas especies. Los modelos de nicho ecológico de los clados de *O. beecheyi*, no compartieron áreas con altas probabilidades de encontrar sus respectivos hábitats adecuados. Lo que indica que cada clado tiene preferencias climáticas específicas.

Los modelos de nicho de *C. arenarius*, *P. eva* y *P. fraterculus*, son similares a sus distribuciones conocidas actuales, lo que sugiere que estas especies están ocupando cerca del total de su nicho ecológico disponible en la península de Baja California. En el caso de los modelos de nicho para el presente para *C. ammophilus* y *C. siccus*, además de incluir sus respectivas distribuciones conocidas, se evidenciaron otras áreas con altas probabilidades de hábitat adecuado, donde no se encuentran actualmente. Se sugiere, que la expansión de *C. ammophilus* y *C. siccus* hacia otras zonas con condiciones del ambiente favorables para su supervivencia ha estado limitada por características físicas u orográficas de su entorno o por cuestiones bióticas.

Las proyecciones del nicho ecológico al Último Máximo Glacial de los clados que se encuentran al norte de península de Baja California (*A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami*, *C. fallax* y *T. nigricans*) sugieren que no presentaron considerable reducción de su hábitat en el pasado. Particularmente, el área en las

proyecciones para *A. leucurus*, *O. beecheyi* y *T. nigricans* fue mayor que en los modelos de nicho actual, lo que sugiere mayor favorabilidad climática en el pasado para estos clados y una contracción en su distribución hacia el presente.

Las proyecciones del nicho ecológico al Último Máximo Glacial de los clados que se encuentran al sur de la península (*A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami*, *Chaetodipus fallax*, *T. nigricans* y *Chaetodipus arenarius*) pudieron estar limitados climáticamente, por tener mayor favorabilidad hacia ambientes cálidos. Las especies *C. ammophilus*, *C. siccus*, *P. eva* y *P. fraterculus* durante el UMG probablemente habitaron áreas semejantes en extensión a sus distribuciones actuales, aunque en una ubicación geográfica distinta.

Se propone considerar al Este de la Sierra la Laguna como refugio pleistocénico al que se le nombró “refugio sureño”, el que albergó a *A. leucurus*, *D. merriami* y *T. nigricans*. A la costa Oeste de la parte media de lo que hoy es el estado de Baja California Sur como “refugio costero” para *C. arenarius*. Ambas áreas pudieron mantener condiciones propicias que permitieran la subsistencia de las respectivas poblaciones de las especies; la primera por su ubicación geográfica y la segunda por sus probables características de suelo.

Las separaciones geográficas de las poblaciones de *A. leucurus*, *O. beecheyi*, *D. merriami* y *T. nigricans* en las proyecciones al UMG concuerdan con las divisiones de clados actualmente halladas en investigaciones previas, por lo que el cambio climático pasado notoriamente influyó en la estructuración geográfica y genética de los roedores estudiados.

## 11. LITERATURA CITADA

- Ahmadzadeh, F., M. Ángel, D. Rödder, D.J. Harris, S. Nunes Freitas, A. Perera, W. Böhme. 2013. Inferring the effects of past climate fluctuations on the distribution pattern of *Iranolacerta* (Reptilia, *Lacertidae*): Evidence from mitochondrial DNA and species distribution models. *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology* 252:141-48.
- Álvarez-Castañeda, S.T., J.L. Patton. 1999. Mamíferos del Noroeste de México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. México. pp 583.
- Álvarez-Castañeda, S.T., P. Cortés-Calva. 2003. *Peromyscus eva*. *Mammalian species* 738:1-3.
- Álvarez-Castañeda, S.T. 2007. Systematics of the antelope ground squirrel (*Ammospermophilus*) from islands adjacent to the Baja California peninsula. *Journal of Mammalogy* 88:1160-1169.
- Álvarez-Castañeda, S.T., E. Rios, P. Cortés-Calva, N. González-Ruiz, C.G. Suárez-Gracida. 2008. Mamíferos de las Reservas de El Valle de los Cirios y El Vizcaíno. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. – Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Baja California Sur, México.
- Álvarez-Castañeda, S.T., W.Z. Lidicker Jr., E. Rios. 2009. Revision of the *Dipodomys merriami* complex in the Baja California Peninsula, Mexico. *Journal of Mammalogy* 90:992-1008.
- Álvarez-Castañeda, S.T., E. Rios. 2010. Revision of *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 161:213-228.
- Álvarez-Castañeda, S.T., P. Cortés-Calva., F.C. González-Cozatl., D. Rojas, I. Leyva. 2010. Comparison of distribution and habitat characteristics between an endemic and a wide-ranging cryptic species of *Peromyscus* on the Baja California Peninsula. *Western North American Naturalist* 70:323-333.
- Álvarez-Castañeda, S.T., P. Cortés-Calva. 2011. Genetic evaluation of the Baja California rock squirrel *Otospermophilus atricapillus* (Rodentia: Sciuridae). *Zootaxa* 3138:35-51.
- Álvarez-Castañeda, S.T., E. Rios. 2013. Nomenclatural change of *Chaetodipus dalquesti*. *Western North American Naturalist* 73:399-400.
- Álvarez-Castañeda, S.T., R.W. Murphy. 2014. The endemic insular and peninsular species *Chaetodipus spinatus* (Mammalia, Heteromyidae) breaks patterns for Baja California. *PloS ONE* 9(12):1-26.



- Álvarez-Castañeda, S.T., T. Álvarez, N. González-Ruiz. 2015. Guía para identificar los mamíferos de México. Pandora Impresores SA. de CV. México. pp 522.
- Anadón, J.D., E. Graciá, F. Botella, A. Giménez, S. Fahad, U. Fritz. 2015. Individualistic response to past climate changes: niche differentiation promotes diverging Quaternary range dynamics in the subspecies of *Testudo graeca*. *Ecography* 38:001-011.
- Anderson, R.P., E. Martinez-Meyer. 2004. Modeling species geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation* 116:167-179.
- Anthony, N.M., M. Johnson-Bawe, K. Jeffery, S.L. Clifford, K.A. Abernethy, C.E. Tutin, S.A. Lahm, L.J.T. White, J.F. Utley, E.J. Wickings, M.W. Bruford. 2007. The role of Pleistocene refugia and rivers in shaping gorilla genetic diversity in central Africa. *PNAS* 104(51):20432-20436.
- Arroyo-Cabral, J., A.L. Carreño, S. Lozano-García, M. Montellano-Ballesteros, S. Ceballos-Ferriz, E. Corona, L. Espinosa-Arrubarrena, A.F. Guzmán, S. Magallón-Puebla, D.J. Morán-Zenteno, E. Naranjo-García, M.T. Olivera, O.J. Polaco, S. Sosa-Nájera, M-Telléz-Duarte, R.E. Tovar-Liceaga, L. Vázquez-Selem. 2008. Diversidad del pasado. En Soberón, J., G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (compiladores), *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad (pp. 227-262). México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Bonatelli, I.A., M.F. Pérez, A.T. Peterson, N.P. Taylor, D.C. Zappi, M.C. Machado, I. Koch, A.H. Pires, E.M. Moraes. 2014. Interglacial microrefugia and diversification of a cactus species complex: phylogeography and paleodistributional reconstructions for *Pliosocereus aurisetus* and allies. *Molecular Ecology* 23(12):3044-63.
- Boria, R.A., L.E. Olson, S.M. Goodman, R.P. Anderson. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275:73-77.
- Byrne, M. 2008. Evidence for multiple refugia at different time scales during Pleistocene climatic oscillations in southern Australia inferred from phylogeography. *Quaternary Science Reviews* 27:2576-2585.
- Caballero, M., S. Lozano-García, L. Vázquez-Selem, B. Ortega. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 62:359-377.

- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R.A. Medellín, L. Medrano-González, G. Oliva. 2005. Diversidad y conservación de los mamíferos de México. En G. Ceballos y G. Oliva (coord.), Los mamíferos silvestres de México (pp. 21-66). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad – Fondo de Cultura Económica.
- Chávez, C., Z. Zarza. 2009. Distribución potencial del hábitat del jaguar y áreas de conflicto humano-jaguar en la península de Yucatán. *Revista mexicana de Mastozoología* 13:46-62.
- Clack, P.U., A.S. Dyke, J.D. Shakun, A.E. Carlson, J. Clark, B. Wohlfarth, J.X. Mitrovica, S.W. Hostetler, A. M. McCabe. 2009. The Last Glacial Maximum. *Science* 325:710-714.
- Crews, S.C., M. Hedin. 2006. Studies of morphological and molecular phylogenetic divergence in spiders (Araneae: *Homalonychus*) from the American southwest, including divergence along the Baja California Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38:470-487.
- Cuervo-Robayo, A.P., O. Monroy-Vilchis. 2012. Distribución potencial del jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) en Guerrero, México: persistencia de zonas para su conservación. *Revista Biología Tropical* 60:1357-1367.
- Davis, E.B., J.L. McGuire, J.D. Orcutt. 2014. Ecological niche models of mammalian glacial refugia show consistent bias. *Ecography* 37:1133-1138.
- De la Paz-Cuevas, M., E. Rios, S.T. Álvarez-Castañeda. 2014. Los mamíferos del estado de Baja California Sur. *Revista Mexicana de Mastozoología, Nueva Época* 4:24-39.
- Dueñas, G. 2013. Identificación de corredores biológicos potenciales para el jaguar (*Panthera onca*) en Sierra Abra Tanchipa, San Luis Potosí y sus límites estatales. Tesis de maestría. Institución de enseñanza e investigación en cuencas agrícolas. Montecillo, Texcoco, Ciudad de México.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidwick and Jackson. London. pp 296.
- González-Abraham, C., P. Peña-Garcillán, E. Ezcurra. 2010. Ecorregiones de la península de Baja California: Una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87:69-82.
- González-Medrano, F. 2012. Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) – Instituto Nacional de Ecología (INE). México. pp 194.

- Gottscho, A.D., S.B. Marks, B. Jennings. 2014. Speciation, population structure, and demographic history of the Mojave Fringe-toed Lizard (*Uma scoparia*), a species of conservation concern. *Ecology and Evolution* 4(12): 2546-2562.
- Graham, M.R., R.W. Bryson, B.R. Riddle. 2014. Late Pleistocene to Holocene distributional stasis in scorpions along the Baja California peninsula. *Biological Journal of the Linnean Society* 111(2):450-461.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* 5:225-229.
- Guisan, A., N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Haffer, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165(3889):131-137.
- Hewitt, G.M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Phil Trans R lizards, Uta palmeri. Evolution* 44:1956-1966.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones, A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate Surface for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold spring harbor symposia on quantitative biology. 22:415-427.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2004. Guía para la interpretación de cartografía: edafología. INEGI. México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2005. Guía para la interpretación de cartografía: climatología. INEGI. México.
- Ingenloff, K., A.T. Peterson. 2015. Trans-Amazon dispersal potential for *Crotalus durissus* during Pleistocene climate events. *Biota Neotropica* 15:1-7.
- INECC (Instituto de Ecología y Cambio Climático). 2011. Catálogo de peces dulceacuícolas de la península de Baja California. México.
- Jiménez-Valverde, A., J.M. Lobo, J. Hortal. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 14:885-890.
- Lackey, J. A. 1991. *Chaetodipus arenarius*. *Mammalian Species* 384:1-4.
- Loyn, R., E.G. McNabb, L. Volodina, R. Willing, J. Jenness. 2004. Predicting low distributions: Spatial modeling as a tool for conserving owls in ecologically sustainable forest management in Victoria Australia. En: Rodríguez-Estrella y Bojórquez (ed.). *Spatial análisis in raptor ecology and conservation*.

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste – Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 57-74 pp.

- Martin, P.S., B.E. Harrell. 2014. The Pleistocene history of temperature biotas in Mexico and Eastern United States. *Ecology* 38:467-480.
- Martínez-Meyer, E. 2014. Algoritmos de modelación [diapositivas de power point]. Recuperado de: [http://www.recibio.net/wp-content/uploads/2014/01/Algoritmos\\_EMM.pdf](http://www.recibio.net/wp-content/uploads/2014/01/Algoritmos_EMM.pdf)
- MPI-M (Max Planck Institut für Meteorologie). 2012. New Earth system model of Max Planck Institute for Meteorology. Germany. Recuperado de <http://www.mpimet.mpg.de/en/science/models/mpi-esm.html>.
- Palma-Ordaz, S., Delgadillo-Rodríguez, J. 2014. Distribución potencial de ocho especies exóticas de carácter invasor en el estado de Baja California, México. *Botanical Sciences* 92(4):587-597.
- Pepper, M., S.Y.W. Ho, M.K. Fujta, J.S. Keogh. 2011. The legacy of aridification: climate cycling fostered lizard diversification in Australian montane refugia and left ow-lying desert genetically depauperate. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:750-759.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson, R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- Peterson, A.T., M. Papeş, J. Soberón. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213:63-72.
- Pliscoff, P., T. Fuentes. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48:61-79.
- Provan, J., K.D. Bennett. 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution* 23:564-571.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander, J.F. Jaeger. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:14438-14443.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F., Alexander. 2000b. Phylogeography and systematics of the *Peromyscus eremicus* species group and the historical biogeography of North American warm regional deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17:145-160.

- Rios, E., S.T. Álvarez-Castañeda. 2010. Phylogeography and systematic of the San Diego pocket mouse (*Chaetodipus fallax*). *Journal of Mammalogy* 91:293-301.
- Roberts, D.R., A. Hamann. 2015. Glacial refugia and modern genetic diversity of 22 western North American tree species. *Proceedings the Royal Society* 282(1804).
- Samy, A.M., S.M. Thomas, A.A. El Wahed, K.P. Cohoon, A.T. Peterson. Mapping the global geographic potential of Zika virus spread [Submitted]. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. E-pub: 15 April 2016. doi: 10.1590/0074-02760160149.
- Soberón, J., M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. *PNAS* 106(2):19644-19650.
- Soberón, J., A.T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity informatics* 2:1-10.
- Stewart, J.R., A.M. Lister, I. Barnes, L. Dalén. 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society* 277:661-671.
- Swets, J.A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240(4857):1285-93.
- Trujano-Álvarez, A.L., S.T. Álvarez-Castañeda. 2013. Phylogenetic structure among pocket gopher populations, genus *Thomomys* (Rodentia: Geomyidae), on the Baja California Peninsula. *Zoological Journal of the Linnean Society* 168:873-891.
- Uriarte-Cantolla, A. 2003. *Historia del clima de la Tierra*. Gobierno vasco. 305 pp.
- Waltari, E., R.J. Hijmans, A.T. Peterson, A.S. Nyári, S.L. Perkins, R.P. Guralnick. 2007. Locating Pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PLoS ONE* 2(7).
- Wiens, J.J., M.J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19:639-644.
- Wiens, J.J., D.D. Ackerly, A.P. Allen, B.L. Anacker, L.B. Buckley, H.V. Cornell, E.I. Damschen, T.J. Davies, J-A. G, S.P. Harrison, B.A. Hawkins, R.D. Holt, C.M. McCain, P.R. Stephens. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13:1310-1324.

- Wilson, J.S., J.P. Pitts. 2012. Identifying Pleistocene refugia in North American cold deserts using phylogeographic analyses and ecological niche modelling. *Diversity and Distributions* 18:1139-1152.
- Wisely, S.M., M.J. Statham, R.C. Fleischer. 2008. Pleistocene refugia and Holocene expansion of a grassland-dependent species, the black-footed ferret (*Mustela nigripes*). *Journal of Mammalogy* 89(1):87-96.
- Wisz, M.S., R.J. Hijmans, J. Li, A.T. Peterson, C.H. Graham, A. Guisan, NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14:763-773.