



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

ANÁLISIS FILOGEOGRÁFICO DE *Chaetodipus siccus* DE
LA CUENCA DE LOS PLANES, B. C. S.

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

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

Presenta

Eduardo Felipe Aguilera Miller.

La Paz, Baja California Sur, septiembre de 2011.

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 14 horas del día 7 del Mes de Octubre del 2011, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Análisis Filogeográfico de *Chaetodipus siccus* de la Cuenca de Los Planes, B. C. S."

Presentada por el alumno:

Eduardo Felipe Aguilera Miller.

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN Ecología de Zonas Áridas.

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

LA COMISION REVISORA


Dr. Sergio Ticul Alvarez Castañeda
DIRECTOR DE TESIS


Dra. Patricia Cortés Calva.
CO-TUTOR


Dr. Pedro Cruz Hernandez.
CO-TUTOR


DRA. ELISA SERVIÉRE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMITE TUTORIAL Y REVISOR DE TESIS

Director de Tesis

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Centro de Investigaciones Biológicas Del Noroeste, S.C.

Co-tutor

Dra. Patricia Cortés Calva
Centro de Investigaciones Biológicas Del Noroeste, S.C.

Co-tutor

Dr. Pedro Cruz Hernández
Centro de Investigaciones Biológicas Del Noroeste, S.C.

JURADO DE EXAMEN DE GRADO

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Centro de Investigaciones Biológicas Del Noroeste, S.C.

Dra. Patricia Cortés Calva
Centro de Investigaciones Biológicas Del Noroeste, S.C.

Dr. Pedro Cruz Hernández
Centro de Investigaciones Biológicas Del Noroeste, S.C.

Suplente

Dra. Yolanda Maya Delgado
Centro de Investigaciones Biológicas Del Noroeste, S.C.

RESÚMEN

La distribución de *Chaetodipus siccus* se encuentra restringida a Isla Cerralvo y a la Cuenca de Los Planes. Debido a que existen evidencias proporcionadas por los resultados de la aplicación de técnicas moleculares en marcadores mitocondriales (*Cyt b* y COIII) es posible considerarla como la primera especie microendémica de la península, lo que le confiere cierto interés desde el punto de vista de la conservación. La cuenca de Los Planes funciona como un área de aislamiento para la dispersión de *C. siccus*, es posible esperar para esta especie tenga poca divergencia genética, haplotipos compartidos y eventos mutacionales comunes. El propósito principal de este trabajo es la determinación de la estructura filogeográfica de las poblaciones de *C. siccus* considerando un área de distribución disyunta. Se colectaron ejemplares en toda el área de distribución a los que se les extrajo tejido para secuenciación. Resultados sugieren la existencia de un total de 43 haplotipos de *Cyt b* de *C. siccus*. Treinta y dos haplotipos están limitados a una sola localidad (74.41%). En la red es posible identificar tres haplogrupos principales. Se obtuvo que los haplotipos ancestrales se asocian a los sitios menos óptimos según la biología de la especie, mientras que los derivados a los más óptimos. Se concluye que *C. siccus* es una especie válida taxonómicamente, que la estructura genética es más complicada de la teóricamente esperable, y que a pesar de existir una barrera física impermeable la población no mostró una estructura filogeográfica como era de esperarse.

Palabras clave: *Chaetodipus siccus*, Cuenca de Los Planes, filogeografía.

ABSTRACT

The *Chaetodipus siccus* distribution is limited to the Cerralvo Island and the Los Planes Basin, the peninsular area in front to the island. Due to the existence of evidence, as a result to the molecular techniques applied on mitochondrial markers (*Cyt b* and COIII), it is possible to consider it as the first microendemic of the peninsula, which gives it certain importance from the conservation point of view. My hypothesis is that due to the existing link between different natural populations and the geological history of the area where they live, it is possible to identify relations between areas. Such is the case of the relation between the Cerralvo Island and the Los Planes Basin, which is unique in the Baja California Peninsula. For this reason, it is possible to expect minor gene divergency, shared haplotypes and common mutational events between the *Chaetodipus siccus* populations. The aim of this work is to determine the phylogeographic structure of *C. siccus* populations. The results suggest the existence of 43 haplotypes of *Cyt b* of *C. siccus*. Most of the haplotypes are limited to only one region (74.41%). We could identify three main haplogroups into the haplotypic network. The ancestral haplotypes are related to non-optimal ecological conditions sites for the species, while the most evolved haplotypes are associated to optimal conditions sites. We conclude *C. siccus* is a taxonomic valid species; the population did not show phylogeographic structure as we expected.

Key words: *Chaetodipus siccus*, Los Planes Basin, phylogeography

DEDICATORIA

A mi familia.

AGRADECIMIENTOS

A CONACYT por la beca número 336951 otorgada durante el desarrollo de la tesis de maestría.

Al comité tutorial conformado por el Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda, por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo y por su gran apoyo. A la Dra. Patricia Cortés Calva por sus consejos y la ayuda proporcionada y al Dr. Pedro Cruz Hernández, por sus valiosos comentarios y recomendaciones sobre el trabajo de tesis.

Al grupo de mamíferos del CIBNOR, a Mayra de la Paz, por su ayuda en campo y en el laboratorio, a Izmene Gutierrez, a José Lopez por su invaluable ayuda en el campo, a Miguel Correa por su ayuda con los análisis y sus consejos, a la maestra Griselda Gallegos por su apoyo en el laboratorio de Biología Molecular, al señor Manuel Trasviña y al personal del laboratorio de Edafología por sus servicios.

A mis compañeros de maestría y a Paola, por su apoyo.

Al personal de Biblioteca y al personal del laboratorio de cómputo y en general a todo el personal de Posgrado y al CIBNOR por sus atenciones brindadas y por el excelente ambiente de trabajo y estudio.

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	1
Planteamiento.....	6
Justificación.....	7
2. Antecedentes.....	8
Hipótesis.....	15
Objetivo.....	16
Objetivos específicos.....	16
3. Material y Métodos.....	17
Muestreo.....	18
Trabajo de campo.....	18
Procedimientos de laboratorio.....	19
Análisis genéticos.....	21
Análisis filogenético.....	21
4. RESULTADOS.....	26
5. DISCUSIÓN.....	36
6. CONCLUSIONES.....	42
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	44
8. APÉNDICES.....	56

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Esquema de eventos geológicos en la Península de Baja California según Riddle *et al.* 2000. A) Son las divisiones teóricas y B) son los análisis filogeográficos que sustentan las divisiones teóricas.....3
- Figura 2. Distribución de las especies del complejo *arenarius* en la península de Baja California. *Chaetodipus siccus* (achurado en negro), *C. dalquesti* (en gris) y *C. arenarius* (en blanco, Álvarez-Castañeda y Rios, 2011).....10
- Figura 3. Área de Estudio. Cuenca de Los Planes, con sus dos subcuencas e Isla Cerralvo.....18
- Figura 4. Áreas de distribución geográfica utilizadas para la asignación de los ejemplares en los análisis: a) centro (planicie arenosa), b) periferia (laderas), c) región de marisma y zona de transición, d) Ensenada de Muertos y e) Isla Cerralvo.....24
- Figura 5. Filograma de las especies incluidas dentro del grupo *arenarius*. En las que se observa que las tres son monofiléticas y con un alto “bootstrap”. Se presenta el cladograma de distancia (filograma) que es estructuralmente idéntico al de los análisis bayesianos, máxima verosimilitud y máxima parsimonia.....28
- Figura 6. Red de haplotipos construida con 43 que corresponden a 91 individuos analizados (801pb de citocromo *b*).30
- Figura 7. Red de haplotipos en la que se representa la distribución de los haplotipos en relación al área geográfica de donde provienen. Se observa que los haplotipos ancestrales se concentran en el haplogrupo B y se asocian a la periferia de la distribución, mientras que los derivados se concentran en los haplogrupos A y C al centro de la distribución.32
- Figura 8. Red de haplotipos en la que se representa la presencia de los haplotipos en relación al porcentaje de arena presente en el sustrato. El haplogrupo B se asocia a las localidades con menor porcentaje de arena, los haplogrupos A y C a los que presentan el mayor

porcentaje.....	33
Figura 9. Red en la red de haplotipos con la presencia de la relación del porcentaje de pendiente. El los haplotipos del haplogrupo B se asocian con las áreas de mayores pendientes mientras que los haplogrupos A y C a los menores pendientes.....	34
Figura 10. Red en la presencia que se presenta la relación con la colecta de otras especies de roedores en las mismas localidades. El haplogrupo B se asocia en mayor grado con <i>C. spinatus</i> . Especie del mismo género y que por tener biomasa muy similar y necesidades de hábitat diferentes a los de <i>C. siccus</i> son el mayor competidor. En el haplogrupo A se asocian principalmente con <i>C. rudinoris</i> y en C con ninguna otra especie.....	35

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Relación de individuos colectados, individuos voucher, secuencias y haplotipos con respecto a la ubicación de las localidades.....	27
---	----

1. INTRODUCCIÓN

Las barreras de dispersión, la calidad y características de un hábitat, la productividad y disposición de recursos adecuados, aunado a la historia natural de las especies, son los factores que determinan su distribución espacial (Kelt, 1996; Case *et al.*, 2002). Mientras que los factores bióticos (especies animales y vegetales) y abióticos (tipo de suelo, profundidad, pendiente, altitud y pedregosidad) son elementos importantes en la distribución de las especies (Adler y Morales, 1999). La conjunción de estos elementos dará como resultado diferentes patrones de distribución entre las especies (Macarthur, 1984). La respuesta adaptativa de los individuos a los factores ambientales se ha relacionado con la diversificación de los mismos, lo que promueve la especiación (Sanderson y Donoghue, 1994). Los cambios en los organismos llevarán a la variación que es reconocida como uno de los elementos fundamentales del proceso evolutivo (Fontdevila y Moya, 2003).

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos, tanto en el tiempo como en el espacio, considerando los procesos que dieron lugar a dicha distribución (Morrone *et al.*, 1996). Frecuentemente, se ha asociado esta distribución a complejos procesos geológicos (Marshall y Liedherr, 2000). A partir del enfoque biogeográfico, la percepción que se tenía de Baja California ha cambiado radicalmente en los últimos años. En su planteamiento original, Wallace (1876), distingue a la península de Baja California como parte de la subregión Sonorense, proponiendo que la definición de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical debía hacerse en función a la presencia de familias endémicas. Posteriormente Shreve (1942) se refiere a la península como un fragmento empobrecido del Desierto Sonorense, considerando que los vertebrados terrestres la habían invadido durante el Pleistoceno tardío, a través de las oscilaciones climáticas del Holoceno (Orr, 1960; Savage, 1960). En la actualidad la península de Baja California es considerada

como una gran región desértica única (desierto peninsular) con una historia evolutiva muy particular e independiente (Grismer, 1994; Hafner y Riddle, 1997, 2005; Riddle y Hafner, 2006; Murphy, 1983 a, b). Con base a la distribución y presencia de especies de mamíferos adaptados a condiciones áridas que ocurren en la península de Baja California, se ha argumentado que la península tiene una historia evolutiva distinta a la del desierto Sonorense, que retrocede hacia el Mioceno medio (Hafner y Riddle, 1997, 2005; Riddle y Hafner, 2006). Análisis en poblaciones de distintos grupos faunísticos (roedores, aves, anuros y reptiles) de la península de Baja California provee argumentos para considerar historias evolutivas distintas entre las dos regiones desérticas (Riddle *et al.*, 2000).

Se considera que la península de Baja California se separó del continente aproximadamente hace 5.5 millones de años (M. A.) y posteriormente sufrió tres procesos geológicos que la conformaron como actualmente la conocemos (Riddle *et al.*, 2000). Dos de los eventos geológicos tuvieron lugar durante el Plioceno (3.3 M. A.); el primero fue la inundación del Istmo de La Paz, quedando la región del Cabo aislada del resto de la península; el segundo ocurrió al norte del Golfo de California (San Gorgonio), cuando una transgresión marina separó la península del continente. El tercero tuvo lugar en el Pleistoceno (≈ 1.6 M. A.) en la parte media de la península (Vizcaíno), donde se formó de un canal interoceánico, propiciando aislamiento en las poblaciones del norte y las del sur (Figura 1).

Los taxa de reptiles repetidamente co-distribuidos (Upton y Murphy, 1997), aves (Zink *et al.*, 2001) y mamíferos (Riddle *et al.*, 2000) muestran una interrupción filogeográfica muy pronunciada en la parte central de la península. Esta interrupción sugiere la presencia de un evento vicariante previo, tal como un paso de agua marina que dividió a la península en la zona del Vizcaíno. Otro patrón repetido muestra filogrupos separados que ocupan desiertos peninsulares y continentales, consistentes con la propuesta de una barrera formada por la transgresión hacia el norte de corrientes marinas durante el Plioceno o Pleistoceno temprano (Grismer,

1994).

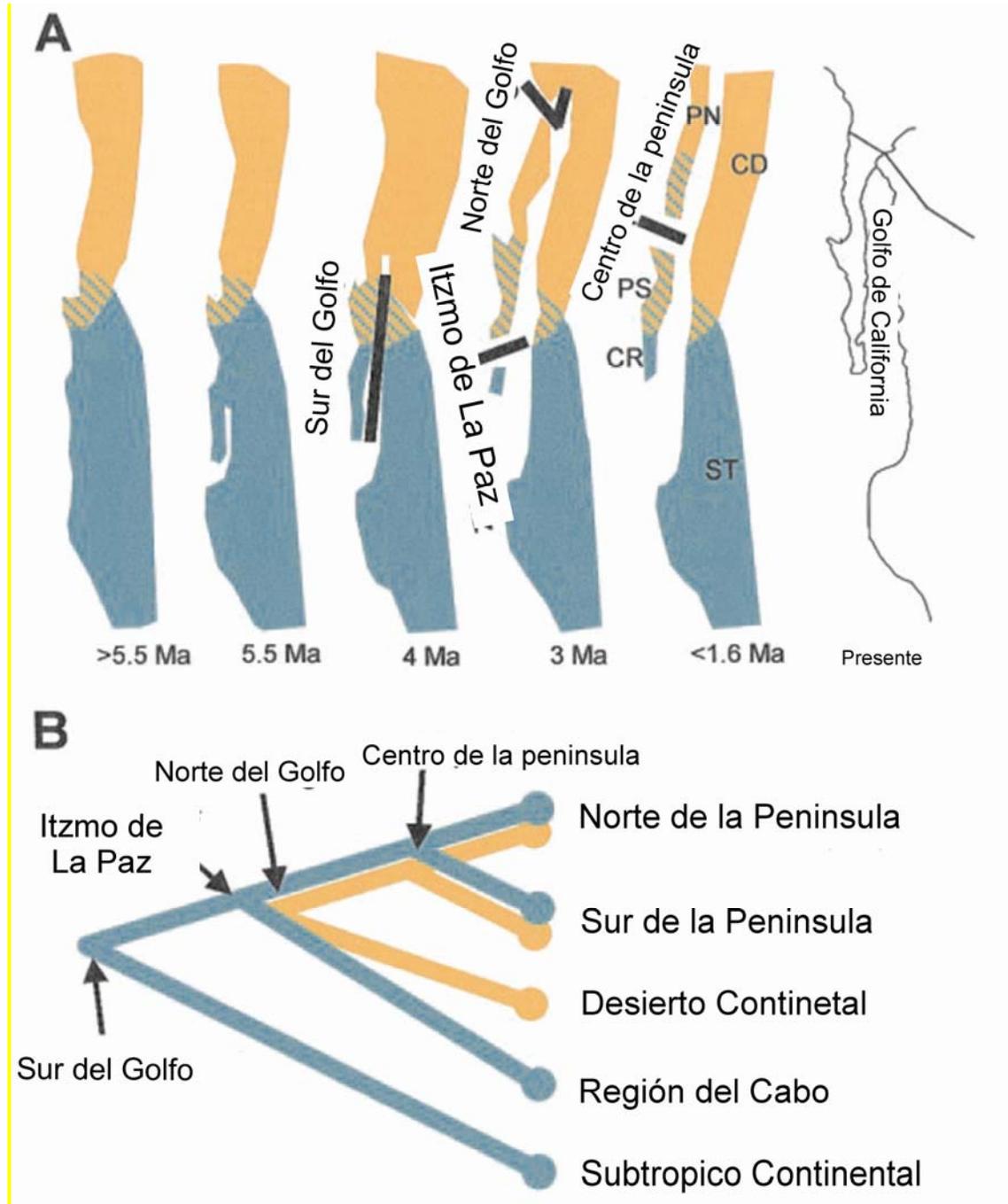


Fig. 1. Esquema de eventos geológicos en la Península de Baja California según Riddle *et al.*, 2000. A) Son las divisiones teóricas y B) son los análisis filogeográficos que sustentan las divisiones teóricas.

En el caso particular de la Cuenca de Los Planes, de donde es endémico *Chaetodipus siccus*, su origen se relaciona con el agrietamiento y extensión que dieron lugar al Golfo de California durante el Mioceno. En el Plioceno, la topografía fue moldeada en respuesta a un marco geológico estructural de crestas y fosas tectónicas relacionadas con fallas de orientación norte-sur. El conjunto de estos rasgos geológicos dieron como resultado la formación de una cordillera llamada La Victoria, la que se bifurca en la parte norte, dando lugar a las sierras de Las Cruces y Santa Marta-El Carrizal. Estas serranías son los límites de la cuenca de Los Planes hacia el oeste y este respectivamente (Nava-Sanchez *et al.*, 1995).

Las comparaciones biogeográficas en roedores desérticos, sugieren que los patrones de distribución están relacionados con sus requerimientos ecológicos (Brown, 1987). Excepto donde los acontecimientos glaciales y condiciones climáticas del Pleistoceno resultaron en distribuciones restringidas, pero favorecieron la invasión de especies neárticas hacia la parte sur de la península (Álvarez *et al.*, 1997).

El enfoque molecular juega un papel destacado en los estudios biogeográficos contemporáneos. Cuando los patrones de variación genética son interpretados en el contexto de la geografía, pueden ofrecer una perspectiva histórica en la demografía y distribución de las especies (Avice *et al.*, 1987; Avice, 2000; Knowles y Maddison, 2002). El término filogeografía se acuñó hace relativamente poco tiempo. Sin embargo, actualmente se le reconoce como un área de estudio por sí misma e íntimamente relacionada con otras como la biología, genética, demografía, paleontología y biogeografía. Con base a un apropiado muestreo de individuos y de genes, será posible probar diversas hipótesis biogeográficas, describir los patrones evolutivos de unidades poblacionales reproductivamente aisladas e inferir procesos subyacentes al origen, distribución y conservación de la biodiversidad. La

filogeografía tiene sus bases en el enfoque molecular y parte de la idea de que la gran mayoría de las especies en la naturaleza exhiben cierto grado de estructura genética asociada con la geografía. Esta estructura puede ser muy compleja en especies que habitan áreas de fuerte actividad tecto-volcánica o paleoclimática. De menor complejidad, como el caso de poblaciones con altas tasas de migración o cuyo aislamiento, hablando en tiempo geológico, es relativamente reciente. De esta forma, es posible detectar la estructura filogeográfica entre poblaciones cuando la dimensión genealógica es analizada a la par de los eventos geológicos y geográficos. Es decir, la estructura filogeográfica refleja la interacción entre los procesos demográficos y genealógicos, y la dinámica de los procesos de la tierra como geológicos o climáticos (Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009).

Debido a que la filogeografía tiene profundas raíces en la biogeografía histórica y en genética de poblaciones, ésta es considerada como el puente de estudio entre microevolución y macroevolución (Bermingham y Moritz, 1998). La infraestructura de este puente ha sido el análisis del ADN mitocondrial, el cual ha permitido seguir rastros genealógicos a través de fronteras genéticas entre poblaciones, especies y niveles taxonómicos mayores (Avise, 1998).

El endemismo, cualidad que caracteriza a una especie, es el producto de su historia evolutiva en reciprocidad con la historia geológica del área donde habita (Margalef, 1983). Una especie es considerada como endémica cuando de manera natural está confinada a desarrollarse en un ambiente específico, con distribución geográfica restringida, pequeña o muy localizada (Garza-Cuevas y Enkerlin-Hoeflich, 1997). El Noroeste de México es un área con gran número de especies relicto (microendémicas), principalmente distribuidas en las islas del Golfo de California (Álvarez-Castañeda y Ortega-Rubio, 2002). Existen más de 900 islas, de las cuales, 35 tienen mamíferos nativos, incluyendo 28 especies endémicas y más de 220 subespecies endémicas (Álvarez-Castañeda y Ortega-Rubio, 2002), en ellas se tiene el mayor número de taxa de mamíferos extintos en México (Álvarez-Castañeda y

Patton, 1999). Las islas del Golfo de California son consideradas Áreas Naturales Protegidas y son administradas de acuerdo a los lineamientos de un programa de conservación de flora y fauna. Ciertas actividades humanas son permitidas en estas islas y se supone que tienen un bajo impacto ambiental (Tershy *et al.*, 1997, 1999).

Los roedores conforman el grupo más diverso de mamíferos en México con 233 especies. Tienen una amplia distribución y se encuentran en gran variedad de hábitats (Ceballos y Eccardi, 2003; Villa y Cervantes, 2003). Juegan un importante papel como dispersores y depredadores de semillas, por lo que inciden en la estructura y función de las comunidades vegetales (Ceballos y Galindo, 1984; Eisenberg, 1981).

Las familias de mayor distribución son Cricetidae y Heteromyidae, siendo las más representativas en los ambientes áridos, de esta forma se pueden encontrar especies simpátricas, crípticas e incluso son consideradas como especies altamente oportunistas, debido a la plasticidad que muestran para ocurrir en los distintos ambientes presentes en la península (Ceballos y Eccardi, 2003).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La distribución de *Chaetodipus siccus* se encuentra restringida a Isla Cerralvo y a la Cuenca de Los Planes, la parte peninsular frente a la isla (Álvarez-Castañeda y Rios, 2011). Existen evidencias proporcionadas por los resultados de análisis moleculares en marcadores mitocondriales (gen citocromo *b* y subunidad III del gen citocromo *c* oxidasa) para considerarla como el primer mamífero microendémico de la península (Álvarez-Castañeda y Rios, 2011), lo que le confiere gran interés desde el punto de vista de la conservación. Pero es necesario llevar a cabo más estudios con respecto a los procesos genético-poblacionales, filogenia y distribución, para conocer patrones filogeográficos, la estructura de redes de haplotipos y tendencias evolutivas que puede presentar una población continental aislada.

JUSTIFICACIÓN

Se proporcionará información acerca de la dinámica poblacional de *C. siccus* en términos genéticos, relacionándolos con procesos históricos. Se tendrá información más detallada de la distribución de *C. siccus* y mostrará la relación de la especie con características locales como distribución geográfica, textura del sustrato, pendiente del sustrato y especies relacionadas. También, se conocerá el patrón filogeográfico de la especie, resultado del análisis de la red de haplotipos. La finalidad de esta información será contribuir con el conocimiento de los roedores de Baja California Sur, así como también en la realización de propuestas y estrategias de conservación y manejo de los mamíferos pequeños del Noroeste de México.

2. ANTECEDENTES

Existen varios trabajos sobre mamíferos pequeños, bajo diferentes enfoques en la región de Baja California. Destacan los orientados a biogeografía (Riddle *et al.*, 2000; Escalante *et al.*, 2002; Illoldy *et al.*, 2002), taxonomía (Riddle *et al.*, 2000; Trujano-Álvarez, 2003; Whorley *et al.*, 2004) biología (Cortés-Calva, 1994, Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 1997; Álvarez-Castañeda y Rios, 2011), ecología (Gutiérrez-Ramos y Álvarez-Castañeda, 1999; Vázquez, 1999; Trujano-Álvarez, 2000; Cortés-Calva, 2004; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010), reproducción (Cortés-Calva y Álvarez Castañeda, 1996, 1999).

En el estado de Baja California Sur, existen 15 especies dentro del orden Rodentia (Álvarez-Castañeda y Patton 1999). Éstas pertenecen a las familias Sciuridae, Geomyidae, Heteromyidae y Cricetidae. Las familias Heteromyidae y Cricetidae son las que tienen mayor número de especies en el estado. Los roedores de la familia Heteromyidae representan a un grupo exclusivo de América, que incluye alrededor de 60 especies y seis géneros de ratas canguro, ratas y ratones de abazones (Wilson y Reeder, 1993). La mayoría de los cuales habitan en zonas áridas. En México la familia está representada por 42 especies en cinco géneros: *Dipodomys*, *Chaetodipus*, *Perognathus*, *Liomys* y *Heteromys*. Alrededor de 14 especies son endémicas del país y en general los heterómidos tienen distribuciones extensas (Ceballos, 2005). En la península de Baja California, los heterómidos están representados por 14 especies: *Dipodomys deserti*, *D. gravipes*, *D. merriami*, *D. simulans*, *Chaetodipus arenarius*, *C. californicus*, *C. fallax*, *C. formosus*, *C. dalquesti*, *C. penicullatus*, *C. rudinoris*, *C. siccus*, *C. spinatus* y *Perognathus longimembris*.

El complejo *arenarius* está compuesto por tres grupos genéticos que corresponden a tres taxa, *C. arenarius* y *C. dalquesti* (descritos como especies), y *C. siccus* que previamente fue descrita como subespecie de *C. arenarius* (Álvarez-

Castañeda y Rios, 2011). *Chaetodipus arenarius* Merriam, 1894 y *C. dalquesti* Roth, 1976 fueron formalmente reconocidos (Patton, 2005) como endémicos de la península de Baja California. Sin embargo, la distribución de ambas especies no es conocida claramente y no ha sido definida completamente. Por muchos años, *C. arenarius* fue la única especie pequeña dentro del género *Chaetodipus* carente de espinas y distribuida ampliamente en la península (Hall y Kelson, 1959; Patton y Álvarez-Castañeda, 1999; Williams, Genoways y Braun, 1993) hasta que *C. dalquesti* fuera descrita por Roth (1976). La distribución de *C. dalquesti* no ha sido claramente definida pero se considera que está en simpatría con *C. arenarius* (Roth, 1976). El análisis morfológico y genético considera a *C. siccus* como la tercera especie dentro del grupo *arenarius* (Álvarez-Castañeda y Rios, 2011; Figura 2)

Existe una estrecha asociación entre el complejo *arenarius* y los suelos arenosos (Huey, 1964). Banks (1964), describe que *C. siccus* de Isla Cerralvo es abundante en suelos arenosos y de poca pendiente y poco común en laderas con pendiente significativa. Sus madrigueras fueron encontradas en lechos de arroyos arenosos, lo que sugiere que texturas suaves del sustrato son un aspecto significativo del hábitat de la especie.

Chaetodipus arenarius fue descrito de especímenes colectados en San Jorge, cerca de Comondú, Baja California Sur (Merriam, 1894). Las características diagnósticas de la especie muestran un tamaño moderadamente pequeño dentro del género. Cola más larga que la longitud del cuerpo, orejas pequeñas, pelaje sedoso, carente de espinas, cráneo corto y ancho, arco zigomático y nasales finos (Lackey, 1991). Análisis filogenéticos muestran que el intervalo de distribución de *C. arenarius* esta dividido en tres áreas geográficas. Las poblaciones del norte (Baja California y norte de Baja California Sur), las poblaciones del sur (porción media, cerca de la costa oeste y El Mogote, de Baja California Sur) y la población de Loreto en Baja California Sur (Álvarez-Castañeda y Rios, 2011).

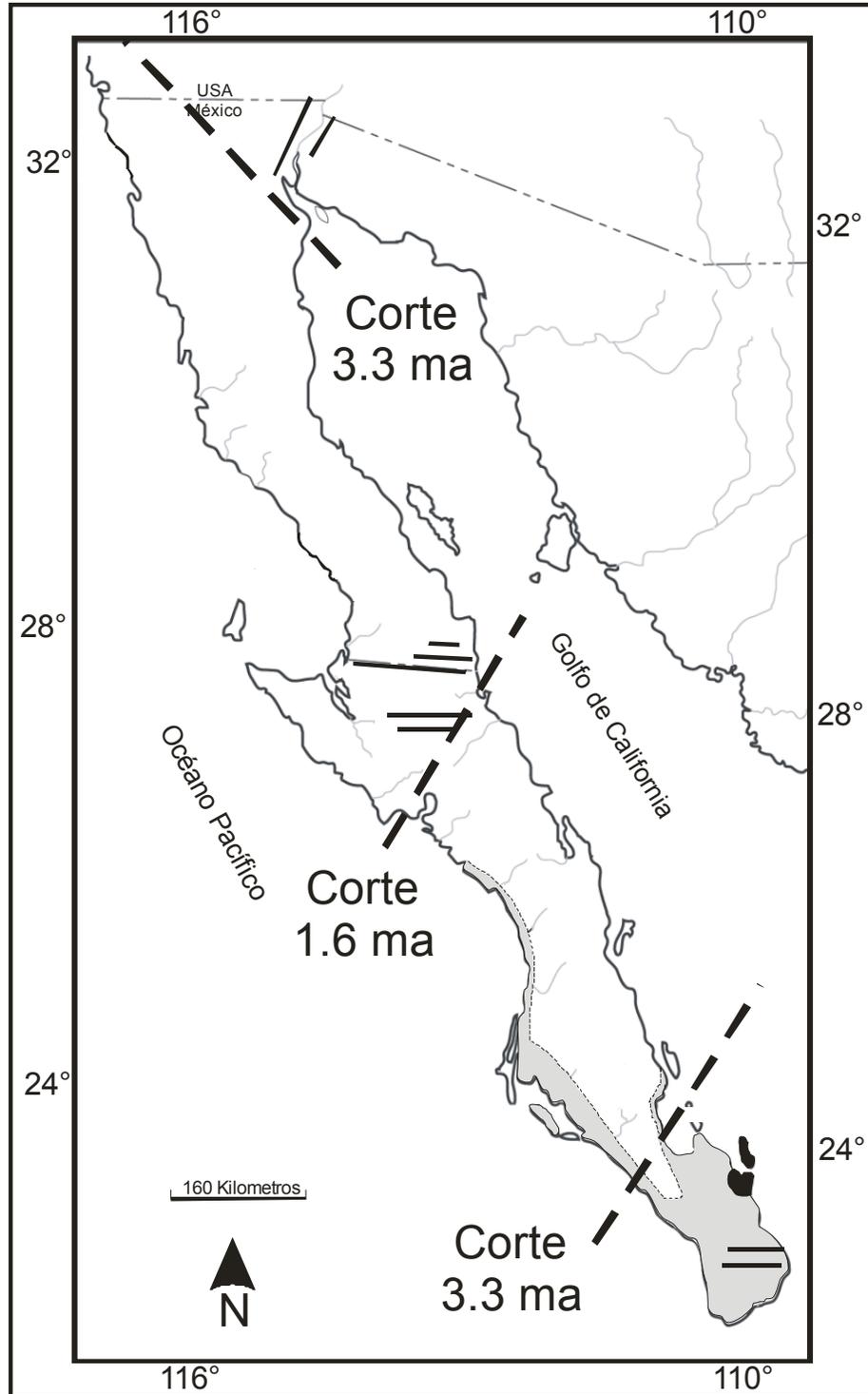


Figura 2. Distribución de las especies del complejo *arenarius* en la península de Baja California. *Chaetodipus siccus* (achurado en negro), *C. dalquesti* (en gris) y *C. arenarius* (en blanco, Álvarez-Castañeda y Rios, 2011).

Chaetodipus dalquesti se describe de especímenes colectados en Migriño, en la parte suroeste de la punta de la península de Baja California (Roth, 1976). Las características diagnósticas de *C. dalquesti* muestran un tamaño mayor a *C. arenarius*, cola más larga y crestada, espinas traseras delgadas, pelaje agrisado, bula moderadamente inflada, nasales largos y pequeñas endiduras palatales posteriores (Roth, 1976). Muchos especialistas en el área no han aceptado a *C. dalquesti* como una especie válida (Lackey, 1991; Patton, 1993; Álvarez-Castañeda, 1998; Patton y Álvarez-Castañeda, 1999). Esto se apoya en la ausencia de diferencias cariotípicas entre sí (Hafner y Hafner, 1983). En la compilación de la taxonomía de la familia Heteromyidae es considerada como sinónimo de *C. arenarius* por la ausencia de diferencias morfológicas y cariotípicas que puedan ser usadas para distinguir entre ambas (Williams *et al.*, 1993). *C. dalquesti* sólo es reconocida como especie por Hall (1981).

Un estudio genético de *C. arenarius* indicó la posible presencia de dos especies diferentes en la península (Riddle *et al.*, 2000). *C. arenarius* y *C. dalquesti* fueron formalmente reconocidos como dos especies diferentes hasta la publicación de los trabajos de Patton (2005) y Álvarez-Castañeda y Rios (2011). Siendo consideradas como especies endémicas de la península de Baja California aunque la distribución de las dos especies no es claramente conocida.

Chaetodipus siccus se describe de especímenes de Isla Cerralvo, Baja California Sur (Osgood, 1907). Es una de las especies más pequeñas del género, pero es más grande que *C. arenarius* (Osgood, 1907). Presenta cola crestada y más larga que la longitud del cuerpo, orejas pequeñas, pelaje relativamente sedoso sin espinas o raramente presentes. El cráneo es corto y ancho, los arcos zigomáticos tienden a ser paralelos (Lackey, 1991). Recientemente se ha sugerido que *C. siccus*, distribuida únicamente en Isla Cerralvo y en la parte continental frente a la isla (Cuenca de Los Planes), sea considerada como especie, ya que técnicas

moleculares con marcadores mitocondriales (genes citocromo *b* y subunidad III de citocromo *c* oxidasa) han demostrado que *C. siccus* es una especie diferente (Álvarez-Castañeda y Rios, 2011).

En diferentes estudios enfocados a filogenia y sistemática de mamíferos se han empleado cromosomas, isoenzimas y ADN mitocondrial, utilizando principalmente el gen citocromo *b* con resultados exitosos (Bradley y Baker, 2001; Patton y Digman, 1968; Smith y Patton, 1980, 1988). Uno de los atributos que es necesario destacar del ADN mitocondrial es que no se recombina y presenta una alta tasa de mutación. Las crías pueden tener exactamente la misma información genética mitocondrial de la madre; es decir, se transmite el mismo haplotipo de madre a hijos (Avice, 1994). Las variantes (secuencias) de ADN mitocondrial, conocidas como haplotipos, registran la historia de eventos mutacionales en la línea materna. De acuerdo con Avice (2000), teóricamente, los haplotipos ancestrales tienen mayor frecuencia, se distribuyen en un amplio intervalo geográfico y tienen mayor número de conexiones o haplotipos derivados (más evolucionados). Los haplotipos únicos tienen más probabilidad de conectarse a haplotipos ancestrales. Los haplotipos pueden conectarse de un modo filogenéticamente inteligible en un filograma o árbol de genes (Avice, 2000, 2008). Los linajes mitocondriales pueden establecerse con mayor facilidad que los linajes nucleares y la manera de transmisión del ADN mitocondrial nos permite seguir un linaje en tiempo y espacio, por lo cual es el marcador molecular idóneo para estudios filogeográficos (Freeland, 2005).

El análisis conjunto de aspectos filogenéticos, de genética de poblaciones y de biogeografía en poblaciones naturales, ha tenido repercusiones importantes en biología evolutiva, ecología y conservación. La filogeografía se ha utilizado comúnmente como una herramienta para esclarecer patrones históricos y evolutivos entre poblaciones de una misma especie. Las aproximaciones filogeográficas, también pueden ser útiles para inferir procesos demográficos históricos como flujo génico, tamaño efectivo poblacional, secuencias de colonización, cuellos de botella y

también para determinar fronteras entre especies e identificar unidades de conservación (Avice *et al.*, 1987; Avice, 2000, 2008; Freeland, 2005; Vázquez-Domínguez, 2002, 2007). El estudio de la distribución geográfica de linajes genealógicos ha sido ampliamente usado para describir eventos históricos, como expansión del intervalo de distribución de especies y poblaciones, eventos de migración, vicarianza, o extinción de linajes génicos, así como otros procesos que afectan la estructura de las poblaciones o que causan especiación en un contexto espacial y temporal (Hardy *et al.*, 2002).

Un resumen comparativo de hipótesis filogeográficas sugirió que tanto factores biogeográficos históricos, así como aspectos ecológicos contemporáneos y de comportamiento de los organismos, han moldeado las arquitecturas genéticas de las especies actuales (Avice, 1987). El análisis de estas hipótesis dio lugar a cinco patrones o categorías filogeográficas (Avice, 2000). Estas cinco categorías más que verdades absolutas deben de tomarse como tendencias hipotéticas dentro de un contexto genealógico que nos ayudan a explicar los resultados del análisis de redes de haplotipos. A continuación se da una breve descripción de las cinco categorías filogeográficas.

Categoría I se caracteriza por la presencia de haplogrupos separados por distancias mutacionales relativamente grandes. En esta es posible distinguir linajes alopátricos gracias a prominentes huecos genéticos. La existencia de barreras físicas a largo plazo, para el intercambio de genes entre poblaciones, son la posible explicación para las discontinuidades filogeográficas. También es posible que las especies de amplia distribución pero con bajas tasas de dispersión y con poco flujo de genes, sean la causa de la desaparición de haplotipos intermedios.

Categoría II se determina por la presencia de pronunciados huecos filogenéticos entre ciertas ramas dentro de un árbol de genes, donde los linajes principales se encuentran co-distribuidos ampliamente. Teóricamente este patrón puede aparecer

en especies con número efectivo poblacional grande y con alto flujo génico. La selección balanceadora podrá facilitar que algunos linajes primitivos se mantengan mientras que varios genotipos intermedios se pierdan a través del tiempo.

Categoría III, la mayoría de los haplotipos están cercanamente relacionados. El flujo génico ha sido poco en relación al tamaño poblacional, pero suficiente como para haber permitido que actuara la selección diversificadora y promover divergencia genética entre las poblaciones.

Categoría IV, es un árbol de genes superficial y linajes simpátricos donde se esperaría un flujo genético considerable en poblaciones con número efectivo moderado o pequeño que no han experimentado división a largo plazo por barreras geográficas. Se presentan filogenias en “estrella o sol”, en el que un haplotipo ancestral se encuentra al centro y tiene la característica de ser común. De él se desprenden haplotipos derivados independientes conectados por ramas cortas (pocos pasos mutacionales). Algunas características importantes de poblaciones que presentan este patrón es el aumento poblacional explosivo (lo que ha sido posible inferirse mediante la evidencia histórica y el análisis de las distribuciones mismatch de las distancias del ADNmt) ya que estas especies aumentaron su intervalo en un tiempo evolutivo reciente. El resultado de todo esto han sido árboles genealógicos con ramas someras o poco profundas, muchos de los cuales se encuentran distribuidos ampliamente en el actual intervalo de la especie.

Categoría V es intermedia entre la III y la IV e incluye linajes comunes que se encuentran ampliamente distribuidos y cercanamente relacionados debido a un bajo o moderado flujo genético entre poblaciones. Los haplotipos comunes, por lo general son ancestrales mientras que los raros son los derivados. Así, los haplotipos raros que son compartidos por individuos o poblaciones proveen herramientas potenciales en el análisis de clados recientes dentro de un árbol de genes.

HIPÓTESIS

Debido a que estudios biogeográficos han demostrado un vínculo entre las poblaciones naturales y la historia geológica del lugar en el que habitan, es posible identificar relaciones entre áreas y las especies restringidas a ellas. Tal es el caso de la Cuenca de Los Planes, que en conjunto con la Isla Cerralvo presentan características únicas en la Península de Baja California. Al funcionar esta cuenca como un área de aislamiento para la dispersión de *Chaetodipus siccus*, es posible esperar para esta especie poca divergencia genética, haplotipos compartidos y eventos mutacionales comunes.

OBJETIVOS

Determinar la estructura filogeográfica de las poblaciones de *C. siccus* considerando un área de distribución disyuntiva, entre la cuenca de Los Planes en la Península y la Isla Cerralvo.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Conocer cuáles son las relaciones filogenéticas entre *C. siccus* y sus especies hermanas, consideradas como del grupo *arenarius* (*sensu lato* Álvarez-Castañeda y Rios, 2011).

Evaluar la estructura genética de la especie *C. siccus* a partir del análisis de una red de haplotipos

Evaluar la relación con la estructura de la red de haplotipos con las condiciones del hábitat (porcentaje de arena, pendiente, áreas de distribución y especies simpátricas).

3. MATERIAL Y MÉTODO

Área de Estudio.

El área de estudio comprende la parte sur del estado de Baja California Sur. La Isla Cerralvo (24° 08' 10.7" LN, -109° 48' 08.05" LO y 24° 22' 23.83" LN, -109° 55' 51.8" LO), ubicada en el Golfo de California a 11 Km de la costa donde prevalece un clima seco semicálido. La Cuenca de los Planes (23° 52' 41.64" LN, -109° 57' 37.38" LO y 24° 07' 29.03" LN, -110° 00' 09.60" LO) se encuentra ubicada a 55 Km en línea recta al noroeste de la Ciudad de La Paz (Figura 3). Cubre una superficie de 635 Km² y fisiográficamente forma parte de la subprovincia discontinuidad del Cabo la cual se extiende al extremo sur de la península. A ésta pertenecen Ensenada de Muertos y el Valle de Los Planes. Los climas que prevalecen en esta parte del estado son los secos semicálidos y los muy secos cálidos y sólo en la región del Cabo corresponden lo semiáridos y templados (INEGI, 1995). La temperatura promedio anual es de 22 °C con un diferencial de temperaturas extremas anuales que oscilan entre los 7 y 14°. La precipitación media anual se encuentra entre los 200 y 300 mm (Robles, 1985).

Los sitios de muestreo se ubicaron en la Isla Cerralvo y en la Cuenca de los Planes, así como en las partes altas de la Cuenca para comprobar la no ocurrencia de *C. siccus*; en total se muestrearon 44 localidades entre septiembre y octubre de 2010 (Apéndice I).

Debido a que ya se contaba con muestras de tejidos y ejemplares voucher de los dos sitios, colectados en 1996, 2000 y 2009, únicamente se complemento la captura en algunas localidades, (para corroborar la ocurrencia de la especie y para contar con material suficiente para realizar los estudios moleculares necesarios).

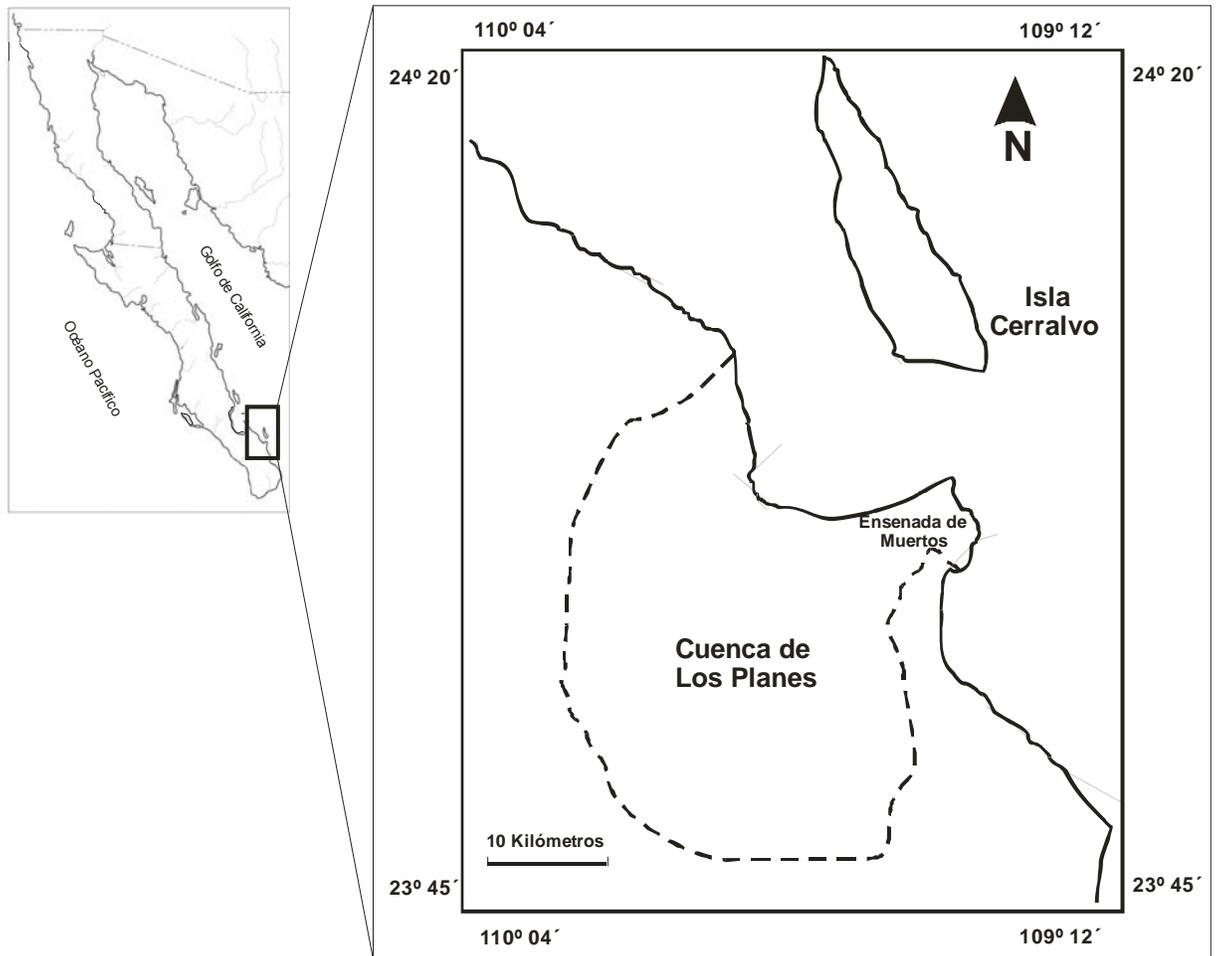


Figura 3. Área de Estudio. Cuenca de Los Planes, con sus dos subcuencas e Isla Cerralvo.

Muestreo

Trabajo de campo

Se utilizaron 60 trampas por sitio de colecta (Apéndice I), las cuales fueron repartidas y colocadas al atardecer a lo largo de dos transectos lineales, con una separación de 10 metros (Wilson *et al.*, 1996) entre cada trampa, y fueron levantadas al amanecer para evitar la mortalidad de los organismos debido a las altas

temperaturas, se cebaron con hojuelas de avena humedecidas con esencia de vainilla. La manipulación de los organismos se hizo de acuerdo a las recomendaciones de la American Society of Mammalogists (Animal Care and Use Committee, 1998). Durante la colecta de los organismos se tomaron datos de las características del sitio (tipo de vegetación, muestras de suelo, pendiente, altitud), así como especies coexistentes y número de organismos capturados (Apéndice I). Hembras lactantes, preñadas y crías fueron liberadas.

Los organismos colectados seleccionados se trasladaron al laboratorio de mastozoología del CIBNOR donde fueron sacrificados con cloroformo. Los organismos fueron sacrificados porque es necesario obtener la piel y el cráneo para llevar a cabo estudios morfológicos y morfométricos posteriores. A continuación se tomaron las medidas somáticas de longitud total (LT), longitud de cola (LC), longitud de oreja (LO), longitud de pata trasera (LP) y peso en gramos. Se tomó un aproximado de 0.5 mg de tejido muscular de las extremidades posteriores para preservarlas en alcohol al 96% y posteriormente se preparó al organismo debidamente catalogado para su ingreso a la colección de mamíferos del CIBNOR.

Procedimientos de laboratorio.

Se utilizaron las muestras de tejido (de tres a cinco individuos) contenidas en alcohol para los estudios moleculares correspondientes. La extracción de ADN genómico se llevó a cabo mediante el protocolo de NaCl y Cloroformo (Sambrook *et al.*, 1989) con modificaciones. Los pasos fueron los siguientes: se retiró el alcohol de la muestra y se secó en una centrífuga de vacío el tiempo necesario. Posteriormente se adicionaron 300 μ l de buffer de lisis (100 mM NaCl, 50 mM Tris pH 8.0: 100 mM EDTA, 90 μ l de SDS 10%) y 20 μ l de Proteinasa K. La muestra se incubó durante dos horas a 65 °C, y cada media hora era retirada del horno para homogenizarla con ayuda de pistilo de plástico. Pasado este tiempo, se adicionaron 120 μ l de NaCl ~6M saturado para después agitarse durante cinco minutos. Inmediatamente después se

incubó en hielo durante diez minutos y se centrifugó a 10,000 RPM durante diez minutos. Una vez centrifugada la muestra, se transfirieron 700 μ l de sobrenadante a otro tubo para adicionarle 350 μ l de cloroformo-alcohol isoamílico (24:1). Se volvió a agitar por cinco minutos y se centrifugó a 14,000 RPM durante cinco minutos. Se transfirieron 200 μ l del sobrenadante a otro tubo, al que se le adicionó 1 ml de etanol y se mezcló por inversión. Posteriormente, se centrifugó a 14,000 RMP durante diez minutos para posteriormente decantar el etanol. Se adicionaron 500 μ l de etanol al 80% y se mezcló en vortex. A continuación se centrifugó nuevamente a 14,000 RMP durante cinco minutos y se volvió a decantar. La muestra se secó en centrífuga de vacío el tiempo necesario y después se disolvió el ADN en 30 μ l de agua destilada. Una vez disuelto éste, se mezcló en vortex. Para finalizar se hizo una dilución 1:10 tomando 10 μ l de la muestra (ADN) y diluyendo esta cantidad en 90 μ l de agua destilada estéril.

Posteriormente se amplificaron fragmentos de 801pb del gen citocromo *b* mediante la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) en un termociclador. Por cada muestra se utilizaron los siguientes reactivos para la PCR: 12.5 μ l de templado (10ng), 11 μ l de H₂O, 0.7 μ l de MgCl₂ (a una concentración de 50mM), 1 μ l de dNTP (a una concentración de 2.5mM), 1.7 μ l de Buffer para PCR 10X, 0.9 μ l de cada primer (MVZ05 y MVZ16 (a una concentración de 10 μ M)). La PCR para citocromo *b* consistió en una desnaturalización inicial de 3 minutos a 96°C, seguida de 35 ciclos con las siguientes condiciones: 30 segundos a 94°C, 30 segundos a 50°C, 45 segundos a 72°C; y una extensión final de 5 minutos a 72°C, para finalmente mantener a ∞ a 4°C. Los productos de PCR fueron leídos en un gel de agarosa al 2% para identificar los que sí amplificaron y posteriormente fueron enviados a secuenciar al Museo de Zoología de Vertebrados de la Universidad de California en Berkeley.

El DNA fue secuenciado con los primers MVZ05/MVZ16, MVZ127/MVZ14, y MVZ45/MVZ14 para la amplificación del Cyt *b* y L8618/H9323 para el COIII. Se

utilizó la encima Taq FS Kit (Applied Biosystems, Foster City, California) y se corrió en una secuenciador automático ABI 377 (Applied Biosystems). Se utilizaron cuatro secuencias de grupos externos, siguiendo los análisis de Alexander and Riddle (2005), *C. spinatus* y *C. californicus* para un mismo clado y *C. baileyi* y *C. rudinoris* para un clado diferente (Tabla 2).

Análisis genéticos.

Las secuencias obtenidas fueron alineadas de manera manual utilizando el programa Sequencher ver. 3.1 software (Gene Codes, Ann Arbor, Michigan). La traducción de las bases en aminoácidos fue revisada para confirmar los alineamientos. Se obtuvieron 91 secuencias de 801-bp del *Cyt b*; el programa COLAPSE se utilizó para determinar los 43 haplotipos únicos. De estos haplotipos, se seleccionaron 21 que corresponden a especímenes representativos de los grupos geográficos. Los grupos geográficos fueron seleccionados considerando las posibles áreas de contacto entre los representantes de las tres especies a revisar. Para este análisis se obtuvo el *Cytb* completo (11040 bp).

Dos set de análisis fueron realizados. El primero una red de expansión mínima con base en los fragmentos de 801 bp de 91 especímenes. El segundo, es un análisis filogenético de ejemplares representativos de diferentes áreas geográficas de la distribución de las tres especies.

Análisis filogenético

El modelo “General Time Reversible” con in sitios variables y una distribución gamma entre los sitios (GTR + I + G; Tavaré 1986) demostró ser el modelo más propicio para los datos utilizando el programa MrModeltest ver. 2 (Nylander, 2004) con la condición de “Akaike Information Criterion (AIC)”. La frecuencia de las bases

es: A = 0.288, C = 0.266, G = 0.112 y T = 0.332).

El análisis Bayesiano se realizó con el programa MrBayes ver. 3.1.1 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Se corrieron cuatro análisis separados utilizando “Markov chain Monte Carlo simulations” comenzando con valores aleatorios. Cada una de las corridas se programa para realizar 5,000,000 generaciones muestreadas a un intervalo de 1,000 generaciones. Las primeras 2,000 muestras de cada corrida fueron desechadas. El resto de las muestras de los arboles fueron analizadas para obtener la probabilidad posterior de cada rama de los arboles. El árbol de consenso con el algoritmo del 50% “majority-rule” se realizó en el programa PAUP ver. 4.0b10 (Swofford, 2000) y el porcentaje de de muestras recobradas de cada clado en particular fueron asumidas como la probablidad posterior de cada clado.

Los análisis de máxima parsimonia (MP) y máxima similitud (ML) fueron implementados en PAUP ver. 4.0b10 (Swofford, 2000). Para el análisis de máxima parsimonia, todos los caracteres fueron sopesados homogéneamente y la búsqueda heurística fue realizada con la adición aleatoria de 1000 secuencias, para la determinación de las ramas se utilizó el algoritmo “tree-bisection reconnection” (TBR). El modelo GTR + I + G fue el mejor modelo para todos los datos y fue utilizado para los análisis de máxima verosimilitud, utilizando 100 replicas aleatorias con la determinación para ramas TBR. Se registran los valores de “bootstrap” de cada rama superiores al 50%. Las siguientes secuencias se tomaron de GenBank como grupos externos (*Chaetodipus baileyi* Cyt *b* = AY926393 and COIII = AY009310), *C. rudinoris* (Cyt *b* = AY926397 and COIII = AY009267), *C. californicus* (Cyt *b* = AY926401 and COIII = AY009259) y *C. spinatus* (Cyt *b* = AY926398 and COIII = AY009263).

Las distancias genéticas se calcularon utilizando el modelo GTR + I + G, y el “Kimura 2 parameter”, que es el modelo más utilizado para la comparación de la divergencia genética entre mamíferos (Baker y Bradley, 2006). El análisis de vecino

más cercano fue implementado en PAUP 4.0b10 (Swofford, 2000). El soporte de los nodos fue determinado utilizando el “bootstrap”, concluyendo el procedimiento de heurístico con 1,000 pseudo-replicates.

Se utilizaron un total de 91 secuencias de citocromo *b* (Cyt *b*) de ejemplares colectados en la Isla Cerralvo, Ensenada de Muertos y en el Valle de Los Planes, B. C. S. Las secuencias fueron editadas y alineadas manualmente usando el programa Sequencher ver. 3.1. (Gene Codes, Ann Arbor, Michigan). Las secuencias se colapsaron en haplotipos únicos con ayuda del programa Collapse ver. 1.2 (disponible en <http://darwin.uvigo.es>). Se elaboró una red haplotípica con la cual fue posible observar asociaciones geográficas entre haplotipos de manera no aleatoria. Para este fin, se utilizó el programa Arlequin ver. 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005). Una vez obtenida la red de haplotipos, éstos fueron organizados geográficamente de norte a sur y de oeste a este. Es decir el haplotipo 1 fue el que se distribuye más al norte y al oeste y el haplotipo 43 el que se distribuye más al sur y al este. Dentro de la red cada círculo corresponde a un haplotipo y el tamaño de cada uno está relacionado positivamente a la frecuencia del haplotipo. Cada barra perpendicular a la línea sólida representa un paso mutacional.

La red se analizó de acuerdo a la relación de los haplotipos y algunos atributos tales como distribución geográfica, textura del suelo, pendiente y coexistencia de roedores. Con respecto a la distribución geográfica, se identificaron cuatro áreas dentro la Cuenca de Los Planes: a) centro (planicie arenosa), b) periferia (laderas), c) región de marisma y zona de transición, d) Ensenada de Muertos y un área en Isla Cerralvo (Fig. 4). En relación con la textura del suelo se analizó el porcentaje de arena del suelo. De acuerdo a la pendiente, los intervalos fueron entre 0 y 10%, entre 10 y 20% y entre 20 y 30%. Las especies coexistentes fueron *C. rudinoris*, *C. spinatus* y *Peromyscus eva*.

Se obtuvo la distribución *mismatch* con el programa Arlequin ver. 3.0 (Excoffier

et al., 2005). La distribución de diferencias de pares (*pairwise differences*) entre los haplotipos puede dar idea de la historia demográfica de cierta población o región (Slatkin y Hudson, 1991; Rogers y Harpending, 1992). La distribución es multimodal en muestras con equilibrio demográfico pero resulta usualmente unimodal en las poblaciones que han sufrido una expansión demográfica (Rogers y Harpending, 1992).

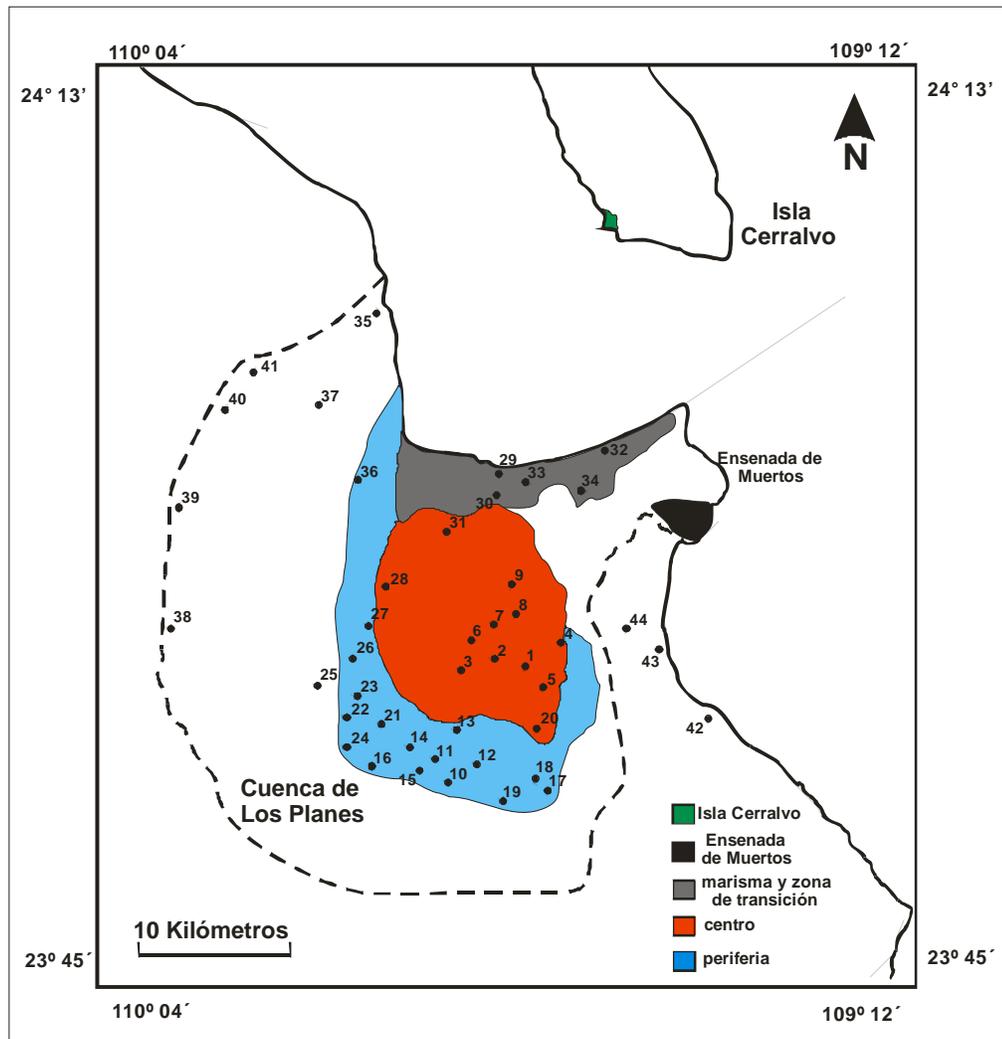


Figura 4. Sitios de colecta y áreas de distribución geográfica utilizadas para la asignación de los ejemplares en los análisis: Isla Cerralvo (verde), Ensenada de Muertos (negro), marisma y zona de transición (gris), centro (rojo) y periferia (azul).

También fue utilizado para las pruebas de neutralidad de F_s (Fu, 1997) y D de Tajima (Tajima, 1989a), para evaluar la neutralidad de la población, así como los estimadores de diversidad nucleotídica. La diversidad nucleotídica ($N_e\mu$) es un estimador de θ en poblaciones de tamaño constante N_e . Sin embargo, según Tajima (1989a), la estimación de θ basada en diferencias de pares de nucleótidos (θ_π), ha mostrado ser más sensible a cambios en los tamaños efectivos de población que la estimación de θ basada en sitios de segregación (θ_s). La D de Tajima es una medida de cómo estas estimaciones de θ difieren una de otra (Tajima, 1989a). Entonces, si se asume neutralidad, el estadístico D puede ser usado para inferir la historia demográfica (Tajima 1989b). Para poblaciones estables, se espera que el estadístico D sea cero. Valores negativos de D pueden ser un indicativo de cambios recientes en el tamaño efectivo de la población (Tajima, 1989b).

Estimación de la tasa de divergencia. Se ha calibrado que la tasa de mutación por millón de años en *Dipodomys phillipsii* con referencia a *D. elator* y *D. merriami* es entre 2.86–6.46 mutaciones, para *Pappogeomys–Cratogeomys* la tasa es de 2.74–6.16, para *Mus musculus* 2.83–6.24 y *Rattus norvegicus*; considerado estos datos se ha considerado la tasa para heterómidos con un intervalo entre 4.19 a 4.29 mutaciones por millón de años (Hafner *et al.* en prensa).

4. RESULTADOS

La inferencia Bayesiana (cuatro replicas) para las muestras de las tres especies presento la misma topografía para los análisis de MP, ML y de distancia (Fig. 2). Los resultados muestran tres clados monofiléticos (100% de consistencia): El clado I incluye las muestras de *C. arenarius*. El Clado II las de *C. dalquesti* y el Clado III las de *C. siccus*.

El análisis de máxima similitudes con el modelo evolutivo GTR + I + G solo produjo un solo árbol (score = 7589.0, Fig. 2B). El análisis de máxima parsimonia produjo cuatro arboles (longitud = 1160, CI = 0.689, RI = 0.858).

El análisis de distancia muestra que el Clado I tiene tres subclados, con una fuerte relación geográfica. El Clado Ia incluye ejemplares del norte del Desierto de Vizcaíno; El Clado Ib a los ejemplares del sur del desierto del Vizcaíno y la isla de Magdalena; y el Clado Ic a los ejemplares del área de Loreto (Fig. 5).

El total de mutaciones entre *C. siccus* y *C. dalquesti* es de 5.79 por cada 100 bases, mientras que entre *C. siccus* y *C. arenarius* es de 10.82. Lo que equivale a considerar que la separación entre *C. siccus* y *C. dalquesti* se realizo entre 1.41 y 1.31 millones de años, mientras que entre *C. siccus* y *C. areanarius* fue entre 2.63 y 2.52 millones de años.

Se colectaron 341 individuos de 29 localidades de la Cuenca de Los Planes. Se obtuvieron 91 secuencias de citocromo *b*, que corresponden a 78 individuos de la Cuenca de Los Planes, ocho individuos de Isla Cerralvo y cinco individuos de Ensenada de Muertos. Estos últimos individuos son ejemplares de museo depositados previamente en la Colección de Mamíferos del CIBNOR (Tabla 1).

Tabla 1. Relación de individuos colectados, individuos voucher, secuencias y haplotipos con respecto a la ubicación de las localidades.

Ubicación de las localidades dentro del área de estudio.	Individuos colectados entre sep-oct 2010.	Individuos Colección Mamíferos CIBNOR.	Secuencias	Haplotipos
Isla Cerralvo		8	8	43
Cuenca de Los Planes	341		78	
Ensenada de Muertos.		5	5	
Total.			91	

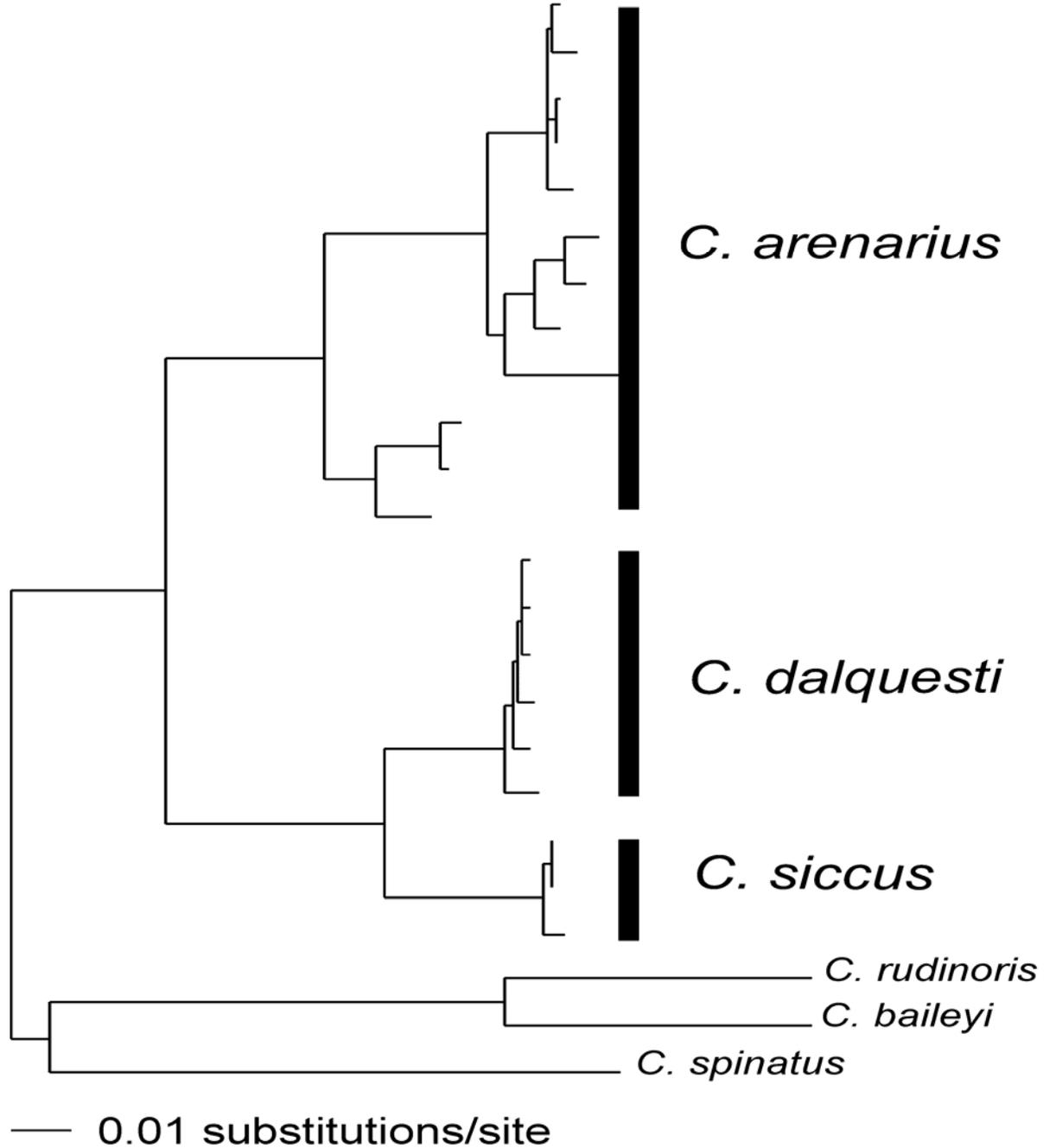


Figura 5. Filograma de las especies incluidas dentro del grupo *arenarius*. En las que se observa que las tres son monofiléticas y con un alto “bootstrap”. Se presenta el cladograma de distancia (filograma) que es estructuralmente idéntico al de los análisis bayesianos, máxima verosimilitud y máxima parsimonia.

Los parámetros genéticos de *C. siccus* basados en 801 pb de citocromo *b* son los siguientes: tamaño de muestra 91 individuos, número de haplotipos 43, diversidad haplotípica 0.962 ± 0.009 , promedio de la diferencia de pares 95.889 ± 41.583 , diversidad nucleotídica 0.119 ± 0.057 . El valor para la D (Tajima) es de -1.441 y F_s es de -2.738. La información de los 43 haplotipos con respecto a las localidades donde se distribuyen, coordenadas geográficas y número de catálogo de los especímenes a los que corresponden, se muestran en el Apéndice II.

De los 43 haplotipos gen mitocondrial citocromo *b* de *C. siccus*, 32 haplotipos están limitados a una sola localidad (74.42%). Ocho haplotipos se encontraron en dos o tres localidades (18.6%) y dos haplotipos son de amplia distribución (4.65%), encontrados en siete y ocho localidades respectivamente. En la red es posible identificar tres haplogrupos principales, que para fines prácticos serán llamados en adelante haplogrupos A, B y C, dentro de estos tres haplogrupos hay cinco haplotipos centrales y varios asociados a éstos (Fig. 6).

Los haplotipos ancestrales (*sensu lato* Avise 2000) de *C. siccus*, se encuentran en el centro del haplogrupo B (Fig. 6). Geográficamente se distribuyen en las localidades del centro, periferia, marisma y zona de transición y en Ensenada de Muertos. El haplotipo ancestral del haplogrupo C únicamente se distribuye en un área geográfica, (marisma y zona de transición, Fig. 4) pero dentro de ésta, es posible encontrarlo en tres localidades diferentes. Los haplotipos centrales de los haplogrupos B y C siguen el típico patrón descrito por Avise (2000) de haplotipos ancestrales con amplia distribución, ubicados al centro de un grupo de haplotipos en forma de estrella (Fig. 6). El haplotipo ancestral del haplogrupo A, no sigue el típico patrón anteriormente mencionado, aunque se encuentra al centro de un grupo de 21 haplotipos asociados en una forma de estrella, no se distribuye ampliamente e incluso, se basa en una sola secuencia. Los haplotipos más evolucionados se encuentran a uno o dos pasos mutacionales del haplotipo central de cada

haplogrupo.

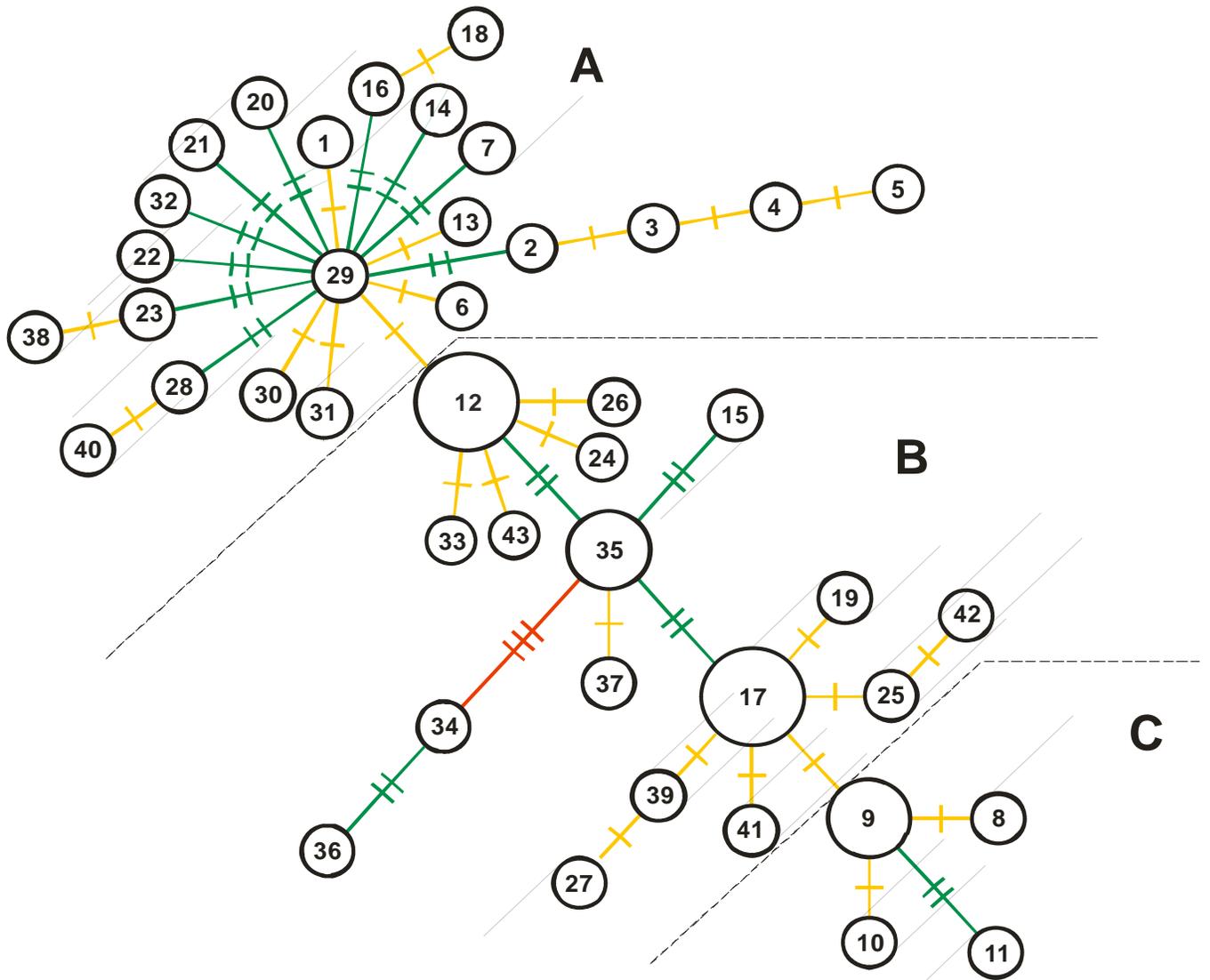


Figura 6. Red de haplotipos construida con 43 que corresponden a 91 individuos analizados (801pb de citocromo *b*).

En la red se identifican nueve haplotipos intermedios, el resto son apicales, los 31 haplotipos más evolucionados son únicos. Geográficamente, se encuentran en

las cinco áreas de distribución, destacando la tendencia de ocupar localidades del centro, de la periferia y de la marisma y zona de transición. De acuerdo a la frecuencia con que los haplotipos se relacionaron con las características de distribución geográfica, textura y pendiente se dedujeron las condiciones óptimas de *C. siccus*. Estas condiciones corresponden a distribución en sitios del centro, con textura del suelo superior al 90 % de arenas) y pendiente entre 0 y 10%.

El haplogrupo A tiene como centro al haplotipo 29 del cual se desprenden 21 haplotipos con ramas cortas de uno o dos pasos mutacionales. Esta agrupación presenta una forma característica de estrella o sol. La mayoría de los haplotipos asociados en este haplogrupo son únicos excepto el uno, que se distribuye en Isla Cerralvo y en una localidad de la Cuenca de los Planes. El haplotipo seis se encuentra distribuido en tres localidades y el 16 en dos localidades de la Cuenca. Los haplotipos de Isla Cerralvo (2, 3, 4 y 5) son únicos. Aunque el haplotipo 29 es central, solamente se encuentra distribuido en una localidad y sustentado por una secuencia. Seis haplotipos (2, 3, 4, 16, 23 y 28) dentro del haplogrupo son intermedios, ubicados entre el central y haplotipos apicales (Fig. 6).

El haplogrupo B tiene como centro a los haplotipos 12, 17, y 35 que son sustentados por varias secuencias y se encuentran distribuidos en siete, ocho y tres localidades respectivamente y representan el centro de grupos haplotídicos en forma de pequeñas estrellas o soles y cuentan con ramas de uno, dos y tres pasos mutacionales. Los haplotipos derivados son 14 y en su mayoría son únicos. Un haplotipo se encuentra distribuido en tres localidades (15) y tres en dos (19, 26 y 39). Es de destacar que únicamente tres haplotipos (25, 34 y 39) son intermedios (Fig. 6).

El haplogrupo C tiene como centro al haplotipo nueve el cual se distribuye en tres localidades. Este haplogrupo es un pequeño grupo con forma de estrella o sol al que se asocian tres haplotipos únicos, unidos por ramas con uno y dos pasos mutacionales al haplotipo central. Los tres haplotipo derivados son apicales (Fig. 6).

La representatividad geográfica de los haplotipos (Fig. 7), muestra que en el haplogrupo A se encuentran la mayor cantidad de haplotipos asociados al centro de la distribución, la menor cantidad de haplotipos asociados a la periferia de la distribución y cuatro asociados a la marisma y zona de transición dentro de la distribución. Este haplogrupo incluye los únicos cinco haplotipos distribuidos en Isla Cerralvo. El haplogrupo B incluye tres haplotipos de amplia distribución en el área de estudio. El resto está proporcionalmente distribuido entre el área central y la periferia. El haplogrupo C contiene solamente haplotipos asociados a la región de marisma y zona de transición.

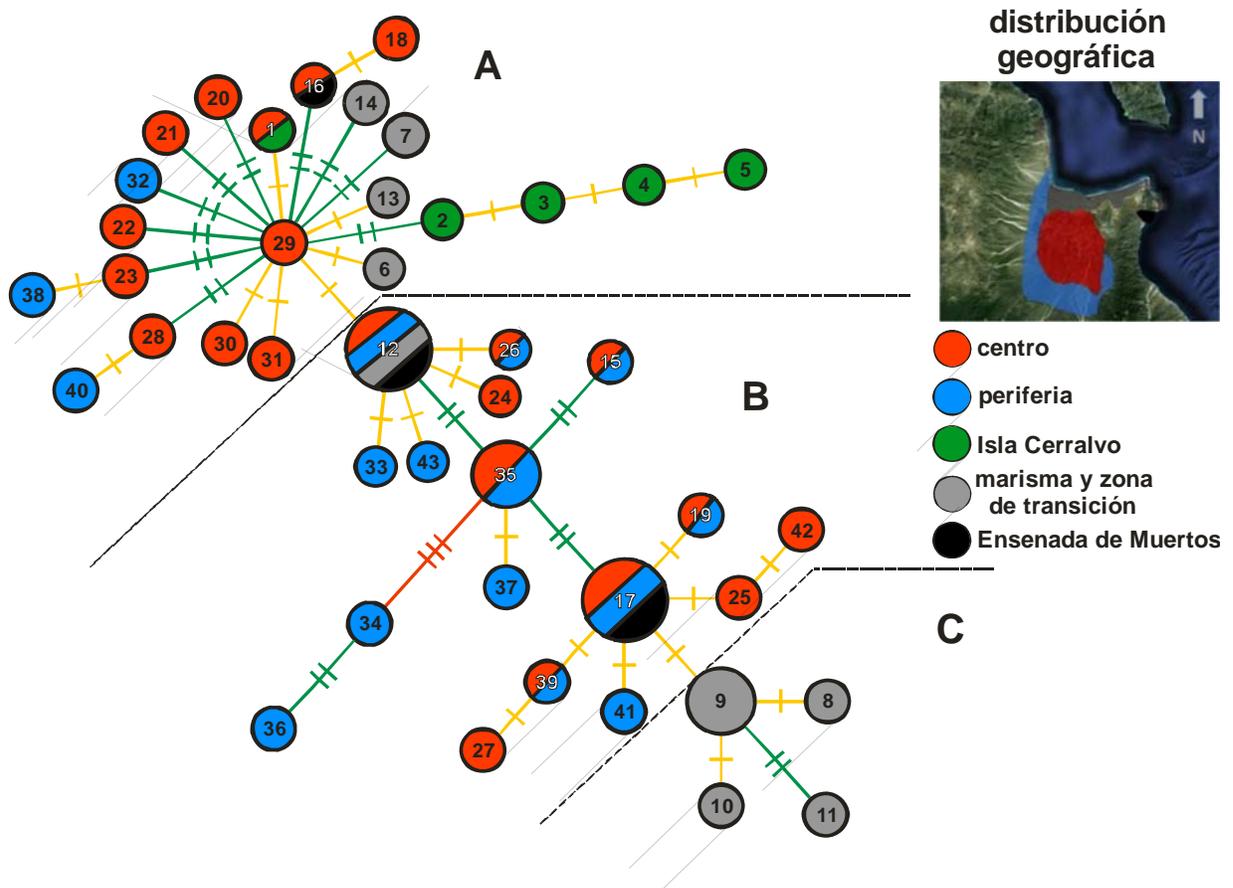


Figura 7. Red de haplotipos en la que se representa la distribución de los haplotipos en relación al área geográfica de donde proviene. Se observa que los haplotipos ancestrales se concentran en el haplogrupo B y se asocian a la periferia de la distribución, mientras que los derivados se concentran en los caldos A y C al centro de la distribución.

Los resultados de la presencia de haplotipos con referencia a la distribución dependiendo de la textura del suelo, indican que el haplogrupo A, incluye haplotipos distribuidos en sitios del 75% al 85% de arena y dos se localizan en sitios con 95% de arena. El haplogrupo B incluye un conjunto de haplotipos que se encuentran desde un 65% al 95% de arena, aunque la mayoría se distribuyen en sitios con 85% de arena. En el haplogrupo C, todos los haplotipos se asocian entre el 85% y el 95% de arena (Fig. 8).

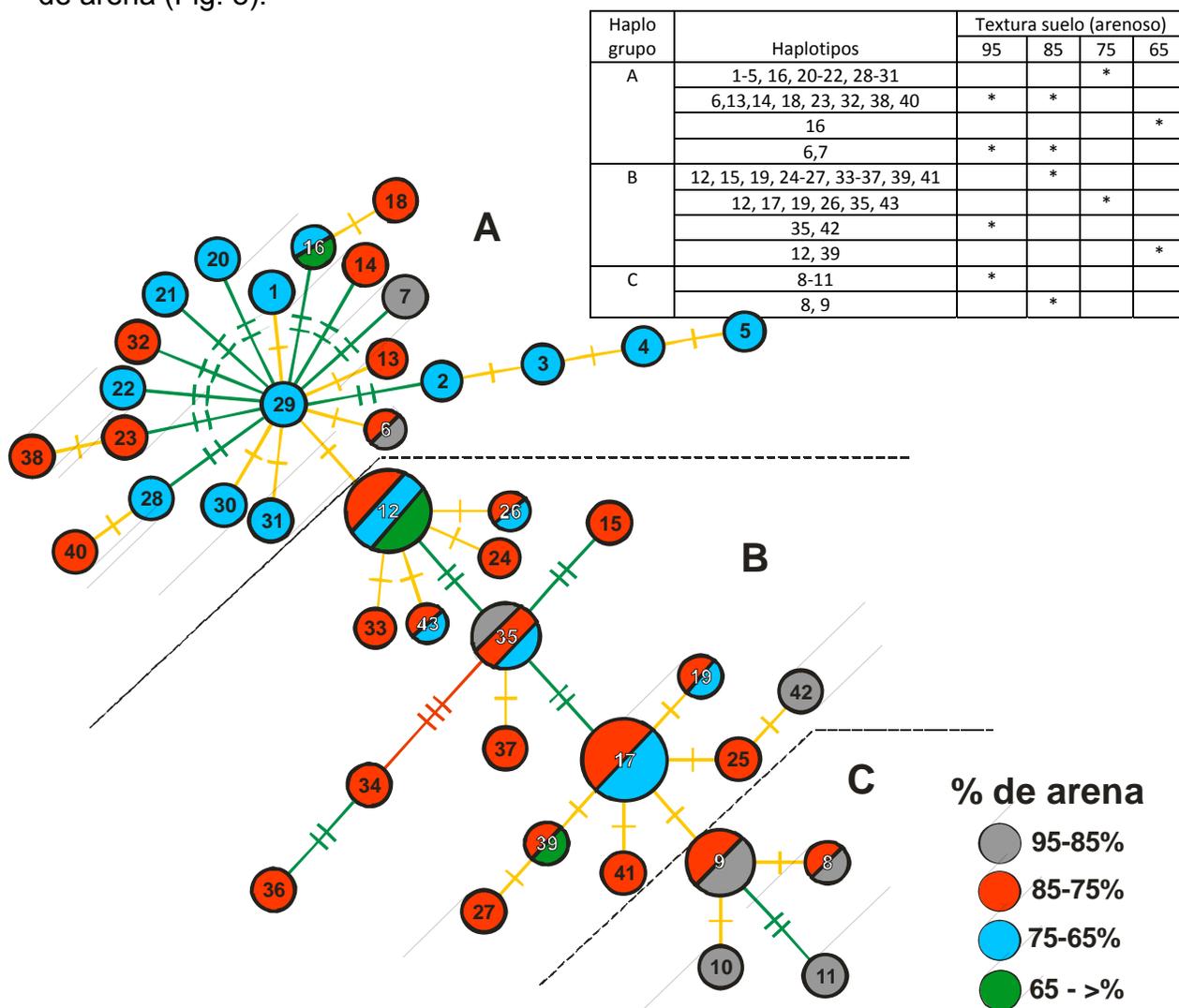


Figura 8. Red de haplotipos en la que se representa la presencia de los haplotipos en relación al porcentaje de arena presente en el sustrato. El haplogrupo B se asocia a las localidades con menor porcentaje de arena, los haplogrupo A y C a los que presentan el mayor porcentaje.

En el análisis con respecto a la pendiente del sustrato en la que fueron colectados los ejemplares. En el haplogrupo A se encuentra la mayor cantidad de haplotipos asociados al intervalo entre 0% y 10% de pendiente, y en menor proporción al intervalo superior al 10%. En el haplogrupo B, los haplotipos están proporcionalmente asociados a los intervalos entre 0% y 30%; los de amplia distribución también siguen este patrón de distribución. Los haplotipos asociados al haplogrupo C se distribuyen exclusivamente en sitios con intervalo entre 0% y 10% (Fig. 9).

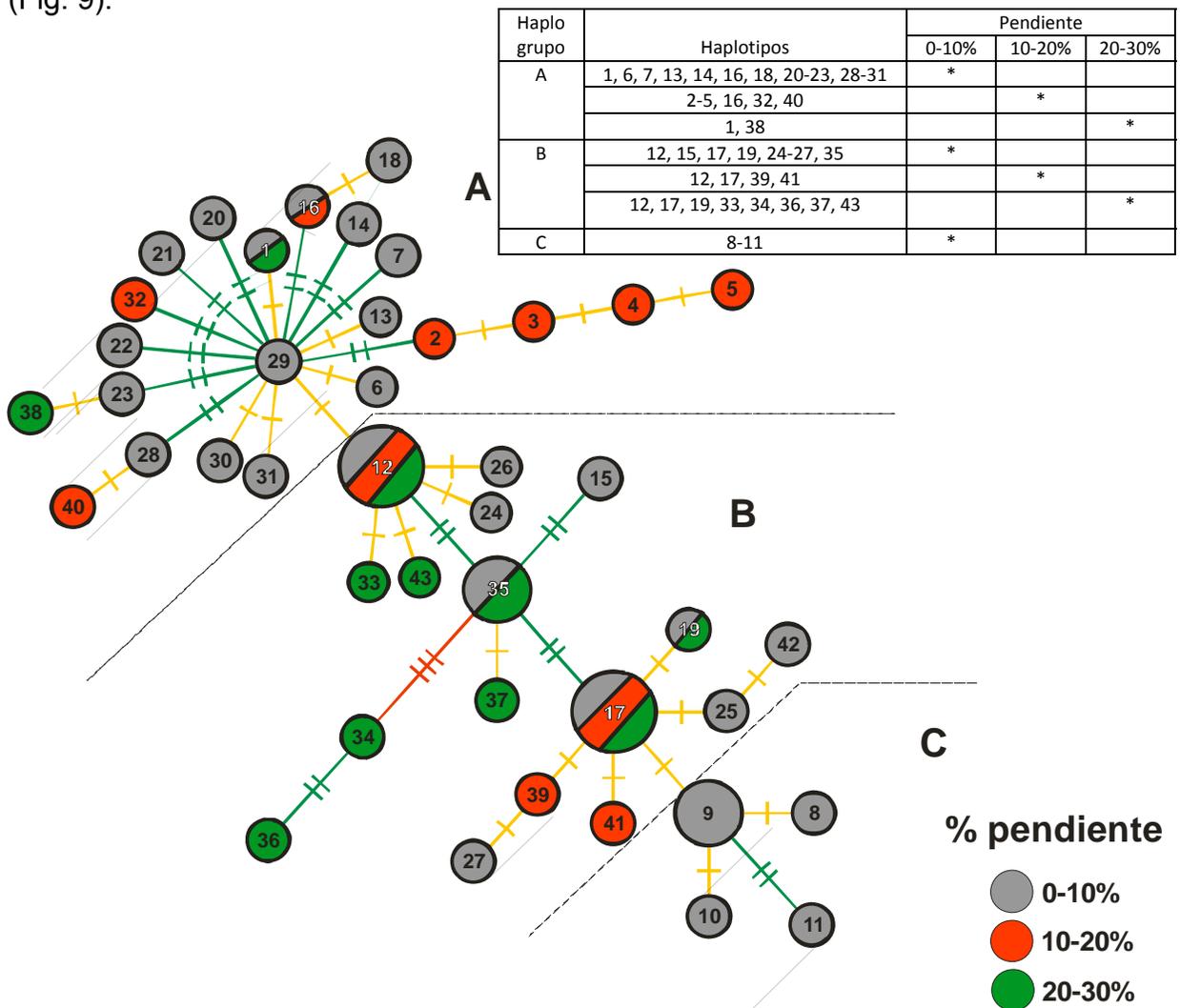


Figura 9. Red en la red de haplotipos con la presencia de la relación del porcentaje de pendiente. El los haplotipos del haplogrupo B se asocian con las áreas de mayores pendientes mientras que los haplogrupos A y C a los menores pendientes.

En referencia a la distribución compartida con especies de heterómidos y Múridos. Enmúridos, en el clado A la mayor cantidad se relaciona con *C. rudinoris* y en menor grado con *Peromyscus* sp. y *C. spinatus*. El clado B esta proporcionalmente dividido entre los asociados con *C. rudinoris* y *C. spinatus*. El clado C no se relaciona con ninguna especie (Fig. 7).

Haplo grupos	Haplotipos	Especies coexistentes con <i>C. siccus</i>			
		<i>C. rudinoris</i>	<i>C. spinatus</i>	<i>P. eva</i>	Ninguna
A	1, 16, 18, 20-23, 28-31	*			
	32, 40		*		
	1-5			*	
	6, 7, 13, 14, 38.				*
B	12, 15, 17, 19, 24-27, 35, 39, 42	*			
	12, 17, 19, 33, 34, 41, 43		*		
	12, 15, 17, 35-37				*
C	8-11				*

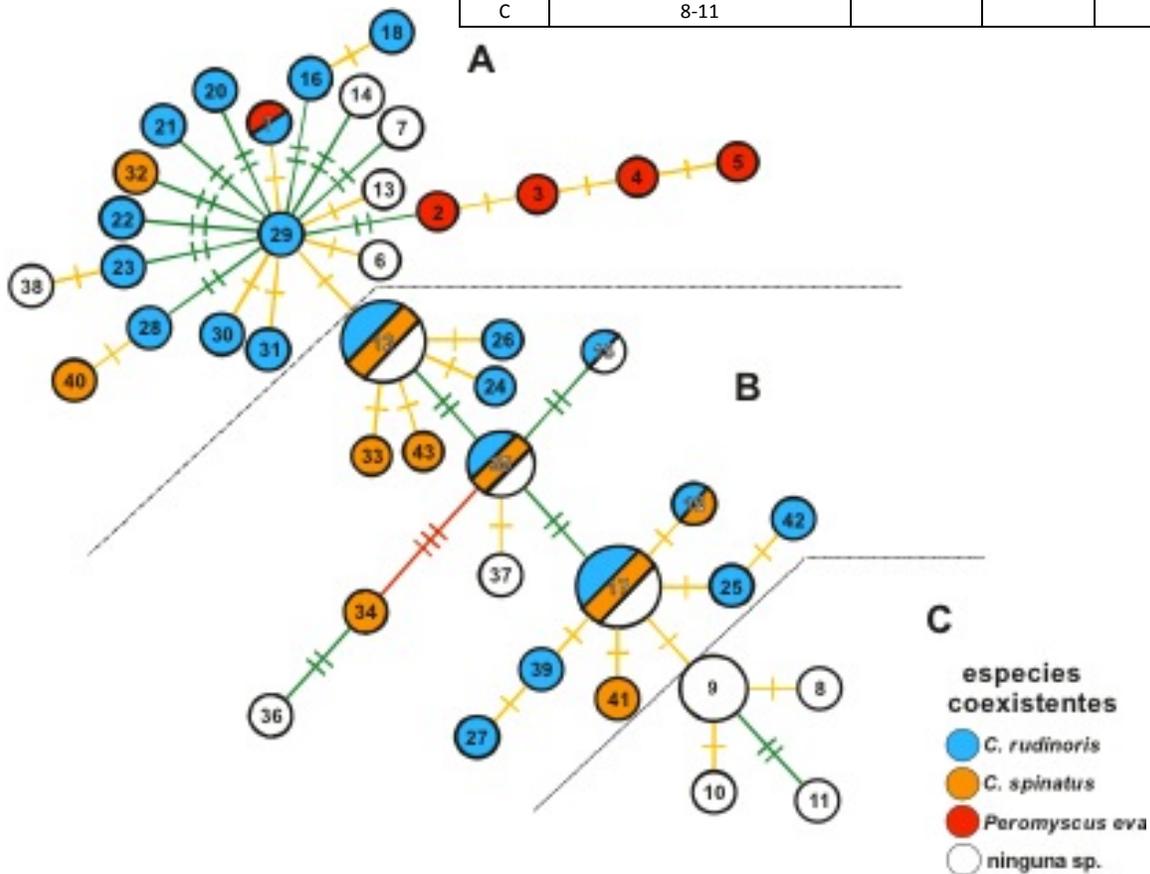


Figura 10. Rede en la presencia que se presenta la relación con la colecta de otras especies de roedores en las mismas localidades. El haplogrupo B se asocia en mayor grado con *C. spinatus*. Especie del mismo género y que por tener biomasa muy similar y necesidades de hábitat diferentes a los de *C. siccus* son el mayor competido. En el haplogrupo A se asocian principalmente con *C. baileyi* y en C con ninguna otra especie.

5. DISCUSIÓN

Todos los análisis (Bayesian inference, maximum-parsimony, maximum-likelihood, and neighbor-joining) mostraron topologías similares. Los análisis filogenéticos identificaron tres clados monofiléticos recíprocamente, cada uno en relación con una especie del grupo *arenarius*. Estos resultados nos permiten considerar a *C. siccus* como una especie válida y diferente dentro del grupo *arenarius* y no como una población más, como hasta la fecha se había considerado, por lo que se procede al análisis de *C. siccus* como una especie. Para la definición de especie se utilizaron los conceptos de diferencias genéticas a nivel de especie (Bradley y Baker, 2001) y especie filogenética (Cracraft, 1997) basados en ADNmt.

La edad obtenida con base en los datos moleculares no concuerda con los tiempos teóricos propuesto para la trasgresión marina en el istmo de La Paz, mientras este se sitúa en 3.3 millones de años, la separación entre *C. siccus*-*C. dalquesti* de *C. arenarius* es de 2.6 millones de años. Por lo que se puede inferir que de ser válida la fecha teórica, todo el complejo *arenarius* estuvo restringido al sur del Istmo de La Paz durante su formación y los procesos de especiación entre las tres especies se realizaron cuando se restableció la conectividad entre el resto de la península.

En referencia al aislamiento de la población de *C. siccus*, los datos moleculares sitúan su separación de *C. dalquesti* entre 1.41 y 1.31 millones de años en la edad Calabriense del Pleistoceno lo que no concuerda con los datos del origen geológico de la Cuenca de Los Planes, situada dentro del Plioceno. Pero los datos geológicos detallan el origen geológico del sistema montañoso en general y es probable que tardara un millón de años más en que la barrera llegara a ser permeable y limitar completamente el intercambio genético entre *C. siccus* y *C. dalquesti*.

Tomando como base lo anterior y al abordar la filogeografía de las poblaciones de *C. siccus*. El filogrupo de *C. arenarius* de la Región del Cabo indica la ocupación

de la península por parte de esta especie, antes de la inundación del Istmo de La Paz, como apoyo adicional de este suceso el origen de *C. arenarius* es consistente con los acontecimientos geológicos del Mioceno tardío y el Plioceno (Riddle *et al.* 2000). Con esto se apoya la hipótesis de que *C. arenarius* presenta divergencia resultado de la Inundación del Istmo de La Paz.

Lo anteriormente descrito nos permite inferir que los roedores del grupo *arenarius*, al cual pertenece *C. siccus*, quedaron aislados del resto de las poblaciones del complejo en la península de Baja California, desde el Plioceno. Posteriormente siguieron un proceso de especiación debido a las oscilaciones climáticas durante el Pleistoceno.

El apoyo de la teoría de un canal marino por el Istmo de La Paz, a partir de otros estudios, no es concluyente. En un estudio geológico detallado de Baja California Sur, Hausback (1984) describe extensos depósitos de sedimentos de origen terrestre a lo largo del Istmo de La Paz, con una mínima presencia de sedimentos marinos que datan del Mioceno tardío o de principios del Plioceno (Helenes y Carreño, 1999). La Región del Cabo aparentemente se movió hacia el noreste 50 Km a lo largo de esta falla (Hausback, 1984; Lonsdale, 1989) ocasionando que el Istmo de la Paz se estrechara marcadamente durante el Mioceno tardío (Lindell *et al.*, 2008). El conjunto de estos datos se han interpretado para concluir que un estrecho canal marino pudo haber estado presente durante el Mioceno tardío y separó geográficamente los intervalos de distribución de varias especies (Carreño y Helenes, 2002).

La presencia de una especie endémica y con una estructura genética al sur del istmo de La Paz, refuerza el concepto de que debió de haber existido un evento vicariante que permitió el aislamiento de diferentes poblaciones al sur del mismo y algunas de ellas como el caso de *C. siccus*, al quedar aislada y limitado su flujo genético pudieron evolucionar para ser consideradas como una especie diferente.

Otra de las especies que apoyan este concepto es el caso de la culebra listada *Thamnophis validus*. Especie que está representada por poblaciones en la parte continental de México y en la Región del Cabo (Rossman *et al.* 1996). La filogenia de *T. validus* estimó que las poblaciones continentales y de la Región del Cabo divergieron hace 0.5 M. A (Queiroz y Lawson 2008). Esta cifra se aparta de la teoría vicariancista propuesta por Riddle *et al.* (2000). En cambio la genealogía de *Urosaurus nigricaudus* (Lindell *et al.* 2005), se asemeja a la de *C. arenarius* (Riddle *et al.* 2000; Álvarez-Castañeda y Rios 2011).

Estos datos difieren poco, pero sustancialmente, en los periodos geológicos que se han propuesto por Riddle *et al.* (2000), de la inundación del Istmo de La Paz, durante el Plioceno medio. Si bien, un evento de vicarianza que afecta a todas las especies de manera similar, es la explicación más parsimoniosa de los “breaks” genealógicos. Lindell *et al.* (2008) considera que a pesar de las evidencias, la teoría de un paso marino en el Istmo de La Paz está inconclusa.

En el área de estudio la única barrera física infranqueable para los especímenes de *C. siccus* es la presencia del canal que divide a la Isla Cerralvo de la cuenca de los Planes. Es por eso, que se esperaría que la diferencia genética entre ambas regiones fuera más alta que entre los haplotipos encontrados dentro de la Cuenca de Los Planes. El hecho de encontrar entre cero (haplotipo compartido) y un paso mutacional entre los haplotipos insulares y peninsulares refleja que el rompimiento del canal de comunicación entre ambas áreas fue recientemente. Esto se confirma con el análisis de otra de las especie que comparte distribución con *C. siccus*, como es el caso de *Lepus californicus*, lagomorfo que no muestra diferencias mutacionales entre ambas áreas (Lorenzo *et al.*, 2010). Si existe concordancia entre los datos genéticos de *C. siccus* y *L. californicus*, es posible que ambas especies estuvieran presentes y que *L. californicus* todavía no tuviera un proceso de especiación para presentar un haplotipo único con respecto a la región peninsular.

Se ha visto que los patrones filogeográficos de la Categoría I se ajustan a poblaciones de mamíferos pequeños en varias partes del mundo. Tal es el caso de *Spermophilus columbianus* en Canadá (MacNeil y Strobeck, 1987), *Thomomys bottae* (Smith, 1998), *Peromyscus eremicus* (Walpole *et al.*, 1997) y *Perognathus* y *Chaetodipus* (McKnight, 1995; Riddle, 1995) en Norteamérica, *Oryctolagus cuniculus* (Biju-Duval *et al.*, 1991) en la Península Ibérica y *Myopus schisticolor* (Federov *et al.*, 1996) en la Península Escandinavia, entre otros. Se ha sugerido que los pequeños mamíferos tiene patrones filogeográficos de la Categoría I (Awise, 2000).

Según nuestro estudio, *C. siccus* no cumple con el patrón filogeográfico de la Categoría I, debido a que su distribución es tan pequeña que prácticamente se puede considerar como una misma población. La distribución de *C. siccus* no tiene barreras físicas que limiten el intercambio genético en la Cuenca. La ausencia de barreras físicas se puede corroborar observando la amplia distribución de dos haplotipos (12 y 17), que se colectaron en toda la cuenca, sólo estando ausentes de Isla Cerralvo. El reducido número de eventos mutacionales, es otra evidencia del intercambio genético en la población y por ende la ausencia de barreras físicas. La población que se encuentra en Isla Cerralvo (haplotipos 1, 2, 3, 4 y 5) no diverge significativamente de la población de la Cuenca de los Planes, a como debería de esperarse por ser la única población que está aislada por una barrera impermeable a la dispersión de los ejemplares. El bajo número de mutaciones de los ejemplares de Isla Cerralvo con relación a los peninsulares y el hecho de que este asociado sólo al clado A, puede indicar la reciente aparición de la población de la Isla.

Por otra parte, es de llamar la atención el elevado número de haplotipos encontrados en un área tan restringida. Este hecho se puede explicar debido a los cambios históricos en el nivel del mar producto de la finalización de la última etapa glacial. A medida que el nivel del mar subió, los haplotipos se fueron constriñendo

en zonas más altas dentro de la Cuenca de Los Planes y la población de Isla Cerralvo quedó aislada.

El patrón filogeográfico encontrado en *C. siccus* se asemeja a la Categoría IV, debido a que la topografía de la red haplotídica tiene forma de estrella o sol, con haplotipos únicos asociados a un haplotipo común y ampliamente distribuido. El haplotipo 29 se distribuye en una sola localidad y corresponde a una secuencia, contrario a lo que Avise (2000) plantea dentro de las características generales de una red con topografía de estrella o sol. La estructura en los linajes se puede extender a escalas microespaciales debido a lazos matrilineales entre individuos emparentados. El gran número de haplotipos de *C. siccus* distribuidos en un área relativamente pequeña (270 Km²), apoya la presencia de una estructura genealógica. La estructura genealógica ha sido documentada en diversas especies. Varios haplotipos de *Sigmodon hispidus* (Kessler y Avise, 1985), fueron localizados dentro de un campo de tres hectáreas. Haplotipos de *Microtus pennsylvanicus* (Plante *et al.*, 1989), fueron registrados en un campo de 25 hectáreas, así como haplotipos de *Clethrionomys rufocanus* (Ishibashi *et al.*, 1997) encontrados dentro de una hectárea. Esta estructuración genética se puede disipar a través del tiempo mediante procesos de dispersión. En el caso de la estructura que se presenta con *C. siccus* posiblemente no sucederá esto debido a la restricción geográfica que presenta la población para dispersarse.

Los haplotipos tienen una tendencia de ocupar localidades con textura de suelo del 85 al 90% de arena, distribuidos uniformemente en el área de estudio. La ocurrencia de seis haplotipos en sitios con pendiente entre 20 y 30% coincide exactamente con los sitios donde fue registrada una textura de 85% de suelo arenoso en la Periferia. Sólo tres haplotipos presentan distribución en sitios con texturas de 65% de arena. Esto probablemente esté indicando que *C. siccus* sea más sensible a la textura del suelo que a la pendiente. La especie con la que se comparte más el hábitat es *C. rudinoris*, aunque existe la tendencia de no compartir

el hábitat con alguna especie, lo que es más claro en el área de marismas y zona de transición. Los haplotipos 36, 37 y 38 que se encuentran ubicados en la periferia, no comparten distribución con *C. spinatus* a pesar de que las condiciones del hábitat son las adecuadas para la ocurrencia de esta última. Es posible que estas localidades formen parte del límite de distribución de *C. spinatus*.

Los haplotipos ancestrales de los haplogrupos B y C muestran la típica tendencia descrita por Avise (2000) de estar ampliamente presentes dentro del área de distribución de la especie. El patrón de distribución de los haplotipos ancestrales de acuerdo a la textura y la pendiente del sustrato se relaciona con las características óptimas descritas por Huey (1964) y Banks (1964) para la especie.

Se observa que los haplotipos ancestrales ocurren en sitios con características no óptimas como son texturas de 60% de arena y pendientes de entre 20% y 30%. Los haplotipos evolucionados o derivados de la red en general muestran una tendencia de ocupar sitios al Centro de la distribución, lo que posiblemente sugiera un comportamiento filopátrico de las hembras. Los haplotipos evolucionados dentro del haplogrupo C presentan la tendencia de ocupar la proximidad de las marismas y zona de transición, región en la que no se detectó ninguna otra especie de heteromido. Esto se puede interpretar como una subpoblaciones que puede estar en un proceso de especialización en esta área referente.

El patrón de distribución de los haplotipos evolucionados o derivados de acuerdo a la textura y la pendiente del sustrato se ajusta en general a las condiciones óptimas de la especie. Destaca el caso de ciertos haplotipos evolucionados a ocupar sitios con pendiente de 70%, lo que puede ser interpretado como una especialización a nuevas características del hábitat.

6. CONCLUSIONES

Los análisis filogenéticos demuestran que *C. dalquesti* es la especie hermana de *C. siccus* y que el tiempo de divergencia lo sitúan entre 2.63 y 2.52 millones de años que puede coincidir con el establecimiento de la barrera geográfica que delimita y separa a ambas especies. Por otra parte, las tres especies del complejo *arenarius* parecen haber sido el producto del aislamiento genético de la región sur de los Cabos por la trasgresión marina del istmo de La Paz. Esto debido a que la primera divergencia genética dentro de ellos se ubica entre 2.6 y 2.5 millones de años, mientras que la trasgresión es aproximadamente hace 3.3 millones de años.

El análisis de la red de haplotipos de *C. siccus* permite dividirla en tres haplogrupos (A, B y C). Se determina que el haplogrupo B contiene a los que se pueden determinar como los haplotipos ancestrales. Esta determinación se realiza con base en que la mayoría de los haplotipos contenidos en ella se distribuyen en las condiciones de porcentaje de arena, pendiente, área geográfica y especies coexistentes consideradas como las menos propicias en función del conocimiento teórico que se tiene para las especies del complejo *arenarius*. Los haplogrupos A y C incluyen un mayor número de haplotipos presentes en áreas dentro de las condiciones más propicias teóricas para el grupo *arenarius*, además de tener una estructura más clara de “sol” que nos permite inferir que son haplotipos derivados.

La distribución geográfica de los haplotipos en toda el área muestran que los haplotipos derivados se encuentran mayormente en el centro de la distribución de la especie y en los hábitats más propicios, mientras que los derivados en todas las áreas, pero mayormente en la periferia de la distribución y en las zonas de simpatria con otras especies de similar biomasa y peso del mismo género, como es el caso de *C. spinatus*, por lo que son individuos con una mayor competencia interespecífica.

Filogeográficamente, no se observa una estructura genética que concuerde con las barreras físicas teóricas existentes en la actualidad en la zona de distribución de *C. siccus*. Lo que puede ser interpretado como que las barreras vicariantes actualmente existentes son relativamente recientes, lo que no ha permitido una

diferenciación genética entre la Isla Cerralvo y las dos subcuencas de los Planes. También destaca la gran cantidad de haplotipos, lo que permite inferir que la especie tubo un área de distribución mucho más amplia en tiempos próximos cercanos y que esta se ha costeñito geográficamente, sin perder todavía su alta diversidad genética.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADLER, P. y Morales, J., 1999, Influence of environmental factors and sheep grazing on an Andean grassland, *J. Range Manag.*, 52: 471-481.
- ÁLVAREZ, S., Galina, P. y Arnaud, G., 1997, Mamíferos (cap. 13), en Arriaga, L., y Rodríguez-Estrella, R., (eds.), *Los oasis de la Península de Baja California*, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. Pp. 249-259.
- ÁLVAREZ-Castañeda, S., T., 1998, Analysis of the nomenclature and taxonomy of the species of mammals of the Baja California Peninsula, *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Sciences* 22:57-70.
- ÁLVAREZ-Castañeda, S., T., y Patton J., L., 1999, Mamíferos del Noroeste de México, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
- ÁLVAREZ-Castañeda, S., T. y Ortega-Rubio A., 2002, Current Status of Rodents in the Gulf of California, *Biological Conservation* 109 (2003) 157-163.
- ÁLVAREZ-Castañeda, S., T. y Rios, E., 2011, Revision of *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae), *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161:213-228.
- AMERICAN Society of Mammalogists, Animal Care and Use Committee, 1998, Guidelines for the capture, handling, and care of mammals as approved by the American Society of Mammalogists, *Journal of Mammalogy* 79(4): 1416-1431.
- AVISE, J., C., 1987, Identification and interpretation of mitochondrial DNA stocks in marine species, en *Proc. Stock Identification Workshop*, H., Kumpf y E. L. Nakamura (eds.), Panama City, Fla.: Publ. Natl. Oceanographic and Atmospheric Administration, pp. 105-136.
- AVISE, J., C., Arnold, J., Ball, R., M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, L. E., Reeb, C., A. y Saunders, N., C., 1987, Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics, *Annual Review in Ecology and Systematics* 18: 489–522.
- AVISE, J., C., 1994, *Molecular Marker, Natural History and Evolution*, Chapman y

Hall, 551pp.

- AVISE, J., C., 1998, The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology*, 7: 371–379.
- AVISE, J., C., 2000, *Phylogeography*, Harvard Univ. Press, Cambridge.
- AVISE, J. L., 2008. *Phylogeography: retrospect and prospect*, *Journal of Biogeography* 36: 3–15.
- BAKER, R., J. y Bradley, R., D., 2006, Speciation in mammals and the genetic species concept, *Journal of Mammalogy*, 87: 643-662.
- BANKS, R., C., 1964, The mammals of Cerralvo Island, Baja California, *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 13:397-404.
- BEAL, C., H., 1948, *Reconnaissance geology and oil possibilities of Baja California, Mexico*, Waverley Press, Inc., Baltimore, MD: Geological Society of America Memoir, 31.
- BERMINGHAM E. y Moritz, C., 1998, Comparative phylogeography: concepts and applications, *Molecular Ecology*, 7: 367-369.
- BIJU-Duval, C., Ennafaa, H., Dennebouy, N., Monnerot, M., Mignotte, F., Soriguer, R., C., Gaaïed, A., E., Hili, A., E. y Mounolou, J. –C., 1991, Mitochondrial DNA evolution in Lagomorphs: Origin of systematic heteroplasmy and organization of diversity in European rabbits, *J. Mol. Evol.* 33:92-102.
- BRADLEY, R. y Baker, R., 2001, A test of genetic species concept: cytochrome-b sequence and mammals, *J. Mammal.* 82:960-973.
- BROWN, J., H., 1987, Variation in desert rodents guilds: patterns, processes and scales, In Gee, J., H., R., and Giller, P., S., (eds.), *Organization of communities*, Blackwell, Oxford, Pp. 185-204.
- BROWN, J., H., Fox, B., J., y Kelt, D., A., 2000, Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental, *Am. Nat.*, 156: 314-321.
- CARREÑO, A., L. y Helenes, J., 2002, Geology and ages of the islands, in: Case, T., J., Cody, M., L., Ezcurra, E. eds., *A new island biogeography of the Sea of Cortés*, New York, NY: Oxford University Press, 14-40

- CASE, T., J., Cody, M., L., y Ezcurra, E., 2002, A New Island Biogeography of the Sea of Cortés, Oxford University Press, 648 pp.
- CEBALLOS, G., y Galindo, C., 1984, Mamíferos Silvestres de la Cuenca de México, Edit. Limusa, México.
- CEBALLOS, G., y Eccardi F., 2003, Animales de México en Peligro de Extinción, Fundación IUSA, México.
- CEBALLOS, G., 2005, Los mamíferos silvestres de México, 1ª Ed., FCE, CONABIO, México.
- CORTÉS, P., 1994, Algunos aspectos reproductivos y variación gonadal de *Chaetodipus arenarius sublucidus* (Rodentia: Heteromyidae) en la región norte de La Paz, B.C.S. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 53 pp.
- CORTÉS, P., 2004, Estudio de la comunidad de Roedores relacionados a matorral árido tropical de Baja California Sur, México, Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 94 pp.
- CRACRAFT, J., 1997, Species concept in systematics and conservation biology-an ornithological viewpoint, in: Claridge, M., F., Dawah, H., A., Wilson, M., R., eds., Species: the units of biodiversity, London: Chapman and Hall, 325-340.
- DEVITT, T., J., 2006, Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): testing arid land biogeographical hypotheses across the Nearctic–Neotropical transition, *Molecular Ecology* 15: 4387–4407.
- DOMÍNGUEZ-Domínguez, O., y Vázquez-Domínguez, E., 2009, Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación, *Animal Biodiversity and Conservation* 32.1.
- EISENBERG, J., F., 1981, The Mammalian Radiations, University Chicago Press, Chicago, Illinois, EUA.
- ESCALANTE, T., D., Espinosa, T., D. y Morrone J., J., 2002, Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México, *Acta Zoológica Mexicana* 87: 47-65.
- EXCOFFIER, L., Laval, G., and Schneider, S., 2005, Arlequin ver. 3.0: An integrated

- software package for populations genetics data analysis, *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.
- FA, J., E., y Morales, L., M., 1993, Patterns of mammalian diversity in Mexico, In: Ramamoorthy, T., P., Bye, R., Lot, A., Fa, J., (eds.), *Biological Diversity of Mexico, Origins and Distribution*, Oxford University Press, Oxford, pp. 319–364.
- FEDEROV, V., Jaarola, M. y Fredga, K., 1996, Low mitochondrial DNA variation and recent colonization of Scandinavia by the wood lemming *Myopus schisticolor*, *Mol. Ecol.* 5:577-581.
- FONTDEVILA, A. y Moya, A., 2003, *Evolución: origen, adaptación y divergencia de las especies*, Síntesis, Madrid.
- FREELAND, J., 2005, *Molecular Ecology*, John Wiley & Sons LTD. England, 388 pp.
- FU, Y., X., 1997, Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection, *Genetics*, 147:915-925.
- GARCÍA, C., M., 2009, *Caracterización y uso de habitat de pecaquí de collar (Pecari tajacu) y venado cola blanca (Odocoileus virginianus) en Calpulalpam de Méndez, Sierra Norte, Oaxaca*, Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, IPN, México.
- GARZA-Cuevas, R., A., y Enkerlin-Hoeflich, E., C., 1997, Las poblaciones naturales y sus características, Pp. 94-124, en *Ciencia Ambiental y Desarrollo Sostenible* (Enkerlin-Hoeflich, E., C., Cano-Cano, G., Garza-Cuevas, R., A. y Vogel-Martínez, E., eds.), International Thomson Editores, D.F., México.
- GOLDMAN, E., A., 1951, *Biological investigations in Mexico*, Smithsonian Miscellaneous Collections 115:1-476.
- GRISMER, L., L., 1994, The origin and evolution of the Peninsular herpetofauna of Baja California, Mexico, *Herpetol. Nat. Hist.* 2: 51–106.
- GUTIERREZ-Ramos, A. y Álvarez-Castañeda, S., T., 1999, Seed removal by Heteromyd rodents in the three habitats of tropical Mexico, en Folliott, P., F. y Ortega-Rubio, A. (eds.), *Ecology and Management of forest, woodlands and shrublands in the drylands regions of the United States and Mexico: Perspectives for the 21st century*, University of Arizona-Centro de Investigaciones

- Biológicas del Noroeste, México, 227.
- HAFNER, J., C. y Hafner, M., S., 1983, Evolutionary relationships of heteromyid rodents, *Great Basin Naturalist Memoirs* 7: 3–29.
- HAFNER, D., J., y Riddle, B., R., 1997, Biogeography of Baja California Peninsular Desert mammals, In “Life among the Muses: Papers in Honor of James S. Findley” (Yates, T., L., Gannon, W., L., y Wilson, D., E., Eds.), pp. 39–68, *The Mus. Southwest. Biol.*, Albuquerque.
- HAFNER, D., J., y Riddle, B., R., 2005, Mammalian phylogeography and evolutionary history of northern Mexico’s deserts, en Catron, J., L., G., Ceballos y R., S., Felger eds. *Biodiversity, ecosystems and conservation in Northern Mexico*, Oxford University Press, New York.
- HALL, R., E. y Kelson, K., R., 1959, *The mammals of North America*, New York: Ronald Press.
- HARDY, M., E., Grady, J., M., y Routman, E., J., 2002, Intraspecific phylogeography of the slender madtom: the complex evolutionary history of the Central Highlands of United States, *Molecular Ecology* 11: 2393–2403.
- HARVEY, P., H., Colwell, R., K., Silvertown, J., W. y May, R., M., 1983, Null Models in Ecology, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 14: 189-211.
- HATT, R., T., 1932, The vertebral columns of ricochetal rodents, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 63:599- 738.
- HAUSBACK, B., P., 1984, Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Peninsula, Los Angeles, CA: Pacific Section, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, 219-236.
- HELENES, J. y Carreño, A., L., 1999, Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics, *Journal of South American Earth Science*, 12: 589-605.
- HUEY, L., M., 1964, The mammals of Baja California, Mexico, *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 13: 85-168.
- ILLOLDY, P., M., Linaje, A. y Sánchez-Cordero, V., 2002, Distribución de los mamíferos terrestres en la región del Golfo de California México, *Anales del*

- Instituto de Biología, Serie Zoológica 72 (2) 213-224.
- INEGI, 1995, Síntesis Geográfica del Estado de Baja California Sur.
- ISHIBASHI, Y., Saitoh, T., Abe, S. y Yoshida, M., C., 1997, Sex-related spacial kin structure in a spring population of grey-sides vole *Clethrionomys rufocanus* as revealed by mitochondrial and microsatellite DNA analyses Mol. Ecol. 6:63-71.
- KELT, D., 1996, Ecology of small mammals across a strong environmental gradient in Southern South America, Journal of Mammology 77 (1) 205-219.
- KESSLER, L., G., y Avise, J., C., 1985, Microgeographic lineage analysis by mitochondrial genotype: Variation in the cotton rat (*Sigmodon hispidus*), Evolution 39:831-837.
- KNOWLES, L., L. y Maddison, W., P., 2002, Statistical phylogeography. Molecular Ecology, 11, 2623–2635.
- LACKEY, J., A., 1991, *Chaetodipus arenarius*, Mammalian Species, 384:1-4.
- LINDELL, J., Méndez-de la Cruz, F., R. y Murphy, R., W., 2005, Deep genealogical history without population differentiation: discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*), Molecular Phylogenetics and Evolution 36: 682-694.
- LINDELL, J., Ngo, A. y Murphy, R., W., 2006, Deep genealogies and the mid-peninsular seaway of Baja California, J. Biogeogr., 33: 1327-1331.
- LONSDALE, P., 1989, Geology and tectonic history of the Gulf of California, in: Winterer, E., L., Hussong, D., M., Decker, R., W., eds., The geology of North America, Vol. N., the The Eastern Pacific Ocean and Hawaii, Boulder, CO: Geological Society of America, 499-521.
- LORENZO, C., Álvarez-Castañeda, S., T., Cortés-Calva, P., de la Paz, M. y Bolaños, J., E., 2010, Status of an invading mainland jackrabbit on Cerralvo Island, Gulf of California, Western North American Naturalist 70 (2) 249-251.
- MACARTHUR, R., H., 1984, Geographical Ecology: Patterns in the distribution of species, Princeton University Press.
- MACNEIL, D. y Strobeck, C., 1987, Evolutionary relationships among colonies of Columbian ground squirrels as shown by mitochondrial DNA, Evolution 41:873-

881.

- MARGALEF, R., 1983, Ecología, Ediciones Omega S. A., Barcelona, España.
- MARSHALL, C., J. y Liebherr J., K., 2000, Cladistic biogeography of the Mexican transition zone, *Journal of Biogeography* 27 203-216.
- MCKNIGHT, M., L., 1995, Mitochondrial DNA phylogeography of *Perognathus amplus* and *Perognathus longimembris* (Rodentia: Heteromyidae): A possible mammalian ring species, *Evolution* 49:816-826.
- MEDELLÍN, R., A., y Ceballos, G., 1993, Avances en el Estudio de los Mamíferos de México, publicaciones especiales, Vol. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología A. C., México.
- MERRIAM, C., H., 1894, Description of four new pocket mice from Lower California, Collected by Walter E. Bryant, *Proceedings of the California Academy of Science*, series 2, 4:457-462.
- MORRONE, J.,J., Espinoza, D y Llorente , J., 1996, Manual de biogeografía histórica, UNAM, México.
- MURPHY, R., W., 1983 a, Paleobiogeography and patterns of genetic differentiation of the Baja California herpetofauna, *Occas. Pap. Calif. Acad. Sci.* 137: 1–48.
- MURPHY, R., W., 1983 b, The reptiles: Origins and evolution, In “Island Biogeography in the Sea of Cortes” (T., J., Case and M., L., Cody, Eds.), pp. 130–158. Univ. of California Press, Berkeley.
- NAVA-Sanchez, E., Cruz-Orozco, R. y Gorsline, D., S., 1995, Morphology and sedimentology of two contemporary fan deltas on the southeastern Baja California Peninsula, Mexico, *Sedimentary Geology* 98: 45-61.
- NELSON, E., W., 1921, Lower California and its natural resources, *Mem. Natl. Acad. Sci.* 16: 1–194.
- NYLANDER, J., A., A. 2004, MRMODELTEST version 2.2, Uppsala: Evolutionary Biology Center, Uppsala University.
- ORR, R., T., 1960, An analysis of the Recent land mammals, *Syst. Zool.* 9: 171–179.
- OSGOOD, W., H., 1907, Four new pocket mice, *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 20: 19-22.

- PATTON, J., L., y Digman, R., E., 1968, Chromosome studies of pocket gophers, genus *Thomomys*, The specific status of *Thomomys umbrinus* (Richardson) in Arizona, *J. Mammal*, 49:1-13.
- PATTON, J., L., 1993, Heteromyidae, In: Wilson D., E., Reeder, D., M., eds., *Mammal species of the world, A taxonomic and geographic reference*, Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 477-486.
- PATTON, J., L., 2005, Heteromyidae, In: Wilson DE, Reeder DM, eds., *Mammals Species of the World, A taxonomic and Geographic reference*, Baltimore: The John Hopkins University Press, 844–858.
- PATTON, J., L., y Álvarez-Castañeda, S., T., 1999, Family Heteromyidae, In: Álvarez-Castañeda, S., T., y Patton, J., L., eds., *Mamíferos del Noroeste de México*, La Paz, BCS, México: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, 351–443.
- PLANTE, Y., Boag, P., T. y White, B., N., 1989, Microgeographic variation in mitochondrial DNA of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) in relation to population density, *Evolution* 43:1522-1537.
- PERES-Neto, P., R., Olden, J., D., y Jackson, D., A., 2001, Environmental constrained null models: site suitable as occupancy criterion, *Oikos*, 93 110-120.
- QUEIROZ, A. y Lawson, R., 2008, A peninsula as an island: multiple forms of evidence for overwater colonization of Baja California by the gartersnake *Thamnophis validus*, *Biological Journal of the Linnean Society*, 95 (2) 409-424.
- RAMÍREZ-Pulido, J., Arroyo-Cabrales, J. y Castro-Campillo, A., 2005, Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México, *Acta Zoológica Mexicana* 21 (1): 21-82.
- RIDDLE, B., R., 1995, Molecular biogeography in the pocket mice (*Perognathus* and *Chaetodipus*) and grasshopper mice (*Onychomys*): The late Cenozoic development of a North American aridlands rodent guild, *J. Mammal.* 76:283-301.
- RIDDLE, B., R., Hafner, D., J., Alexander, L., F., y Jaeger, J., R., 2000, Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota,

- Proc. Natl. Acad. Sci 97 (26) 14438-14443.
- RIDDLE, B., R., Hafner, D., J., y Alexander, L., F., 2000, Comparative Phylogeography of Baileys' Pocket Mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* Species Group: Historical Vicariance of the Baja California Peninsular Desert, *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17 (2), 161-172.
- RIDDLE, B., R., y Hafner, D., J., 2006, Biogeografía Histórica de los Desiertos Cálidos de Norteamérica, en Vázquez-Domínguez, E. y D., J., Hafner eds., *Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro*, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, No. 32.
- ROBLES, G.,S., 1985, Estudio geográfico del Estado de Baja California Sur, Dir. Cult., Baja California Sur, Gobierno, 203 pp.
- ROGERS, A., R., y Harpending, H., C., 1992, Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences, *Molecular Biology and Evolution*, 9:552-569.
- RONQUIST, F. y Huelsenbeck, J., P., 2003, MrBayes3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models, *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- ROSSMAN, D., A., Ford, N., B. y Seigel, R., A., 1996, *The gartersnakes: evolution and ecology*, Norman, OK: University of Oklahoma Press, 339 pp.
- ROTH, E., L., 1976, A new species of pocket mouse (*Perognathus*: Heteromyidae) from the Cape Region of Baja California Sur, Mexico, *Journal of Mammalogy* 57: 562-566.
- SAMBROOK, J., Fritsch, E., F. y Maniatis, T., 1989, *Molecular Cloning: a laboratory manual*, 2a ed., Cold spring Harbor, NY, 1626 pp.
- SANDERSON, M., J., y Donoghue, M., F., 1994, Shifts in diversification rate with the origin of angiosperms, *Science* 264:1590-1593.
- SAVAGE, J., M., 1960, Evolution of a Peninsular Herpetofauna, *Syst. Zool.* 9: 184–212.
- SCHMIDLY, D., J., 1977, *The mammals of Trans-Pecos Texas*, Texas A&M University Press, College Station.

- SCHNEIDER, S., Roessli, D. y Excoffier, L., 2000, Arlequin: a software for population genetics data analysis, version 2.001, Geneva: Genetics and Biometry Lab, Department of Anthropology, University of Geneva.
- SHREVE, F., 1942, The desert vegetation of North America, *Bot. Rev.* 8: 195–246.
- SINCLAIR, E., A., Bezy, R., L., Bolles, K., Camarillo, J., L., Crandall, K., A. y Sites Jr., J., W., 2004, Testing species boundaries in an ancient species complex with deep phylogeographic history: genus *Xantusia* (Squamata: Xantusiidae). *American Naturalist* 163:396–414.
- SLATKIN, M., y Hudson, R., R., 1991, Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations, *Genetics*, 129:555-562.
- SMITH, M., F., 1998, Phylogenetic relationships and geographic structure in pocket gophers in the genus *Thomomys*, *Mol. Phylogen. Evol.* 9:1-14.
- SMITH, M., F. y Patton, J., L., 1980, Relationships of pocket gopher (*Thomomys bottae*) populations of the lower Colorado River, *J. Mammal.* 61:681-696.
- SMITH, M., F. y Patton, J., L., 1988, Subspecies of pocket gophers: casual base for geographic differentiation in *Thomomys bottae* *Syst. Zool.* 37:163-178.
- STONE, L., Dayan, T. y Simberloff, D., 2000, On desert rodents, favored states, and unresolved issues: scaling up and down regional assemblages and local communities, *Am. Nat.* 136: 322-328.
- SWOFFORD, D., L., 2000, PAUP: phylogenetic analysis using parsimony, version 4.0b10, Sunderland, MA: Sinauer Associates
- TAJIMA, F., 1989a, Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA Polymorphism, *Genetics* 123:585-595.
- TAJIMA, F., 1989b, The effect of change in population size on DNA polymorphism, *Genetics*, 123:597-601.
- TAVARÉ, S., 1986, Some probabilistics and stadistical problems in the analysis of DNA sequences, In: Miura, R., M. ed., some mathematical questions in biology-DNA sequence analysis, Providence, RI: American Mathematics Society, 57-86.

- TERSHEY, B., R., Breese, D., y Croll, D., A., 1997, Human perturbations and conservation strategies for San Pedro Martir Island, Islas del Golfo de California Reserve, Mexico, *Environmental Conservation* 24, 261–278.
- TERSHEY, B., R., Bourillon, L., Metzler, L. y Barnes, J., 1999. A survey of ecotourism on islands in northwestern Mexico. *Environment Conservation* 26, 212–217.
- TRUJANO-Álvarez, A., L., 2000, Estudio del ámbito hogareño de la comunidad de heterómidos del matorral sarcocaula en La Paz, Baja California Sur, México, Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 50 pp.
- TRUJANO-Álvarez, A., L., 2003, Análisis Taxonómico de *Thomomys bottae* en la Región Magdalena-Vizcaíno de Baja California Sur, México, Tesis de Maestría, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C., México.
- UPTON, D., E. Y Murphy, R., W., 1997, Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) based on mtDNA sequences: support for a midpeninsular seaway in Baja California, *Molecular Phylogenetics and Evolution* 8: 104-113.
- VÁZQUEZ, M., R., 1999, Estudios sobre la arquitectura de las madrigueras de *Chaetodipus baileyi* (Rodentia: Heteromyidae) en la zona norte de La Paz, Baja California Sur, México, Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 71 pp.
- VÁZQUEZ-Domínguez, E., 2002, Phylogeography, historical patterns and conservation of natural areas, In: *Protected areas and the regional planning imperative in North America*: 369–378 (G. Nelson, J. C. Day, L. M. Sportza, J. Loucky & C. Vázquez, Eds.). Univ. of Calgary Press, Canada.
- VÁZQUEZ-Domínguez, E., 2007, Filogeografía y vertebrados, In: *La Ecología molecular de plantas y animales*: 441–466 (L. Eguiarte, V. Souza, & X. Aguirre, Eds.). INE, México.
- VILLA-R., B. y Cervantes, F., A., 2003, Los mamíferos de México, Grupo Editorial Iberoamérica e Instituto de Biología, UNAM, México.
- WALPOLE, D., K., Davis, S., K. y Greenbaum, I., F., 1997, Variation of mitochondrial DNA in populations of *Peromyscus eremicus* from the Chihuahuan and Sonoran

- deserts, *J. Mammal.* 78:397-404.
- WALLACE, A., R., 1876, The geographical distribution of animals with a study of the relation of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's Surface, 2 vol., London: Macmillan.
- WILLIAMS, D., F., Genoways, H., H., y Braun, J., K., 1993, Taxonomy and systematics, In: Genoways, H., H., Brown, J., H., eds., *Biology of the Heteromyidae*, Special publications No. 10, American Society of Mammology 38–197.
- WILSON, D., E., y Reeder, D., M., (eds.), 2005, *Mammals Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*, Tercera Edición, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- WILSON, D., E., Cole, J., D., Nichols, R., R., y Foster, M., S., 1996, *Measuring and monitoring biological diversity standard methods for mammals*, Smithsonian Institution Press, 409 pp.
- WHORLEY, J., R., Álvarez-Castañeda, S., T. y Kenagy, G., J., 2004, Genetic structure of desert ground squirrels over a 20-degree-latitude transect from Oregon through the Baja California peninsula, *Molecular Ecology*, 13 (9) 2709-2720.
- ZINK, R., M., Kessen, A., E., Line, T., V. y Blackwell-Rago, R., C., 2001, Comparative phylogeography of some aridland birds species, *Condor* 103:1-10.

Apéndice I.

No. localidad	Localidad de campo	Coordenadas geográficas		especies colectadas			
				<i>C. siccus</i>	<i>C. rudinoris</i>	<i>C. spinatus</i>	<i>Dipodomys merriami</i>
1	5.6S 1.6W Los Planes	23.925472	-109.917027	45	8		
2	4.3S Los Planes	23.928361	-109.935805	27	18		
3	5S 1.6W Los Planes	23.92325	-109.9535	27	18		
4	3.1S 4W Los Planes	23.937111	-109.897166	16	2		
5	6S 2.8W Los Planes	23.913055	-109.907333	5	14		
6	3.7S 1E Los Planes	23.933416	-109.948027	9	2		
7	2.5S Los Planes	23.944611	-109.936388		9		
8	2.4S 1W Los Planes	23.944861	-109.926027		10		
9	1.3S 0.8W Los Planes	23.954944	-109.927888		10		
10	10.8S 3.7W Los Planes	23.870361	-109.971111	9	2		1
11	10.6S 3W Los Planes	23.872916	-109.990611	9	3		
12	10.4S 5.5W Los Planes	23.870833	-109.966333	31	1		
13	9.2S 3.1W Los Planes	23.882833	-109.966305	16		1	
14	10.3S 7.4W Los Planes	23.874222	-110.009111	10		5	
15	10.4S 5.9W Los Planes	23.872805	-109.991444	11	1		
16	10.8S 7.8W Los Planes	23.871222	-110.013611	9			
17	11.6S 2.8E Los Planes	23.861277	-109.907527		3	8	
18	11S 2.5E Los Planes	23.867416	-109.911361	4		2	
19	11.8S 0.6E Los Planes	23.859883	-109.930033	7			
20	9.1S 2.9E Los Planes	23.885055	-109.907361	2	1	8	
21	7.5S 7.6W Los Planes	23.900583	-110.012194	9	1	1	
22	7.4S 8.6W Los Planes	23.899027	-110.021833	4	2	3	
23	7S 8W Los Planes	23.904416	-110.01675	9		2	
24	8.7S 8W Los Planes	23.889305	-110.018333	7			
25	7S 9.7W Los Planes	23.904388	-110.032111			12	
26	5.7S 8.1W Los Planes	23.915583	-110.016444	8	4		3
27	2.8S 7.1W Los Planes	23.944055	-110.006083	9	3		3
28	0.5S 6.1W Los Planes	23.962555	-109.997833	16	2		
29	7N Los Planes	24.026166	-109.934	2			
30	5.3N Los Planes	24.01525	-109.933416	11			
31	3.1N 2.6W Los Planes	23.995944	-109.961694	7	3		
32	8.1N 6.3E Los Planes	24.037722	-109.872972	6			
33	6N 2E Los Planes	24.020722	-109.917555	11			
34	5N 5W Los Planes	24.010333	-109.887666		1	5	
35	16.1N 6.4W Los Planes	24.112166	-110			4	
36	6N 8O Los Planes	24.022666	-110.014611	5		5	

37	10N 10W Los Planes	24.061277	-110.034583		12
38	2.2S, 22.6W Los Planes	23.94775	-110.158583		1
39	4.7N 22.1W Los Planes	24.009388	-110.153		2
40	10.1N 18.5W Los Planes	24.060777	-110.118138		2
41	12.4N 17.7W Los Planes	24.079475	-110.109838	1	2
42	0.5N 0.9W Boca del Alamo	23.898444	-109.812416		3
43	3.3S 9.7E Los Planes	23.934694	-109.840277		3
44	2S 7.7E Los Planes	23.944333	-109.859833		4

Apéndice II.

Haplotipo	Localidad de campo	Coordenadas geográficas		Catálogo CIB
1	Isla Cerralvo	24.161111	-109.863889	230, 235
	3.7 km S, 1 km E, Los Planes	23.933416	-109.948027	19343
2	Isla Cerralvo	24.155501	-109.869274	16065, 16070
3	Isla Cerralvo	24.155501	-109.869274	16066
4	Isla Cerralvo	24.155501	-109.869274	16067, 16068
5	Isla Cerralvo	24.155501	-109.869274	16069
6	8.1 km N, 6.3 km E, Los Planes	24.037722	-109.872972	19305
	6 km N, 2 km E, Los Planes	24.020722	-109.917555	19314
	5.3 km N, Los Planes	24.01525	-109.933416	19323
7	8.1 km N, 6.3 km E, Los Planes	24.037722	-109.872972	19304
8	7 km N, Los Planes	24.026166	-109.934	19306
9	7 km N, Los Planes	24.026166	-109.934	19307
	6 km N, 2 km E, Los Planes	24.020722	-109.917555	19310, 19308, 19313
	5.3 km N, Los Planes	24.01525	-109.933416	19325
10	6 km N, 2 km E, Los Planes	24.020722	-109.917555	19309, 19312
11	6 km N, 2 km E, Los Planes	24.020722	-109.917555	19311
12	5.3 km N, Los Planes	24.01525	-109.933416	19327
	Ensenada de Muertos	23.999222	-109.826944	5600
	3.7 km S, 1 km E, Los Planes	23.933416	-109.948027	19339
	4.3 km S, Los Planes	23.928361	-109.935805	18656, 18657
	5.6 km S, 1.6 km W, Los Planes	23.925472	-109.917027	18665
	8.7 km S, 8 km W, Los Planes	23.889305	-110.018333	19466
	10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes	23.874222	-110.009111	19492
13	5.3 km N, Los Planes	24.01525	-109.933416	19320
14	5.3 km N, Los Planes	24.01525	-109.933416	19322
15	5.3 km N, Los Planes	24.01525	-109.933416	19329
	4.3 km S, Los Planes	23.928361	-109.935805	18651, 18659
	5 km S, 1.6 km W, Los Planes	23.92325	-109.9535	18662
16	Ensenada de Muertos	23.999222	-109.826944	5601, 5604, 5603
	6 km S, 2.8 km W, Los Planes	23.913055	-109.907333	19447
17	Ensenada de Muertos	23.999222	-109.826944	5602
	3.7 km S, 1 km E, Los Planes	23.933416	-109.948027	19342
	4.3 km S, Los Planes	23.928361	-109.935805	18654, 18661, 18658
	5.6 km S, 1.6 km W, Los Planes	23.925472	-109.917027	18669
	7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes	23.900583	-110.012194	19451, 19452
	9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes	23.882833	-109.966305	19476, 19470
	10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes	23.874222	-110.009111	19494, 19489

	11.8 km S, 0.6 km E, Los Planes	23.859883	-109.930033	19511
18	2.5 km S, Los Planes	23.944611	-109.936388	19334
19	4.3 km S, Los Planes	23.928361	-109.935805	18653
	7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes	23.900583	-110.012194	19459
20	4.3 km S, Los Planes	23.928361	-109.935805	18650, 18652
21	4.3 km S, Los Planes	23.928361	-109.935805	18660
22	5 km S, 1.6 km W, Los Planes	23.92325	-109.9535	18663
23	5.6 km S, 1.6 km W, Los Planes	23.925472	-109.917027	18665
24	5.6 km S, 1.6 km W, Los Planes	23.925472	-109.917027	18668
25	5.6 km S, 1.6 km W, Los Planes	23.925472	-109.917027	18664
26	5.6 km S, 1.6 km W, Los Planes	23.925472	-109.917027	18667
	9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes	23.882833	-109.966305	19471
27	5.6 km S, 1.6 km W, Los Planes	23.925472	-109.917027	18666
28	6 km S, 2.8 km W, Los Planes	23.913055	-109.907333	19436
29	6 km S, 2.8 km W, Los Planes	23.913055	-109.907333	19440
30	6 km S, 2.8 km W, Los Planes	23.913055	-109.907333	19441, 19445
31	6 km S, 2.8 km W, Los Planes	23.913055	-109.907333	19442
32	7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes	23.900583	-110.012194	19453
33	7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes	23.900583	-110.012194	19456
34	7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes	23.900583	-110.012194	19460
35	8.7 km S, 8 km W, Los Planes	23.889305	-110.018333	19464, 19467
	9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes	23.882833	-109.966305	19474
	1.3 km S, 0.8 km W, Los Planes	23.954944	-109.927888	19332
36	8.7 km S, 8 km W, Los Planes	23.889305	-110.018333	19461
37	8.7 km S, 8 km W, Los Planes	23.889305	-110.018333	19465
38	8.7 km S, 8 km W, Los Planes	23.889305	-110.018333	19463
39	9.1 km S, 2.9 km W, Los Planes	23.885055	-109.907361	19468, 19469
	10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes	23.874222	-110.009111	19486
40	10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes	23.874222	-110.009111	19490
41	10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes	23.874222	-110.009111	19491
42	1.3 km S, 0.8 km W, Los Planes	23.954944	-109.927888	19331
43	11.8 km S, 0.6 km E, Los Planes	23.859883	-109.930033	19512