

Programa de Estudios de Posgrado

**ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y
GENÉTICA DE *Thomomys bottae* (RODENTIA:
GEOMYIDAE) DE LA SIERRA DE LA LAGUNA, BAJA
CALIFORNIA SUR, MÉXICO**

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

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

p r e s e n t a

Evelyn Patricia Rios Mendoza

La Paz, B. C .S., Enero del 2007.

**ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y GENÉTICA DE
Thomomys bottae (RODENTIA: GEOMYIDAE) DE LA SIERRA DE
LA LAGUNA, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO**

POR

EVELYN PATRICIA RIOS MENDOZA

DIRECTOR: DR. SERGIO TICUL ÁLVAREZ CASTAÑEDA

COMITÉ TUTORIAL

DR. SERGIO TICUL ÁLVAREZ CASTAÑEDA

DR. ALEJANDRO MAEDA MARTÍNEZ

DR. GOPAL MURUGAN

DR. FRANCISCO GONZÁLEZ CÓZATL

DRA. ELIZABETH ARELLANO ARENAS

JURADO DE EXAMEN DE GRADO

DR. SERGIO TICUL ÁLVAREZ CASTAÑEDA

DR. ALEJANDRO MAEDA MARTÍNEZ

DR. GOPAL MURUGAN

DR. FRANCISCO GONZÁLEZ CÓZATL

DRA. ELIZABETH ARELLANO ARENAS

SUPLENTES: DR. PEDRO CRUZ HERNÁNDEZ

DR. HUMBERTO MEJÍA RUÍZ

RESUMEN

La variación entre individuos de una misma especie es la base de los procesos evolutivos de los seres vivos; es por ello, que ha sido estudiada desde distintos niveles. Los geómidos se han distinguido por ser un grupo particularmente diverso, presentan gran variación fenotípica y genética por lo que resultan ser un interesante sujeto de estudio para conocer los procesos de micro-evolución. *Thomomys bottae* se distribuye ampliamente en la península de Baja California, incluyendo el área comprendida por la Sierra de La Laguna. En el presente trabajo se evaluó la variación genética (500 pb del citocromo *b*), morfológica y morfométrica de poblaciones de *T. bottae* expuestas a distintas condiciones de hábitat con el fin de analizar la influencia del ambiente sobre la morfología y estructura genética de la especie en la región, así como probar la hipótesis de que la coloración del pelaje dorsal de los individuos subadultos tiene un amplio intervalo cuyos colores extremos son perdidos a una edad adulta por causa de selección natural y que los machos son más expuestos a depredación por lo que su coloración resulta ser más homogénea. El análisis genético identificó 34 haplotipos los cuales no se agrupan monofiléticamente por hábitat; más de la mitad de la varianza se encuentra entre individuos de poblaciones locales y sólo se explica el 0.6% por las diferencias de hábitat, por lo que no hay estructura genética, siendo las poblaciones genéticamente similares. Los individuos del bosque templado son de una talla mayor, con una coloración más oscura y diversa; los de la selva baja caducifolia son los más pequeños y los del matorral xerófilo más claros. En las poblaciones con distribución más sureña, en los hábitats de bosque templado y los matorrales xerófilos urbano y tropical, los subadultos presentaron mayor dispersión en la coloración de su pelaje; en el matorral costero mediterráneo y el desierto arenoso los adultos fueron más

variables. Los individuos tienden a asemejarse a la coloración pálida del suelo seco de su hábitat, excepto en el bosque templado, donde los individuos se parecen al color del suelo húmedo. Las hembras resultaron ser más variables en coloración que los machos. A causa de las diferencias en los resultados obtenidos para los distintos hábitats no se puede atribuir la coloración de los adultos a un efecto de selección por depredación, ya que otras fuerzas selectivas pueden estar operando. No se encontraron diferencias en la forma craneal entre poblaciones. *T. b. alticolus*, la población restringida al bosque templado, no presenta características diagnósticas para ser reconocida como una subespecie válida y se considera sinónima de *T. b. anitae*, con una distribución que incluye todo el extremo sur de la península de Baja California, desde San Ignacio hasta Los Cabos.

Palabras clave: camuflaje, citocromo *b*, coloración, diferencias ambientales, homogeneidad genética, subespecies, tuzas

ABSTRACT

Variation among individuals is the base of evolutionary processes in the species. This is why for it has been studied from different levels. Pocket gophers are a particularly diverse group that shows great phenotypic and genetic variation, which makes them an interesting subject of study to know the micro-evolution processes. *Thomomys bottae* is widely distributed in the peninsula of Baja California, including the Sierra de La Laguna area. In this study, genetic (500 bp of cytochrome *b*), morphologic and morphometric variations of *T. bottae* populations inhabiting different habitats were evaluated to analyze the influence of the environment on the morphology and genetic structure of the species in the region, as well as to prove the hypothesis that dorsal pelage coloration of subadult individuals, whose extreme colors are lost to an adult age because of natural selection, has an ample interval and that the males are more exposed to predation; therefore, their coloration is more homogeneous.

The genetic analysis identified 34 haplotypes which are not grouped in monophyly by habitat; more than half of the variance is explained for differences among individuals of local populations and 0.6% by habitat differences; therefore, there is no genetic structure, so the populations are genetically similar. The individuals from temperate forest are the largest in size, with a darker and diverse coloration; those of tropical deciduous forest are the smallest, and those of the desert scrub are lighter. In the southern populations of temperate forest and urban and tropical desert scrubs, subadults have a larger variation in pelage coloration; in the Mediterranean coastal scrub and the sandy desert the adults were more variable. Individuals tend to resemble to the light coloration of the dry soil of their habitat, except in the temperate forest, where individuals are like the color of moist soil. Females are more variable in coloration than males. Because of the obtained differences in

the results for the different habitats, the coloration of adults cannot be attributed to selection by predation since other selective forces can be operating. There are no differences in the shape of skull among populations. There are no diagnostic characteristics to recognize *T. b. alticolus* population restricted to the temperate forest as a valid subspecies and we consider it a synonymous of *T. b. anitae*, with a distribution in the southern end of the peninsula of Baja California from San Ignacio to the Cape region.

Key words: camouflage, coloration, cytochrome *b*, environmental differences, genetic homogeneity, pocket gopher, subspecies

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada con registro No. 158497 de septiembre del 2003 a agosto del 2006.

Al Programa de Posgrado del CIBNOR por las facilidades para desarrollar y culminar mis estudios de doctorado y a todo su personal por su amistad y disposición.

Al proyecto institucional del CIBNOR “Importancia ecológica y taxonómica de conservación para el noroeste de México clave PC 4.1, por el financiamiento para realizar esta investigación.

Agradezco enormemente la beca otorgada por el Dr. José Álvarez del Villar y Clemencia Guirón de Álvarez, ya que fue fundamental para mi estancia durante todos estos años en la cd. de La Paz.

Al Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda por la dirección de la presente tesis, por todas sus enseñanzas, por sus continuos empujones para que sea alguien productiva, pero sobre todo por su invaluable amistad.

Al Dr. James L. Patton por su guía incondicional durante mis estudios sobre las “pocket gophers”.

A los Doctores Francisco X. González-Cózatl y Elizabeth Arellano Arenas por su apoyo y asesoría durante mi estancia en el CEAMISH de la UAEM y por su amistad.

A los Doctores Alejandro Maeda Martínez y Gopal Murugan por aceptar formar parte del comité tutorial, por su tiempo invertido en la revisión de mi trabajo y todos sus comentarios.

Al Téc. Franco Cota por su entusiasmo al cavar hoyos haciendo amenas las colectas y por abrirme las puertas de su casa y “El Capricho”.

Al grupo de “Pequeños Mamíferos” del CIBNOR por su apoyo en el trabajo de campo y procesamiento del material colectado.

A todos mis amigos y compañeros del CIBNOR con quienes he compartido buenos y no gratos momentos, en especial a aquellos que siempre estuvieron ahí dispuestos a desatorame en el momento justo: Moncho (Vecinito), Julio, Poncho, Nacho, Ana, Rox y Yorch.

A los grandes amigos que mi estancia en Cuernavaca me regaló: Rachel, Chema y Alejandro.

A la familia que encontré en KAELMET, gente entusiasta y aventurera con quienes compartí grandes momentos en campamentos, escaladas, caminatas, fiestas y un sin fin de anécdotas inyectándole energía a mi vida y la emoción que me hacía falta en la recta final de mis estudios de doctorado. En especial a Eduardo Maciel (Lalo), Hugo Sánchez (Huguito), Iván Manriquez (Taliván) y Montserrat Meza (Monche). “Tepocata forever”

A mi familia por su apoyo, confianza y entusiasmo.

A Dios, por dejarme existir...

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	
ABSTRACT	
AGRADECIMIENTOS	
INDICE DE FIGURAS	
INDICE DE TABLAS	
I. INTRODUCCIÓN	9
1.1 ¿Por qué estudiar la variación?	11
1.2 Características de la especie <i>Thomomys bottae</i>	12
1.3 Antecedentes sobre estudios de variación en geómidos	13
1.4 Importancia del área de estudio	16
II. HIPÓTESIS DE TRABAJO	17
III. OBJETIVOS	18
3.1. Objetivo general	18
3.2. Objetivos particulares	18
IV. VARIACIÓN GENÉTICA Y PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE <i>Thomomys bottae</i> A GRADIENTES ALTITUDINALES DE LA SIERRA DE LA LAGUNA Y VALIDEZ SUBESPECÍFICA	19
4.1. ÁREA DE ESTUDIO	20
4.1.1. Fisiografía	20
4.1.2. Suelos	21
4.1.3. Precipitación	21
4.1.4. Clima	22
4.1.5. Vegetación	23
4.2. MATERIAL Y MÉTODOS	25
4.2.1. Trabajo de campo	25
4.2.2. Trabajo de laboratorio	25
4.2.2.1. Técnicas de laboratorio	25
4.2.2.2. Análisis genético	27
4.2.2.3. Análisis de coloración	30
4.2.2.4. Análisis de la estructura del suelo	32
4.2.2.5. Análisis morfométrico	33
4.3. RESULTADOS	34
4.3.1. Variación genética	34
4.3.2. Variación en coloración	35
4.3.2.1. Variación en la coloración del pelaje entre hábitats	35
4.3.2.2. Relación de la coloración del pelaje con la del suelo	39
4.3.3. Estructura del suelo	42
4.3.4. Variación en morfometría	45
4.4. DISCUSIÓN	49
4.5. CONCLUSIONES	56
V. VARIACIÓN DE LA COLORACIÓN DEL PELAJE DORSAL EN <i>Thomomys</i> <i>bottae</i>	57
5.1. ÁREA DE ESTUDIO	60

5.2. MATERIAL Y MÉTODOS	62
5.2.1. Muestras	62
5.2.2. Determinación de la edad	62
5.2.3. Registro de la coloración	63
5.2.4. Análisis de coloración	63
5.3. RESULTADOS	66
5.3.1. Variación de la coloración por clases de edad.....	66
5.3.2. Análisis de la coloración entre individuos y suelo	67
5.3.3. Variación de la coloración entre sexos	69
5.4. DISCUSIÓN.....	73
5.5. CONCLUSIONES.....	79
VI. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES.....	81
VII. PERSPECTIVAS	84
VIII. LITERATURA CITADA	86
APÉNDICE I	94
ANEXO	97
PUBLICACIONES DERIVADAS DEL TRABAJO DE INVESTIGACIÓN DE TESIS	97

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Ubicación del área de estudio.....	24
Fig. 2. Ubicación de sitios de colecta.....	28
Fig. 3. Red de 34 haplotipos identificados.....	37
Fig. 4. Patrón de coloración dorsal en individuos de tres tipos de hábitat.....	41
Fig. 5. Gráfico de los CP-I y CP-II extraídos del análisis de la coloración dorsal.....	43
Fig. 6. Patrón de coloración de los suelos (seco y húmedo) para los tipos de hábitat.....	44
Fig. 7. Representación gráfica de los CP-I y CP-II extraídos del análisis de componentes principales para las variables craneales.....	48
Fig. 8. Localidades de los especímenes analizados de la península de Baja California.....	61
Fig. 9. Gráfico de los componentes CP-I y CP-II del análisis de componentes principales para la coloración del pelaje de los adultos y subadultos por localidad.....	70
Fig. 10. Gráfico de los componentes CP-I y CP-II del análisis de componentes principales para la coloración del pelaje de los adultos, subadultos y del suelo (seco y húmedo), por localidad.....	71

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Localidades de colecta y tipos de hábitat.....29

Tabla II. Registros de coloración del pelaje dorsal de los individuos y del suelo.....38

Tabla III. Valores de media \pm error estándar de los datos de brillo para las coloraciones del suelo y pelaje dorsal.....40

Tabla IV. Textura y composición de partículas del suelo para cada tipo de hábitat.....42

Tabla V. Valores de media y error estándar para cada variable craneal por población....47

Tabla VI. Valores de dispersión del brillo del pelaje entre edades.....69

Tabla VII. Valores de dispersión del brillo del pelaje entre sexos.....72

I. INTRODUCCIÓN

1.1 ¿Por qué estudiar la variación?

La variación entre individuos ha sido el elemento fundamental en los procesos evolutivos de los seres vivos. El primer postulado de Darwin sobre el origen de las especies se refiere a la variación entre individuos de una misma especie. Al existir variación entre individuos de una población, los descendientes presentarán un éxito diferencial en su supervivencia y/o en aspectos reproductivos; por lo tanto, algunos rasgos serán heredados a los descendientes en mayor frecuencia que otros (Freeman y Herron, 2001).

Al ser la materia prima de la evolución, la variación ha sido estudiada persistentemente y abordado desde distintos niveles como lo son el morfológico (coloración y forma de estructuras), morfométrico (medidas somáticas o craneales), cariológico (número y forma de cromosomas), bioquímico (enzimas) y molecular (ácidos nucleicos; Santos-Moreno y Hortelano, 1997). Cada una de estas aproximaciones ha sido capaz de evidenciar los grados de variación que han llevado a los organismos al proceso de diversificación y especiación.

Entre los mamíferos, los roedores son el grupo más diverso. Las tuzas, miembros de la familia Geomyidae, se han distinguido por presentar una gran variabilidad fenotípica y genética (Nowak, 1999; Wilson y Ruff, 1999; Smith, 1998). Esta característica las hacen un interesante sujeto de estudio para conocer los procesos de micro-evolución. Los niveles de diversificación genética dentro de la especie *Thomomys bottae* han resultado ser de dos a cinco veces mayores a los encontrados para la mayoría de poblaciones conespecíficas de mamíferos pequeños (Patton y Smith, 1990).

1.2 Características de la especie *Thomomys bottae*

Thomomys bottae tiene una distribución amplia, desde el sur de Oregon hasta la punta sur de la península de Baja California, por la costa oeste; por el este, desde el centro de la Gran Cuenca (Great Basin) y sur de las Montañas Rocallosas hacia el sur hasta el norte de México, en las tierras bajas de Sonora, Sinaloa, Chihuahua, Coahuila y Nuevo León (Patton, 1999). Debido a su extensa distribución, se considera que presenta una gran variabilidad morfológica, genética y de historia de vida. En general, *T. bottae* es un geómido de talla moderada, tendiendo a pequeña. Las poblaciones del sur de la península de Baja California presentan una coloración dorsal café amarillenta, con una línea media-dorsal más oscura.

El grado de diferenciación entre las poblaciones de *T. bottae*, es un reflejo de diversos factores interactuando entre los que destacan el bajo poder de dispersión que presentan los individuos como resultado de sus hábitos fosoriales, su distribución en forma de parches dependiente de la disponibilidad de suelos apropiados para su sistema de madrigueras, la gran variedad de hábitats en los que ocurren, su densidad poblacional relativamente baja, éxito reproductivo diferencial en machos, y un sesgo en la proporción sexual a favor de las hembras (Patton y Smith, 1989; Patton, 1999). Así mismo, las características de su entorno pueden influir en la variación morfológica encontrada en la especie. Individuos que habitan suelos suaves y profundos tienden a ser más grandes en talla corporal, en comparación con aquellos de suelos superficiales, duros y/o muy compactados (Patton, 1999).

Esta capacidad que presentan los geómidos para desarrollar distintos morfotipos como respuesta a condiciones ecológicas locales (Davis, 1938; Ingles, 1950; Savage, 1969;

Smith y Patton, 1984; Hadly, 1997) también se ha visto relacionada con la calidad nutricional que poseen los hábitats que ocupan, que para el caso de *T. bottae* incluye desde ambientes desérticos hasta alpinos (Patton y Brylski, 1987; Smith y Patton, 1988).

Como consecuencia de la extensa distribución de *T. bottae*, sus poblaciones exhiben un alto nivel de variación geográfica reconocible en caracteres morfológicos y en características genéticas (Smith, 1998). Cada una de estas poblaciones está adaptada para sobrevivir en un segmento ecológico muy pequeño del área total de distribución de la especie y forma una subespecie distinta, parcialmente aislada. En esta especie se han reconocido 195 subespecies, basándose principalmente en caracteres morfológicos como el tamaño corporal y la coloración del pelaje (Patton, 1993; Wilson y Ruff, 1999; Cheri y Colleen, 2004).

1.3 Antecedentes sobre estudios de variación en geómidos

En un estudio realizado sobre la variación morfológica de poblaciones de *T. bottae* genéticamente homogéneas (Patton y Brylski, 1987), se encontró que los individuos que habitan zonas con abundante alimento, como los monocultivos de alfalfa, resultan ser significativamente mayores que aquellos que habitan en zonas donde el alimento es escaso y de menor calidad. Los autores concluyeron que es necesario examinar críticamente casos de diferenciación morfológica para determinar la interrelación entre las respuestas fenotípicas a condiciones ambientales y el proceso genético, ya que las respuestas plásticas al ambiente pueden influenciar fuertemente la divergencia entre poblaciones locales que varían en las características de sus hábitats (Patton y Brylski, 1987). Adicionalmente, se ha observado que la selección natural, incluso en presencia de flujo genético entre las

poblaciones, puede favorecer una divergencia morfológica mayor que la encontrada en poblaciones aisladas por millones de años, y en algunos casos, aún más divergencia que entre especies congénicas (Smith *et al.*, 2001).

Poblaciones de *T. bottae* de California han sido analizadas para determinar su variación geográfica considerando variables morfológicas (coloración y morfología craneal) y genéticas (análisis cromosómico y de aloenzimas), obteniendo como resultado una reducción de 45 a 15 el número de subespecies registradas para el estado (Patton y Smith, 1990). En este mismo estudio, los autores proponen un concepto de subespecie para geómidos basado no únicamente en la coloración que presentan los individuos, sino por la combinación de relaciones genéticas cercanas y caracteres diagnósticos que comparten todos sus miembros, haciendo énfasis en que las características de forma craneal no deben ser relacionadas con el tamaño, ya que éste se ha visto enormemente relacionado con variación ecofenotípica (Patton y Smith, 1990). Por otra parte, también se ha sugerido que aquella población que presenta cierta singularidad adaptativa, reflejada en diferencias genéticas, en relación a otras poblaciones de la misma especie, puede ser considerada como una unidad evolutiva significativa (ESU por sus siglas en inglés, Ryder, 1986; Waples, 1991).

La relación del color del pelaje de las tuzas con el del suelo en el que habitan ha sido motivo de estudio (Ingles, 1950; Kennerly, 1954; Patton, 1973; Krupa y Geluso, 2000), y se ha sugerido que la coloración del pelaje de los geómidos se asemeja al color del suelo fresco recién excavado de sus madrigueras como una adaptación de camuflaje para evitar a sus depredadores (Krupa y Geluso, 2000). En general, la coloración ha sido una característica crítica para diferenciar poblaciones en mamíferos, por lo que el color del pelaje ha sido la base para gran parte de la taxonomía infraespecífica de los geómidos

(Patton y Smith, 1990). Sin embargo, la descripción de subespecies basada en la morfología de unos pocos ejemplares, que en muchos de los casos se trata de individuos subadultos, ha sobreestimado el número real de poblaciones diferenciadas.

Para el extremo sur de de la península de Baja California, se tienen reportadas dos subespecies de *T. bottae*: *T. b. alticolus* (Allen, 1899), restringida a las partes altas de la Sierra de La Laguna, en un hábitat de bosque templado, y *T. b. anitae* (Allen, 1898), para las zonas de baja elevación en toda la costa sur de la península, incluyendo la vertiente del Pacífico y la del Golfo de California, en áreas con vegetación de selva baja caducifolia y matorral xerófilo (Fig. 1). Las descripciones de estas subespecies fueron basadas principalmente en caracteres morfológicos de coloración del pelaje, con únicamente cuatro ejemplares para *T. b. alticolus* y tres para *T. b. anitae*.

La revisión sistemática de *T. bottae* en el sur de la península de Baja California (Rios 2002) mostró que *T. b. alticolus* presenta características morfológicas particulares, tales como una talla mayor y un patrón de coloración más oscura. En los análisis de agrupación llevados a cabo, los especímenes de *T. b. alticolus* tendieron a separarse del resto de las poblaciones analizadas y debido a esto, Rios (2002) mantuvo como válida la subespecie *T. b. alticolus*. Sin embargo, es ese estudio faltó realizar una comparación detallada de *T. b. alticolus* contra individuos encontrados a lo largo del gradiente altitudinal de La Sierra de La Laguna, considerando un mayor tamaño de muestra para los análisis morfológicos y genéticos, para así poder contrastar las características de la población de *T. b. alticolus* con el concepto de subespecie propuesto por Patton y Smith (1990).

1.4 Importancia del área de estudio

La Sierra de la Laguna ha sido considerada como un centro de evolución reciente, y por su aislamiento, como una isla de vegetación rodeada de desierto; alberga flora y fauna con una alta riqueza específica e incidencia de especies y subespecies endémicas representando un hábitat de fauna neártica (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, sin fecha). Por las características propias de esta región de la península, resulta de gran interés y valor evolutivo el conocer el efecto del medio en la morfología, morfometría y estructura genética de poblaciones de *T. bottae* expuestas a distintas condiciones ambientales. La presente investigación pretende abordar este tema, esperando conocer las respuestas al medio de poblaciones de tuzas evaluando la variación morfológica y genética de individuos provenientes de distintos hábitats con una segregación altitudinal: bosque templado, selva baja caducifolia y matorral xerófilo; así como el valorar si la población restringida en las partes altas de la Sierra de La Laguna reúne las características suficientes para ser considerada como una subespecie.

II. HIPÓTESIS DE TRABAJO

Es probable encontrar una diferenciación genética y morfológica local en los individuos de *Thomomys bottae* que ocurren en la Sierra de La Laguna, con relación al aislamiento espacial causado por diferencias de elevación y de hábitat. Así mismo, se propone que los individuos que habitan en la selva baja caducifolia presenten características morfológicas y morfométricas intermedias a las de las poblaciones del bosque templado y matorral xerófilo, por ser la selva baja el hábitat de transición entre los otros dos, de tal manera que se espera encontrar un gradiente en las variables observadas.

A causa de una selección en contra sobre los individuos adultos con un pelaje conspicuo, se espera encontrar que los individuos subadultos presenten una mayor variación en la coloración de su pelaje; así mismo, que las hembras sean aún más diversas en coloración en relación a los machos, ya que son éstos quienes tienen que dispersarse a mayores distancias para buscar un nuevo territorio siendo más expuestos a depredadores.

III. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Estimar los niveles de variación morfológica, morfométrica y genética de individuos de *Thomomys bottae* expuestos a distintos tipos de hábitat (bosque templado, selva baja caducifolia y matorral xerófilo) para evaluar su respuesta fenotípica a diferentes ambientes y discutir la validez subespecífica de *T. b. alticolus*.

3.2. Objetivos particulares

- Evaluar los grados de diferenciación morfológica entre poblaciones de *T. bottae* que ocurren en hábitats de bosque templado, selva baja caducifolia y matorral xerófilo, sobre la base de la coloración del pelaje y forma craneal.
- Conocer la variabilidad genética de las poblaciones mediante el análisis de 500 pares de bases del gen mitocondrial citocromo *b*.
- Establecer si existe relación entre la variación morfológica y morfométrica de los individuos con los tres tipos de hábitat.
- Evaluar la variación en la coloración del pelaje entre distintas clases de edad y sexos de individuos provenientes de distintos hábitats.
- Discutir la validez de la subespecie *T. b. alticolus*.

IV. VARIACIÓN GENÉTICA Y PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE *Thomomys bottae* A GRADIENTES ALTITUDINALES DE LA SIERRA DE LA LAGUNA Y VALIDEZ SUBESPECÍFICA

Thomomys bottae ocupa prácticamente todos los tipos de hábitats disponibles, desde el matorral desértico a nivel del mar hasta las comunidades alpinas presentes en altas elevaciones. A través de esta extensión de hábitats, la variabilidad en la proporción corporal y coloración del pelaje puede ser extrema, lo que ha llevado al reconocimiento taxonómico de una gran cantidad de razas locales (Patton y Smith, 1989). Es por ello, el interés del presente estudio de conocer los niveles de variación morfológica y genética de dicha especie para la región del sur de la península y evaluar la presencia de caracteres diagnósticos que pudieran validar la existencia de *T. b. alticolus*.

La distribución en parches de la especie a lo largo de toda el área comprendida por el sistema montañoso de La Sierra de La Laguna incluye un arreglo heterogéneo de paisajes y hábitats. El análisis de la variación dentro y entre estas poblaciones nos permitirá discernir entre respuestas fenotípicas a las condiciones ambientales (principalmente al tipo y condición del suelo y a la calidad del hábitat reflejada en abundancia y tipo de alimento) del fenotipo producto de la combinación genética.

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se localiza en el extremo meridional del estado de Baja California Sur (Fig. 1), se encuentra flanqueado por el Golfo de California hacia el este y el Océano Pacífico al oeste.

4.1.1. Fisiografía

La Sierra de La Laguna es un sistema montañoso, definido por un enorme bloque intrusivo orientado de norte a sur, que va desde El Triunfo hasta la punta de la Península, en Cabo San Lucas. De norte a sur es posible distinguir las Sierras La Victoria, con una altura mayor de 1,910 m, y Mata Gorda, San Bernardo, San Lorenzo y San Lázaro, con una elevación máxima de 1,590 m, que en conjunto conforman la Sierra de La Laguna. Es conocida con este nombre por existir una pequeña laguna cercana a su cumbre mayor de 2,090 m y que está situada al noreste de Todos Santos (Flores, 1998).

Esta cordillera se distingue por su cercenamiento producido por una serie de arroyos largos y paralelos que siguen fracturas noreste-suroeste que dan lugar a una serie de siete cañones. Estos arroyos desembocan casi perpendicularmente a dos drenes principales: arroyos Santiago y San José. Lo anterior, da lugar a un enorme bloque caído que define a los valles de Santiago y de San José (Flores, 1998). Son cinco los cañones que se encuentran en la vertiente del Golfo y, de acuerdo a su ubicación norte sur, son: Cañón de San Dionisio, La Zorra de Guadalupe, San Jorge, Agua Caliente y San Bernardo (Boca de la Sierra). Por la vertiente del Pacífico, son dos los cañones presentes, Las Pilitas (Santa Inés) y la Burrera (Arriaga y Ortega, 1988).

4.1.2. Suelos

Los tipos de suelo son de origen volcánico. En la Sierra de La Laguna es basáltico y en las partes bajas, también hay granítico. En general, los suelos de la región son de poca profundidad en las montañas, formados de material intemperizado, mientras que en las zonas cercanas a la costa son profundos y de origen aluvial. En las partes más abruptas dominan los litosoles en asociación con regosoles eútricos, es decir, suelos delgados y de poco desarrollo limitados por rocas; en algunas partes menos abruptas como los lomeríos y las pequeñas cadenas montañosas predominan los regosoles eútricos en asociación con litosoles. En la altiplanicie se asocian cambisoles eútricos, feozem háplicos y cambisoles húmicos. En la vega de La Laguna se encuentran suelos profundos y oscuros, que corresponden a cambisoles húmicos. En los arroyos se localizan los fluvisoles eútricos; en estas áreas son suelos profundos y presentan siempre fase pedregosa (Maya, 1988).

4.1.3. Precipitación

La precipitación ocurre de manera irregular, las lluvias son escasas, sin embargo, predomina un régimen de lluvias de verano, acentuado por los “chubascos” o ciclones originados en el Pacífico tropical. También se presentan lluvias de invierno procedentes de masas húmedas del norte, aunque en menor cuantía que las estivales, pues en esta área corresponden a menos de 10% de la precipitación total anual (León de la Luz *et al.*, 1999). Conforme se asciende de la costa a la sierra, los valores de los registros pluviométricos aumentan, la mayor incidencia de precipitación es en la franja montañosa, en la Sierra de La Laguna con un registro medio anual cercano a 600 mm. Las precipitaciones máximas

mensuales son en los meses de agosto y septiembre. El período de menor lluvia se presenta de abril a junio (INEGI, 1996).

4.1.4. Clima

La temperatura y humedad ambientales presentan sutiles diferencias entre las dos vertientes, principalmente al nivel de franja costera, siendo la costa del Pacífico menos cálida y más húmeda que la del Golfo de California, debido a que en la primera aún recibe influencia de la fría corriente de California.

En la Sierra de La Laguna, las isotermas medias anuales de menor valor son 16° y 18° C, las cuales son las más bajas para el estado de Baja California Sur, que se presentan en los sitios de mayor elevación del sistema montañoso. Las isotermas medias anuales 20° a 24° C, se localizan hacia Los Cabos, en el área de la Bahía San Lucas.

En la parte alta de la Sierra de La Laguna se presenta un clima templado subhúmedo, con una temperatura media anual de 14.7° C [templado subhúmedo C(w)]. En la base de la Sierra, que corresponde a la selva baja caducifolia, la temperatura media anual es de 22.7° a 22.4° C, con régimen de lluvias en verano con una precipitación anual de 506.6 mm, [muy seco, muy cálido y cálido Bw (h'); seco semi-cálido BSh; seco, muy cálido cálido] (Coria, 1988; Domínguez, 1992).

4.1.5. Vegetación

Las comunidades vegetales presentes en la zona de estudio (León de la Luz y Coria, 1992; INEGI, 1995; León de la Luz *et al.*, 1999; Fig. 1) y algunas especies representativas (Wiggins, 1980; INEGI, 1995; 1996) son:

Bosque templado. Comprende asociaciones de pino-encino, encino-pino y de encino. Ocupa una relativa reducida superficie sobre la Sierra de La Laguna y corresponde al tipo de bosques más áridos de los existentes en el país. Esta comunidad ha evolucionado de manera particular, ya que en ocasiones la serranía ha permanecido como una verdadera isla oceánica, debido a las continuas variaciones del nivel del mar que ha sufrido la península en su desarrollo geológico. La comunidad está compuesta de casi un 15% de especies endémicas en su flora vascular, y en ella participan mayoritariamente elementos de la flora californiana. Especies típicas son *Pinus lagunae*, *Quercus devia*, *Arbutus peninsularis*, *Nolina beldingui* y *Lepechinia hastata*.

Selva baja caducifolia. Se localiza típicamente sobre la ladera de la Sierra de la Laguna, en cañones y pie de montes, ocupando un intervalo altitudinal entre 100 y 1000 m. La comunidad recibe una aportación pluvial anual de 300 a 400 mm, que marca la diferencia con las comunidades xerófilas. Esta comunidad vegetal contiene la mayor diversidad de especies de la región, entre las que se encuentran: *Bursera* sp., *Lysiloma* sp., *Ipomoea* sp., *Eritrina* sp., y *Ceiba* sp.

Matorral xerófilo. Incluye dos subtipos de matorrales, el crasicaule y el sarcocaule. La comunidad recibe una aportación pluvial anual de 200 mm. El matorral crasicaule es definido por especies de tronco y ramaje grueso, generalmente tortuosos, con plantas vigorosas y de cobertura, incorpora varios elementos de afinidad tropical o subtropical. Ocupa principalmente las planicies aluviales. El matorral crasicaule está constituido

principalmente de cactáceas grandes con tallos aplanados o cilíndricos. Se distribuye a manera de manchones sobre llanuras costeras y lomeríos con bajadas, es típico de superficies desérticas en la península. La fisonomía de este matorral es con mayor frecuencia el cardonal (*Pachycereus pringlei*). Las especies que componen al matorral xerófilo de la región son: *Cyrtocarpa edulis*, *Stenocereus thurberi*, *Bursera microphylla*, *Jatropha cinerea*, *J. cuneata*, *Fouquieria diguetii*, *Opuntia cholla*, *Machaerocereus gummosus*, *Lycium* sp., *Encelia halimifolia* y *Frocactus* sp., *Cercidium floridu*, *Olneya tesota* y *Larrea tridentata*.

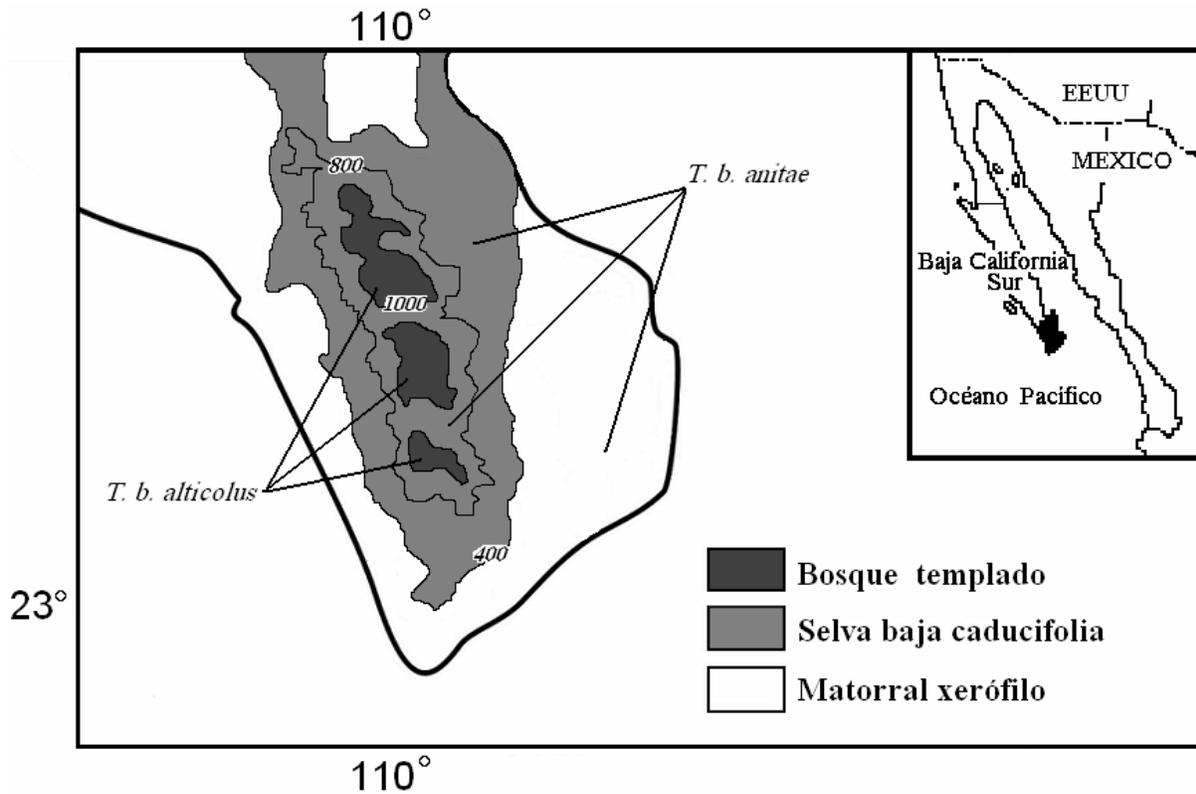


Fig. 1. Ubicación del área de estudio, tipos de vegetación y distribución de *Thomomys bottae*.

4.2. MATERIAL Y MÉTODOS

4.2.1. Trabajo de campo

Se realizaron diversas colectas de tuzas durante 2001-2005, en 18 localidades distribuidas a lo largo del gradiente altitudinal de La Sierra de La Laguna. Las localidades se encontraron comprendidas en los tres tipos de hábitats: bosque templado (a una elevada altitud); selva baja caducifolia (en una altitud media) y matorral xerófilo (a baja altitud; Fig. 2; Tabla I). Los sitios de colecta incluyeron las localidades tipo para *Thomomys bottae alticolus* y *T. b. anitae*.

Los ejemplares fueron colectados dentro de sus mismas galerías subterráneas colocando trampas para tuzas en la intersección de dos túneles. Las trampas fueron revisadas frecuentemente para recoger de manera pronta los organismos capturados y tomar así, lo más fresco posible, las muestras de tejido (hígado) que fueron preservadas en criotubos de 1.8 ml en nitrógeno líquido y en alcohol al 95%, debidamente etiquetados. Los ejemplares capturados se prepararon en taxidermia de la manera convencional (Hall, 1981). Las muestras en piel, cráneo y tejido ingresaron a la Colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB).

4.2.2. Trabajo de laboratorio

4.2.2.1. Técnicas de laboratorio

Se extrajo ADN genómico a partir de tejidos de hígado de 71 individuos provenientes de los tres tipos de hábitats, usando los protocolos del kit DNAease (QUIAGEN® Inc., Chatsworth, CA). El método de extracción consiste en la lisis total del tejido que al romper

las células y organelos deja libre el material genético. Mediante el uso de columnas se atrapa el ADN que después es utilizado como templado en la amplificación. Empleando la técnica de PCR, se amplificaron las 71 muestras para obtener fragmentos de 500 pb del gen mitocondrial citocromo *b* (cyt *b*), utilizando el par de primers MVZ05 (CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG) y MVZ16 (AAATAGGAA (A/G) TATCA (C/T) TCTGGTTT; Smith, 1998). Las reacciones de PCR fueron preparadas con 12.5 μ l de templado (10 ng), 4.4 μ l de ddH₂O, 2.5 μ l de cada primer (concentración de 10nM), 0.474 μ l de dNTPs (0.4 nM), 0.5 μ l de MgCl₂ (3 mM), 0.125 μ l de Taq polymerase, y 1x Taq buffer para un volumen final de 25 μ l. Las condiciones de amplificación consistieron de 3 minutos de desnaturalización inicial a 94°C seguida por 39 ciclos de desnaturalización a 94°C por 45 segundos, 1 minuto de alineación a 50°C, y 1 minuto de extensión a 72°C. Al final de los 39 ciclos se mantuvo una temperatura de 72°C por 10 minutos para permitir que se integren los dNTPs en una extensión final, para posteriormente mantener las muestras a 4°C.

La doble cadena de ADN se limpió usando el kit de purificación QIAquick PCR (QUIAGEN® Inc., Chatsworth, CA), cuyo protocolo se basa en el uso de columnas que recuperan del 90 al 95% del ADN extraído removiendo aquellos fragmentos de tamaño pequeño como son los primers y dNTPs, así como otras impurezas. El templado purificado fue secuenciado usando el primer MVZ05 en un secuenciador automático ABI PRISM 377 en el laboratorio de Evolución Molecular de la Universidad de California, Berkeley, o fue enviado a purificar y secuenciar a la Compañía Macrogen en Korea. Los cromatogramas fueron visualizados para limpiar y editar las secuencias, para posteriormente alinearlos utilizando el programa Sequencher ver. 4.1.4 para Windows (Gene Codes Corp., Ann

Arbor, MI, USA). Nueve secuencias adicionales fueron obtenidas del GenBank (Apéndice I), para un total de 80 secuencias a analizar.

4.2.2.2. Análisis genético

Las 80 secuencias parciales del *cyt b* fueron analizadas usando el programa de cómputo Collapse ver. 1.2 (disponible en <http://darwin.uvigo.es>) para determinar los haplotipos con el método de diferencias entre pares de bases. Se construyó la red de relaciones genealógicas entre haplotipos con el paquete TCS ver. 1.18 (Clement *et al.*, 2000). Un análisis de varianza molecular (AMOVA) fue realizado con el software Arlequin 2.000™ (Schneider *et al.*, 2000), para examinar el aporte jerárquico de haplotipos entre tipos de hábitat, dentro de cada hábitat y en la misma localidad; y así obtener los porcentajes de variación obtenidos directamente de la matriz de distancias cuadradas entre todos los pares de haplotipos (Excoffier *et al.*, 1992). La estructura genética fue estimada mediante F_{ST} (Weir y Cockerham, 1984). Se obtuvieron los valores de diversidad nucleotídica para las poblaciones en cada tipo de hábitat.

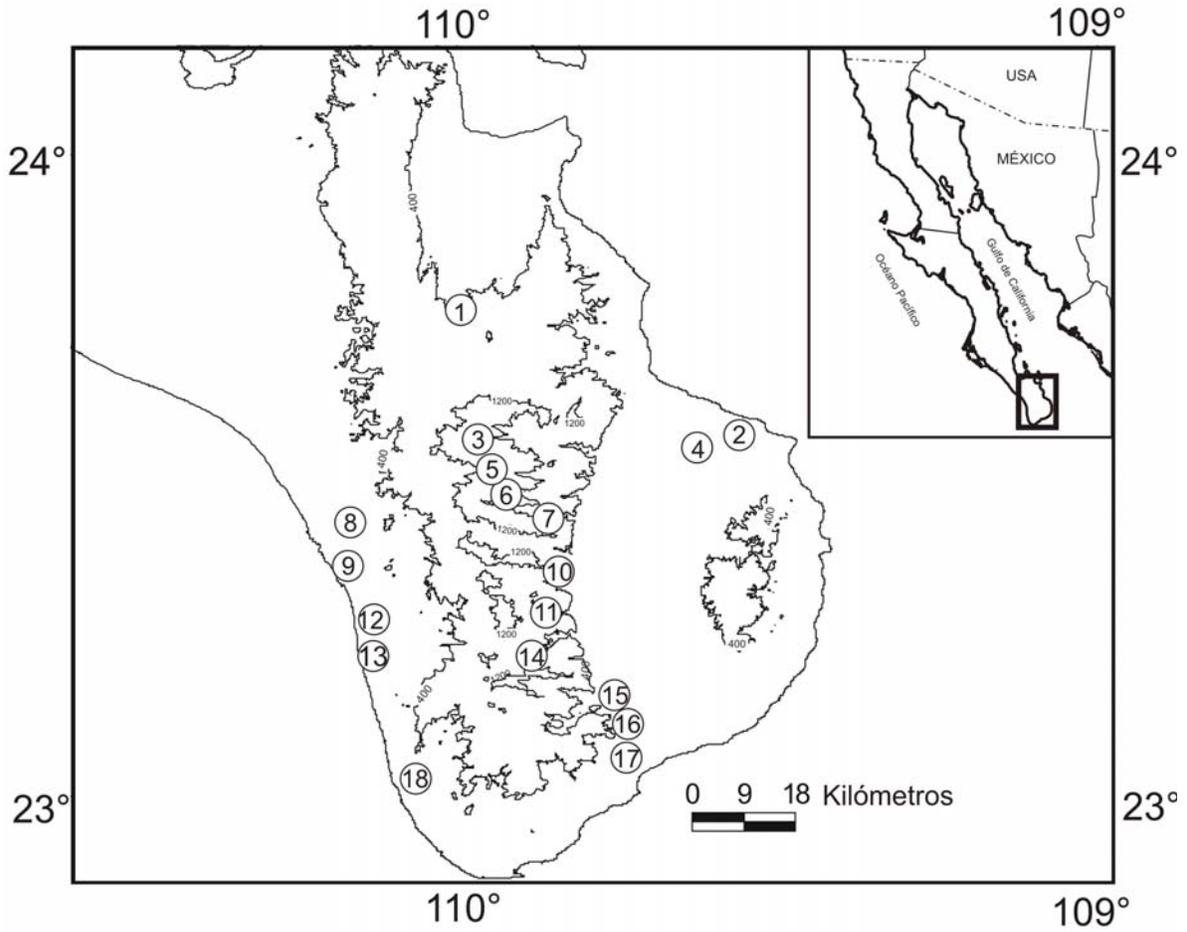


Fig. 2. Ubicación de sitios de colecta. Cada localidad se encuentra enumerada como en la tabla 1. Las curvas de nivel indican los 400 y 1200 msnm.

Tabla I. Localidades de colecta y tipo de hábitat al que corresponde: BT= bosque templado; SBC= selva baja caducifolia; MX= matorral xerófilo. Las localidades se encuentran enumeradas como en la Fig. 2. Se indica el tamaño de muestra para cada tipo de análisis y el número de acceso del GenBank para nueve secuencias completas del *cyt b* (1143 pb).

Número de localidad	Poblado más cercano	Latitud	Longitud	Hábitat	Especímenes analizados		
					piel	cráneo	cyt <i>b</i>
1	El Triunfo	23° 48' N	110° 06' W	SB	14	10	9
2	La Ribera	23° 36' N	109° 33' W	MX	4	4	5
3	Valle de La Laguna	23° 32' N	109° 58' W	BT	38	31	18
4	Las Cuevas	23° 32' N	109° 39' W	MX	3	2	4
5	Agua de San Antonio	23° 31' N	109° 57' W	BT	2	2	2
6	Palo Extraño	23° 31' N	109° 56' W	BT	2	2	2
7	El Vergel	23° 29' N	109° 49' W	SB	18	5	11
8	Todos Santos	23° 28' N	110° 12' W	MX	1	-	-
9	Todos Santos	23° 26' N	110° 13' W	MX	3	4	6
10	Santiago	23° 26' N	109° 42' W	SB	13	6	2
11	Miraflores	23° 21' N	109° 46' W	SB	3	1	3
12	Pescadero	23° 21' N	110° 09' W	MX	6	6	2
13	Pescadero	23° 21' N	110° 11' W	MX	1	-	1
14	Caduaño	23° 16' N	109° 44' W	SB	4	1	4
15	Santa Anita	23° 10' N	109° 43' W	MX	3	2	3
16	Santa Anita	23° 08' N	109° 42' W	MX	10	6	-
17	San José del Cabo	23° 08' N	109° 42' W	MX	13	10	4
18	Migriño	23° 01' N	110° 09' W	MX	3	4	4
TOTAL					141	96	80

4.2.2.3. Análisis de coloración

Para el análisis de la coloración de los individuos procedentes de los tres distintos hábitats, únicamente se consideraron organismos adultos, definidos por la fusión de las suturas craneales del basioccipital-basisfenoides y del supraoccipital-exoccipital (Fig. 3; Daly y Patton, 1986). Individuos en proceso de muda fueron excluidos. La coloración de la línea media dorsal del pelaje de 141 especímenes y el de las muestras de suelo, tanto seco como húmedo, provenientes de las 18 localidades de estudio, fue comparada con claves de coloración Munsell (Munsell, 1975). Los datos fueron representados por frecuencia de coloración por tipo de hábitat. Así mismo, se empleó un espectrofotómetro X-Rite Digital Swatchbook® (X-Rite, Inc., Grandville, MI, USA) para medir el color de las pieles de los ejemplares. El aparato permite comparar los colores registrados con los estándares establecidos por la CIE (Commission Internationale de l'Eclairage, or International Commission on Illumination). En este caso se usó la Standard Illuminant F7 para iluminación fluorescente, el cual representa un ancho de banda de luz de lámpara fluorescente (6500 K), debido a que todas las medidas fueron tomadas en el interior de un laboratorio bajo un ambiente iluminado con lámparas fluorescentes. El instrumento provee un espectro reflejante (390-700 nm) del objeto medido, así como registros de color tristimulus (CIE X, Y, y Z) que pueden ser directamente comparados con otras referencias de color, tales como las claves Munsell.

El color fue registrado para tres posiciones topográficas de cada espécimen: a) sobre la nuca, justamente posterior a la línea de las orejas, b) en la línea media dorsal, y c) en la región de la cadera. A causa de la pequeña área del objeto que el espectrofotómetro puede medir, se tomaron tres registros de coloración separadas para cada posición de los ejemplares, y posteriormente promediadas para realizar los análisis estadísticos.

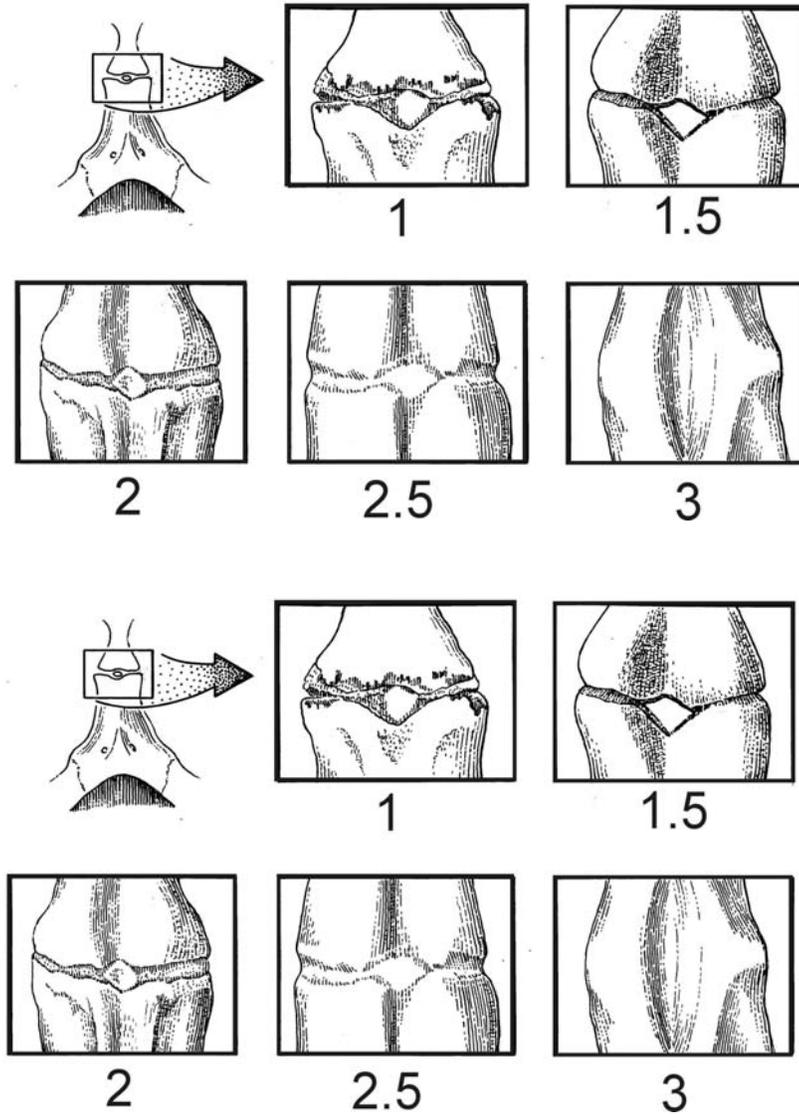


Fig. 3. Esquemas indicando el grado de osificación de las suturas craneales para la determinación de la edad (Daly y Patton, 1986). Superior: sutura supra-occipital/exo-occipital. Inferior: basi-occipital/basisfenoides.

La coloración del suelo para cada uno de los sitios de colecta también fue evaluada con el espectrofotómetro, tomando tres registros de color que posteriormente se promediaron, tanto del suelo seco como húmedo; para así poder comparar su similitud con la coloración de los ejemplares provenientes de cada tipo de hábitat.

Se analizó la variación de CIE X, Y, y Z para la coloración del pelaje de los individuos y del suelo de cada hábitat, usando estadística multivariada (análisis de componentes principales) con el programa de cómputo Statistica ver. 5.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA). Con los valores de los residuales del análisis de componentes principales, se aplicó un ANOVA entre los tres hábitats con el software JMP™ ver. 3.1.6.2 (SAS Institute, Cary, NC, USA). Los valores de las variables X, Y, y Z para la coloración del pelaje y del suelo fueron promediados separadamente para los análisis subsecuentes. Para establecer si existe una similitud entre la coloración del pelaje de los individuos con el del suelo del hábitat del que provienen, se realizó una prueba de *t*-student con el paquete JMP™ usando los datos del brillo para cada coloración, obtenidos a partir de la sumatoria de las variables registradas por el espectrofotómetro (CIE X, Y y Z).

4.2.2.4. Análisis de la estructura del suelo

Con el fin de determinar la condición del suelo para cada tipo de hábitat, cada muestra de suelo proveniente de las 18 localidades de estudio fue analizada. Se obtuvieron los porcentajes de arena, arcilla y limo; así como el tamaño aproximado de diámetro de partícula con el método de Bouyoucos (1951).

4.2.2.5. Análisis morfométrico

Se registraron 13 medidas craneales de los individuos adultos, (Patton and Smith, 1990) que incluyen las longitudes: occipito-nasal (LON), basilar (LB), rostral (LR), nasal (LN), diastemal (LD), hilera de dientes maxilares (LDMax), bullar (LBU); anchuras: zigomático (AZ), mastoideo (AM), constricción interorbital (Int), rostral (AnR); alturas del rostro (AIR) y de la caja craneal (AlCr). Todas las medidas craneales se tomaron con un vernier digital (0.01 mm). Los datos fueron capturados en hojas de cálculo, de donde se exportaron a programas estadísticos para los subsecuentes análisis. Para evaluar si las diferencias morfométricas observadas en las poblaciones de los tres hábitats son solamente en tamaño o también en cuanto a la forma del cráneo reflejada en las proporciones de las estructuras craneales, se realizó un análisis de correlación. Este análisis incluyó a las medias de las medidas de longitud occipito-nasal y la anchura del zigomático, para ver si se da una asociación entre la longitud total del cráneo con su anchura máxima de los individuos a través de los tres ambientes, es decir, a medida que una incrementa la otra también de manera gradual por hábitats. Se aplicó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) y la prueba posteriori de Tukey para los caracteres de manera individual para comparar las poblaciones de los tres tipos de hábitat. Se realizaron también análisis de componentes principales (ACP). Las pruebas estadísticas fueron aplicadas con los programas de cómputo JMP™ ver. 3.1.6.2 (SAS Institute, Cary, NC, USA) y Statistica™ ver. 5.0. (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA). Se realizó un análisis de distancia euclidiana considerando las medias para cada variable (medidas craneales) por cada tipo de ambiente con el programa NTSYS ver. 4.0. (Applied Biostatistics, Inc., Setauket, USA).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Variación genética

De las 80 secuencias analizadas, se identificaron 34 haplotipos, con los cuales se construyó la red que representa las relaciones entre ellos, indicando la frecuencia y la distancia entre haplotipos (Fig. 3). La diferencia máxima entre haplotipos es de 7 sitios de sustitución. El haplotipo que más difiere con el resto corresponde a uno de la selva baja caducifolia (localidad de El Triunfo). En la red se aprecia que los haplotipos no se segregan monofiléticamente por hábitat, si no que se mezclan entre ellos. En el matorral xerófilo, que es el hábitat encontrado a baja altitud, se presentó la mayor diversidad de haplotipos con 17. Se observa un decremento en la diversidad de haplotipos asociado con el incremento de la altitud: 12 haplotipos corresponden a la selva baja caducifolia y siete al bosque templado. El haplotipo con mayor frecuencia pertenece al bosque templado (Valle de La Laguna, localidad tipo de *T. b. alticolus*) con un valor relativo de 0.13; y este mismo haplotipo se encontró compartido con el matorral xerófilo (Santa Anita, localidad tipo de *T. b. anitae*), interesantemente en las localidades tipo para ambas subespecies reportadas. Otros haplotipos se comparten entre los individuos provenientes de selva baja caducifolia y los del matorral xerófilo; sin embargo, no se encontraron haplotipos compartidos entre la selva baja caducifolia y el bosque templado.

La diversidad nucleotídica para las poblaciones en cada tipo de hábitat son los siguientes: bosque templado 0.008 (+/- 0.004); selva baja caducifolia 0.013 (+/- 0.007), y matorral xerófilo con 0.014 (+/- 0.007). Los resultados del AMOVA indican que el porcentaje de variación entre grupos (diferentes tipos de hábitat) fue sólo del 0.65%, la encontrada dentro de los grupos (localidades con mismo tipo de hábitat) de 33.11%, y la

variación dentro de las poblaciones (en la misma localidad) de 66.24. Se observa que la variancia entre hábitats es mucho menor que la encontrada dentro de cada hábitat, estos valores indican una reducida variabilidad genética dejando ver que la variación en el nivel regional es más pequeño que en el nivel local.

En el análisis de estructura genética, la distancia genética entre el bosque templado y la selva baja caducifolia es de $F_{ST} = 0.162$; entre el bosque templado y el matorral xerófilo de $F_{ST} = 0.136$; y entre la selva baja y el matorral de $F_{ST} = 0.057$. Estos datos indican que existe una distancia similar entre el bosque templado con los otros dos hábitats; y que la distancia genética entre la selva y el matorral es muy baja.

4.3.2. Variación en coloración

4.3.2.1. Variación en la coloración del pelaje entre hábitats

La variación de la coloración de la línea media dorsal del pelaje de los individuos, mediante su registro con las claves Munsell (1975), es mostrada en la Tabla II. El color café amarillento oscuro (claves 10YR 3-4/4-6) resultó ser el color dominante en el bosque templado y el matorral xerófilo (Fig. 4). Esta coloración también está presente en la selva baja caducifolia, pero en menor frecuencia. Las coloraciones dominantes en la selva baja caducifolia fueron el café oscuro (7.5YR 3/4) y el café fuerte (7.5YR 4/6). En el bosque templado, los individuos mostraron una mayor diversidad en coloración con ocho distintos tipos, en comparación a cuatro encontrados tanto en la selva baja caducifolia como en el matorral xerófilo. Las coloraciones de café fuerte (7.5YR 4/6, 5/6) y oscuro (7.5YR 3/2-4; 10YR 3/3, 4/3) estuvieron presentes en los tres hábitats, no obstante su frecuencia fue fluctuante. En el bosque templado, el café oscuro (10YR 3/3) fue más frecuente que el café

fuerte (7.5YR 4/6; 19% y 5%, respectivamente); contrariamente, en el matorral xerófilo estas frecuencias en la coloración se encontraron invertidas (13% café oscuro y 26% café fuerte); en la selva baja caducifolia ambos colores fueron representados con una frecuencia similar (38% café oscuro y 35% café fuerte). En general, la población del bosque templado tiende hacia una coloración más oscura, incluso con individuos con pelaje negro (7.5YR 2.5/1) y grisáceo (7.5YR 3/1; 10YR 3/1-2, 4/1; 2.5Y 3-4/2), aunque ambos colores son poco comunes; y aquellos del matorral xerófilo, hacia una coloración más clara (Fig. 4). Por lo tanto, se puede observar un gradiente en la coloración de los individuos, el pelaje tiende a ser más oscuro al incrementar la altitud en los sitios de colecta (Tabla II).

En relación al análisis de coloración registrada con el espectrofotómetro, se obtuvo que la coloración de la cadera de los individuos resultó ser altamente variable. Por esta misma razón, no fue una fuente informativa para comparar entre los distintos hábitats; por ello, los valores de coloración para esta región corporal de los especímenes fueron excluidos de los subsecuentes análisis.

En el análisis de componentes principales para el color del pelaje entre hábitats, evaluando la variación de CIE X, Y, y Z; los tres primeros componentes explicaron una variación del 98.4% (CP-I = 64%, CP-II = 31.4%, y CP-III = 2.9%). Al graficar CP-I y CP-II (Fig. 5), se obtiene que los especímenes de los tres hábitats tienen un área de solapamiento, por lo que no se da una separación de grupos. No obstante, se observa la misma tendencia que con las claves Munsell, los individuos del bosque templado presentan la coloración más oscura, los del matorral xerófilo la más clara y los de la selva baja una coloración intermedia.

Fig. 3. Red de 34 haplotipos identificados para 80 secuencias de 500 pares de bases que incluyen los tres hábitats: negro = bosque templado; gris = selva baja caducifolia; blanco = matorral xerófilo. El número de círculos pequeños sobre las líneas indica la cantidad de cambios (mutaciones) entre haplotipos relacionados. Las líneas punteadas señalan las conexiones alternas entre haplotipos. El tamaño de los círculos representa la frecuencia de individuos para ese haplotipo que va de uno, dos; tres; cinco; siete y 11. El cuadrado es considerado el haplotipo ancestral con una frecuencia de 10 individuos.

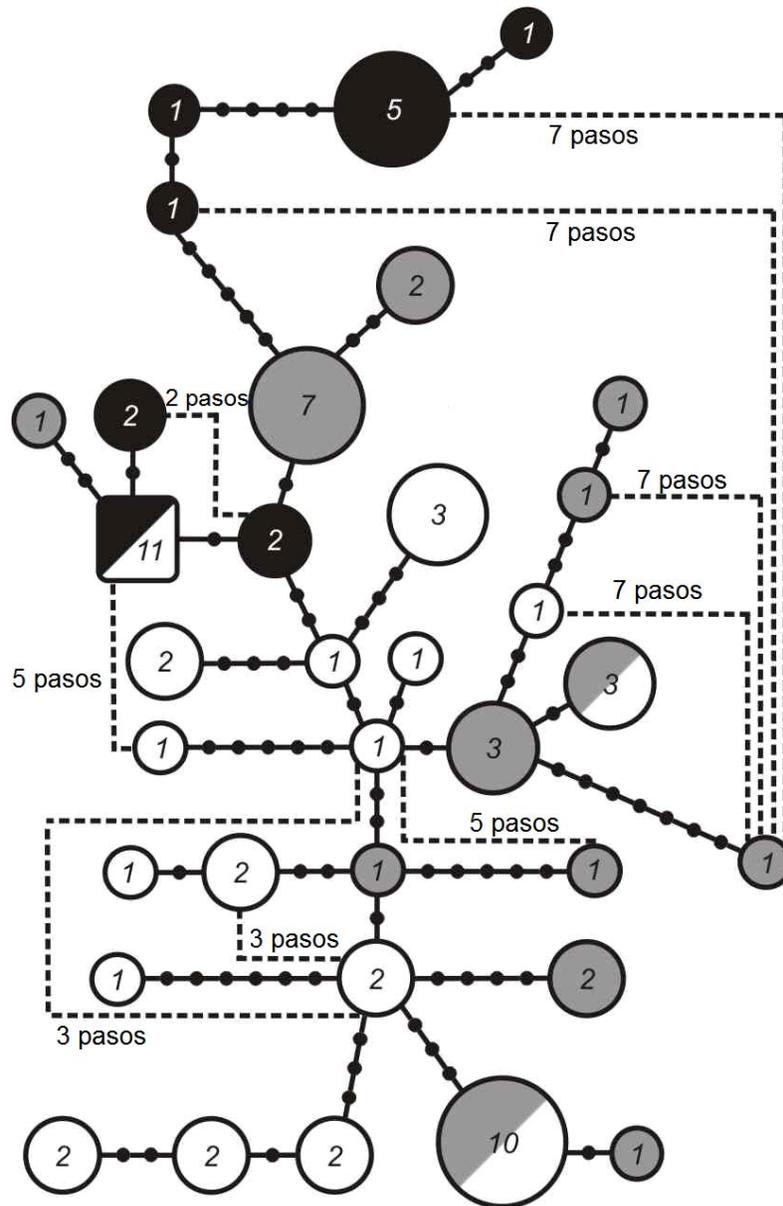


Tabla II. Registros de coloración del pelaje dorsal de los individuos (P), del suelo seco (S) y húmedo (H) por hábitat, y nombre de la coloración correspondiente siguiendo la clasificación de las claves de coloración Munsell (1975).

Clave de carta	Hue (color)	Value (tono)	Chroma (intensidad)	Coloración	Hábitat		
					BT	SBC	MX
YR	7.5	2.5	1	Negro	P		
YR	7.5	2.5	3	Café muy oscuro		P	
YR	7.5	3	1	Gris muy oscuro	P		
YR	10	3	1	Gris muy oscuro	P		
YR	10	4	1	Gris oscuro	P		
YR	10	3	2	Café grisáceo muy oscuro	P		
Y	2.5	3	2	Café grisáceo muy oscuro	S, H	H	
Y	2.5	4	2	Café grisáceo oscuro	S	S	H
YR	10	2	2	Café muy oscuro	H		
YR	7.5	3	2	Café oscuro		P	
YR	7.5	3	3	Café oscuro		P	
YR	7.5	3	4	Café oscuro		P	P
YR	10	3	3	Café oscuro	P	P	
YR	7.5	4	6	Café fuerte	P	P	P
YR	7.5	5	6	Café fuerte		P	P
YR	7.5	5	8	Café fuerte	P	P	
YR	10	4	3	Café	P		P, H
YR	10	6	3	Café pálido	P		
YR	7.5	6	4	Café claro		P	P
YR	10	3	4	Café amarillento oscuro	P	P, H	P
YR	10	3	6	Café amarillento oscuro	P	P	P
YR	10	4	4	Café amarillento oscuro	H	P, S	P, H
YR	10	4	6	Café amarillento oscuro	P	P	P, S
YR	10	5	4	Café amarillento	P		P, S
YR	10	5	6	Café amarillento	P	P	P
YR	10	5	8	Café amarillento	P		
YR	10	6	4	Café amarillento claro	P		P
Y	2.5	6	4	Café amarillento claro			S
Y	2.5	3	3	Café oliva oscuro	H	H	
Y	2.5	4	3	Café oliva			S, H
Y	2.5	4	4	Café oliva		S	
Y	2.5	5	3	Café oliva claro	S	S	S
Y	2.5	5	4	Café oliva claro	S		S, H
YR	7.5	6	6	Amarillo rojizo		P	P
YR	7.5	6	8	Amarillo rojizo			P
YR	7.5	7	6	Amarillo rojizo			P
YR	10	6	6	Amarillo pardo	P	P	P
YR	10	7	6	Amarillo		P	P

El ANOVA con los datos de residuales del CP-I, componente influido por la coloración de la línea media dorsal, indica que los individuos de los tres hábitats son significativamente diferentes ($p < 0.01$).

En el color del suelo se presenta el mismo patrón de coloración observado en los especímenes (Fig. 6), en el bosque templado se encuentran aquellos suelos más oscuros, y en el matorral xerófilo los más claros. La coloración del suelo húmedo es más oscura que la del suelo seco en los tres hábitats. En el bosque templado se registraron tres tipos de coloración para el suelo seco y cuatro para el húmedo; en la selva baja caducifolia fueron cuatro para la condición seca mientras fueron tres en la húmeda; y para el matorral xerófilo, en ambos casos fueron cinco las distintas coloraciones.

En relación al brillo, los suelos secos de la selva baja caducifolia y los del matorral xerófilo fueron significativamente diferentes con respecto al suelo húmedo ($p < 0.01$). En el bosque templado, el suelo seco y el húmedo presentaron una coloración similar.

En la gráfica de los CP-I y CP-II, se puede observar que la coloración del suelo tiende a separarse por hábitats; siendo los suelos del bosque templado los más oscuros, los de la selva baja caducifolia de un color intermedio y los del matorral xerófilo los más claros (Fig. 5). No obstante, sigue observándose un solapamiento entre ellos.

4.3.2.2. Relación de la coloración del pelaje con la del suelo

La coloración del suelo para los distintos hábitats resulta ser más clara que la del pelaje de los individuos correspondientes. La coloración del suelo en el matorral xerófilo es más diversa que la coloración de los ejemplares de ese hábitat; por el otro lado, la coloración del

pelaje de los especímenes del bosque templado es mucho más diversa que la coloración presentada en el suelo (Tabla II; Fig. 6).

El brillo de la coloración dorsal de los individuos provenientes del bosque templado es similar a la del suelo húmedo. Sin embargo, para la selva baja caducifolia y el matorral xerófilo los especímenes mostraron diferencias significativas ($p < 0.01$) en cuanto al brillo de su coloración y el del suelo húmedo (Tabla III). Los individuos de la selva baja caducifolia son de un brillo similar al suelo seco de su hábitat. Para el matorral xerófilo, el brillo de la coloración de los especímenes resultó también ser significativamente distinta al del suelo seco ($p < 0.01$).

Tabla III. Valores de media \pm error estándar de los datos de brillo para las coloraciones del suelo seco, húmedo y pelaje dorsal de los especímenes por cada tipo de hábitat, así como las diferencias estadísticas entre cada una de ellas. * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; ns = no significativa.

Hábitat	Suelo		Pelaje Dorsal (P)	prueba <i>t</i> -student		
	Seco (S)	Húmedo (H)		S vs H	S vs P	H vs P
BT	10.30 \pm 2.23	5.03 \pm 0.67	6.88 \pm 0.35	ns	*	ns
SBC	10.70 \pm 0.95	5.88 \pm 0.21	9.01 \pm 0.25	**	ns	**
MX	13.29 \pm 0.79	8.19 \pm 0.63	10.74 \pm 0.32	**	**	**

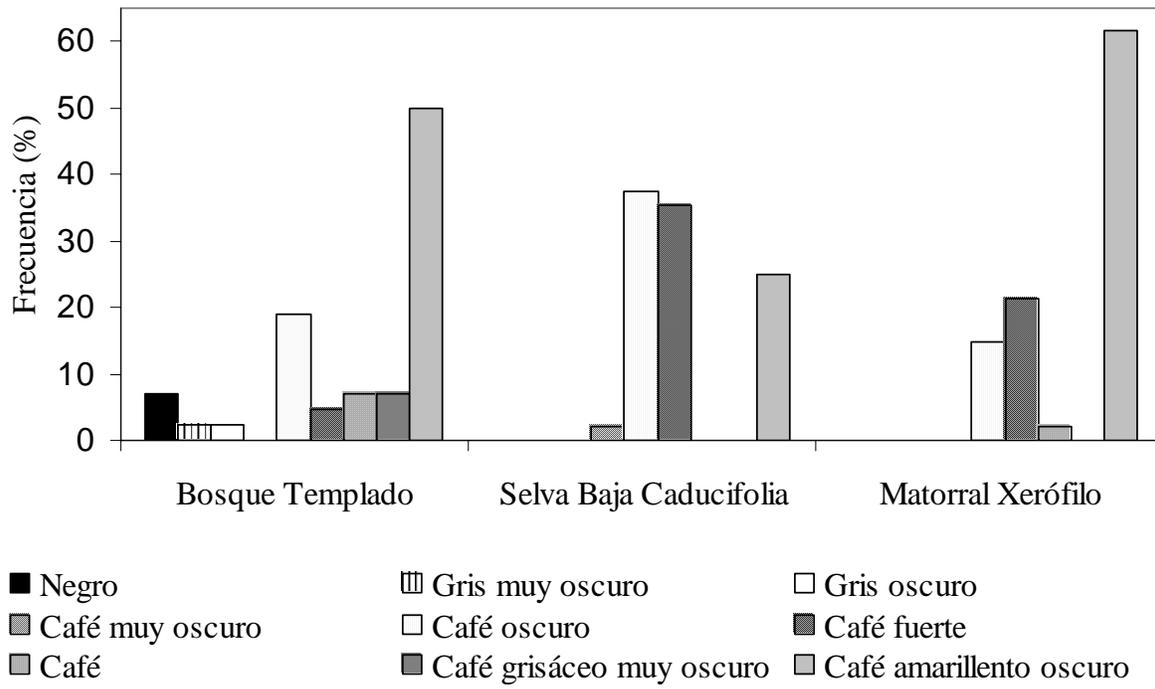


Fig. 4. Patrón de coloración dorsal observado en los individuos de las poblaciones de los tres tipos de hábitat.

4.3.3. Estructura del suelo

En los tres tipos de hábitats los suelos son del tipo arenoso-arcilloso (Soil Survey Division Staff, 1993). En el bosque templado el suelo presenta una textura de grano muy grueso con un 39% (31.1--49.1%) de partículas > 2 mm de diámetro (gravilla fina); con porcentajes de limo del 14% (8.0--20.0%), y de arcilla del 13.5% (12.0--16.0 %; Tabla IV). El suelo de la selva baja caducifolia es principalmente tierra fina con únicamente el 2.2% de fragmentos de roca > 2 mm de diámetro. Presenta 15.6% (8.0--30.0%) de limo y 12.2% (10.0--17.2%) de arcilla. El suelo de este hábitat es fácilmente compactable. En el matorral xerófilo, el suelo es variable con grano fino, mediano y grueso; los porcentajes de limo y arcilla también varían en relación a su localidad de procedencia: 13.2% (2.0--36.0%) de limo y 12.4% (7.2--21.2%) de arcilla. En general, el suelo del matorral xerófilo es variable, de grueso y claro en áreas de arroyos a finos y oscuros en zonas de cultivo.

Tabla IV. Textura y composición de partículas del suelo para cada tipo de hábitat.

Habitat	Textura del suelo %		
	Arena	Limo	Arcilla
BT	72.5 (66.0-80.0)	14.0 (8.0-20.0)	13.5 (12.0-16.0)
SBC	72.2 (52.8-82.0)	15.6 (8.0-30.0)	12.2 (10.0-17.2)
MX	74.4 (50.8-90.8)	13.2 (2.0-36.0)	12.4 (7.2-21.2)

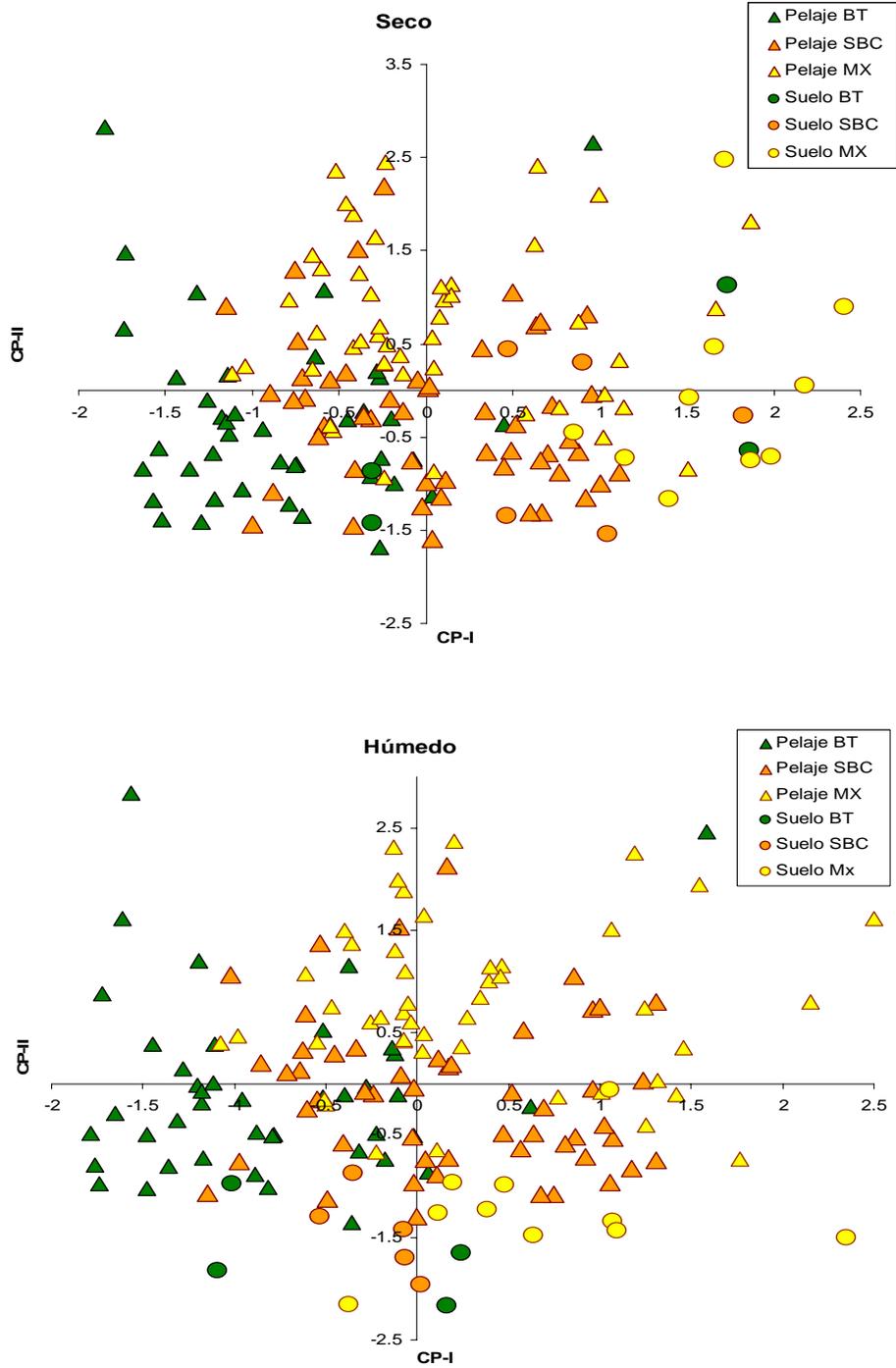


Fig. 5. Gráfico de los CP-I y CP-II extraídos del análisis de la coloración dorsal de los individuos analizados y la coloración del suelo para cada tipo de hábitat: BT= bosque templado; SBC= selva baja caducifolia; MX= matorral xerófilo.

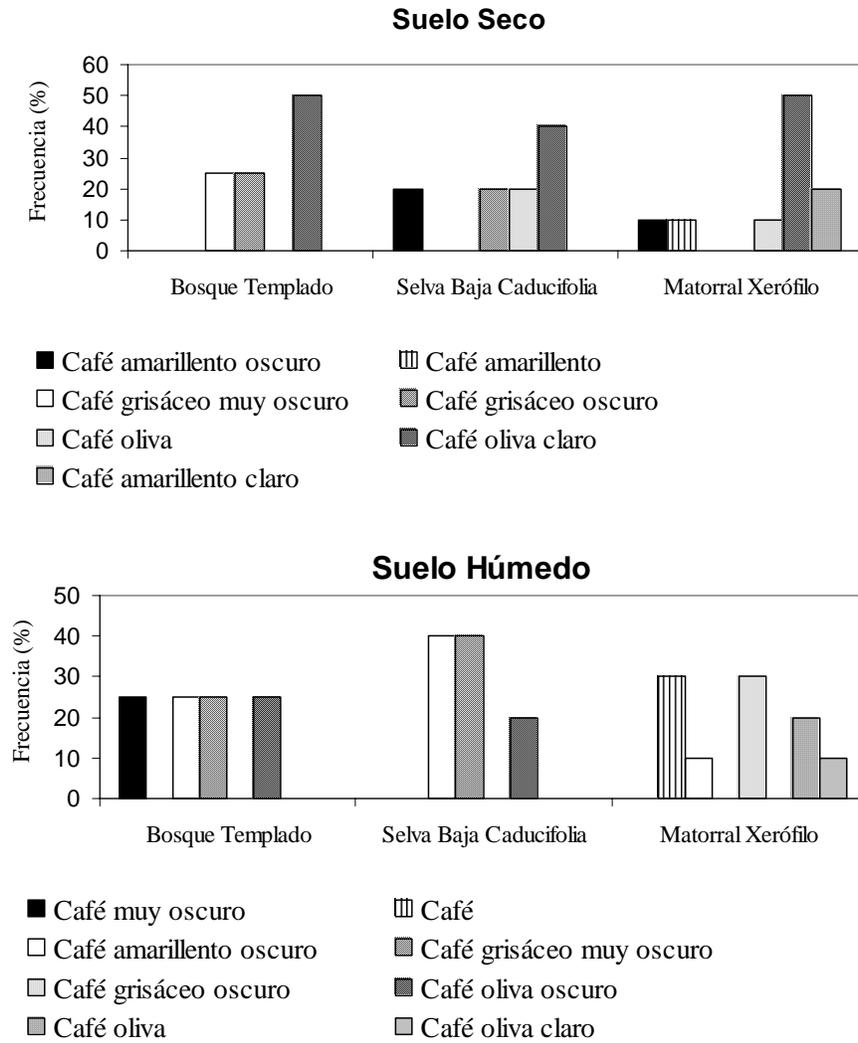


Fig. 6. Patrón de coloración de los suelos (seco y húmedo) para cada uno de los tipos de hábitat.

4.3.4. Variación en morfometría

Se examinó un total de 72 cráneos completos de hembras y 24 de machos. En la especie existe un marcado dimorfismo sexual relacionado al tamaño, siendo los machos significativamente de una talla mayor que las hembras (Patton and Smith 1990); por tal razón, y debido a un reducido tamaño de muestra para los machos, éstos fueron excluidos de los análisis estadísticos.

En la tabla V se muestra la media y error estándar para cada una de las 13 variables craneales consideradas para el análisis. En un ANOVA-1 vía, se obtuvo que para las medidas de longitud nasal y rostral, la población del bosque templado fue significativamente de talla mayor que la población del matorral xerófilo ($p < 0.01$). Para la anchura rostral ($p < 0.01$) y la altura craneal ($p < 0.05$), los individuos del bosque templado son significativamente mayores de los de la selva baja; sin embargo, estas dos poblaciones no son diferentes con respecto al matorral, ya que éste último tiene un valor de media intermedia entre el bosque templado y la selva baja. Para la longitud bular, los individuos correspondientes a la selva baja son significativamente ($p < 0.01$) más pequeñas que los de los otros hábitats.

Como resultado del análisis de componentes principales, los tres primeros componentes explicaron un 73.5% de la variación (CP-I = 57.4%, CP-II = 8.8% y CP-III = 7.2%). En el CP-I la variable de mayor peso fue la longitud de diastema; en el CP-II la longitud rostral, y en el CP-III la anchura de la constricción interorbital. Al graficar los componentes CP-I y CP-II, se observa que las poblaciones de los tres hábitats se sobreponen. Sin embargo, se ve una tendencia de que los individuos del bosque templado son de una talla mayor y los de la selva baja caducifolia más pequeños (Fig. 7). Al graficar

los CP-II y CP-III (no presentado), la distribución de los datos no varía, se sigue viendo ese solapamiento, por lo que se asume que no hay diferencias en relación a la forma craneal.

En el análisis de funciones discriminantes, los porcentajes de asignación correcta para cada uno de los tipos de hábitat en relación a las variables craneales fueron de 87.5% para los individuos del bosque templado, 71.4% para los de la selva baja caducifolia, y 72.0% para los del matorral xerófilo. Todos aquellos individuos de los distintos hábitats que presentan una mayor talla fueron asignados al grupo del bosque templado.

El análisis de correlación entre las dos variables que representan la longitud mayor y la anchura máxima del cráneo fue significativo ($F_{(1, 71)}, p < 0.01, R = 0.7605$). Esto indica que no existen diferencias de forma craneal entre los individuos de distintos hábitats, de tal modo que en cuanto una variable aumenta, la otra también. Este análisis soporta la hipótesis de la variación de los individuos únicamente en tamaño, relacionado principalmente con la calidad del alimento encontrado en el hábitat.

Al realizar el análisis de distancia euclidiana considerando las medias para cada variable (medidas craneales) por cada tipo de ambiente, resultó que entre las poblaciones del bosque templado y la selva baja caducifolia la distancia fue de 2.41; entre bosque templado y matorral xerófilo 1.83; y entre selva baja y matorral de 1.03. Se observa una mayor distancia morfométrica entre los individuos del bosque templado y los de la selva baja caducifolia.

Tabla V. Valores de media y error estándar para cada variable craneal por población.

Medida craneal	Hábitat		
	Bosque templado	Selva baja caducifolia	Matorral xerófilo
Longitud occipito-nasal	38.11 ± 0.26	36.67 ± 0.36	37.05 ± 0.26
Longitud basilar	22.52 ± 0.19	21.85 ± 0.25	22.36 ± 0.18
Anchura del zigomático	15.31 ± 0.14	15.08 ± 0.19	15.11 ± 0.14
Anchura del mastoideo	6.27 ± 0.04	6.22 ± 0.06	6.30 ± 0.04
Interorbital	7.80 ± 0.07	7.37 ± 0.09	7.60 ± 0.06
Longitud rostral	7.27 ± 0.06	7.28 ± 0.09	7.45 ± 0.06
Ancura rostral	12.73 ± 0.16	12.05 ± 0.22	11.81 ± 0.16
Altura rostral	8.34 ± 0.08	8.16 ± 0.10	8.21 ± 0.07
Longitud nasal	32.25 ± 0.23	31.13 ± 0.32	31.70 ± 0.23
Longitud diastemal	10.53 ± 0.13	9.73 ± 0.18	9.68 ± 0.13
Longitud dientes maxilares	12.24 ± 0.13	11.93 ± 0.17	12.14 ± 0.12
Longitud bular	8.41 ± 0.07	7.98 ± 0.10	8.31 ± 0.07
Altura total del cráneo	15.73 ± 0.12	15.11 ± 0.16	15.29 ± 0.12

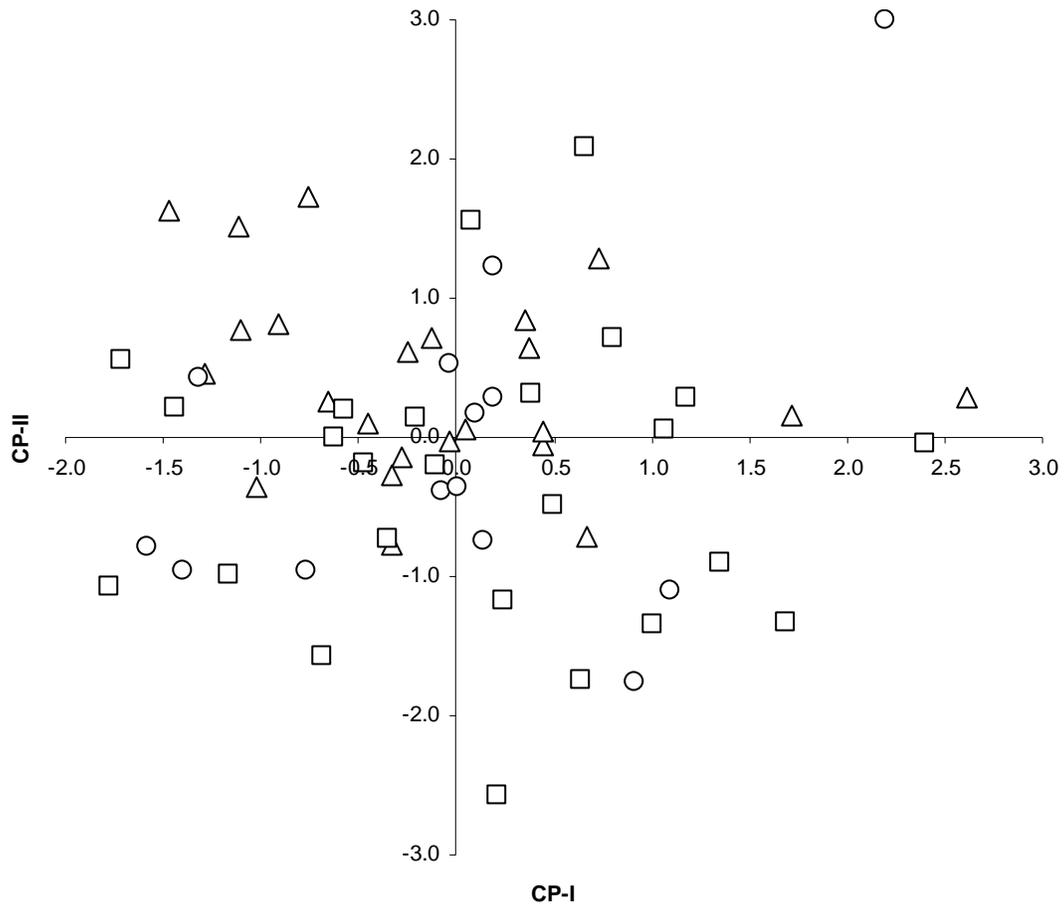


Fig. 7. Representación gráfica de los CP-I y CP-II extraídos del análisis de componentes principales para las variables craneales. Los triángulos corresponden a la población del bosque templado, los círculos a la selva baja caducifolia y los cuadrados a los del matorral xerófilo.

4.4. DISCUSIÓN

Como consecuencia del mosaico de condiciones ecológicas existentes en la región, se esperaba encontrar algún grado de diferenciación genética entre las poblaciones de tuzas que ocurren a lo largo del gradiente altitudinal de La Sierra de La Laguna. Sin embargo, los resultados de los análisis genéticos indican que las poblaciones de *Thomomys bottae* del extremo sur de la península de Baja California presentan homogeneidad genética. Existe una gran variación intrapoblacional, siendo muy pequeña la variación encontrada entre poblaciones de los distintos tipos de hábitat. Por lo tanto, no hay una diferenciación genética por aislamiento en la especie causada por las diferencias de elevación y hábitat.

Aun habiendo identificado 34 haplotipos, la diferencia máxima entre dos de ellos es muy baja; así mismo, se observaron haplotipos compartidos entre los hábitats con mayor distancia geográfica; por ello, se considera que la variabilidad genética de la especie, basada en la evaluación del citocromo *b*, es reducida. Los haplotipos con mayor divergencia fueron encontrados en individuos de la misma localidad, correspondientes a la selva baja caducifolia; lo que demuestra el grado de variación dentro de la misma población. Adicionalmente, en la haplared los haplotipos no se segregan monofiléticamente por hábitat; por el contrario, haplotipos que corresponden al bosque templado se encontraron agrupados con aquellos de la selva baja caducifolia. No obstante, los haplotipos del bosque templado se encontraron en ramas terminales, lo que indica que son descendientes. Se asume entonces, que los haplotipos del matorral xerófilo corresponden a los haplotipos ancestrales, ya que éstos presentan más conexiones mutacionales, por lo que se relacionan a un mayor número de haplotipos ubicándose más próximos al centro de la haplared; así como, que los haplotipos de este hábitat están

presentes en una mayor frecuencia y se encuentran más ampliamente distribuidos geográficamente. Aquellos haplotipos representados únicamente por un individuo están conectados a haplotipos con una mayor frecuencia y ambos provienen del mismo hábitat. Bajo la teoría de coalescencia, estos haplotipos individuales son los descendientes inmediatos de una nueva mutación, los cuales tienden a permanecer en la población original, en vez de migrar hacia una población distante (Posada y Crandall, 2001).

Los valores de diversidad nucleotídica también resultaron bajos, similares a los reportados para poblaciones de *T. bottae* de localidades específicas en Baja California Sur (Álvarez-Castañeda y Patton 2004; Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, en prensa), en las cuales se identifica una carencia de estructura filogeográfica en el sur de la península. La distancia genética, evaluada mediante F_{ST} , que se encontró entre la selva baja caducifolia y el matorral xerófilo tuvo un valor muy bajo. Esto implica la existencia de un mayor flujo genético entre las poblaciones de estos dos hábitats, comparado a la población del bosque templado.

A pesar de que las poblaciones de *T. bottae* estudiadas son genéticamente similares, existe variación morfológica entre las poblaciones de los tres distintos hábitats. La coloración del pelaje dorsal de los individuos reveló variaciones en relación a los diferentes ambientes, siguiendo un patrón general en donde los especímenes que habitan a altas altitudes tienden hacia una coloración oscura, mientras aquellos de una elevación baja presentan tonalidades más claras. Sin embargo, estas diferencias entre las poblaciones de los tres hábitats no son estadísticamente significativas. Se puede mencionar de un modo general, que las poblaciones de *T. bottae* de la región presentan una coloración dorsal que va del café amarillento oscuro al café oscuro y café grisáceo muy oscuro. A diferencia de

lo que se ha manejado en otros estudios con tuzas de otras regiones que incluyen también distintas condiciones de hábitat (Krupa y Geluso, 2000; Patton, 1973), con respecto a una relación directa entre el color del pelaje de los individuos con el del suelo húmedo recién excavado de sus madrigueras, únicamente los individuos del bosque templado resultaron presentar una coloración similar al del suelo húmedo en el que habitan. Los ejemplares de la selva baja caducifolia se asemejan a la coloración del suelo seco. No obstante, los individuos del matorral xerófilo no se relacionan con la coloración del suelo de su hábitat, ni seco ni húmedo. En otros estudios se ha señalado que a altas altitudes, la coloración del pelaje de las tuzas así como el del suelo tienden a ser de una coloración más oscura a causa del aporte de humedad que se da en estos ambientes; por el contrario, en sitios de baja altitud la coloración es más clara y pálida (Getz, 1957; Sumner, 1921). Los datos obtenidos de la coloración del suelo y el pelaje de las poblaciones aquí analizadas concuerdan con lo anteriormente señalado; a pesar de que el pelaje de los individuos del matorral xerófilo y la selva baja caducifolia no se asemejan a la coloración del suelo húmedo, ellos tienden a ser más claros, así como el suelo a ser más pálido y claro, cuando la altitud decrece. En la selva baja caducifolia y el matorral xerófilo existen suelos tanto de origen basáltico como granítico, éste último característico por presentar coloraciones rojizas y amarillentas. Es por ello que se asume que parte de los individuos que habitan estos dos hábitats son de una coloración más clara y brillante. A mayores altitudes, el suelo presenta mayor humedad y es rico en materia orgánica lo cual le confiere una coloración oscura. Esta tendencia a una coloración oscura en ambientes más húmedos coincide con lo encontrado en el suelo y en la población de *T. bottae* del bosque templado, además de que en este hábitat existen suelos de origen basáltico, lo que le concede tonalidades más oscuras. En estudios con otros roedores, como es el caso de *Chaetodipus intermedius*, se ha observado que poblaciones

que presentan una coloración de su pelaje muy distinta mantienen una alta conectividad genética. Sin embargo, una selección por depredación está actuando fuertemente sobre la coloración de tal modo que se mantiene una distribución fenotípica a un hábitat específico, como es el caso de sustratos oscuros a causa de la lava (Hoekstra *et al.*, 2005). Más en cambio, en *Peromyscus polionotus* no se ha encontrado evidencia del papel de la depredación como una fuerza selectiva afectando la coloración del pelaje de los individuos (Belk y Smith 1996). A causa de una mayor variación en la coloración dorsal del pelaje de los individuos del bosque templado contrastando con la poca diversidad encontrada en el suelo, y las diferencias significativas entre el color del suelo y los especímenes del matorral xerófilo y selva baja caducifolia, se concluye que la presión selectiva es baja sobre la coloración del pelaje de *T. bottae* de la Sierra de La Laguna. En general, la coloración del suelo es más clara que el de los ejemplares.

La mayor variación entre las poblaciones de *T. bottae* a lo largo del gradiente altitudinal de La Sierra de La Laguna está dada por el tamaño. La principal diferencia morfológica es el tamaño del cráneo, en relación a la forma no se encontraron diferencias significativas entre los hábitats. La variación en el tamaño de los individuos puede estar fuertemente influenciada por la calidad del hábitat, principalmente por el alimento (Patton y Brylski, 1987; Smith y Patton, 1988; Patton y Smith, 1990). Los tres hábitats estudiados presentan distintos tipos de vegetación, y por lo tanto, la calidad del alimento varía. Se esperaba tener un gradiente en la variación del tamaño de los individuos, en el cual los individuos habitando a elevada altitud, con una vegetación de bosque, presentarían una mayor talla, la cual fuera en decremento conforme la altitud disminuía. Los individuos que presentaron un mayor tamaño en estructuras craneales fueron los del bosque templado; sin embargo, la población de la selva baja resultaron ser los de una menor talla; a pesar de que

la selva baja caducifolia, a una altitud media, resulta ser el hábitat de transición entre el bosque templado y el matorral xerófilo. Los resultados de textura del suelo señalan un suelo más fino y compactado para la selva baja caducifolia; en cambio, en el bosque templado el diámetro del grano es mucho mayor, lo cual lo hace más friable; así mismo, el matorral xerófilo presenta ambas situaciones, por tal razón los individuos de este hábitat presentan una talla intermedia. De un modo general, los suelos de esta región son de poca profundidad en las montañas, formados de material intemperizado, mientras que en las zonas cercanas a la costa son profundos y de origen aluvial y en la vega de La Laguna se encuentran suelos profundos (Maya, 1988), adecuado para el sistema de madrigueras subterráneas de las tuzas. Las tallas observadas en los individuos se relaciona con las condiciones del suelo, siendo los especímenes del Valle de La Laguna (en el bosque templado) los que resultaron ser de talla más grande, y como lo menciona Patton (1999), aquellos individuos que habitan suelos suaves y profundos tienden a ser más grandes en talla corporal, en comparación con aquellos de suelos superficiales, duros y muy compactados, que es el caso de las poblaciones de la selva baja caducifolia, con suelo poco profundo y con pendientes de ligeras a pronunciadas por lo que el suelo se ve más afectado por los efectos de la erosión. Por lo tanto, el tamaño resultó ser una variable ecofenotípica, donde los individuos con una talla mayor reflejan la cantidad y calidad de alimento disponible en su hábitat (Patton y Brylski, 1987; Smith y Patton, 1988), así como las características del suelo y pendiente.

El reconocimiento de las dos subespecies de *T. bottae* en el área de La Sierra de La Laguna fue basado principalmente en características de coloración y del tamaño de cráneo de unos cuantos ejemplares que constituyen la serie tipo (Allen, 1898; 1899). En la descripción original de *T. b. alticolus*, subespecie restringida al bosque templado, se señala

que ésta presenta un cráneo más grande y una coloración de pelaje más oscura y menos leonada que *T. b. anitae*. *T. b. alticolus* es descrita como una subespecie de coloración café amarillenta en la región dorsal, pero con una gran variación entre los ejemplares, y de negro a café oscuro a lo largo de la línea media dorsal (Allen, 1899). Por el contrario, *T. b. anitae* fue considerada como una subespecie que no varía en su coloración, por lo que puede ser fácilmente distinguible de *T. b. alticolus* (Allen 1899). Ambas descripciones son consistentes con lo observado en las poblaciones evaluadas de La Sierra de La Laguna, los individuos del bosque templado presentan una coloración mucho más diversa, pero en general son más oscuros que aquellos de los otros hábitats. No obstante, algunos especímenes del bosque templado pueden ser confundidos con individuos de la selva baja caducifolia y del matorral xerófilo, ya que en los tres ambientes se encuentran ejemplares con la misma coloración de pelaje, café amarillento oscuro y claro. Por lo tanto, la coloración del pelaje no es una característica que pueda ser considerada diagnóstica para diferenciar estas poblaciones.

De acuerdo al concepto de subespecie propuesto por Patton y Smith (1990) para las tuzas, en el cual se considera que todos los miembros de una subespecie deben de compartir una combinación de relaciones genéticas cercanas y caracteres diagnósticos de forma craneal no relacionados con el tamaño, se observa entonces que las poblaciones evaluadas no siguen estas condiciones para distinguir entre *T. b. alticolus* and *T. b. anitae*. Las diferencias observadas entre las poblaciones reflejan únicamente las variaciones de las condiciones ambientales en las que ocurren. Adicionalmente, individuos de las localidades tipo para ambas subespecies (*T. b. alticolus*: Valle de La Laguna; *T. b. anitae*: Santa Anita; Hall, 1981; Patton, 1999) comparten el mismo haplotipo, a pesar de provenir de distintos hábitats. Por lo tanto, en base a todo lo mencionado anteriormente, no se reconoce a *T. b.*

alticolus como una subespecie válida, por lo que debe de ser considerada sinónima de *T. b. anitae*.

4.5. CONCLUSIONES

Las poblaciones de *Thomomys bottae* del extremo sur de la península son genéticamente similares. Existen variaciones morfológicas en relación a las distintas condiciones ambientales en las que ocurren, principalmente en relación al tamaño de los individuos. El patrón general de variación es que las tuzas que habitan a una alta elevación, con un hábitat de bosque templado, presentan una coloración de pelaje dorsal diversa que tiende hacia los tonos oscuros; así mismo, presentan una talla mayor con respecto a los individuos de otros hábitats. Al disminuir la altitud, los individuos presentan una coloración más clara, siendo la población del matorral xerófilo más pálida, además de presentar una talla intermedia entre el bosque templado y la selva baja caducifolia. Los individuos con un tamaño más pequeño se localizan a una altitud media, en la selva baja caducifolia. Se concluye que la calidad del hábitat, que incluye el alimento y las condiciones del suelo y pendiente del terreno, influye fuertemente en el tamaño de los individuos.

Los análisis morfológicos, morfométricos y genéticos no indican, hasta este punto, caracteres diagnósticos que puedan ser usados para identificar a la población de *T. bottae* restringida en el bosque templado como distinta. De acuerdo al concepto de subespecie para tuzas, no se reconoce a *T. b. alticolus* como subespecie válida, por lo que debe de ser tratada como sinónimo junior de *T. b. anitae*. La distribución de esta subespecie incluye toda la porción de la punta sur de la península de Baja California.

V. VARIACIÓN DE LA COLORACIÓN DEL PELAJE DORSAL EN *Thomomys bottae*

La especie *Thomomys bottae* se caracteriza por su plasticidad ecológica, capaz de adaptarse a una amplia gama de condiciones de suelo, alimento disponible, cobertura vegetal, temperatura y humedad. Como consecuencia, las poblaciones exhiben un alto nivel de variación geográfica reconocible en caracteres morfológicos como en coloración del pelaje, tamaño y morfología craneal. Para el caso de poblaciones de *T. bottae* que viven en los mismos tipos generales de suelos, se ha observado que se parecen mucho entre sí en cuanto al color de su pelaje, aunque sus áreas estén separadas por varios cientos de kilómetros. Estas poblaciones se encuentran en condiciones ecológicamente semejantes y sus similitudes sugieren que las propiedades básicas que comparten representan adaptaciones para el mismo tipo de condiciones ambientales (Savage, 1979). Se ha observado que la coloración general del pelaje de una población se asemeja al color del suelo en el que ésta habita, aquellos animales de suelos húmicos y oscuros son de una coloración oscura, mientras que aquellos de suelos arenosos pálidos de los desiertos presentan un color gris pálido o cercano al blanco (Sumner, 1921; Getz, 1957; Patton, 1999). La presencia de individuos melánicos o albinos son comunes, especialmente en aquellas poblaciones asiladas y pequeñas. De tal manera que la variabilidad en la coloración del pelaje de la especie puede ser extrema, desde una coloración dorsal de café negruzco oscuro, hasta un mosaico de tonalidades de rojizos y café amarillentos, grises y amarillos, hasta aquellos cercanos al blanco. La coloración ventral usualmente se asemeja a la del dorso, pero suelen presentar algunos parches blancos en la garganta, barbilla y abdomen (Patton, 1999).

La principal fuerza evolutiva responsable del patrón general de coloración en los mamíferos es el camuflaje. Por ello, la coloración dorsal del pelaje de las tuzas tiende a parecerse al color del suelo en el cual habitan los individuos, como una respuesta adaptativa en proveer una defensa en contra de sus depredadores (Ingles, 1950; Kennerly, 1954; Patton, 1973; Lawlor, 1976; Krupa y Geluso, 2000).

En *T. bottae*, después del nacimiento los jóvenes son destetados aproximadamente a los 35 días de edad; posterior a ello, son expulsados de la madriguera de su madre (Lidicker y Patton, 1987; Miller, 1964; Patton, 1999), por lo que tienen que dispersarse en busca de su propio territorio. La dispersión de los individuos se lleva a cabo en la superficie del suelo, principalmente durante la oscuridad de la noche, y ésta puede variar desde 7.5 a 400 m (Howard y Childs, 1959; Vaughan, 1963; Patton, 1999); lo cual depende de la densidad poblacional y las condiciones de su hábitat. Los límites de dicha dispersión nunca rebasan 1 km (Patton, 1999). Algunas veces los juveniles ocupan territorios que han sido abandonados, pero únicamente si se encuentran fuera de su territorio natal (Howard y Childs, 1959). Las hembras jóvenes tienen una mayor oportunidad de encontrar un lugar para establecerse y construir su madriguera, en comparación con los machos, particularmente en aquellas poblaciones con gran densidad (Patton 1999). Consecuentemente, los machos son más expuestos a sus depredadores; aquellos individuos que tengan una coloración que contraste con el de su entorno son más fáciles de detectar, y por lo tanto, de ser depredados.

Los individuos adultos mantienen territorios exclusivos, rara vez se mudan; una vez establecidos, un individuo maduro permanecerá en su territorio hasta su muerte (Howard y Childs, 1959; Patton, 1999). La longevidad máxima en las hembras es inferior a tres años,

y en machos menor de dos. Solamente cerca del 15 al 20 % de los jóvenes nacidos cada temporada sobreviven hasta la edad reproductiva (Patton, 1999).

Los jóvenes son depredados por aves de presa, principalmente lechuzas, una variedad de serpientes y mamíferos carnívoros, especialmente coyotes, lince y tejones (Patton, 1999). La especie forrajea principalmente bajo la tierra, pero en varias ocasiones se ha observado que lo hace en la superficie (Huntly e Intuye, 1988). Por lo que también los adultos son susceptibles a la depredación.

Las madrigueras son activamente defendidas, la conducta agresiva incluye ataques directos o amenazas en la superficie de la tierra (Vleck, 1979; Baker, 1974); principalmente entre machos, por lo que al llegar un intruso, éste es echado fuera del territorio.

Por todo lo anterior, se pretende probar la hipótesis de que los individuos adultos de *T. bottae* presentan una coloración dorsal de pelaje más homogénea que los adultos, los cuales presentan una variación mayor. Por lo tanto, la coloración de los organismos maduros, sobrevivientes a la depredación, se asemeja al color del suelo en el que habitan. Así mismo, se piensa que el pelaje de las hembras es más variable que el de los machos, a causa de las diferencias entre sexos en los hábitos de dispersión.

Se dirige este estudio hacia la evaluación de poblaciones de *T. bottae* de la península de Baja California que presentan distintas condiciones de hábitat.

5.1. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio comprende cinco sitios de colecta en la península de Baja California; uno en Baja California y el resto en Baja California Sur, dos de las cuales se ubican en la zona de la Sierra de La Laguna (Fig. 8). Estos sitios presentan distintas condiciones de clima, suelo y vegetación; razón por la que fueron seleccionadas para evaluar la variación de la coloración del pelaje de las poblaciones de *Thomomys bottae* y comparar entre hábitats.

Las localidades son:

1) El Rosario. Ubicada a 3 km N y 2 km E del poblado El Rosario, Baja California, en las coordenadas 30° 02' 04" N, 115° 42' 01" W. Este sitio corresponde a un área abierta, principalmente a zona de cultivos de alfalfa y cebada, rodeada de vegetación natural compuesta de matorral costero con agaves. Esta localidad corresponde a un bioma de tipo mediterráneo.

2) Guerrero Negro-Vizcaíno. Corresponde a un área comprendida a su vez por cuatro localidades: Guerrero Negro, 27° 57' 02" N, 113° 03' 46" W; Ejido Lagunero 17 km S, 36 km E Guerrero Negro, 27° 48' 0" N, 113° 38' 57" W; Santa Teresita 4 km S, 19 km W El Vizcaíno, 27° 32' 10" N, 113° 38' 57" W; y Rancho El Vergel, 4 km S, 7 km W El Vizcaíno, 27° 32' 10" N, 113° 38' 48" W. Todas estas localidades presentan las mismas características ambientales, por lo que han sido consideradas como un solo grupo. Se trata de un hábitat de desierto arenoso, con campos cultivados.

3) La Paz. Ubicada en las coordenadas 24° 06' 22" N, 110° 19' 52" W; se trata de un área urbana con parches de matorral xerófilo como hábitat natural. Se encuentran también algunos árboles frutales, así como pastizales y cultivos.

4) Valle de La Laguna. Corresponde a un hábitat de bosque templado, ubicado en lo alto de la Sierra de La Laguna (1711msnm), en las coordenadas 23° 32' 42" N, 109° 58' 32" W. El valle presenta pastizales rodeados por bosque de pino-encino.

5) Santa Anita. Ubicada en la punta sur de la península, en las coordenadas 23° 08' 11" N, 109° 42' 08" W. Corresponde a un hábitat de matorral xerófilo con clima tropical, con campos de cultivo y árboles frutales.

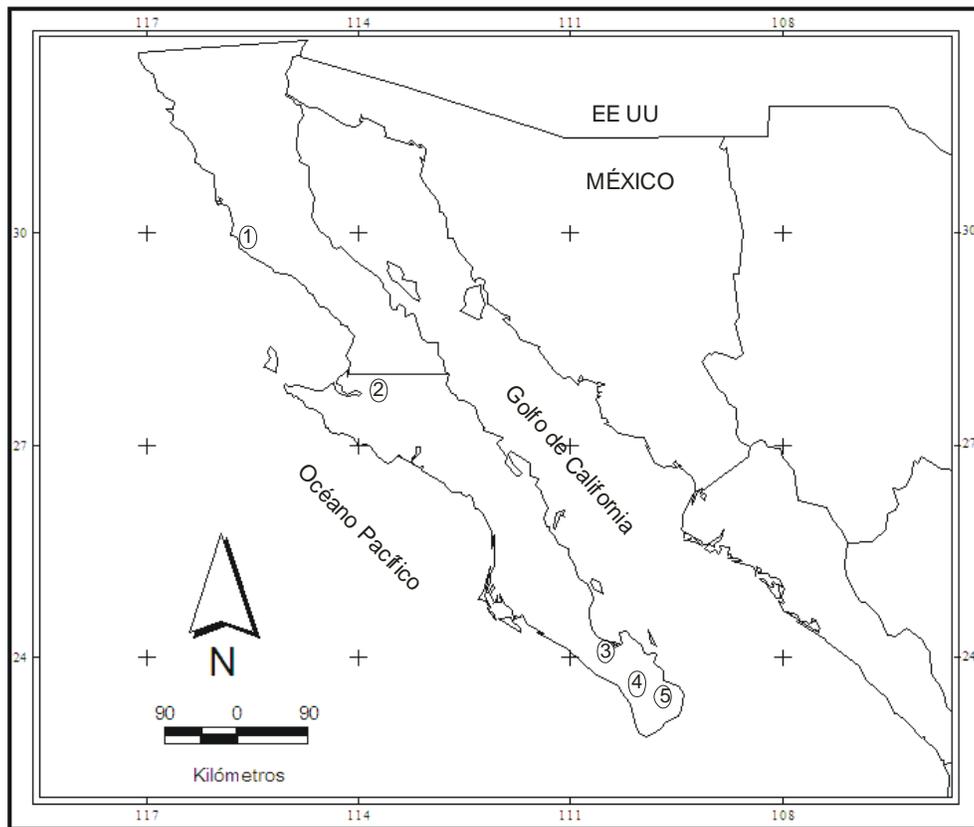


Fig. 8. Localidades de los especímenes analizados de *Thomomys bottae* de la península de Baja California, México. Las localidades se encuentran enumeradas como en la tabla IV.

5.2. MATERIAL Y MÉTODOS

5.2.1. Muestras

Se revisaron especímenes en piel de *Thomomys bottae* de la península de Baja California, capturados entre 1992 y 2004. Las muestras corresponden a cinco localidades que incluyen distintos tipos de hábitat (Fig. 8): 1) El Rosario ($n = 31$), matorral costero con clima mediterráneo; 2) Guerrero Negro-Vizcaíno ($n = 80$), desierto arenoso con campos cultivados; 3) La Paz ($n = 64$), área urbana con parches de matorral xerófilo; 4) Valle de La Laguna ($n = 44$), hábitat de bosque templado; y, 5) Santa Anita ($n = 36$), matorral xerófilo con elementos tropicales. Solamente ejemplares colectados en otoño o invierno fueron evaluados. Todos los especímenes se encuentran depositados en la Colección de Mamíferos del CIBNOR.

Muestras del suelo para las localidades 2-5 fueron también analizadas para registrar su coloración. El número de muestras para cada sitio de colecta varió en relación a la extensión de área colectada, quedando como sigue: Guerrero Negro-Vizcaíno ($n = 10$), La Paz ($n = 10$), Valle de La Laguna ($n = 2$) y Santa Anita ($n = 3$).

5.2.2. Determinación de la edad

La edad fue determinada usando el registro numérico en base a la fusión de las suturas craneales del basioccipital-basisfenoides y del supraoccipital-exoccipital definido por Daly y Patton (1986); el crecimiento de la cresta sagital, y el tipo de pelaje del espécimen. Se asignaron cuatro categorías de edad para los ejemplares: adulto viejo, cuando la fusión de las suturas fue de 6 y el cráneo muestra una cresta sagital muy prominente; adulto, con un

registro igual o superior a 5 y un desarrollo de la cresta sagital normal; subadulto, con un registro de 3-4.5, con pelaje de adulto; y juvenil o cría, con un registro de 4 o menor, con pelaje juvenil.

5.2.3. Registro de la coloración

Se registró la coloración del pelaje de 255 ejemplares de *T. bottae* provenientes de los cinco tipos de ambientes. Aquellos individuos en muda fueron excluidos. Para el registro de la coloración se utilizó un espectrofotómetro X-Rite Digital Swatchbook® (X-Rite, Inc., Grandville, MI, USA) bajo el modo Standard Illuminant F7. El aparato midió la coloración de la superficie dorsal de la nuca de cada ejemplar, exactamente posterior a la línea de las orejas. Se tomaron tres medidas separadas que fueron promediadas.

A cada muestra de suelo también se le tomó el registro de su coloración, tanto en condición húmeda como en seca; para posteriormente ser comparada con el color del pelaje de los especímenes de la localidad correspondiente.

5.2.4. Análisis de coloración

Solamente los individuos adultos y subadultos, de ambos sexos, fueron analizados. Los adultos viejos fueron excluidos a causa del pequeño tamaño de muestra (2-5 individuos). Los juveniles y crías no fueron considerados a causa de la notoria diferencia de su coloración con respecto al suelo, pues presentan un pelo muy fino y grisáceo, o están en proceso de muda; además de que a esta edad la mayoría de los organismos aún no salen de

la madriguera de la madre; por lo tanto, no están expuestos a una depredación en la superficie del suelo, punto importante a evaluar en este estudio.

Los análisis fueron desarrollados usando especímenes que corresponden a únicamente una estación del año por localidad, para evitar así diferencias dadas por cambios de muda estacionales.

Para determinar si los especímenes subadultos presentan una coloración dorsal más variable que la de los adultos, se analizaron por localidades de manera independiente. Se realizó un análisis de dispersión de los datos de brillo, obtenidos a partir de la sumatoria de las variables obtenidas por el espectrofotómetro (CIE X, Y y Z). Los valores de media, intervalo, varianza, desviación estándar y coeficiente de variación fueron obtenidos usando el programa de cómputo Statistica™ ver. 5.0. (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA), y comparados entre las dos categorías de edad. Una prueba estadística de *t*-student fue desarrollada usando el paquete software JMP™ ver. 3.1.6.2 (SAS Institute, Cary, NC, USA) para determinar si existen diferencias en relación al brillo del pelaje entre las dos clases de edad. Análisis de componentes principales y funciones discriminantes fueron empleados usando las variables de CIE X, Y y Z para evaluar si la coloración de los adultos es más homogénea que la de los subadultos; de tal modo de comprobar si el color del pelaje de los adultos se encuentra en el intervalo de variación de la coloración de los subadultos. Ambos análisis fueron realizados con el software Statistica™ ver. 5.0. Una prueba de *t*-student fue utilizada para los valores de residuales del componente I (CP-I) obtenido en el análisis de componentes principales, usando el programa JMP™. Únicamente se usó el CP-I debido a que fue éste quien extrajo la máxima varianza de los datos originales.

Para determinar si la coloración de los adultos se asemeja al del suelo en el que habitan, se realizó un análisis de componentes principales incluyendo los datos de

coloración del suelo seco, húmedo, adultos y subadultos de la misma localidad. Posteriormente, un ANOVA de los residuales para CP-I fue desarrollada con el programa JMP™.

Para evaluar si la coloración dorsal de las hembras es más variable que el de los machos, se realizó un análisis de dispersión de los datos de brillo; así como una prueba de *t*-student.

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Variación de la coloración por clases de edad

En relación al brillo de la coloración del pelaje de los individuos, en tres de las poblaciones de *Thomomys bottae* estudiadas [matorral costero mediterráneo (localidad 1); desierto arenoso (2), y matorral xerófilo con elementos tropicales (5)], los adultos mostraron una variación en la coloración similar o mayor que la de los subadultos (Tabla VI). En las poblaciones de matorral xerófilo urbano (3) y tropical (5), fueron los subadultos quienes presentaron una mayor dispersión en la coloración de su pelaje. Sin embargo, al analizar no sólo el brillo sino los datos directos del espectrofotómetro, son tres las poblaciones donde los subadultos presentan mayor variación del color con respecto a los adultos. No se obtuvieron diferencias significativas ($p < 0.05$) en las poblaciones al comparar el brillo de la coloración entre las dos clases de edad.

El CP-I, extraído del análisis de componentes principales, se encontró fuertemente influenciado por las variables X y Y registradas por el espectrofotómetro, las cuales tuvieron una mayor dispersión en las localidades de desierto arenoso, matorral urbano y bosque templado; mientras que en el CP-II la variable Z fue la de mayor peso y con más dispersión en las poblaciones de los matorrales costero mediterráneo y xerófilo tropical. Al graficar los CP-I y CP-II, para cada población, se observa un solapamiento entre las clases de edad (Fig. 9). La asociación de los datos entre adultos y subadultos va de acuerdo a la variabilidad de la coloración del pelaje para cada clase de edad; de tal manera que para las localidades de bosque templado, los matorrales xerófilos urbano y tropical son los subadultos quienes presentan mayor dispersión en su coloración del pelaje. Se aprecia que para estas poblaciones, la nube de datos de los adultos se encuentra integrada en la de los

subadultos, resultando ser los subadultos más variables (Fig 9 c-e). Por el contrario, en las localidades de matorral costero mediterráneo y el desierto arenoso son los adultos quienes presentan una mayor dispersión (Fig 9 a y b). La prueba de *t*-student indica que no existen diferencias ($p < 0.05$) en la coloración entre las clases de edad para cada población al evaluar los valores de los residuales obtenidos (CP-I).

En el análisis de funciones discriminantes se asignaron *a priori* dos grupos para cada población, el primero con todos los individuos de edad adulta y el segundo con todos los subadultos. De tal modo, que los porcentajes de clasificación correcta generados por el análisis para los individuos por cada grupo de edad para cada localidad fueron: 1) matorral costero mediterráneo, adultos (ad) = 100% de asignación correcta, subadultos (sub) = 0%, donde todos los subadultos quedaron asignados como adultos; 2) desierto arenoso, ad = 20%, con el resto de los adultos dentro del grupo de los subadultos, sub = 100%; 3) matorral xerófilo urbano, ad = 91%, sub = 37%; 4) bosque templado, ad = 96%, sub = 21%; y, matorral xerófilo tropical, ad = 71%, sub = 57%.

5.3.2. Análisis de la coloración entre individuos y suelo

Al analizar juntos la coloración de ambas clases de edad y la coloración del suelo seco y húmedo para cada localidad mediante el análisis de componentes principales (Fig 10), se encontró que para el desierto arenoso la coloración del suelo húmedo tiende a separarse del resto de los grupos. Cabe señalar que para esta localidad la coloración entre las muestras de suelo resultaron muy similares. Los subadultos del desierto arenoso aparentemente muestran una asociación con el color del suelo seco (Fig. 10a); no obstante, el ANOVA indica diferencias significativas ($p < 0.01$) entre ambas clases de edad y el color del suelo,

tanto seco como húmedo. En el matorral xerófilo urbano, la coloración de los adultos tiende a separarse del resto de los grupos, tanto del color de los subadultos como del suelo en sus dos condiciones (Fig. 10b). Los subadultos del matorral xerófilo urbano son más variables en su coloración y se asocian con el suelo seco. El ANOVA indica diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la coloración de los adultos y la del suelo húmedo de esta población. Para la población proveniente del bosque templado, la distribución de las coloraciones forma una sola nube, por lo que no es distinguible la separación de algún grupo (Fig. 10c). Para esta localidad, no se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el color del pelaje y la coloración del suelo, tanto húmedo como seco. En la población del matorral xerófilo tropical, los adultos se separan de la coloración del suelo; sin embargo, no existe diferencia significativa ($p < 0.05$) entre estas coloraciones. Los subadultos, quienes en este hábitat son más diversos en coloración, se encuentran asociados al color del suelo, tanto seco como húmedo (Fig. 10d).

Tabla VI. Tabla comparativa de los datos de dispersión del brillo del pelaje obtenidos en el análisis de coloración por clases de edad y significancia de la prueba de *t*-student ($p < 0.05$); ns = no significativa. N = tamaño de muestra; S_2 = varianza; S = desviación estándar; C. V. = coeficiente de variación.

Localidad	Edad (N)	Media (intervalo)	S^2	S	C. V.	<i>t</i> -student
Loc I. El Rosario	Ad (20)	11.57 (10.14)	14.13	3.76	0.32	ns
	Sub (7)	12.43 (8.19)	11.23	3.35	0.27	
Loc II. Guerrero Negro - Vizcaino	Ad (15)	33.45 (38.01)	94.01	9.70	0.28	ns
	Sub (34)	28.82 (16.56)	47.57	6.90	0.23	
Loc III. La Paz	Ad (46)	11.21 (9.06)	13.53	3.68	0.32	ns
	Sub (16)	10.65 (9.38)	15.11	3.89	0.36	
Loc IV. Valle Laguna	Ad (27)	6.77 (5.61)	4.50	3.76	0.32	ns
	Sub (14)	7.44 (11.42)	8.00	3.35	0.27	
Loc V. Santa Anita	Ad (14)	10.07 (9.38)	12.89	3.59	0.35	ns
	Sub (19)	12.01 (9.12)	12.69	3.56	0.29	

5.3.3. Variación de la coloración entre sexos

Para evaluar cómo la coloración del pelaje dorsal varía entre sexos, se consideró para cada localidad a los machos como un solo grupo (adultos y subadultos) y a las hembras como otro. Para todas las poblaciones, el análisis de dispersión para el brillo de la coloración del pelaje mostró que las hembras resultan ser más variables que los machos (Tabla VII). En el análisis de componentes principales, se confirma una mayor variabilidad en la coloración de las hembras con respecto a los machos. Se observa que los machos son más homogéneos en cuanto a su coloración dorsal; no obstante, la prueba de *t*-student no arrojó diferencias significativas ($p < 0.05$) entre sexos.

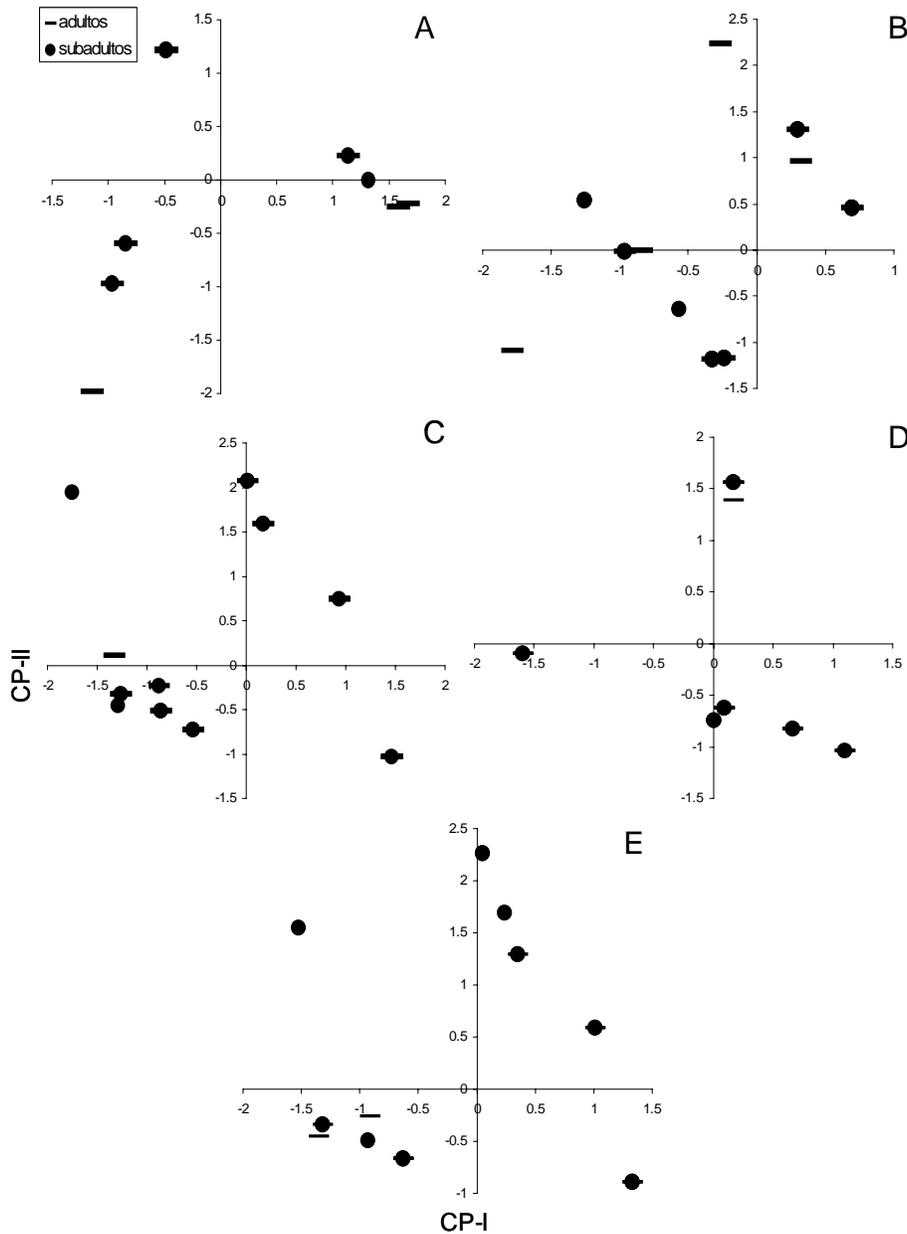


Fig. 9. Gráfico de los componentes CP-I y CP-II del análisis de componentes principales para la coloración del pelaje de los adultos y subadultos, por localidad: A) El Rosario, matorral costero mediterráneo; B) Guerrero Negro-Vizcaíno, desierto arenoso; C) La Paz, matorral xerófilo urbano; D) Valle de La Laguna, bosque templado; y, E) Santa Anita, matorral xerófilo tropical.

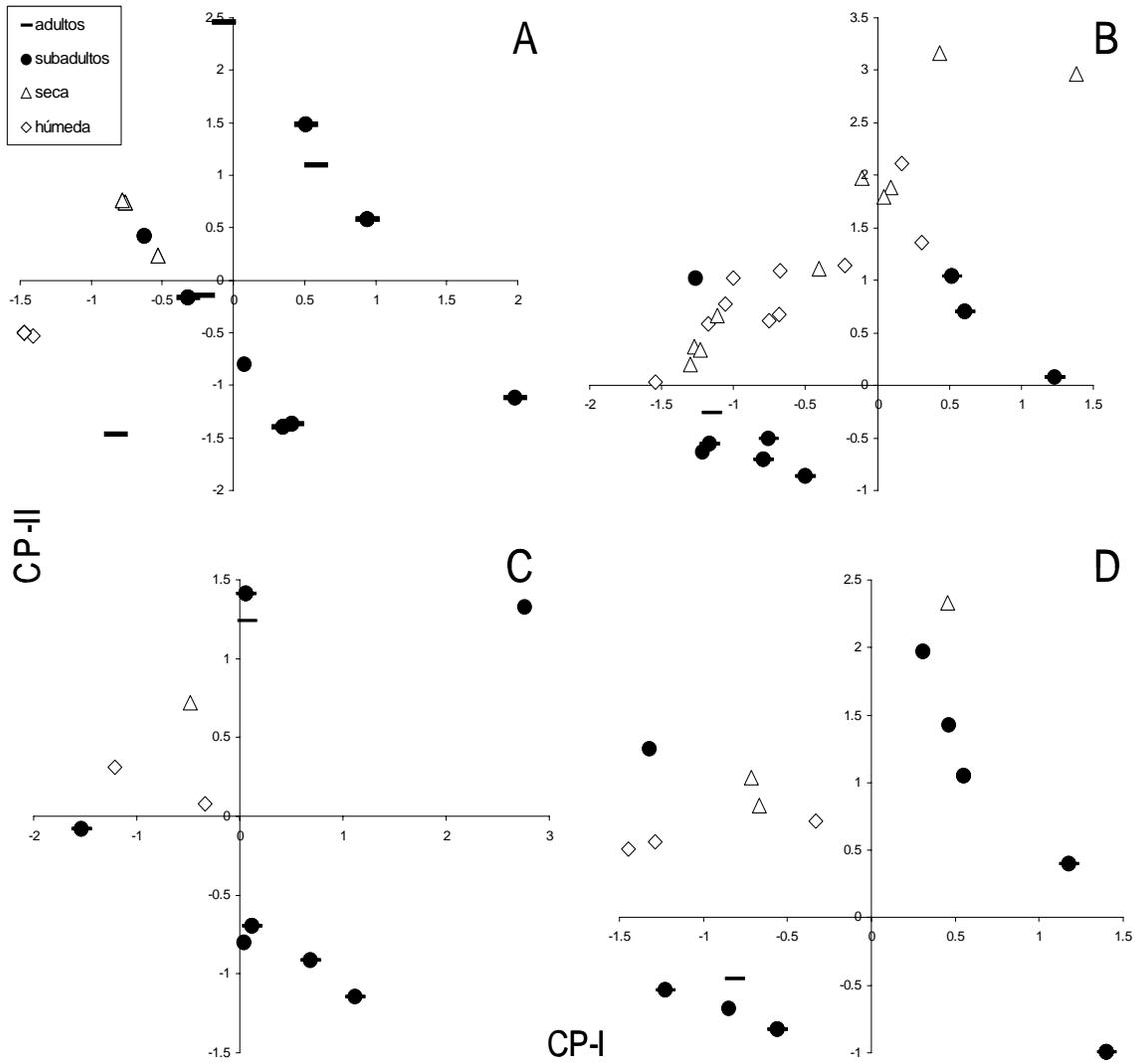


Fig. 10. Gráfico de los componentes CP-I y CP-II del análisis de componentes principales para la coloración del pelaje de los adultos, subadultos y del suelo (seco y húmedo), por localidad: A) Guerrero Negro-Vizcaíno, desierto arenoso; B) La Paz, matorral xerófilo urbano; C) Valle de La Laguna, bosque templado; y, D) Santa Anita, matorral xerófilo tropical.

Tabla VII. Valores de dispersión del brillo del pelaje obtenidos en el análisis de coloración entre sexos y significancia de la prueba de *t*-student ($p < 0.05$); ns = no significativa. *N* = tamaño de muestra; S_2 = varianza; *S* = desviación estándar; C. V. = coeficiente de variación.

Localidad	Sexo (<i>N</i>)	Media (intervalo)	S^2	<i>S</i>	C. V.	<i>t</i> -student
Loc I. El Rosario	H (18)	11.64 (5.75)	13.58	3.68	0.31	ns
	M (9)	12.09 (7.11)	13.44	3.66	0.30	
Loc II. Guerrero Negro - Vizcaino	H (33)	31.08 (38.01)	69.26	8.32	0.26	ns
	M (16)	28.49 (16.56)	54.69	7.39	0.25	
Loc III. La Paz	H (38)	10.92 (7.23)	13.82	3.71	0.34	ns
	M (8)	12.54 (3.84)	11.48	3.38	0.27	
Loc IV. Valle Laguna	H (27)	7.14 (5.61)	7.43	2.70	0.38	ns
	M (14)	6.71 (1.25)	2.32	1.52	0.22	
Loc V. Santa Anita	H (23)	11.57 (6.84)	13.32	3.65	0.34	ns
	M (10)	12.59 (6.21)	11.60	3.40	0.27	

5.4. DISCUSIÓN

En la mayoría de las poblaciones de *Thomomys bottae* evaluadas por el análisis de componentes principales, la coloración dorsal del pelaje de los individuos subadultos presentó más variación que la de los adultos, estas poblaciones corresponden a las tres con distribución más al sur de la península, en los hábitats de bosque templado y los matorrales xerófilos urbano y tropical. Sin embargo, al analizar el brillo de la coloración, fueron los adultos quienes presentaron una variabilidad superior a la de los subadultos en tres de las cinco poblaciones, éstas corresponden a las de matorral costero mediterráneo, desierto arenoso y matorral xerófilo tropical.

En ninguna de las poblaciones la coloración del pelaje entre clases de edad fue significativamente diferente; por lo tanto, la coloración de los adultos es semejante al de los subadultos. Este resultado era esperado, pues la hipótesis propuesta plantea que la coloración de los subadultos tiene un amplio intervalo cuyos colores extremos serán perdidos en una edad adulta a causa de selección natural. Sin embargo, al evaluar la dispersión de la variación en la coloración de los individuos, no en todas las localidades de estudio los subadultos resultan tener mayor variación; así es que se infiere que la selección no ejerce el mismo efecto sobre la coloración de los organismos en las diferentes poblaciones.

Los datos del análisis de funciones discriminantes corroboran lo obtenido en el análisis de componentes principales, para las localidades de bosque templado y los matorrales xerófilos urbano y tropical, los adultos presentan una coloración más homogénea, por ello tienen un porcentaje de clasificación tan alto, no son variables; en cambio, los subadultos son tan variables que algunos quedaron agrupados como adultos y

otros dentro de su propio grupo, subadultos. Así mismo, se ve que para estas mismas localidades, la coloración de los adultos se encuentra dentro del intervalo de dispersión de la coloración de los subadultos. Para la localidad de desierto arenoso, sucede el caso contrario, los adultos son más variables; mientras que para el matorral costero los adultos y subadultos son similares.

Cabe la posibilidad de que los resultados en donde los adultos presentan una mayor variabilidad en su coloración, con respecto a la de los subadultos, pueda estar dado por un efecto de muestreo, en el cual no se contó con un número representativo de la población de subadultos para esa localidad. Para poder minimizar esta incertidumbre en los resultados, es recomendable revisar un mayor número de individuos para cada clase de edad. Por el otro lado, la diferencia por la que en algunas poblaciones los subadultos son más variables en coloración, pero en otras localidades no lo son, puede ser atribuida a las distintas condiciones de su hábitat. Es probable que un individuo con una coloración conspicua no signifique necesariamente un mayor riesgo a la depredación en todos los tipos de hábitats. La cubierta vegetal, por ejemplo, puede ser de gran ayuda a la protección durante la dispersión de grandes distancias en aquellos individuos que presentan una coloración disímil a la de su entorno. En relación a esto, los hábitats que presentaron áreas con una vegetación más densa fueron el bosque templado, con una gran cantidad de pastos, y los matorrales xerófilos urbano y tropical, donde la presencia de pastos y árboles frutales pudieran dar protección en contra de depredadores. Diversos experimentos han demostrado selección por búhos, lechuzas y serpientes sobre roedores con un pelaje conspicuo, tanto en suelos claros como oscuros (Smith y Watson, 1972; Kaufman, 1974; 1975; Clarke, 1983; Brown *et al.*, 1988), obteniendo como resultado que un pelaje conspicuo es más depredado, principalmente cuando hay una cubierta vegetal pobre.

Adicionalmente, hay que resaltar que los depredadores comunes de las tuzas utilizan distintas estrategias para cazar a su presa, no todas perciben a los roedores por la coloración de su pelaje, algunas lo hacen detectando movimiento, calor u olores. Además, algunos depredadores tales como serpientes, tejones, coyotes e incluso perros domésticos, pueden cazar tuzas aún cuando éstas se encuentran en el interior de sus túneles (Newhouse y Kinley, 2002; Rodríguez-Robles, 2002). Por lo tanto, aunque las tuzas presenten una coloración que empata con la coloración del suelo, puede ser vulnerable a la depredación.

Por el otro lado, depredadores como los búhos y lechuzas usan la vista y la audición para capturar sus presas durante la noche (Dice, 1947; Pyne, 1971). La efectividad de selección por parte de las lechuzas puede variar dependiendo de la intensidad de luz de la noche, ya que estos depredadores tienen una excelente visión del blanco y negro, por lo que son muy sensibles a la luz reflejada por el pelaje de sus presas, dada por el brillo (Kaufman, 1974). Por tal razón, en noches sin luna la diferencia del brillo entre los individuos no puede ser percibida; y en noches con luz, cualquier individuo puede ser tan obvio que no hay depredación diferencial (Kaufman, 1974). Entonces, la coloración del pelaje toma importancia en la depredación cuando la intensidad de la luz es relativamente alta, como por ejemplo durante el crepúsculo. Mientras que el brillo es más importante en las noches con luz de luna. En un estudio con egagrópilas de lechuza de campanario (*Tyto alba*) en una localidad incluida en este estudio (La Paz – matorral xerófilo urbano), se observó un bajo porcentaje de restos de *Thomomys bottae* en las muestras, 14.3%, las cuales correspondían a individuos juveniles (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2004). En ese trabajo se argumenta que la baja presencia de tuzas en la dieta de la lechuza en ese sitio se puede deber a que se trata de un roedor de talla grande (~100gr, en relación a 300-500gr del ave);

además de la gran abundancia de roedores pequeños, heterómidos, que se presentaron durante el tiempo de ese estudio (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2004).

Se encontraron diferencias significativas entre la coloración del suelo y la de los individuos para dos poblaciones. Los individuos adultos del desierto arenoso y los del matorral xerófilo urbano resultaron ser de una coloración significativamente diferente a la del suelo húmedo de su hábitat. Para el resto de las poblaciones, los individuos se asocian más a la coloración del suelo seco en vez de al húmedo. Contrario a lo mencionado en la literatura (Krupa y Geluso, 2000; Patton, 1973) donde se señala que las tuzas se camuflan con la coloración del suelo húmedo recién excavado de sus madrigueras. Podemos ver que al menos, para las poblaciones de la península de Baja California no se da esta situación; excepto para la población del bosque templado en la cual los individuos al presentar una coloración dorsal oscura se asemejan más al suelo húmedo que al seco. De tal manera que podemos asumir que la península, al presentar condiciones de extrema sequía la mayor parte del año prevalecen los suelos secos, aun en aquellos suelos que no están expuestos a la superficie, por lo que los organismos tienden a asemejarse a la coloración del suelo seco. En cambio, los estudios realizados en otras regiones fuera de la península (Krupa y Geluso, 2000; Patton, 1973) presentan datos de poblaciones de tuzas habitando en condiciones de hábitat distintas a las prevalecientes en la península, aun aquellas poblaciones que habitan también en desiertos, por lo que en esas situaciones los individuos si pueden verse más relacionados a la coloración del suelo húmedo más que al seco. Si un individuo presenta una coloración similar a la del suelo húmedo, tendrá como ventaja el camuflarse durante los momentos en los que se asoma a la superficie, principalmente cuando limpia su madriguera sacando tierra de su interior y en aquellas situaciones en las que el individuo sale por instantes a forrajear algunas hojas en la superficie del suelo. Por el contrario, tiene

desventaja cuando el organismo sale a realizar alguna dispersión a mayor distancia. Tal situación puede darse con la población del bosque templado. Por el otro lado, cuando una tuza se asemeja al color del suelo seco, al asomarse a la superficie, en la entrada de su madriguera rodeada de suelo húmedo, el individuo es fácil de ser visto, por lo cual corre más riesgo de ser depredado. Pero, cuando este ejemplar realiza movimientos en la superficie del suelo, alejado de su madriguera, tiene la ventaja de camuflarse con el suelo. Esta característica a favor pueden presentarla principalmente las poblaciones de los matorrales xerófilos, el urbano y el tropical, donde la coloración de los individuos empata con la del suelo seco.

Los resultados de los análisis de coloración entre el suelo y el pelaje, nos indican nuevamente que los adultos son más homogéneos en su color, pero que difieren mayormente del color del suelo de su hábitat. Contrariamente, dentro de los subadultos, los cuales son más diversos en coloración, algunos presentan una coloración que sí empata con la del suelo. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis de que la coloración del pelaje de los adultos se parece a la del suelo en el que habitan como una estrategia adaptativa antidepredatoria.

En el análisis de coloración entre sexos se obtuvo que los machos presentan una coloración más homogénea comparada con el amplio intervalo de variación del de las hembras. Con este resultado, se confirma la hipótesis en la cual las hembras hacen recorridos en la superficie del suelo más cortos lo que les permite estar menos expuestas a depredadores pudiendo presentar una variedad de coloración más amplia que los machos, quienes por el contrario, son más susceptibles a la depredación, y los sobrevivientes presentan una menor variación en el color de su pelaje.

Cabe señalar que es común encontrar en poblaciones de tuzas un sesgo en la proporción de sexos a favor de las hembras (Daly y Patton, 1986; Patton y Brylsky, 1987). Por ello, es importante mencionar que parte de las diferencias de coloración observadas entre sexos pueda deberse a un resultado de este sesgo en las proporciones, ya que el tamaño de muestra de machos revisados para los análisis siempre fue inferior al de las hembras, lo cual no nos permitió conocer si en la población de machos pudiera existir una variación mayor de su coloración.

Se sabe que la coloración del pelaje en mamíferos es regulada por genes con efectos pleiotrópicos (Searle, 1968); así que cierta coloración también se relaciona con otras características de los individuos, por ejemplo reproductivas. Por tal razón, aseverar que las frecuencias de los tipos de coloración de pelaje encontradas en un hábitat determinado se deben únicamente por efectos depredativos, sería un error. Sin embargo, diversos trabajos han demostrado la existencia de una relación entre la frecuencia de cierta coloración y la del suelo en el que ocurren los organismos.

5.5. CONCLUSIONES

Los resultados indican que en las poblaciones de *Thomomys bottae* distribuidas al norte de la península los adultos son más variables que los subadultos; el caso contrario sucede en aquellas poblaciones del sur. Los machos presentaron una coloración más homogénea al compararla con la diversa coloración de las hembras. Así mismo, se encontró que los individuos no tienen una coloración de pelaje igual al del suelo; sin embargo, tiende a asemejarse al del suelo seco más que a la coloración de éste húmedo, excepto para la población del bosque templado. Por lo que se concluye que la selección no ejerce el mismo efecto sobre la coloración de los organismos en las diferentes poblaciones.

A causa de las diferencias entre los distintos hábitats, se sugiere que un organismo con una coloración conspicua no presentará las mismas probabilidades de ser depredado en dos hábitats disímiles. La cobertura vegetal, la cantidad de luz presente y el tipo de depredador serán las principales variables que afecten la probabilidad de ser capturado, aunado al tipo y brillo de la coloración del individuo.

Se requieren estudios más detallados sobre los procesos de selección por depredación en estas poblaciones de tuzas, incluyendo un mejor conocimiento sobre los depredadores de las localidades específicas; así como la densidad poblacional de éstos y las probabilidades de consumir otro tipo de presas en estos hábitats particulares.

En base a los resultados obtenidos, principalmente en las diferencias encontradas entre la coloración de los individuos con relación a la del suelo en el que habitan, se concluye que la presión selectiva por depredación es baja sobre la coloración del pelaje de *T. bottae* de las poblaciones estudiadas. No obstante, se cree que la selección por

depredación no es la única causa de la diversidad de coloración en las poblaciones estudiadas, sino que otras fuerzas selectivas podrían estar operando.

VI. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

A pesar del aislamiento espacial causado por diferencias de elevación y de hábitat de los sitios estudiados, no se encontró diferenciación genética entre las poblaciones de *Thomomys bottae* que habitan a lo largo del gradiente altitudinal de La Sierra de La Laguna. Por tal motivo, no puede considerarse a alguna de las poblaciones como una ESU, ya que resultaron ser genéticamente similares (Ryder, 1986; Waples, 1991); además de que las diferencias morfológicas sólo son por efecto de tamaño, de tal modo que las poblaciones corresponden únicamente a la subespecie *T. b. anite* quedando *T. b. alticolus* como sinónima. Dentro de cada población la variabilidad genética fue mayor que la encontrada entre poblaciones de distintos hábitats, por lo que se considera que *T. b. anite* presenta una variación genética reducida.

En base a las distancias genéticas obtenidas, se puede deducir un flujo genético entre el matorral xerófilo y la selva baja caducifolia, pero no así entre la selva baja y el bosque templado. Sin embargo, la presencia del mismo haplotipo en el bosque templado y el matorral xerófilo nos permite inferir sobre la demografía histórica de *T. bottae* en la región. Se considera que la especie colonizó la Sierra de La Laguna desde las tierras de baja elevación probablemente durante el Pleistoceno tardío, cuando las condiciones ambientales cambiaron resultando ser propicias para la expansión de la población hacia las zonas de mayor elevación de la Sierra. Se cree que en ese entonces, los individuos eran genéticamente iguales a lo largo del gradiente altitudinal, habiendo un bajo número de haplotipos y un flujo genético sin restricciones. Se propone que posteriormente se dio una sustitución en la vegetación en una altitud media de la Sierra, lo que conllevó a una reducción en la cobertura vegetal y a un incremento de la erosión, de tal manera que se

rompieron los puentes que conectaban a las poblaciones de una altitud media con los de la cima de la Sierra, quedando éstas últimas aisladas. Ulteriormente, pudieron haberse presentado condiciones climáticas menos favorables originando que las tres áreas quedaran incomunicadas. Esta hipótesis se apoya en la presencia de haplotipos únicos para los tres distintos hábitats, así como en la existencia de un haplotipo ancestral en la población del bosque templado y en el matorral xerófilo. La propuesta de múltiples expansiones y contracciones poblacionales en *T. bottae* a lo largo de la península (Álvarez-Castañeda y Patton, 2004), puede soportar esta idea. Por lo que se sugiere que la distribución histórica de *T. bottae* a través de la Sierra de La Laguna fue desde poblaciones de tierras bajas en el periodo postglacial, con al menos dos expansiones en tiempos distintos: un primer evento vicariante interrumpió el flujo de migrantes aislando a la población del actual bosque templado; subsecuentemente, la población de la selva baja también se vio separada a causa de condiciones ambientales desfavorables. No obstante, en la actualidad hay una conexión genética entre las poblaciones de la selva baja caducifolia y el matorral xerófilo. Para comprobar dicha hipótesis se recomienda realizar nuevos estudios genéticos bajo la teoría de coalescencia para tratar de reconstruir la historia de la especie en la región.

En las poblaciones de *T. bottae* que ocurren en la península se encontró que no es una generalidad el que los subadultos presenten una variación mayor en la coloración del pelaje, con respecto a los adultos; así mismo, los individuos no se asemejan a la coloración del suelo en el que habitan. Por tales razones, se concluye que la presión selectiva es baja sobre la coloración del pelaje de los organismos.

A pesar de que las tuzas han sido en muchas ocasiones consideradas como una plaga significativa en los cultivos o jardines, resultan ser una especie con importancia como agente positivo en la producción y aireación del suelo, incluso de los campos agrícolas.

Además, por sus hábitos fosoriales, donde su distribución se ha visto limitada por las condiciones del suelo, son un excelente modelo para estudiar los procesos biogeográficos de la península de Baja California.

VII. PERSPECTIVAS

La presente investigación deja puertas abiertas hacia nuevos estudios, varios de ellos hacia el uso de nuevas herramientas para evaluar el importante papel de la variación dentro de la evolución.

Un trabajo podría ser enfocado hacia la valoración de los procesos de diferenciación inter e intrapoblacionales con otro tipo de marcadores genéticos, sobre todo aquellos con una mayor resolución como lo son los microsatélites. Así mismo, con datos genéticos poder realizar estimaciones de tiempos de divergencia entre las poblaciones modelando bajo la teoría de coalescencia para reconstruir la historia evolutiva no sólo de *Thomomys bottae*, sino de otras tantas especies de pequeños mamíferos que habitan en la región. La península de Baja California tiene una historia geológica muy interesante, lo cual le ha conferido ser el centro de origen para distintas especies. Razón por la cual resulta importante conocer los procesos que han llevado a las diversas poblaciones a su diversificación y encontrarse con la distribución que actualmente presentan.

Por el otro lado, existe una carencia de estudios ecológicos para diversas poblaciones de mamíferos de la península. Un buen punto de partida sería el realizar análisis demográficos de *T. bottae* en los distintos ambientes de la región, así como estudios reproductivos. De tal modo, que se deje de trabajar sobre datos obtenidos con poblaciones que habitan en otras regiones del país o del extranjero, donde las condiciones ambientales prevalecientes son muy distintas. Con este estudio se demostró que los individuos de *T. bottae* son disímiles en su coloración a la del suelo húmedo en el que habitan, lo cual ha sido comprobado para poblaciones de Estados Unidos de América.

Se debe de estudiar más a fondo las presiones de selección que influyen sobre las poblaciones de *T. bottae* en la península. Adicionalmente, sería interesante contar con un conocimiento más amplio sobre los depredadores de la especie en la región; obtener datos sobre sus densidades, presas alternativas y preferencias de consumo.

VIII. LITERATURA CITADA

- Allen, J. A. 1898. Descriptions of new mammals from Western Mexico and Lower California. *American Museum of Natural History*, 10:143–158.
- Allen, J. A. 1899. *Thomomys fulvus alticolus*. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 12:13.
- Álvarez-Castañeda, S. T., y J. L. Patton. 2004. Geographic genetic architecture of pocket gopher (*Thomomys bottae*) populations in Baja California, Mexico. *Molecular Ecology* 13:2287–2301.
- Álvarez Castañeda, S. T., N. Cárdenas, y L. Méndez. 2004. Analysis of mammal remains from owl pellets (*Tyto alba*), in a suburban area in Baja California. *Journal of Arid Environmentals*, 59:59–69.
- Arriaga L., y A. Ortega. 1988. La Sierra de La Laguna de Baja California Sur. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
- Baker, A. E. M. 1974. Interspecific aggressive behavior of pocket gophers *Thomomys bottae* and *T. talpoides* (Geomyidae: Rodentia). *Ecology*, 55:671–673.
- Belk, M. C., y M. H. Smith. 1996. Pelage coloration in oldfield mice (*Peromyscus polionotus*): antipredator adaptation? *Journal of Mammalogy*, 77:882–890.
- Bouyoucos, G. J. 1951. A recalibration of the hydrometer method for making mechanical analysis of soils. *Journal of Agronomy* 43:438.
- Brown, J. S., B. P. Kotler, R. J. Smith y W. O. Wirtz II. 1988. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia*, 76:408–415.

- Clarke, J. A. 1983. Moonlight's influence on predator/prey interaction between short-eared owls (*Asio flammeus*) and deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Behavior Ecology Sociobiology*, 13:205–209.
- Clement, M., D. Posada, y K. A. Crandall. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, 9:1657–1660.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Sin fecha. Sierra de La Laguna y oasis aledaños. Disponible en:
http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rhp_010.html
[Acceso en mayo del 2005].
- Coria, R. 1988. Climatología. Pp. 45-52. *In* La Sierra de La Laguna de Baja California Sur (Arriaga, L., y A. Ortega, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
- Cheri A. J., y N. B. Colleen. 2004. *Thomomys bottae*. *Mammalian Species*, 742:1–14.
- Daly, J. C., y J. L. Patton. 1986. Growth, reproduction, and sexual dimorphism in *Thomomys bottae* pocket gophers. *Journal of Mammalogy*, 67:256–265.
- Davis, W. B. 1938. Relation of size of pocket gophers to soil and altitude. *Journal of Mammalogy*, 19:338-342.
- Dice, L. R. 1947. Effectiveness of selection by owls of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) which contrast in color with their background. *Contributions of Laboratory of Vertebrate Biology, University of Michigan*, 34:1–20.
- Domínguez, R. 1992. Flora apícola en los Municipios de La Paz y Los Cabos en Baja California Sur. Tesis Lic. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 95 pp.

- Excoffier, L., P. Smouse y J. Quattro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131: 479-491.
- Flores, E. 1998. Geosudcalifornia. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 277 pp.
- Freeman S., y J. C. Herron. 2001. *Evolutionary analysis*. Segunda edición. Prentice Hall. 774 pp.
- Getz, L. L. 1957. Color variation in pocket gophers, *Thomomys*. *Journal of Mammalogy*, 38:523–526.
- Hadly, E. A. 1997. Evolutionary and ecological response of pocket gophers (*Thomomys talpoides*) to late-Holocene climatic change. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60:277–296.
- Hall, R. E. 1981. *The Mammals of North América*. John Wiley and Sons.
- Hoekstra, H. E., J. G. Krenz, y M. W. Nachman. 2005. Local adaptation in the rock pocket mouse (*Chaetodipus intermedius*): natural selection and phylogenetic history of populations. *Heredity*, 94:217–228.
- Howard, W. E., y H. E. Childs. 1959. Ecology of pocket gophers with emphasis on *Thomomys bottae mewa*. *Hilgardia*, 29:277–358.
- Huntly, N., y R. S. Intuye. 1988. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms. *BioScience*, 38:786–793.
- INEGI. 1995. *Síntesis geográfica de Baja California Sur*. INEGI. 52 pp.
- INEGI. 1996. *Estudio hidrológico del Estado de Baja California Sur*. INEGI. 206 pp.

- Ingles, L. G. 1950. Pigmental variations in populations of pocket gophers. *Evolution*, 4:353–357.
- Kaufman, D. W. 1975. Concealing coloration: how is effectiveness of selection related to conspicuousness? *American Midland Naturalist*, 93:245–247.
- Kennerly, T. E., Jr. 1954. Local differentiation in the pocket gopher (*Geomys personatus*) in southern Texas. *The Texas Journal of Science*, 6:297–329.
- Krupa J. J., y K. N. Geluso. 2000. Matching the color of excavated soil: cryptic coloration in the plains pocket gopher (*Geomys bursarius*). *Journal of Mammalogy*, 81:86–96.
- Lawlor, T. E. 1974. Coat color adaptations of rodents occurring on lava beds: reanalysis of an exceptional case. *Journal of Mammalogy*, 57:391–397.
- León de la Luz, J. L., y R. Coria. 1992. Flora iconográfica de Baja California Sur. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
- León de la Luz, J. L., J. J. Pérez Navarro, M. Domínguez y R. Domínguez. 1999. Flora de la Región del Cabo, Baja California Sur, México. Serie Listados Florísticos de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Vol. XVIII. 39 pp.
- Lidicker W. Z., Jr., y J. L. Patton. 1987. Patterns of dispersal and genetic structure in populations of small rodents. Pp. 144-161 *In* Mammalian dispersal patterns; the effects of social structure on population genetics (B. D. Chepko-Sade y Z. Y. Halpin, eds.). University of Chicago Press, Illinois.
- Maya, Y. 1988. Edafología. Pp. 53-68. *In* La Sierra de La Laguna de Baja California Sur (Arriaga, L., y A. Ortega, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

- Miller, R. S. 1964. Ecology and distribution of pocket gophers (Geomyidae) in Colorado. *Ecology*, 45:256–272.
- Munsell. 1975. Munsell soil color charts. Kollmorgen Corporation. Baltimore, USA.
- Newhouse, N. J. y T.A. Kinley. 2002. Badgers: can we dig them out of this hole? An update on population ecology and conservation of badgers in southeast British Columbia. Research Links Parks Canada newsletter.
- Nowak, R. M. 1999. Walker's mammals of the world. 6a. edición. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Patton, J. L. 1973. An analysis of natural hybridization between the pocket gophers, *Thomomys bottae* and *Thomomys umbrinus* in Arizona. *Journal of Mammalogy*, 54:561-584.
- Patton, J. L. 1993. Family Geomyidae. Pp. 469-476. *In* Mammals species of the world. (Wilson, D. E., y D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press.
- Patton, J. L. 1999. Family Geomyidae. Pp. 321-350. *In* Mamíferos del Noroeste de México. (Álvarez-Castañeda, S. T., y J. L. Patton, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
- Patton, J. L., y P. V. Brylsky. 1987. Pocket gophers in alfalfa fields: causes and consequences of habitat-related body size variation. *American Naturalist*, 130:493-506.
- Patton, J. L., y M. F. Smith. 1989. Population structure and the genetic and morphologic divergence among pocket gophers (genus *Thomomys*). Pp. 284--304. *In* Speciation and its consequences (Otte D., y J. A. Endler, editors). Sinauer Associates, Inc. Publishers.

- Patton, J. L., y M. F. Smith. 1990. The evolutionary dynamics of the pocket gopher *Thomomys bottae*, with emphasis on California populations. University of California Publication Zoology, 123:1-161.
- Payne, R. S. 1971. Acoustic localition of prey by barn owls. Journal of Experimental Biology, 54:535-573.
- Posada D., y K. A. Crandall. 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. Trends in Ecology and Evolution. 16:37-45.
- Rios, E. 2002. Sistemática de *Thomomys bottae* en la Región del Cabo, Baja California Sur, México. Tesis Maestría en Ciencias. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. 56 pp.
- Rodríguez-Robles, J. A. 2002. Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). Biological Journal of the Linnean Society, 77:165-183.
- Ryder, O. A. 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. Trends in Ecology and Evolution, 1:9-10.
- Santos-Moreno, y Y. Hortelano. 1997. La variación en mamíferos: una revisión de los enfoques metodológicos actuales. Acta Zoológica Mexicana. Nueva Serie, 70:13-34.
- Savage, J. M. 1979. Evolución. C. E. C. S. A. México. 175 pp.
- Schneider, S., D. Roessli, y L. Excoffier. 2000. Arlequin, version 2.000: A Software for Population Genetic Data Analysis. Genetics and Biometry Laboratory, Department of Anthropology and Ecology, University of Geneva, Switzerland.

- Searle, A. G. 1968. Comparative genetics of coat colour in mammals. Academic Press, New York, 308 pp.
- Smith, M. F. 1998. Phylogenetic relationships and geographic structure in Pocket gophers in the genus *Thomomys*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9:1-14.
- Smith, M. F., y J. L. Patton. 1984. Dynamics of morphological differentiation: temporal impact of gene flow in pocket gopher populations. *Evolution*, 38: 1079-1087.
- Smith, M. F., y J. L. Patton. 1988. Subspecies of pocket gophers: causal bases for geographic differentiation in *Thomomys bottae*. *Systematic Zoology*, 37:163-178.
- Smith G. C., y D. Watson. 1972. Selection patterns of corn snakes, *Elaphe guttata*, of different phenotypes of the house mouse, *Mus musculus*. *Copeia*, 1972:529-532.
- Smith, T. B., C. J. Schneider y K. Holder. 2001. Refugial isolation versus ecological gradients. Testing alternative mechanisms of evolutionary divergence in four rainforest vertebrates. *Genetica*, 112-113: 383-398.
- Soil Survey Division Staff. 1993. Soil survey manual. Soil Conservation Service. U.S. Department of Agriculture Handbook 18.
- Sumner, F. B. 1921. Desert and lava-dwelling mice and the problem of protective coloration in mammals. *Journal of Mammalogy*, 2:75-86.
- Trujano-Álvarez A., y S. T. Álvarez-Castañeda. En prensa. Taxonomic revision of *Thomomys bottae* in the Baja California Sur lowlands. *Journal of Mammalogy*.
- Vaughan, T. A. 1963. Movements made by two species of pocket gophers. *American Midland Naturalist*, 69:367-372.
- Vleck, D. 1979. The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiology Zoology*, 52:122-136.

- Waples, R. S. 1991. Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of 'species' under the endangered species act. *Marine Fisheries Review*, 53:11-22.
- Weir, B. S., y C. C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of populations structure. *Evolution*, 38: 1358-1370.
- Wiggins, I. L. 1980. *Flora of Baja California*. Stanford University Press.
- Wilson, D. E., y S. Ruff. 1999. *North American Mammals*. Smithsonian Institution. 750 pp.

APÉNDICE I

Clave de identificación de los haplotipos, con el número de catálogo de museo (#CIB) de los ejemplares y su localidad de procedencia. Se indica la clave de acceso al GenBank para secuencias representativas.

Haplotipo	Localidad	# CIB	Acc.GenBank
Ani01	Santa Anita	6219	
	Santa Anita	6220	AY589021
	Caduaño	6217	
	Caduaño	6218	
	Caduaño	6216	
	Caduaño	6215	AY589020
	San José del Cabo	6664	AY589026
	San José del Cabo	6661	
	San José del Cabo	6656	
	Miraflores	5306	
Ani03	Santa Anita	6221	
	Valle de La Laguna	6514	
	Valle de La Laguna	6516	AY589022
	Valle de La Laguna	6517	
	Valle de La Laguna	6519	
	Valle de La Laguna	6520	
	Valle de La Laguna	6524	
	Valle de La Laguna	6525	
	Valle de La Laguna	6528	
	Valle de La Laguna	10936	
Ant01	Agua de San Antonio	10941	EF088487
	Agua de San Antonio	10942	
Cue01	Las Cuevas	5299	EF088485
	Las Cuevas	5301	
Cue03	Las Cuevas	5302	
	Las Cuevas	5303	
Ext01	Palo Extraño	10940	EF088488
Ext02	Palo Extraño	10939	
Jos04	San José del Cabo	6658	

Lag08	Valle de La Laguna	6526	
	Valle de La Laguna	6536	
	Valle de La Laguna	10929	
	Valle de La Laguna	10935	
	Valle de La Laguna	10933	
Lag09	Valle de La Laguna	6527	
	Valle de La Laguna	6529	
Lag14	Valle de La Laguna	10931	
Mig02	Migriño	6639	AY589025
Mig03	Migriño	6640	
Mig04	Migriño	6641	
	Migriño	6644	
Mir01	Miraflores	5304	EF088486
Mir02	Miraflores	5305	
Pes01	Pescadero	6214	AY589019
Pes02	Pescadero	8969	EF088490
	Pescadero	8971	
Rib01	La Ribera	6632	
	La Ribera	6633	EF088484
Rib03	La Ribera	6634	
	La Ribera	6635	
Rib05	La Ribera	6636	
	El Triunfo	6620	AY589024
	El Triunfo	6622	
Snt01	El Vergel	7891	
	El Vergel	7882	
Snt02	Santiago	5297	AY589018
	Santiago	5296	
Tri03	El Triunfo	6624	
Tri04	El Triunfo	6621	
	El Triunfo	6622	
	El Triunfo	6628	
Tri06	El Triunfo	6623	
Tri07	El Triunfo	6625	
Tri08	El Triunfo	6626	
Tsa01	Todos Santos	5482	
	Todos Santos	5480	
	Todos Santos	5484	
Tsa02	Todos Santos	5481	
Tsa04	Todos Santos	5483	AY589038

Tsa06	Todos Santos	5485	
Ver01	El Vergel	11672	EF088489
	El Vergel	11674	
	El Vergel	11678	
	El Vergel	11681	
	El Vergel	11679	
	El Vergel	11675	
	El Vergel	11680	
Ver06	El Vergel	11682	
	El Vergel	11683	