



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

**“Nivel de endemismo de *Peromyscus* sp.  
(RODENTIA: MURIDAE) en las islas cercanas  
a Guaymas, Sonora, México”**

**TESIS**

Que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias**

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

P r e s e n t a

**Ecol. Horacio Cabrera Santiago**

**La Paz, Baja California Sur, noviembre, 2005**

## **COMITE TUTORIAL**

### **DIRECTOR DE TESIS**

**DR. SERGIO TICUL ÁLVAREZ CASTAÑEDA**  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C.

### **COTUTORES**

**DR. JUAN PABLO GALLO REYNOSO**  
Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo A.C.  
Unidad Guaymas.

**DR. PEDRO CRUZ HERNANDEZ**  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C.

### **COMITÉ REVISOR DE TESIS**

**DR. SERGIO TICUL ÁLVAREZ CASTAÑEDA**  
**DR. JUAN PABLO GALLO REYNOSO**  
**DR. PEDRO CRUZ HERNANDEZ**

### **JURADO DE EXAMEN DE GRADO**

**DR. SERGIO TICUL ÁLVAREZ CASTAÑEDA**  
**DR. JUAN PABLO GALLO REYNOSO**  
**DR. PEDRO CRUZ HERNANDEZ**  
**DR. ALEJANDRO MANUEL MAEDA MARTÍNEZ (suplente)**

## RESUMEN

La mayoría de las poblaciones de roedores insulares en el Golfo de California son consideradas especies o subespecies endémicas por la legislación ambiental mexicana. Ante nuevos registros de poblaciones insulares en las islas Jama y Chaperona, surge la pregunta si estas poblaciones deben ser consideradas como endémicas o no.

Se analizaron fragmentos de secuencia del gen mitocondrial del citocromo *b* de *Peromyscus eremicus* de las islas Jama, Chaperona, para determinar si estas poblaciones insulares pueden ser consideradas endémicas en base a una historia filogenética compartida con la historia geológica de las islas, y evaluar si cumplen los requisitos para ser consideradas como Unidades Evolutivamente Significativas susceptibles a conservación.

Se usaron como referencia a las poblaciones insulares de *Peromyscus eremicus* de isla Tiburón e isla Dátil y de *Peromyscus boylii* de isla San Pedro Nolasco e Isla San Esteban, las cuales son consideradas como endémicas, y se encuentran protegidas por la legislación ambiental mexicana. Se realizaron análisis filogenéticos mediante los métodos Agrupamiento del Vecino Más Cercano, Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud, e Inferencia Bayesiana, así como Análisis Filogenético de Anidamiento de Clados, comparando a las poblaciones insulares y continentales, para así poder inferir su historia demográfica.

Para *Peromyscus eremicus* se analizó un fragmento de 550 pb, y en base a los resultados se concluye que las poblaciones de las islas Jama, Chaperona, Dátil y Tiburón, no son genéticamente diferentes de la población de continente, y solamente la población de isla Tiburón puede ser considerada neo-endémica, pero ninguna población insular de *P. eremicus* cumple los requisitos para ser consideradas Unidades Evolutivamente Significativas.

Para *Peromyscus boylii* que habita en las islas San Pedro Nolasco y San Esteban, se analizó un fragmento de 800 p.b. y en base a los resultados, se determinó que estas poblaciones son paleo-endémicas y reliquias, además de que cumplen todos los requisitos para ser consideradas Unidades Evolutivamente Significativas.

**Palabras Clave:** *Peromyscus*, Islas del Golfo de California, ESU

Vo. Bo.

---

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

## ABSTRACT

Most populations of insular rodents in the Gulf of California are considered endemic species or subspecies by the Mexican environmental legislation. Now, the new registry of insular populations of rodents in Jama and Chaperona Islands raises the question if these populations must be considered endemic or not?

Fragments of mitochondrial gene sequence of the of citocromo b of *Peromyscus eremicus* from Jama and Chaperona Islands were analyzed to determine if these insular populations could be considered endemic based on a shared phylogenetic history with the geologic history of the islands. Also they were evaluated to see if they fulfill the requirements to be considered Evolutionarily Significant Units for conservation.

The insular populations of *Peromyscus eremicus* from Tiburón and Dátil Islands, and populations of *Peromyscus boylii* from San Pedro Nolasco and San Esteban Islands, which are considered as endemics and are protected for the Mexican environmental legislation, were used as references. In order to be able to infer their demographic history, the following techniques were used to compare the insular and continental populations: phylogenetic techniques neighbor-joining, maximum parsimony, maximum likelihood, bayesian analyses, as well as the nested clade phylogeographical analysis.

For *Peromyscus eremicus* a 550 pb fragment was analyzed, and based on the results its inferred that the Jama, Chaperona, Dátil and Tiburón Island's populations are not genetically different from the mainland population, and only Tiburón's population will be consider neo-endemic, but none of the island's population of *P. eremicus* fulfill the requirements to be considered a Evolutionarily Significant Units.

For *Peromyscus boylii* that inhabits in the San Pedro Nolasco and San Esteban islands, a 800 fragment of p.b. was analyzed and based on its results, it was determined that these populations are paleo-endemic and relics, and they fulfill all the requirements to be considered Evolutionarily Significant Units.

**Key Words:** *Peromyscus*, Gulf of California Islands, ESU

*A mis padres, quienes sabiamente no me permitieron estudiar  
Ing. Civil  
ya que sabían cual era mi vocación. Gracias*

*A C. Gabriela Suárez G.*

*A mis hermanos,  
J. Javier Cabrera S.  
Y. Yehaira Cabrera S.*

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico proporcionado mediante la beca-crédito.

A mi comité tutorial, en especial a mi director de tesis por dejarme hacer este proyecto y no permitir desviarme del tema principal, enseñándome a ser objetivo.

Al Dr. Juan Pablo Gallo Reynoso, por apoyarnos en la exploración de estas pequeñas islas, acompañarnos durante los muestreos en la sierra alta de Sonora y sobre todo por su amistad durante todos estos años.

Al Dr. Pedro Cruz Hernández por participar en este comité y permitir que los ratones formen parte de sus seminarios de genética acuícola.

Al Sr. Florentino Cota Moreno (Geno) por todo el apoyo logístico durante el traslado y desembarque en las islas, además de sus buenas bromas y su amistad.

Al M.C. Janitzio Ejido Villarreal y a Elsa Coria Galindo por su apoyo, compañía y buenos momentos durante los viajes a la región de Yécora y Álamos Sonora.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. y al Centro de Investigaciones en Alimentación y Desarrollo A.C. por el apoyo económico para la realización de este proyecto (convenio CIAD-CIBNOR 2004).

Al Posgrado del CIBNOR y personal que en el labora por proporcionarme un espacio y los servicios necesarios para el desempeño de mi trabajo.

A la Zona de Protección de Flora y Fauna Islas del Golfo de California, Oficina regional Sonora, por el apoyo logístico durante los muestreos en las islas.

A todos aquellos que han hecho posible de forma directa e indirecta la realización de este trabajo.

Pero muy en especial C.G.S.G. quien me acompañó y me ayudó durante todos mis muestreos, cruzando juntos mares, bosques, montañas y desiertos. Gracias Gaby.

## CONTENIDO

1.	INTRODUCCIÓN .....	1
2.	ANTECEDENTES .....	3
2.1.	ENDEMISMO .....	3
2.2.	HISTORIA DEL PAISAJE .....	4
2.3.	DETERMINACION DE TIEMPO DE DIVERGENCIA .....	6
2.4.	METODOS FILOGENETICOS .....	8
2.5.	UNIDAD DE CONSERVACION .....	10
2.6.	POBLACIONES INSULARES DE REFERENCIA .....	11
2.7.	CARACTERISTICAS DE LAS ESPECIES .....	13
A.	<i>Peromyscus eremicus</i> (Baird) .....	13
B.	<i>Peromyscus boylii</i> (Baird) .....	14
3.	DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO .....	16
3.1.	ISLAS DEL GOLFO DE CALIFORNIA .....	16
3.2.	CONTINENTE .....	18
4.	MATERIALES Y METODOS .....	23
4.1.	MUESTREO .....	23
4.2.	METODOS DE LABORATORIO .....	24
4.3.	ANALISIS FILOGENETICOS Y DE POBLACIÓN .....	25
A.	<i>Confirmación de secuencias</i> .....	25
B.	<i>Análisis filogenéticos</i> .....	25
C.	<i>Análisis de Clado Anidado</i> .....	27
5.	RESULTADOS .....	28
5.1.	<i>Peromyscus eremicus</i> .....	28
5.2.	<i>Peromyscus boylii</i> .....	40
6.	DISCUSIONES .....	51
7.	CONCLUSIONES .....	62
8.	LITERATURA CITADA .....	63
	ANEXO I .....	72

## INDICE DE TABLAS

TABLA I.-	Descripción de claves climáticas .....	21
TABLA II.-	Números de catalogo y de haplotipo de <i>P. eremicus</i> .....	31
TABLA III.-	Sitios polimórficos de la secuencia del gen citocromo <i>b</i> de <i>P. eremicus</i> ..	32
TABLA IV.-	Porcentaje de divergencia entre las muestras insulares y los principales clados de <i>P. eremicus</i> .....	33
TABLA V.-	Resultados del Análisis Geográfico de Clado Anidado de <i>P. eremicus</i> ....	39
TABLA VI.-	Números de catalogo y de haplotipo de <i>P. boyllii</i> .....	43
TABLA VII.-	Sitios polimórficos de la secuencia del gen citocromo <i>b</i> de <i>P. boyllii</i> .....	44
TABLA VIII.-	Porcentaje de divergencia entre las muestras insulares y los principales clados de <i>P. boyllii</i> .....	44
TABLA IX.-	Resultados del Análisis Geográfico de Clado Anidado de <i>P. boyllii</i> .....	50



## INDICE DE FIGURAS

FIGURA 1.- Distribución de la especie <i>P. eremicus</i> .....	14
FIGURA 2.- Distribución de la especie <i>P. boylii</i> .....	15
FIGURA 3.- Localización de las islas .....	22
FIGURA 4.- Ubicación de los sitios muestreados y distribución de la vegetación .....	22
FIGURA 5.- Distribución de los haplotipos detectados de <i>P. eremicus</i> .....	33
FIGURA 6.- Árbol Neighbor-joining generado para <i>P. eremicus</i> .....	34
FIGURA 7.- Árbol de Máxima Parsimonia generado para <i>P. eremicus</i> .....	35
FIGURA 8.- Árbol de Máxima Verosimilitud generado para <i>P. eremicus</i> .....	36
FIGURA 9.- Árbol de Inferencia Bayesiana generado para <i>P. eremicus</i> .....	37
FIGURA 10.- Designación del anidamiento de haplotipos de <i>P. eremicus</i> .....	38
FIGURA 11.- Distribución de los haplotipos dectectados de <i>P. boylii</i> .....	42
FIGURA 12.- Árbol Neighbor-joining generado para <i>P. boylii</i> .....	45
FIGURA 13.- Árbol de Máxima Parsimonia generado para <i>P. boylii</i> .....	46
FIGURA 14.- Árbol de Máxima Verosimilitud generado para <i>P. boylii</i> .....	47
FIGURA 15.- Árbol de Inferencia Bayesiana generado para <i>P. boylii</i> .....	48
FIGURA 16.- Designación del anidamiento de haplotipos de <i>P. boylii</i> .....	49

## 1. INTRODUCCIÓN

Los roedores representan el 75% de los taxa endémicos de mamíferos para México, seguidos por los murciélagos e insectívoros; el 30% de los taxa endémicos de roedores son insulares y se distribuyen en 27 islas, de las cuales 22 se encuentran en el Golfo de California (Ceballos *et al.* 1998). Se tienen registradas 35 poblaciones de *Peromyscus* en 33 islas del Golfo de California (Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva 1999; Stapp 2002) siendo 12 poblaciones consideradas como endémicas a nivel especie y 13 a nivel de subespecie. Recientemente se registró la presencia de dos poblaciones de *Peromyscus eremicus* en las islas Jama y Chaperona (Cabrera-Santiago *et al.* 2000) con lo que aumenta a 37 el número de poblaciones insulares de *Peromyscus*. Todas las islas del Golfo de California son consideradas como un Área Natural Protegida, y son administradas de acuerdo a los lineamientos de un programa de manejo que rige las acciones generales para la conservación de la flora y fauna presentes en las islas del Golfo de Californias. Las isla Jama y Chaperona, además de estar consideradas dentro de este programa de manejo, se encuentran también dentro de la propuesta para el establecimiento de la región “Sierra del Aguaje, Bahía de San Francisco e Isla San Pedro Nolasco y sus agua aledañas” como una nueva área natural protegida (Gallo-Reynoso y González-Martínez 2003) y en caso de ser declarada como tal, en el programa de manejo correspondiente se deberán contemplar acciones más específicas para la conservación de las especies de mayor importancia dentro del área propuesta, ya sea por endemismo, vulnerabilidad, o importancia ecológica para el ecosistema, por lo que consideramos necesario determinar sí la presencia de las poblaciones de *Peromyscus* en estas islas esta relacionada a la historia geológica de las islas y en que

nivel de endemismo deben ser consideradas. Existe la posibilidad de que estas poblaciones lleven miles de años en las islas y puedan ser consideradas como endémicas, ó que su presencia se deba a una colonización reciente hace cientos o decenas de años.

Con el desarrollo de las técnicas moleculares y de las computadoras, se ha impulsado el enriquecimiento de teorías y modelos que se desarrollan e implementan en programas de cómputo, facilitando el uso de secuencias de ADN en análisis estadísticos para sustentar hipótesis sobre la historia de las poblaciones (Avice 1998; Emerson *et al.* 2001). En este trabajo se realizó un análisis de secuencias de ADN mitocondrial, para determinar el grado de endemismo de las poblaciones de *Peromyscus eremicus* de las islas Jama y Chaperona, tomando como referencia a las poblaciones insulares de *Peromyscus eremicus* de las islas Tiburón y Dátil; y las poblaciones de *Peromyscus boylii* de las isla San Esteban y San Pedro Nolasco, las cuales son reconocidas por los grupos de conservación y por la misma legislación ambiental mexicana como endémicas y/o micro-endémicas.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1. ENDEMISMO

El endemismo como propiedad que caracteriza a una especie, es producto de la evolución y la filogenia de la especie, en reciprocidad con la historia geológica del área donde habita (Margalef 1983). Se consideran especies estenócoras o endémicas, a aquellas especie que de manera natural están confinadas a desarrollar su ciclo de vida en ambientes muy específicos, con una distribución geográfica pequeña o localizada (Garza-Cuevas y Enkerlin-Hoeflich 1997). Se catalogan con el apoyo de otras pruebas en dos tipos: i) neo-endémicas a aquellas que se han desarrollado recientemente a partir de especies hermanas y que no se han distribuido más ampliamente debido a su reciente aparición, y ii) paleo-endémicas, cuando el área en que viven es lo que queda de un área que anteriormente fue más extensa (Margalef 1983), o que no cuentan con especies hermanas, debido a que estas se extinguieron con el tiempo (Primack 2002). En el caso de las especies paleo-endémicas, es frecuente que se puedan considerar como reliquias, las especies que su presencia en ciertos puntos o localidades no puede explicarse en base a las condiciones actuales, sino porque la ocupación debió de haberse realizado en condiciones diferentes en un pasado más o menos remoto (Margalef 1980). Para catalogar a una especie o subespecie como endémica, primero hay que determinar si su presencia está relacionada a la historia geológica del área donde habita, condición que en ocasiones se pasa por alto asumiéndose que su presencia está relacionada con la historia geológica del área. Para probar las hipótesis concernientes al origen, migración, evolución y extinción de organismos, es

importante el conocimiento de la evolución geológica de un área determinada y las condiciones requeridas por el organismo, sin embargo, el conocimiento detallado de los requerimientos de un organismo en su ambiente puede no ser adecuado para deducir sus necesidades en diferentes contextos ambientales durante el pasado, ya que el hábitat actualmente usado por el organismo puede no ser equivalente al hábitat que ha usado históricamente (Masta 2000).

## **2.2. HISTORIA DEL PAISAJE**

En cuanto a la historia del paisaje, se ha determinado que la última glaciación se extendió de 22,000 a 14,000 años antes del presente (a.d.p.), con su máximo hace 18,000 años, y se le conoce en Norteamérica como el Wisconsin. Se piensa que durante esa época, hubo una disminución del nivel del mar (Keigwin y Jones 1990; Anderson y Van Devender 1995). Hace aproximadamente 13,000 años a.d.p. ocurrió un calentamiento global con duración aproximada de 1,000 años, al cual se le ha dado el nombre de “Younger Dryas”, el cual fue seguido por un enfriamiento global. En base a registros fosiles de plantas, se ha sugerido que hace 11,000 años a.d.p. la ocurrencia de bosques de *Pinus-Juniperus* se encontraban en elevaciones que van de los 1,525 a los 550 m.s.n.m. en áreas que ahora son ocupadas por comunidades desérticas (Van Devender y Spaulding 1979). Se considera que el Holoceno (la Era más reciente del Cuaternario) tuvo su inicio hace 10,000 años, caracterizado por una etapa calida, sin embargo, entre la transición del final del Pleistoceno (Wisconsin) e inicios del Holoceno las temperaturas del verano aun eran frías, con precipitaciones mayores a las actuales tanto en verano como invierno, siendo mayores las de invierno (Spaulding y Graumlich 1986). Es posible que el final del periodo, con

inviernos relativamente fríos que permitió la permanencia de la vegetación mesica en lo que hoy es el desierto de Sonora, haya ocurrido hace aproximadamente 9,000 años (Spaulding y Graumlich 1986). Dentro del Holoceno medio (entre 8,900 a 4,500 años a.d.p.) los veranos en el desierto Sonorense fueron cada vez más calidos, y con gran frecuencia se presentaron severas y catastróficas heladas invernales. En el Holoceno tardío se tiene registrado el regreso de climas fríos y secos entre los 4,000 y 2,500 años a.d.p., conocido como el periodo de Neoglaciación seguido nuevamente por un incremento en la temperatura (Crowley y North 1991). Desde finales de la ultima glaciación, el nivel de agua del mar se ha venido incrementando, por lo que se infiere que las islas del Golfo de California pueden dividirse en dos categorías, antiguas (islas oceánicas en aguas profundas), y recientes (islas costeras en aguas someras) y esta división ha tenido importantes implicaciones en los análisis biogeográficos de los mamíferos en las islas (Lawlor *et al.* 2002), ya que son las islas a mayor distancia de la costa actual las que quedaron aisladas mientras la vegetación en la región presentaba aun características mesicas, y organismos relacionados a esa vegetación quedaron aislados desde entonces. En base a las características del hábitat de las especies de *Peromyscus* en la región, se ha sugerido que *P. boylii* quedo aislado en las islas durante el máximo de la glaciación del Wisconsin, entre 20,000 y 18,000 años a.d.p., cuando la vegetación en la región presentaba características de tipo mesico, mientras que las poblaciones de *P. eremicus* fueron quedando aisladas en las islas durante el Holoceno, con la llegada de la vegetación desertica a las islas y debido al incremento del nivel del mar, siendo esto hace algunos miles de años para el caso de las islas más cercanas al continente. (Lawlor 1971b).

### ***2.3. DETERMINACION DE TIEMPO DE DIVERGENCIA***

Existen diferentes métodos para determinar el tiempo mínimo de divergencia entre especies ó entre poblaciones, y una revisión detallada es realizada en el trabajo de Edwards y Beerli (2000). Cabe hacer la aclaración que los datos moleculares generalmente sobreestiman los tiempos de divergencia entre poblaciones, debido a que el tiempo de divergencia de los genes puede sobrepasar al tiempo de divergencia de las poblaciones (Johnson y Cicero 2004), sin embargo, estos métodos pueden mostrarnos un posible valor, el cual podemos comparar con estimaciones realizadas a partir de otros supuestos. La hipótesis del reloj molecular postula que algunas proteínas evolucionan a ritmos constantes sobre el tiempo en todos los linajes evolutivos, por lo cual pueden ser usadas para fechar la divergencia de especies y para reconstruir las relaciones filogenéticas entre organismos, siendo esta practica análoga al fechado de tiempos geológicos mediante la medición del decaimiento de elementos radioactivos (Graur y Li 2000).

La cantidad de divergencia genética entre dos poblaciones aisladas tiende a acumularse con el tiempo, siguiendo su subdivisión progresiva a partir de una población ancestral en común; nuevos alelos son independientemente generados por mutación en cada población descendiente y las frecuencias de esto nuevos alelos tiende cambiar debido a la deriva genética (Takahata y Nei 1985). Para calcular la distancia genética, el modelo “Kimura dos parámetros” ó K2P (Kimura 1984) es usado ampliamente en gran variedad de organismos, ya que toma en cuenta el hecho de que las sustituciones por transiciones tienen mayor ritmo que las transversiones de nucleótidos.

A partir de las distancias genéticas se puede determinar el porcentaje de diferencia entre dos secuencias, lo cual es usado para evaluar el estatus de especie en base al tiempo requerido para la acumulación de la diferencia entre las dos secuencias. Para el caso particular del citocromo *b* en los roedores, distancias menores al 2%, estar indicando una variación interespecífica; valores que van entre el 2 y 11% indican que hay una alta probabilidad de que se trate de poblaciones coespecíficas o especies validas, por lo que en estos casos se ameritan estudios adicionales para saber si se tratan de nuevas especies; y con valores mayores al 11%, indudablemente se indica de que se trata de especies diferentes (Bradley y Baker 2001).

La calibración del reloj molecular se obtiene a partir de aproximaciones realizadas con técnicas de relojes radioactivos en fósiles y esto ha creado discusión sobre la estimación de los ritmos de mutación. Por ejemplo, se considera que el ADN del citocromo *b* tiene un ritmo aproximado de 2% de divergencia por cada millón de años (Klicka y Zink 1997), mientras que otros consideran que ese tiempo esta sobreestimado, y proponen un ritmo mutacional entre 0.025 y 0.028 sustituciones por sitio por linaje por millón de años para el mismo gen (Arbogast y Slowinski 1998). También hay que considerar que existen diferentes ritmos de mutación entre las especies (Johns y Avise 1998). Se ha determinado que los roedores de la familia Muridae tienen un ritmo de mutación bajo en el citocromo *b*, esto en comparación con los roedores de la familia Geomyidae ó Heretomidae que se consideran de ritmo de mutación rápido entre los roedores (Spradling *et al.* 2001). Los estudios clásicos de genética indican que los ritmos de mutación son más compatibles entre organismos cuando se miden en términos de generaciones, que cuando se miden en términos de tiempo absoluto (Rambaut y Bromham 1998; Bromham 2002).



Aplicando los principios de biogeografía de islas en la genética, se puede predecir la situación genética de las poblaciones insulares, de acuerdo al tamaño de la isla, y a la distancia de esta con respecto al continente. Las predicciones hechas por el modelo de Johnson *et al* (2000) indican que la divergencia genética de poblaciones en islas cercanas a la costa esta influenciada por la probabilidad de fijación de un nuevo alelo inmigrante, mientras que en las islas distantes la influencia es el bajo ritmo de migración. Poblaciones en grandes islas pueden contener algunos alelos de poca divergencia entre sí y algunos alelos originarios desde el tiempo de colonización, mientras que la mayoría de los alelos en las islas pequeñas y cercanas a la costa derivan de inmigrantes recientes y la mayoría de los alelos pertenecientes al tiempo de las primera colonización se han perdido debido a la alta probabilidad de fijación de los nuevos alelos inmigrantes(Johnson *et al.* 2000).

#### **2.4. METODOS FILOGENETICOS**

Un árbol filogenético, es una reconstrucción evolutiva de la historia genealógica de la variación genética encontrada en una muestra de genes homólogos o regiones de ADN que han experimentado poca o nula recombinación y tienen el potencial para dividir la interface entre la evolución intra e inter-especifica, que es precisamente donde ocurren los procesos de especiación, por lo que una de las aplicaciones de los árboles de genes es el de inferir el estatus de especie (Templeton 2001). Para determinar la validez de las relaciones ó topología de los árboles filogenéticos, los métodos de búsqueda y agrupamiento más adecuados son los de *Máxima Verosimilitud* (del ingles Maxima Likelihood), siguiendo los criterios del modelo evolutivo seleccionado en base a la longitud mínima de los árboles de una prueba previa.

Los métodos de reconstrucción filogenética tradicionales tales como *Máxima Parsimonia* (Maximum-parsimony) , *Máxima Verosimilitud* (Maximum-likelihood), *Vecino más cercano* (Neighbor-joining), entre otros, no son muy adecuados para estimar las relaciones genealógicas entre genes a nivel de poblacional, pero sí a un nivel inter-específico. Las *Redes* (Nest) son una manera mas de representar la información filogenética presente en un grupo de datos, y son más adecuadas para estimar relaciones intraespecificas que relacionan a los haplotipos en base al mínimo numero de mutaciones entre ellos (Posada y Crandall 2001).

En ocasiones con las rede haplotipicas, es posible observar asociaciones geográficas entre haplotipos de manera no aleatoria. Estas estructuras geográficas de haplotipos, pueden ser el resultado de factores actuales (restricción del flujo genético), ó de eventos poblacionales históricos (fragmentación de la población en el pasado, expansión de su distribución ó colonización). El *Análisis de Clado Anidado* (Nested Clade Analysis) es un método para distinguir cual de estos factores o combinación de estos, ofrece una mejor explicación cuando encontramos estas asociaciones geográficas en las redes haplotipicas (Templeton 2004). Debido a que el arreglo de la red de haplotipos corresponde a la distancia genealógica, es posible probar fidelidad de los datos para cada una de las hipótesis mediante el uso de dos distancias geográficas calculadas: i) la *Distancia de Clado*, que mide que tan dispersos geográficamente se encuentran los haplotipos de un mismo clado, y ii) *Distancia de Clado Anidado*, que mide que tan lejos se encuentran los haplotipos de un clado con respecto a los de otro clado del mismo nivel de anidamiento. Comparaciones estadísticas de las *Distancia de clado* y *Distancia de clado anidado* hacia los subclados exteriores e interiores, son usadas para buscar patrones característicos de las cuatro

hipótesis sobre el porque de la estructura geográfica de los haplotipos (Emerson *et al.* 2001).

### **2.5. UNIDAD DE CONSERVACION**

A partir del concepto filogenético de especie se ha dado una influencia taxonómica que tiene fuertes consecuencias y conflictos entre la conservación y la sistemática (Isaac *et al.* 2004), debido a que uno de los principales criterios para poder definir las áreas prioritarias de conservación son los listados taxonómicos y de endemismo (Myers *et al.* 2000). Es claro que no tiene el mismo impacto justificar el destino de recursos a la conservación de una especie que de una subespecie, tal es el caso, que cuando se eleva de nivel taxonómico una subespecie de una especie en peligro o amenazada, se da a conocer como un avance en la conservación, pero no es muy aceptado cuando una especie en peligro o amenazada es recatalogada como subespecie de una especie común (Caughley y Gunn 1996; Myers *et al.* 2000; Isaac *et al.* 2004). Recientemente se ha acuñado el término de Unidad Evolutiva Significativa (ESU por sus siglas en inglés), que se ha propuesto como la unidad de conservación y fue definido primeramente por la Sociedad Zoológica de Filadelfia en 1985, como poblaciones que representan variación adaptativa importante basado en la concordancia entre grupos de datos derivados por diferentes técnicas (Ryder 1986); posteriormente la definición a tenido cambios, primero por Waples (1991), que la define como poblaciones reproductivamente separadas de otras poblaciones y que presentan adaptaciones únicas ó diferentes. De acuerdo a Moritz (1994), las ESUs son poblaciones que son monofileticamente reciprocas para alelos del ADN mitocrondrial, y que demuestran divergencia significativa de frecuencias alelicas en loci nucleares. Al igual que

con los concepto de especie y subespecie, se ha llegado al dilema de que es o no es una ESU, hasta se ha sugerido abandonar el término y mejor usar con concepto holístico de especie, que consiste de poblaciones con variados niveles de flujo genético que evolucionan a través de deriva y selección natural(Crandall *et al.* 2000). La más reciente definición, considera a la ESU como un linaje que demuestra un flujo genético altamente restringido de otros linajes dentro del nivel organizacional superior (linaje) de la especie (Fraser y Bernatchez 2001). El concepto de ESU actualmente es usado dentro de la legislación norteamericana para la protección de especies ó poblaciones de especies en peligro (Waples 1991), pero en México aun no se ha incluido este concepto dentro de la legislación ambiental. Aun así, la legislación mexicana contempla la protección de subespecies con categoría de endémica, aunque en la mayoría de los casos las poblaciones obtienen esa categoría al inferir su relación con la historia geológica del área donde habitan.

## **2.6. POBLACIONES INSULARES DE REFERENCIA**

Las islas del Golfo de California han sido objeto de exploraciones biológicas desde el siglo antepasado y algunas hasta han sido habitadas y/o perturbadas por actividades como la extracción de guano, minería, ganadería y campos pesqueros (Case *et al.* 2002). La descripción original de la mayoría de las especies se realizó mediante el análisis de unos cuantos ejemplares por isla, por lo que durante estudios y revisiones posteriores, se han realizado cambios en la taxonomía y nomenclatura. *Peromyscus tiburonensis* es la primera especie descrita para isla Tiburón a partir de un sólo organismo (Mearns 1897), pero es recatalogada como subespecie de *P. eremicus* (Osgood, 1909). Tres años después, es descrita la especie *Peromyscus stephani* para isla San Esteban (Townsend 1912) y en 1932

se describieron las especies *Peromyscus collatus* para isla Dátil (Burt 1932), *Peromyscus pembertoni* (Burt 1932) y la subespecie *Peromyscus boylii glasselli* para isla San Pedro Nolasco (Burt 1932). Como resultado de revisiones taxonómica de las poblaciones de *Peromyscus* en las islas del Golfo de California (Lawlor 1971a, 1971b), se propone que *P. collatus* sea considerada como subespecie de *P. eremicus*, además, también se hace la observación que *P. stephani* tiene una estrecha relación taxonómica con *P. boylii*. El trabajo más reciente sobre la validez taxonómica de las poblaciones de *Peromyscus* en las islas del Golfo de California, basó su diagnóstico a partir del gen mitocondrial citocromo *c* oxidasa 3 (COIII), y a partir de sus resultados se reafirman el estatus de subespecie para las poblaciones de isla Tiburón e isla Dátil, y además sugieren que *P. stephani* debe ser considerada una subespecie de *P. boylii* (Hafner *et al.* 2001).

Los últimos listados taxonómicos para mamíferos de México, consideran a las poblaciones de *Peromyscus* en las islas Tiburón y Dátil, como subespecies de *P. eremicus*, y mantienen en estatus de especie a la población de *Peromyscus* en isla San Esteban, dado las implicaciones que tendría en su conservación si su estatus taxonómico es cambiado a un nivel inferior (Ceballos *et al.* 2002; Ramírez-Pulido *et al.* 2005). En este trabajo seguimos las recomendación realizada por Hafner *et al.* (2001), al considerar a la población de isla San Esteban como subespecie de *P. boylii*. El listado de especies de la norma oficial mexicana para la protección de especies nativas de flora y fauna silvestre de México (NOM-059-ECOL-2001) aun considera como especie a la población de isla Dátil y San Esteban, y considera a todas las poblaciones insulares de roedores nativos enlistadas como endémicas, bajo una estatus de amenazadas.

## 2.7. CARACTERISTICAS DE LAS ESPECIES

### A. *Peromyscus eremicus* (Baird)

Se caracteriza morfológicamente por el patrón de las cúspides de los molares relativamente sencillo. Presentar un tamaño medio; cola más larga que el cuerpo y cubierta con pelos cortos, no pincelada; orejas relativamente grandes, cubiertas de pelos muy finos o desnudas; planta del pie desnuda hasta el calcáneo; pelo suave y sedoso; coloración amarillenta con entrepelados negros ó gris muy fino, no concentrándose en la parte media. La coloración dorsal es ocrácea amarillenta con entrepelado oscuro; línea lateral ocre amarillento, la contrasta con la coloración dorsal; lados y parte superior de la cara grisácea; cola obscura dorsal y blanquecina ventral; vientre blanco puro o con poco entrepelado amarillento; mancha pectoral algunas veces presente; cráneo de tamaño medio, caja craneal alta y de cierta forma alongada; región infraorbital bien desarrollada; nasales ligeramente anchos y poco cóncavos cerca de su parte posterior; los maxilares siempre terminan detrás de los nasales. Los machos pueden ser distinguidos de los machos de otras especies simpátricas por presentar el báculo relativamente corto y ancho (8.2 X 1.8 mm), y dorsalmente curvado, con base cuadrada y muy pequeña; punta cartilaginosa difusa y falo pequeño y ancho (Lawlor 1971a; Veal y Caire 1979; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva 1999).

La distribución de la especie se muestra en la figura 1. Esta especie prefiere los habitats de tipo desértico y se ha propuesto que su distribución al norte esta restringida por las bajas temperaturas y la ausencia de *Prosopis* sp. (Veal y Caire 1979). Se le puede encontrar en elevaciones que van de los 35 m hasta elevaciones de 2130 m. Tiene una

considerable actividad arbórea, y se le ha observado buscando alimento en los mezquites (*Prosopis* sp.) y garambuyos (*Celtis occidentalis*). Su dieta varía de acuerdo a la abundancia de alimento de acuerdo a la estación del año, y consiste de frutos y flores de arbustos (principalmente de mezquite), semillas, forraje verde, y al parecer, los insectos también son parte importante de la dieta (Veal y Caire 1979).

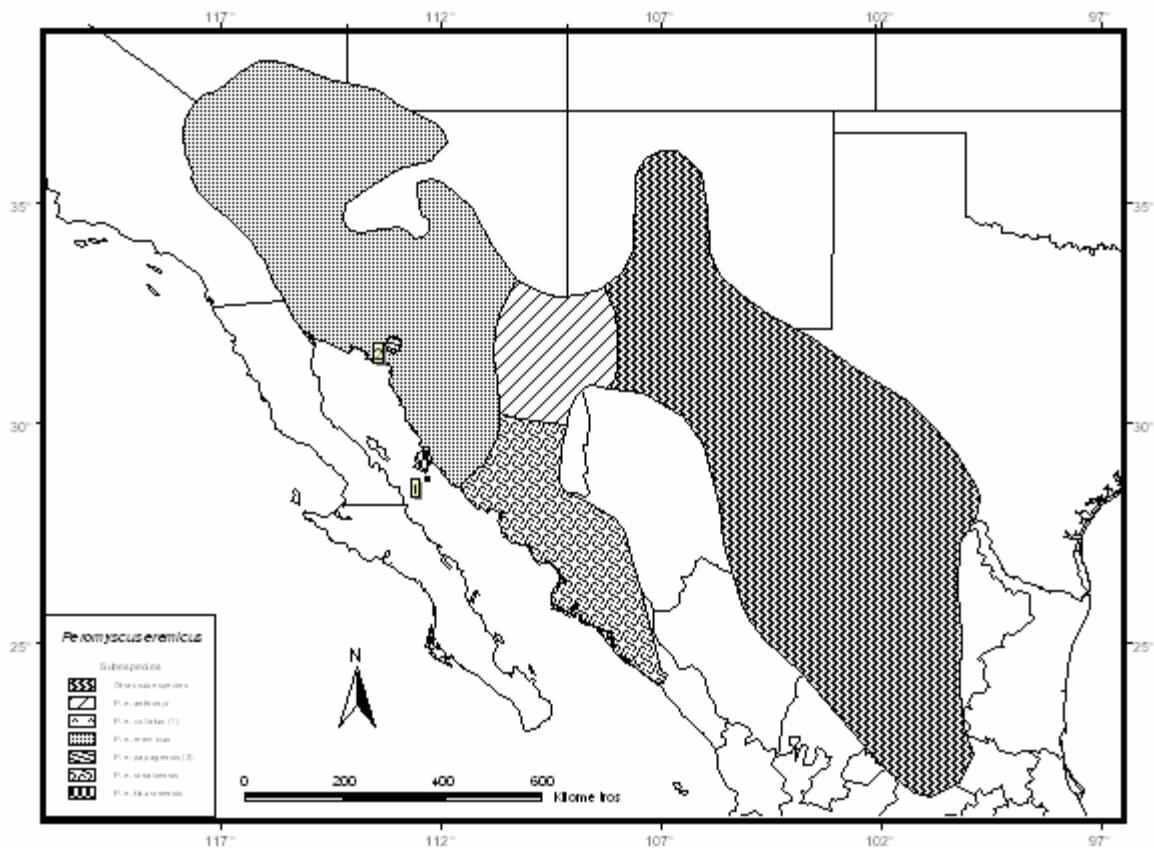


Figura 1.- Distribución de *Peromyscus eremicus*

### B. *Peromyscus boylii* (Baird)

Es de tamaño medio, cola larga del mismo tamaño ó mayor que el cuerpo, pincelada; orejas de tamaño medio. La coloración dorsal es entre café y sepia; la parte baja del rostro, brazos y línea lateral son de color ocráceo amarillento pálido; presenta un anillo delgado de color oscuro alrededor de los ojos; la coloración de las orejas oscuras con el borde

blancuzco; ventralmente es blanco crema; patas blancas, cola bicolor, dorsal castaño y ventral blancuzca; el cráneo es de tamaño medio, con rostro deprimido anteriormente, arco zigomático ancho y región infraorbital débil; caja craneal redondeada y pequeña, y bulas auditivas pequeñas (Osgood 1909; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva 1999).

La distribución de la especie se muestra en la figura 2. Habita principalmente en laderas de cerros con suelos pedregosos y afloramientos rocosos, en bosques mixtos de *Quercus* sp., *Juniperus* sp. y *Prosopis* sp. En California, Estados Unidos, habita los bosques de pino y encino; mientras que en la meseta Mexicana es común en pastizales y matorral de cactus-acacia y solamente en las islas San Esteban y San Pedro Nolasco habita en matorral xerófilo (Tieman-Boege *et al.* 2000).

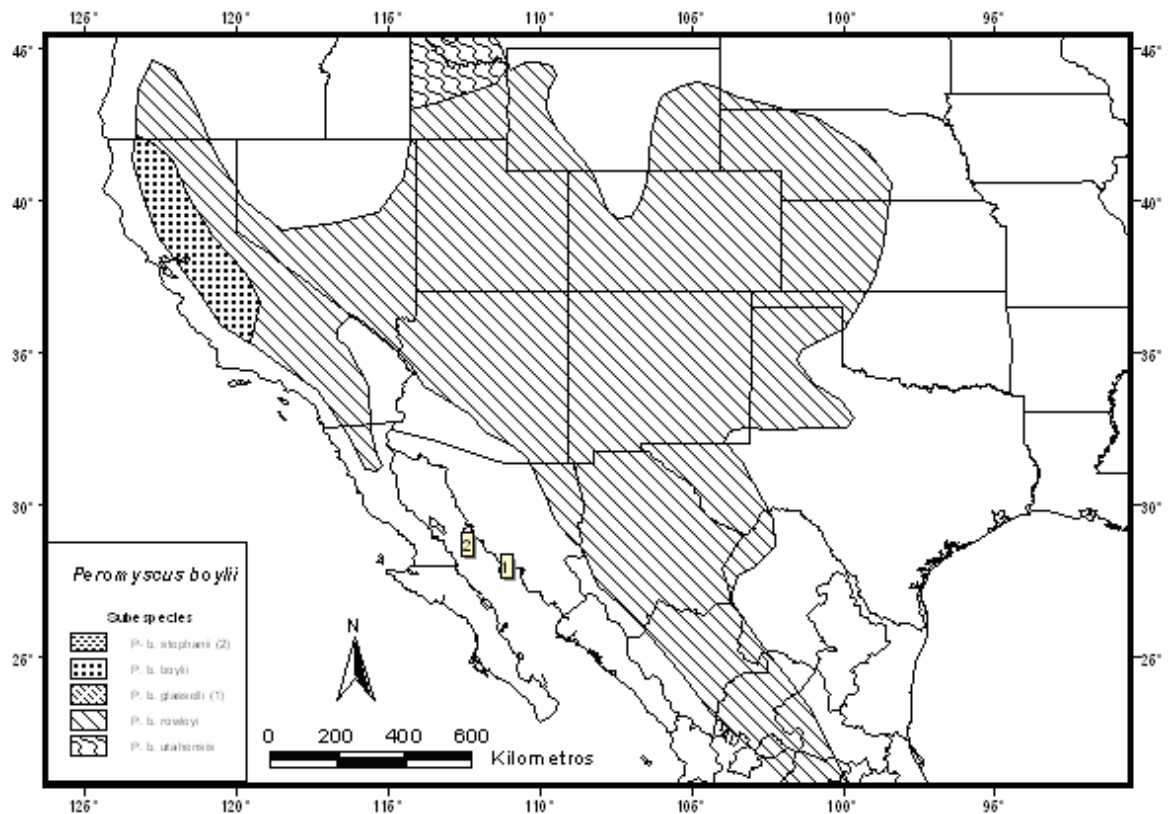


Figura 2.- Mapa de distribución de *Peromyscus boylii*



### 3. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

#### 3.1. ISLAS DEL GOLFO DE CALIFORNIA

Este trabajo se enfoca específicamente a las poblaciones de *Peromyscus eremicus* de las isla Jama y Chaperona, tomamos como referencia a las poblaciones de *P. eremicus* de las islas Tiburón y Dátil y *P. boylii* de isla San Esteban y San Pedro Nolasco. Todas estas islas se encuentran cercanas a la costa de Sonora dentro del Golfo de California (Figura ).

Isla Jama. - Se encuentra ubicada a los 27° 56' 25" de latitud norte y los 111° 03' 20" de longitud oeste, a una distancia aproximada de 50 metros de la costa. Tiene una forma ovalada, orientada de sureste a noroeste con una superficie aproximada de 45,000 m<sup>2</sup>. Se tienen registradas 56 especies de plantas vasculares. La vegetación esta representada por torote (*Bursera microphylla*), sangregado (*Jatropha cuneata*), nopal (*Opuntia bravoana*), palo blanco (*Acacia willardiana*), bacanora (*Agave angustifolia*) y pitahaya dulce (*Stenocereus thurberi*). En el extremo sur y sureste predominan los pastos con pocos arbustos esparcidos y achaparrados.

Isla Chaperona. -Se encuentra ubicada a los 27° 57' 11" de latitud norte y los 111° 01' 39" longitud oeste, a una distancia aproximada de 250 metros a la costa. Tiene una forma rectangular orientada de suroeste a noreste, con una superficie aproximada de 84,500 m<sup>2</sup>. Se tienen registradas 25 especies de plantas vasculares. La vegetación esta compuesta por choyas (*Opuntia choya*), rama blanca (*Encelia farinosa*) y quelite (*Amaranthus wathsoniii*). En el extremo sur de la isla, se encuentra una colonia de anidación de gaviota patas amarillas (*Larus livens*) y de pelicano café (*Pelicanus occidentales*).

Isla San Pedro Nolasco.- Se encuentra ubicada a los 27° 58' 00" de latitud norte y los 111° 22' 38" de longitud oeste, a una distancia aproximada de 15 km de la costa de Sonora (INEGI 1997a). Tiene una forma rectangular, orientada de sureste a noroeste con aproximadamente 4.3 km de largo y 1.2 km de ancho, con una superficie aproximada de 3.45 km<sup>2</sup> (Murphy *et al.* 2002). Se tienen registradas 57 especies de plantas vasculares (Rebman *et al.* 2002) de las cuales cinco son consideradas endémicas a la isla (Rebman 2002). La vegetación está representada por pitahaya dulce (*Stenocereus thurberi*), palo blanco (*Acacia willardiana*) viguierias (*Viguiera triangularis*) y enredaderas (*Vaseyanthus insularis*) (Case *et al.* 2002).

Isla San Esteban.- Se encuentra ubicada a los 28° 42' 00" de latitud norte y los 111° 34' 30" de longitud oeste, a una distancia aproximada de 11.5 km de la costa de isla Tiburón (INEGI 1997b). Tiene una forma circular, con aproximadamente 8.7 km de largo, 8.3 km de ancho y una superficie aproximada de 40.72 km<sup>2</sup> (Murphy *et al.* 2002). Se tienen registradas 123 especies de plantas vasculares (Rebman *et al.* 2002), de las cuales dos son consideradas endémicas a la isla (Rebman 2002). La vegetación esta representada por cardón (*Pachyverus pringlei*), choya güera (*Opuntia bigelovii*), cienita (*Lophocereus scotti*) y torote elefante (*Bursera microphylla*).

Isla Tiburón.- Se encuentra ubicada a los 25° 29' 00" de latitud norte y los 111° 20' 00" de longitud oeste, a una distancia aproximada de 1.7 km de la costa de Sonora (INEGI 1997b). Tiene una forma ovalada, con aproximadamente 52.5 km de largo, 40.5 km de ancho y una superficie aproximada de 1223.53 km<sup>2</sup> (Murphy *et al.* 2002). Se tienen registradas 298 especies de plantas vasculares (Rebman *et al.* 2002), de las cuales solamente una es considerada endémica a la isla (Rebman 2002). La vegetación se

considera como matorral xerófilo, representada por sangrendado (*Jatropha cinerea*), jojoba (*Simmondsia chinensis*), y cardón (*Pachycereus pringlei*).

Isla Dátil (también conocida como Turner).- Se encuentra ubicada a los 28° 43' 00" de latitud norte y los 112° 17' 20" de longitud oeste, a una distancia aproximada de 1.9 km de la costa de isla Tiburón (INEGI 1997b). Tiene una forma rectangular, con aproximadamente 3.15 km de largo y 0.71 km de ancho, y una superficie aproximada de 1.25 km<sup>2</sup> (Murphy *et al.* 2002). Se tienen registradas 99 especies de plantas vasculares (Rebman *et al.* 2002). La vegetación es matorral xerófilo y esta representada por sangrendado (*Jatropha cinerea*), jojoba (*Simmondsia chinensis*) y mariola (*Solanum hindsianum*).

### 3.2. CONTINENTE

Los sitios muestreados en continente fueron seleccionados en base a las localidades reportadas con anterioridad para las especies de *P. eremicus* y *P. boylii* en recopilaciones bibliográficas (Caire 1978; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva 1999). La ubicación de los sitios considerados se muestra en la figura 4, y en la tabla I se describen los tipos de climas en donde se encuentran los sitios muestreados.

Sitios Guaymas y Bahía Kino.- El sitio Guaymas se encuentra en frente a las islas Jama, Chaperona y San Pedro Nolasco, mientras que el sitio Bahía Kino se encuentra frente a las islas Tiburón, Dátil y San Esteban. Ambos sitios forman parte de la provincia fisiográfica *Llanura Sonorense*, dentro de la subprovincia *Sierras y Llanuras Sonorenses*, presentándose topofomas de tipo sierra compleja y lomeríos con bajadas. La vegetación en ambos sitios es matorral sarcocaulé, haciendo mosaicos con el matorral desértico micrófilo

en los lomeríos. Las especies de plantas que predominan son el sangregado (*Jatropha cuneata*), torote elefante (*Bursera microphylla*), gobernadora (*Larrea tridentata*), pitahaya dulce (*Stenocereus thurberi*) palo verde (*Cerdidium microphyllum*) y palo blanco (*Acacia willardiana*).

Sitio Puerto Peñasco.- Se localiza al noroeste del Estado de Sonora, en la parte norte del Golfo de California. Se encuentra dentro de la provincia *Desierto Sonorense*, en la subprovincia *Desierto de Altar*, caracterizada por ser un desierto arenoso con altitudes menores a 200 metros. La vegetación es conocida como de desiertos arenosos, predominando el chamizo (*Atriplex barclayana*), hierba del burro (*Ambrosia dumosa*) la gobernadora (*Larrea divaricata*) y rama blanca (*Encelia farinosa*).

Sitio Santa Cruz.- Forma parte de la provincia fisiográfica de *Sierras y Llanuras del Norte*, dentro de la subprovincia *Llanuras y Medanos del Norte*, donde las topofomas son de lomeríos abruptos y valles intermontados. La fisiografía se caracteriza por presentar extensos valles aluviales entre los cuales se intercalan algunas sierras con lomeríos de pendientes suaves y crestas redondeadas. La vegetación está catalogada como bosque de encino, el cual en su mayoría, está formado por encinares de condiciones secas, deciduos, bajos y abiertos, con abundancia de gramíneas. Entre las especies dominantes se encuentran el encino blanco (*Quercus arizonica*), encino bellota (*Q. emoryi*), encino azul (*Q. oblongifolia*) y yuca (*Yuca schottii*) sin embargo, se observa también una gran abundancia de mesquite (*Prosopis glandulosa*) lo que puede indicar fuertes perturbaciones debido a la explotación de madera y a la ganadería en la región; presenta también vegetación de galería con álamo (*Populus tremuloides*) y sauce (*Salix gooddingii*).

Sitio San Luis.- Forma parte de la provincia fisiográfica de *Sierras Madre Occidental*, dentro de la subprovincia *Sierras y Valles del Norte*, con topofomas de sierra baja. La fisiografía se caracteriza por sierras con lomeríos de pendientes que van de suaves a escarpadas y crestas redondeadas. La vegetación es bosque de encino, formado en su mayoría por encinares de condiciones secas, deciduos, bajos y abiertos, con abundancia de gramíneas. Entre las especies dominantes se encuentran el encino blanco (*Quercus arizonica*), encino bellota (*Q. emoryi*), encino azul (*Q. oblongifolia*) y yuca (*Yuca schottii*), datilillo (*Y. grandiflora*); presenta también vegetación de galería con álamo (*Populus tremuloides*) aliso (*Platanus wrightii*) y sauce (*Salix gooddingii*), entre las cañadas y arroyos.

Sitio Huachineras.- Se localiza en el noreste del Estado de Sonora, y forma parte de la provincia fisiográfica *Sierra Madre Occidental* dentro de la subprovincia *Cañadas y Sierras del Norte*, que se caracteriza por presentar sierras de laderas escarpadas, entre valles intermontados con lomeríos de pendiente suave. La vegetación es bosque de tascate, predominando el tascate (*Juniperus monosperma*) acompañado por navajita azul (*Bouteloua gracilis*), y encino (*Quercus arizonica*) en las partes altas de los lomeríos. Además se encontró mezquite (*Prosopis sp.*) en los suelos profundos.

Sitio Yécora.- Se ubica al este del Estado, dentro de la provincia fisiográfica *Gran Meseta y Cañones Chihuahuenses*, que se caracteriza por sierras escarpadas con cañones profundos, a altitud mayor de 1000 metros. La vegetación es bosque de coníferas y encinos, predominando el tascate (*Juniperus sp.*) encino (*Quercus sp.*) mezquite (*Prosopis sp.*) y pino (*Pinus sp.*).

Sitio La Quema y Oviachi.- Estos dos sitios son parte de la provincia fisiográfica *Pie de Sierra* que se caracteriza por sierras poco elevadas, constituidas por uno o varios núcleos altos, acompañados de lomeríos y cerros bajos con disección intensa y entre los lomeríos se encuentran llanuras aluviales. La vegetación es bosque espinoso con garaumbullo (*Celtis padilla*) chirahuí (*Acacia chleocantha*), papache (*Randia echinocarpa*), tabachín (*Caesalpinia pulcherrima*), hetcho (*Pachycereus pecten-aboriginum*), palo brasil (*Haematoxylon brasiletto*) pitahaya (*Stenocereus thurberi*), palo santo (*Ipomoea arborescens*)

Sitio Álamos.- Se ubica en la porción sur del Estado de Sonora, y forma parte de la provincia fisiográfica *pie de sierra*, que se caracteriza por sierras poco elevadas, constituidas por uno o varios núcleos altos, acompañados de lomeríos y cerros bajos con disección intensa, y entre los lomeríos se encuentran llanuras aluviales. La vegetación es bosque tropical caducifolio, con palo brasil (*Haematoxylon brasiletto*), palo zorrillo (*Cassia occidentalis*), mauto (*Lysiloma divaricata*), sabino (*Taxodium mucronatum*) y mezquite (*Prosopis juliflora*), además existen manchones de bosque de encino en las partes más altas (*Quercus chihuahuensis*).

**Tabla I.- Descripción de las claves climáticas utilizadas, y localidades donde se presenta.**

Clave	Descripción	Sitios
BW(h <sup>1</sup> )w	<b>Muy árido, cálido</b> , con temperatura media anual mayor a los 22°C, temperatura del mes más frío mayor de 18°C, lluvias de verano y porcentaje de lluvia invernal del 5% al 10.2% del total anual	Guaymas, Isla Jama, Isla Chaperona Oviachi
BWh(x <sup>1</sup> )	<b>Muy árido, semicálido</b> , con temperatura media anual entre los 18 y 22°C, temperatura del mes más frío menor de 18°C y temperatura del mes más caliente mayor de 22°C, lluvias repartidas todo el año y porcentaje de lluvia invernal mayor al 18% del total anual	Bahía Kino, Guaymas, Puerto Peñasco, Isla Dátil, Isla San Esteban, Isla San Pedro Nolasco, Isla Tiburón
BW(h <sup>1</sup> )(x <sup>1</sup> )	<b>Muy árido, cálido</b> , con temperatura media anual mayor de 22°C, temperatura del mes más frío mayor de 18°C. Lluvias repartidas todo el año y porcentaje de lluvia invernal mayor al 18% del total anual.	Guaymas
BS1k(x <sup>1</sup> )	<b>Semiárido, templado</b> , con temperatura media anual entre 12 y 18°C, temperatura del mes más frío entre -3 y 18°C, temperatura del mes más caliente menor de 22°C. Lluvias de verano y porcentaje de lluvia invernal mayor al 18% del total anual.	Huachineras, Santa Cruz, San Luis

BS1(h')w	<b>Semiárido cálido</b> , con temperatura media anual mayor de 22°C, temperatura del mes más frío mayor de 18°C. Lluvia de verano y porcentaje de lluvia invernal del 5% al 10.0% del total anual	Álamos, La Quema
C(wo)x'	<b>Templado, subhúmedo</b> , temperatura media anual entre 12 y 18°C, temperatura del mes más frío entre -3 y 18°C y temperatura del mes más caliente menor a 22°C. Precipitación en el mes más seco menor de 40 mm; lluvias de verano y porcentaje de lluvia invernal mayor al 10.2% del total anual.	Huachineras

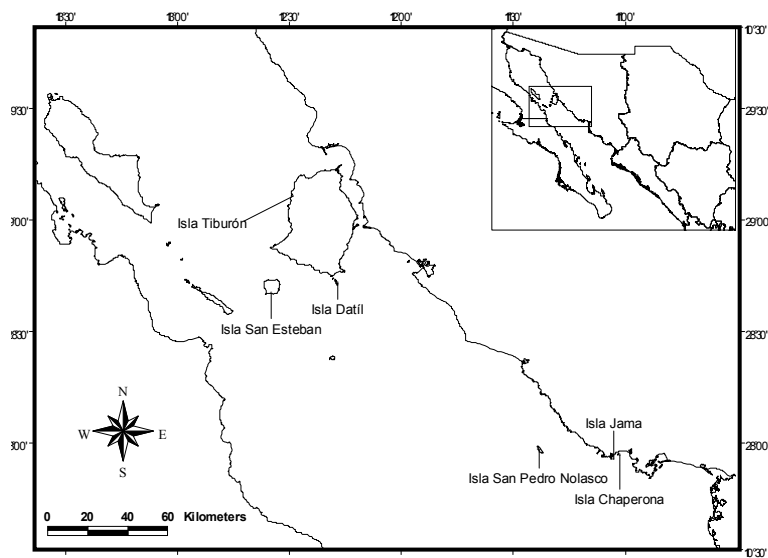


Figura 3.- Localización de las islas consideradas en este estudio.

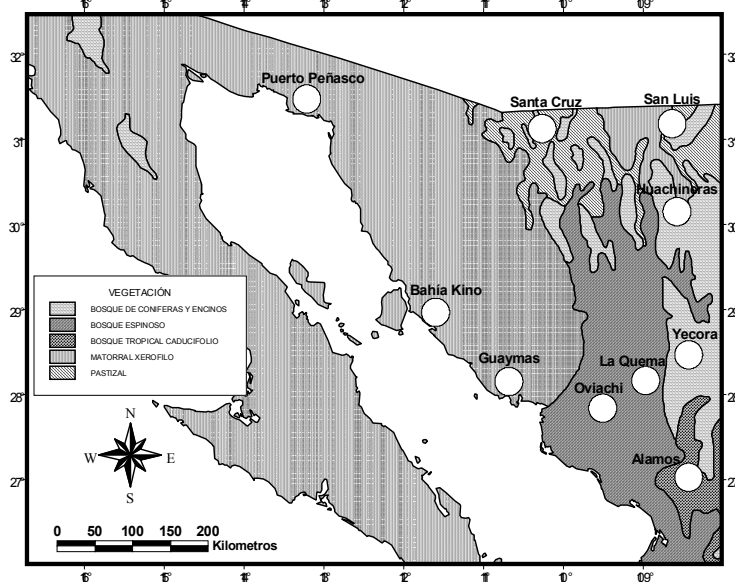


Figura 5.- Ubicación de los sitios muestreados en continente y distribución de la vegetación según Rzedowski (1990).

## 4. MATERIALES Y METODOS

### 4.1. MUESTREO

Durante el 2004, se capturaron ejemplares de *P. eremicus* en las islas Jama, Chaperona y de *P. boylii* en isla San Pedro Nolasco, así como en la distribución más próxima a las islas (Figuras 1, 2 y 4), de acuerdo a las localidades reportadas para estas especies en el Estado de Sonora (Caire 1978; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva 1999). Para la captura de los ejemplares se utilizaron trampas tipo Sherman, las cuales fueron cebadas con avena humedecida con extracto artificial de vainilla. En cada sitio de muestreo se colocaron 160 trampas durante una noche, las cuales se distribuyeron en cuatro transectos lineales con una separación de 10 metros entre cada trampa. Los ejemplares seleccionados fueron sacrificados con cloroformo, y posteriormente se tomaron las medidas somáticas de longitud total (LT), longitud de cola (LC), longitud de oreja (LO), longitud de la pata izquierda (LP) y el peso en gramos. Una vez hecha la disección, se tomaron y preservaron muestras de tejido (corazón e hígado) en alcohol al 70% de cada ejemplar dentro de tubos nuc de 2.0 ml. y posteriormente fueron preparados como especímenes de piel para museo (Vanzolini y Papavero 1985), depositados y catalogados en la colección permanente de mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). Para las localidades de Isla Tiburón, Isla San Esteban, Isla Dátil, Puerto Peñasco y California E.U., se utilizaron las muestras de tejido que se encontraban en la colección de mamíferos del CIBNOR, (Tablas II y VI).



#### 4.2. METODOS DE LABORATORIO

Para la extracción del ADN, se usó tejido del hígado siguiéndose el protocolo de extracción con Chelex al 5% (Walsh *et al.* 1991), eliminando el uso de Proteinasa K. El procedimiento consistió en tomar una pequeña muestra de tejido conservada en alcohol (aproximadamente 5 µg.), la cual fue homogenizada en pequeños trozos, dejándose secar para permitir la evaporación del alcohol; posteriormente se colocó la muestra en un tubo de 1.6 ml (eppendorf) al cual se le agregaron 100 µL de Chelex al 5% y 100 µL de ddH<sub>2</sub>O. Se incubó durante 20 min a 56°C en una cámara de hibridación, e inmediatamente después se colocó en un vortex durante 4 segundos y se paso a baño maría durante 8 min a 98 °C. para posteriormente centrifugarse durante 2 min a 10,000 rpm. La muestra de ADN fue tomada de entre la superficie y el precipitado de Chelex, y fue usada sin diluir. Se amplificó un fragmento de aproximadamente 800 pb del gen mitocrontrial citocromo *b* (Cyt-*b*) a partir del codón de inicio, usando los primers MVZ05 y MVZ16 (Smith 1998). La reacción para la amplificación de la doble hebra fue la siguiente: 2 µL de templado, 2.5 µL de cada primer (a concentración de 10 µM), 0.47 µL de dNTPs a 0.4 µM, 0.2 µL de MgCl<sub>2</sub> a 3 mM, 0.2 µL de *Taq* polimerasa, 2.5 µL de buffer 10X *Taq* y ddH<sub>2</sub>O para un volumen final de 25 µL. Las condiciones de amplificación consistieron en una desnaturalización inicial a 94 °C durante 3 min, seguida por 41 ciclos de desnaturalización a 94 °C durante 45 segundos, alineamiento a 50 °C durante un minuto y extensión a 72 °C durante un minuto, para finalizar el proceso con un alineamiento a 72 °C durante 10 min. El proceso de amplificación se llevó a cabo en un termociclador Gene Amp PCR System 9700 (Applied Biosystems). Los productos se visualizaron con luz ultravioleta en gel de agarosa al 5%

teñido con bromuro de etidio. Los productos que resultaron positivos fueron mandados a secuenciar en los laboratorios de la Universidad de California Berkeley E.U. o a la empresa MacroGene en Korea. Los electrofenogramas fueron visualizados y las secuencias alineadas y recortadas a 800 y 550 pares de bases con el programa Sequencher 4.1.4 (Gene Codes Corp.). Los haplotipos únicos fueron identificados con el programa Collapser 1.2 (Posadas, 1998).

### **4.3. ANALISIS FILOGENETICOS Y DE POBLACIÓN.**

#### **A. Confirmación de secuencias**

Se realizaron búsquedas de secuencias similares mediante una búsqueda BLAST en la base de datos GenBank (Altschul *et al.* 1997). Se obtuvieron secuencias de *Peromyscus leucopus* (AF131926), *Peromyscus truei* (AY376434), *Peromyscus schmidlyi* (AY322524) y *P. californicus* (AF155393) (Bradley *et al.* 2000; Tieman-Boege *et al.* 2000) para su utilización como grupos externos comparativos, con el fin de probar la monofilia de las secuencias a analizar.

#### **B. Análisis filogenéticos**

Se realizaron Análisis de Distancia, Máxima Verosimilitud (Maxima Likelihood), Máxima Parsimonia (Maxima Parsimony) e inferencias Bayesianas para entender los patrones de divergencia de secuencias y relaciones entre haplotipos de ADNmt. Los Análisis Bayesianos fueron realizados con el programa MrBayes (Huelsenbeck y Ronquist 2001) y los demás fueron realizados con el programa PAUP 4.0b10 (Swofford 2002). La distancia genética representa el número medio de sustituciones por sitio que se han

acumulado desde que el par de taxa compartió un mismo antecesor (Johns y Avise 1998). En este trabajo se uso el modelo evolutivo de secuencias K2P (Kimura 1980) para determinar la distancia genética entre secuencias homologas, ya que es muy usado en trabajos filogenéticos con el gen que codifica al citocromo *b* de mamíferos (Bradley y Baker 2001; Bradley *et al.* 2004). Este modelo considera una frecuencia de bases igual, pero ritmos de transición y transversión desiguales (Kimura 1980). Para la determinación del tiempo de divergencia, calculamos el ritmo de mutación por generación, a partir del porcentaje de diferencia por millon de años, que se ha propuesto para el humanos y el chimpancés. Consideramos un tiempo de 20 años por generación, y tomamos el valor de 2.8% por linaje por millon de años (Arbogast y Slowinski 1998), por lo que determinamos que hay un ritmo de mutación para el citocromo *b* de  $5.6 \times 10^{-7}$  por generación. Consideramos para los roedores del género *Peromyscus*, un tiempo de un año por generación (Zheng *et al.* 2003).

Los análisis de distancia, fueron soportados con una búsqueda automática de 1000 replicas mediante el método de agrupamiento Neighbor-joining (NJ). Los árboles generados fueron usados para establecer un patrón básico de las relaciones de los haplotipos y ubicar la distribución geográfica de los linajes de haplotipos. Debido a que el uso de todos los datos hace demasiado compleja la evaluación rigurosa de la estructura filogenético en el análisis de Máxima Verosimilitud, se seleccionaron haplotipos representativos de cada linaje observado en el árbol NJ para ser usados en los análisis de Máxima Verosimilitud, los cuales se realizaron tomando en cuenta el modelo evolutivo que mejor se ajustara al grupo de secuencias y generando los árboles mediante una búsqueda heurística de 1000 repeticiones, soportados con una búsqueda automática de 100 replicas,

usando una adición de secuencias aleatorias como inicio de cada búsqueda. En la determinación del mejor modelo evolutivo para los análisis de Máxima Verosimilitud, se utilizó el programa ModelTest ver 3.7 (Posada y Crandall 1998), el cual hace comparaciones entre la longitud de los árboles generados a partir de los parámetros tomados en cuenta por cada uno de los 56 modelos analizados.

Los árboles de Máxima Parsimonia fueron generados usando un algoritmo de búsqueda heurística de 1,000 replicas y soportados con una búsqueda automática de 1000 repeticiones y 50% de nivel de consenso, con adición de secuencias aleatoria. Los Análisis Bayesianos se realizaron en el programa MrBayes 2.0. (Huelsenbeck y Ronquist 2001), usando el mejor modelo evolutivo para los grupos de secuencias, los cuales fueron determinados por medio del programa MrModelTest 2.0 (Nylander 2004), el cual es una variante del software ModelTest, y que toma en cuenta solamente a los modelos que son aceptados por el software MrBayes. En los parámetros usados en el programa MrBayes 2.0 se consideró el algoritmo de búsqueda Markov Cadena Monte Carlo (MCMC) con 5'000'000 de iteraciones con una replica, realizándose cuatro corridas de donde se tomó una muestra por cada 1000 iteraciones, eliminándose las primeras diez muestras de cada corrida. Con las muestras resultantes de las 16'000,000 de iteraciones, se generó un árbol de consenso a partir de 7,920 árboles.

### ***C. Análisis de Clado Anidado***

Se generaron las redes de haplotipos con el software TCS (Clement *et al.* 2000), para ser usadas en el Análisis de Clado Anidado (NCA por sus siglas en ingles) (Templeton 1998). Se determinó si existe un aislamiento por distancia y el centro geográfico de cada

clado mediante el software Geodis (Posada *et al.* 2000). Los resultados de este análisis fueron interpretados de acuerdo a las claves proporcionadas por Templenton (2004).

## 5. RESULTADOS

### 5.1. *Peromyscus eremicus*

Como resultado de los muestreos, se capturaron 56 organismos que fueron identificados como *P. eremicus* a partir de las caracterizas morfológicas. Sin embargo, solamente se logró obtener la secuencia de 47 organismos. Otras cinco secuencias fueron obtenidas de la base de datos de la colección mastozoológica del CIBNOR y sólo fueron encontradas dos secuencias en la literatura, sumando en total de 54 secuencias. Las secuencias fueron recortadas a 550 pares de bases, criterio tomado a partir de la calidad las secuencias procedentes de las muestras de tejido de la colección. Como resultado del programa Collapser 1.2, se identificaron 25 haplotipos a partir de las 54 secuencias recortadas (Tabla II). Del segmento de secuencia analizada se detectaron 86 sitios polimórficos (Tabla III). Las frecuencias de las bases nucleótidas fueron: A = 0.3420, C = 0.2614, G = 0.1276, T = 0.2690. El 28% de los haplotipos representan a la región de Guaymas, frente a las islas, el 16% a la porción norte y 24% a la porción sur del Estado de Sonora, y el 12% a la región de California en Estados Unidos. En isla Tiburón se encontraron tres haplotipos, mientras que las islas Dátil, Jama y Chaperona presentaron un sólo haplotipo respectivamente, mientras que sólo isla Jama compartió el haplotipo con continente (Tabla II). La distribución de los haplotipos se muestra es la figura 5.

En el análisis filogenético, se utilizó como grupo externo a *P. boylii*, y además se incluyeron secuencias de *P. truei*, *P. schmidlyi*, *P. merriami*, *P. eva* y *P. fraterculus*. Todos los métodos utilizados para el análisis filogenéticos, nos muestran un fuerte soporte en la separación de tres clados principales en el ADN mitocondrial de *P. eremicus* (figuras 6, 7, 8 y 9). La divergencia genética entre estos tres clados sobrepasa el 5% entre si (tabla IV). Siguiendo las recomendaciones de Bradley y Baker (2001), decidimos nombrar a los clados que representan a las localidades del sur de Sonora como Sp1 y Sp2, por poderse como posibles especies diferentes, y consideramos al clado restante como el representante de *P. eremicus*. El haplotipo Pe19, el cual se obtuvo a partir de la literatura, se agrupó junto a *P. fraterculus*, lo cual parece correcto al revisar la localidad de procedencia, ya que coincide con la distribución de *P. fraterculus*, y es producto de una clasificación incorrecta en la literatura (figura 5, tabla II).

Dentro del clado que representa a *P. eremicus*, se observan tres ramas principales, nombradas Guaymas I, Norte y Guaymas II clados secundarios. A partir del árbol del árbol NJ, se seleccionaron 19 haplotipos (figura 6) para ser usados en los análisis de Máxima Verosimilitud y en la selección el mejor modelo evolutivo, que fue el Tamura-Nei con proporción de sitios invariables ( $I = 0.5767$ ) y distribución gamma ( $G = 0.8590$ ), mostrando un valor  $-\ln L$  de 2004.3083. El mejor modelo evolutivo para el análisis de inferencia bayesiana fue el de Tiempo General Reversible con proporción de sitios invariable ( $I = 0.6$ ) y distribución gama de ( $G = 1.282$ ), con un valor  $-\ln L$  de 2004.3083. En el análisis de Máxima Parimonia se obtuvieron dos árboles de 307 pasos ( $IC = 0.528$ ,  $IR = 0.721$ ). El análisis de Máxima Verosimilitud arrojó como resultado dos árboles con valor  $-\ln L$  de 1942.17584, los cuales difieren entre si únicamente en las relaciones de los

haplotipos de *P. eva* y *P. fraterculus*. Para el ACN se excluyeron los haplotipos representantes de los clados Sp1 y Sp2. Los 18 haplotipos restantes fueron agrupados dentro de 11 clados 1-paso y estos a su vez, dentro de tres clados 2-pasos (Figura 10). El haplotipo representante de la población de isla Chaperona queda dentro del clado I-3, que comparte con haplotipo Pe1 que representa a isla Jama y ha tres muestras procedentes de continente frente a las islas. El haplotipo Pe12 de isla Dátil queda dentro del clado I-8, junto a dos de los haplotipos de isla Tiburón, los cuales se agrupan con el clado I-9 dentro del clado II-2.

Al descifrar los resultados generados del análisis filogeográfico de anidamiento de clado anidado (tabla V) mediante las claves de inferencia de Templeton (2004) (ver ejemplo en Anexo I), nos indican una fragmentación alopátrica entre el haplotipo de isla Chaperona y el haplotipo Pe1 de continente, en base a la ruta 1-19. Para el caso del Clado I-8 que agrupa al haplotipo de isla Dátil con los de isla Tiburón, las claves indican que no hay información suficiente para distinguir entre un flujo genético restringido y un aislamiento por distancia, en base a la ruta 1-2-11-17-4, y en cuanto a isla Tiburón con respecto a continente, la clave indica que el muestreo es inadecuado (ruta 1-19-20), por lo que no se pueden hacer inferencias biológicas aunque se separen en dos clados secundarios en el análisis filogenético de clado anidado y tengan valores significativos en el análisis geográfico de anidamiento. Para el clado II-1, el muestreo no es el suficiente para distinguir entre una expansión de rango contiguo y /o una colonización a grandes distancias con posterior fragmentación (ruta 1-2-3-5-13-14). Para el clado II-3, se detecta una expansión de rango contiguo (ruta 1-2-11-12).

Tabla II.- Números de catalogo y de haplotipo de las secuencias de *P. eremicus* utilizadas. CIB (Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste), MVZ (Museo Universidad de Berkeley), AY (Literatura reportada en base de datos GenBank).

No. Catalogo	Especie	Localidad	Haplotipo
CIB 10793	<i>Peromyscus eremicus</i>	Isla Jama Son. Méx.	Pe1
CIB 10794	<i>Peromyscus eremicus</i>	Isla Jama Son. Méx.	Pe1
CIB 10797	<i>Peromyscus eremicus</i>	Isla Jama Son. Méx.	Pe1
CIB 10798	<i>Peromyscus eremicus</i>	Isla Jama Son. Méx.	Pe1
CIB 10801	<i>Peromyscus eremicus</i>	Isla Jama Son. Méx.	Pe1
CIB 10806	<i>Peromyscus eremicus</i>	Isla Chaperona Son. Méx.	Pe2
CIB 10807	<i>Peromyscus eremicus</i>	Isla Chaperona Son. Méx.	Pe2
CIB 10810	<i>Peromyscus eremicus</i>	Isla Chaperona Son. Méx.	Pe2
CIB 10811	<i>Peromyscus eremicus</i>	Isla Chaperona Son. Méx.	Pe2
CIB 10817	<i>Peromyscus eremicus anthony</i>	1 km S 3.6 km E, Huachineras Son. Méx.	Pe3
CIB 10818	<i>Peromyscus eremicus anthony</i>	0.2 km S 5.2 km E, Huachineras Son. Méx.	Pe4
CIB 10821	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	2 km N 1 km W, Bahía Kino Son. Méx.	Pe5
CIB 10825	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	23.3 km N 13.2 km W, Guaymas Son. Méx.	Pe6
CIB 10828	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	3.3 km N 13.2 km W, Guaymas Son. Méx.	Pe7
CIB 10830	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	12.9 km N, 29.5 km W Guaymas Son. Méx.	Pe1
CIB 10833	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	12.9 km N, 29.5 km W Guaymas Son. Méx.	Pe8
CIB 10834	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	12.9 km N, 29.5 km W Guaymas Son. Méx.	Pe9
CIB 10840	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	1 km N, San Carlos Nuevo Guaymas Son. Méx.	Pe6
CIB 10841	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	1 km N, San Carlos Nuevo Guaymas Son. Méx.	Pe1
CIB 10842	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	1 km N, San Carlos Nuevo Guaymas Son. Méx.	Pe10
CIB 10847	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	1 km N, San Carlos Nuevo Guaymas Son. Méx.	Pe1
CIB 10873	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	8 km S 2.7 km W Santa Cruz Son. Méx.	Pe11
CIB 10874	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	8 km S 2.7 km W Santa Cruz Son. Méx.	Pe11
CIB 10877	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	8 km S 2.7 km W Santa Cruz Son. Méx.	Pe11
CIB 1276	<i>Peromyscus eremicus collatus</i>	Isla Datil, parte E Son. Méx.	Pe12
CIB 1277	<i>Peromyscus eremicus collatus</i>	Isla Datil, parte E Son. Méx.	Pe12
CIB 1281	<i>Peromyscus eremicus collatus</i>	Isla Datil, parte E Son. Méx.	Pe12
CIB 1282	<i>Peromyscus eremicus collatus</i>	Isla Datil, parte E Son. Méx.	Pe12
CIB 1283	<i>Peromyscus eremicus collatus</i>	Isla Datil, parte E Son. Méx.	Pe12
CIB 1366	<i>Peromyscus eremicus tiburonensis</i>	Isla Tiburón, W punta monumento Son. Méx.	Pe13
CIB 1368	<i>Peromyscus eremicus tiburonensis</i>	Isla Tiburón, W punta monumento Son. Méx.	Pe14
CIB 1370	<i>Peromyscus eremicus tiburonensis</i>	Isla Tiburón, W punta monumento Son. Méx.	Pe13
CIB 1374	<i>Peromyscus eremicus tiburonensis</i>	Isla Tiburón, W punta monumento Son. Méx.	Pe15
CIB 1377	<i>Peromyscus eremicus tiburonensis</i>	Isla Tiburón, W punta monumento Son. Méx.	Pe13
CIB 8816	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	10 km NW Puerto Peñasco Son. Méx.	Pe16
CIB 8818	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	10 km NW Puerto Peñasco Son. Méx.	Pe11
CIB 8820	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	10 km NW Puerto Peñasco Son. Méx.	Pe11
CIB 8821	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	10 km NW Puerto Peñasco Son. Méx.	Pe11
CIB 8822	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	10 km NW Puerto Peñasco Son. Méx.	Pe11
MVZ 192242	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	Shoshone California. U.S.A.	Pe17
MVZ 192245	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	Amargosa River, 0.5 mi N Shoshone Cal. E. U.	Pe17
MVZ 192246	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	Amargosa River, 0.5 mi N Shoshone Cal. E.U.	Pe18
MVZ 192247	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	Amargosa River, 0.5 mi N Shoshone Cal. E.U.	Pe17
MVZ 199837	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	Red Cloud Wash, west slope Chuckwalla Mts. Cal. E.U	Pe17
AY322503	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	Calabasas Creekside Park, Cal. E.U.	Pe19
AY195799	<i>Peromyscus eremicus eremicus</i>	Sycamore Canyon, Az. E.U.	Pe11
CIB 10851	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	La Quema, 1.4 km S 35 km, Yecora Son. Méx.	Pe20
CIB 10852	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	La Quema, 1.4 km S 35 km, Yecora Son. Méx.	Pe21
CIB 10853	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	La Quema, 1.4 km S 35 km, Yecora Son. Méx.	Pe22
CIB 10854	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	La Quema, 1.4 km S 35 km, Yecora Son. Méx.	Pe23
CIB 10855	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	La Quema, 1.4 km S 35 km, Yecora Son. Méx.	Pe23
CIB 10856	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	Chiculi, 4 km S, Presa Alvaro Obregon Son. Méx.	Pe24
CIB 10866	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	1.4 km N, Guirocoba Son. Méx.	Pe23
CIB 10857	<i>Peromyscus eremicus sinaloensis</i>	Chiculi, 4 km S, Presa Alvaro Obregon Son. Méx.	Pe25





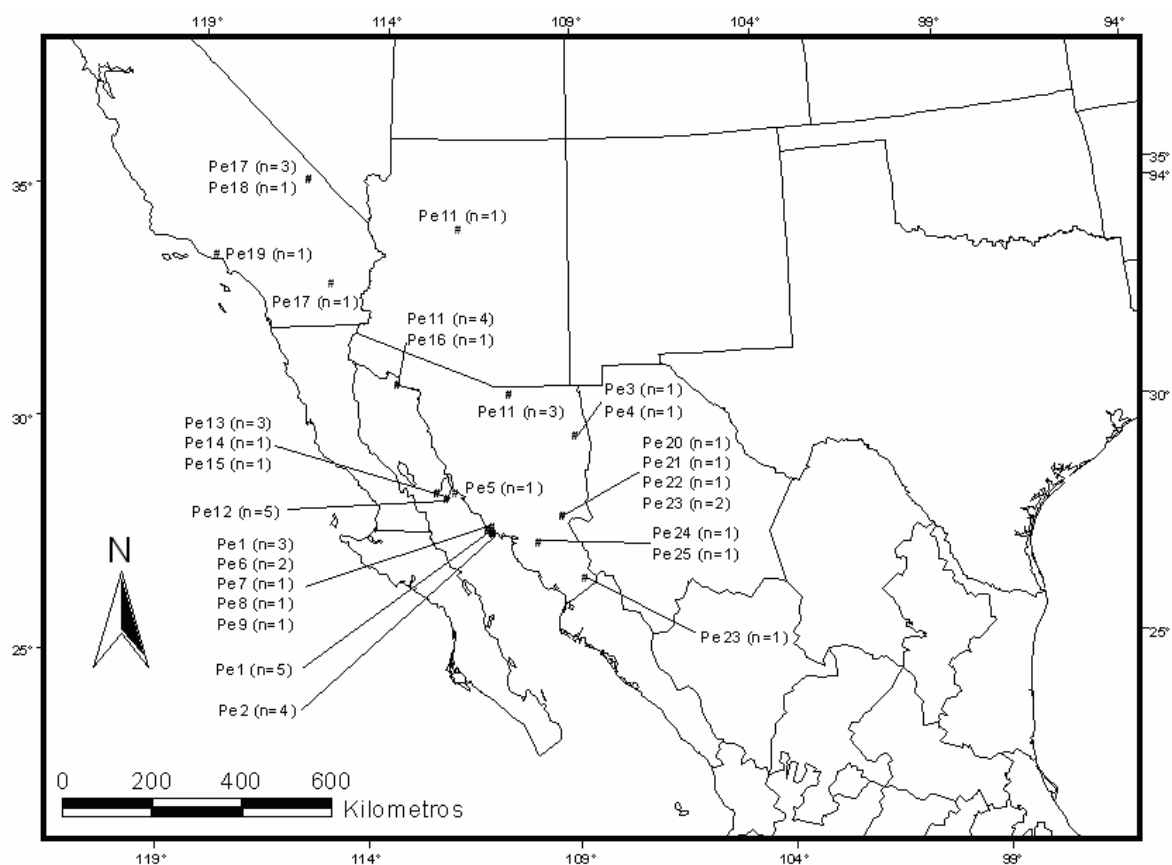
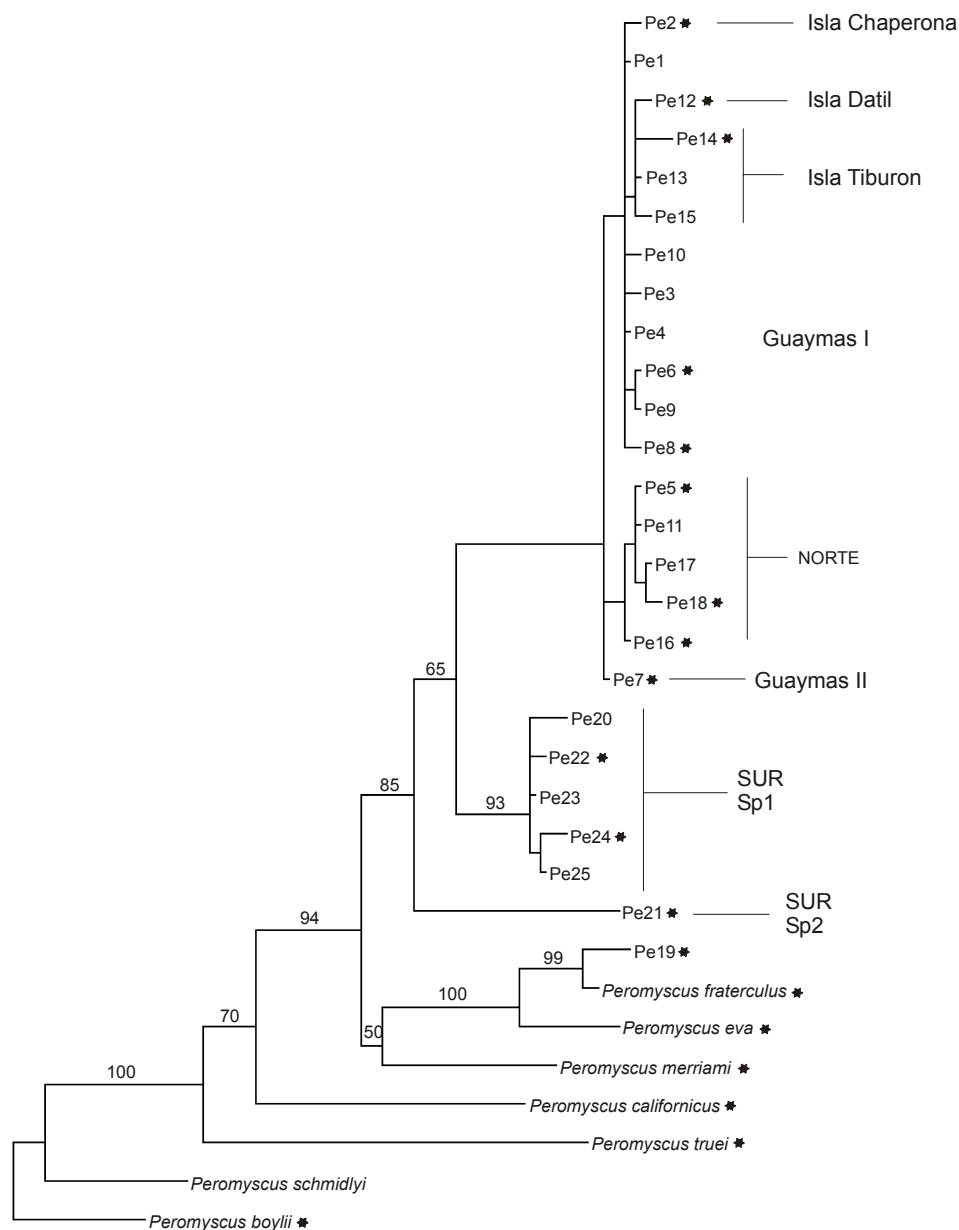


Figura 5.- Distribución de haplotipos de *Peromyscus eremicus*

Tabla IV.- Porcentaje de divergencia de secuencias entre las muestras insulares y los principales clados obtenidos en el árbol NJ (figura 6) usando el método de distancia K2P.

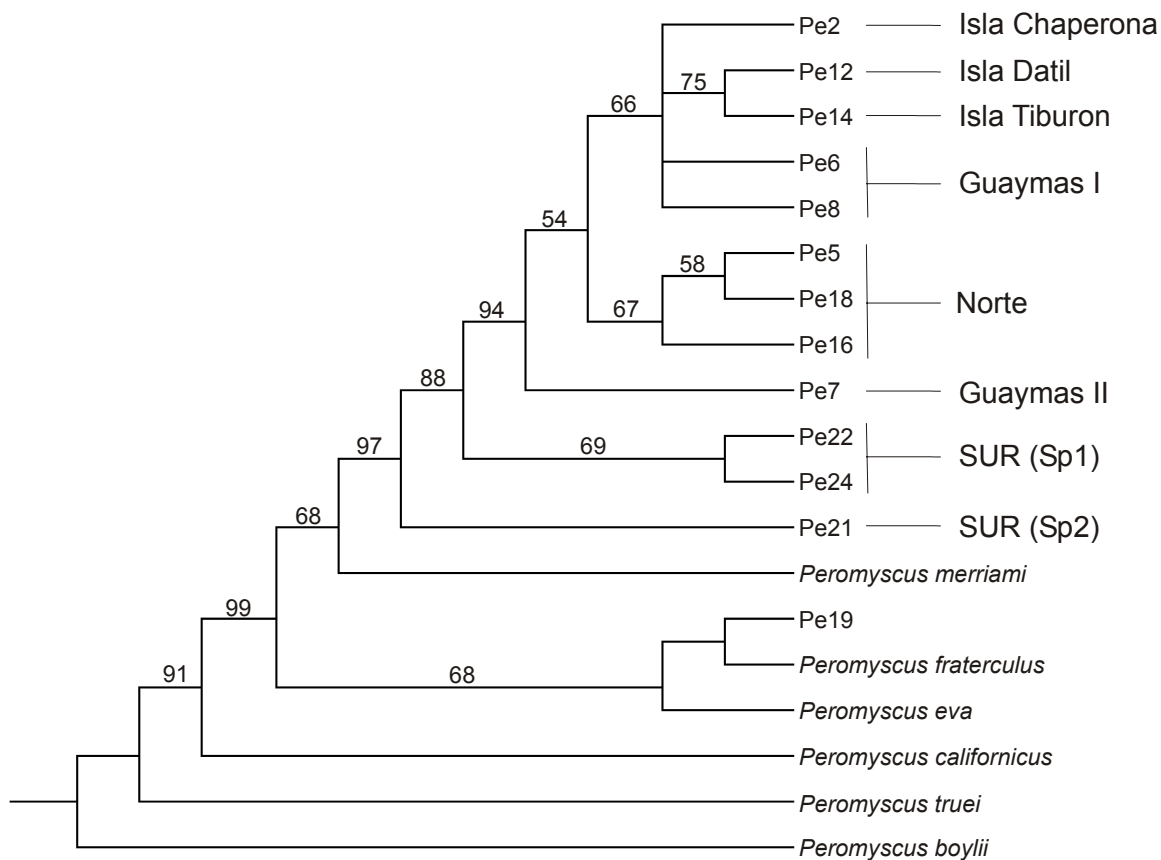
Nombre de Clado	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1 Isla Chaperona	0.00														
2 Isla Dátil	0.92	0.00													
3 Isla Tiburón	0.98	0.43	0.49												
4 Guaymas 1	0.55	0.78	0.84	0.45											
5 Norte	1.29	1.47	1.54	1.16	0.44										
6 Guaymas 2	0.92	1.10	1.17	0.79	1.10	0.00									
7 Sur - Sp1	5.39	5.59	5.53	5.29	5.21	4.55	0.73								
8 Sur - Sp2	8.19	8.82	8.91	8.23	8.16	7.57	5.40	0.00							
9 <i>P. fraterculus</i>	9.64	10.29	10.23	10.14	9.39	9.44	9.87	9.46	1.10						
10 <i>P. eva</i>	10.24	10.05	10.55	9.29	9.52	10.04	10.52	10.06	3.93	0.00					
11 <i>P. merriami</i>	8.99	9.63	9.64	9.97	8.87	8.79	7.78	8.39	8.39	7.35	0.00				
12 <i>P. californicus</i>	11.96	14.16	12.05	8.91	12.11	12.20	11.85	12.24	10.71	11.32	10.02	0.00			
13 <i>P. truei</i>	14.57	13.01	14.82	11.98	14.73	14.82	15.12	14.62	13.51	13.23	14.59	12.85	0.00		
14 <i>P. schmidlyi</i>	13.70	14.81	13.03	14.49	13.39	13.03	13.62	12.19	14.78	14.47	13.29	11.80	12.48	0.00	
15 <i>P. boylii</i>	14.39	12.19	14.18	13.22	13.90	13.26	13.66	11.74	14.78	14.00	13.29	11.58	13.13	5.96	0.00



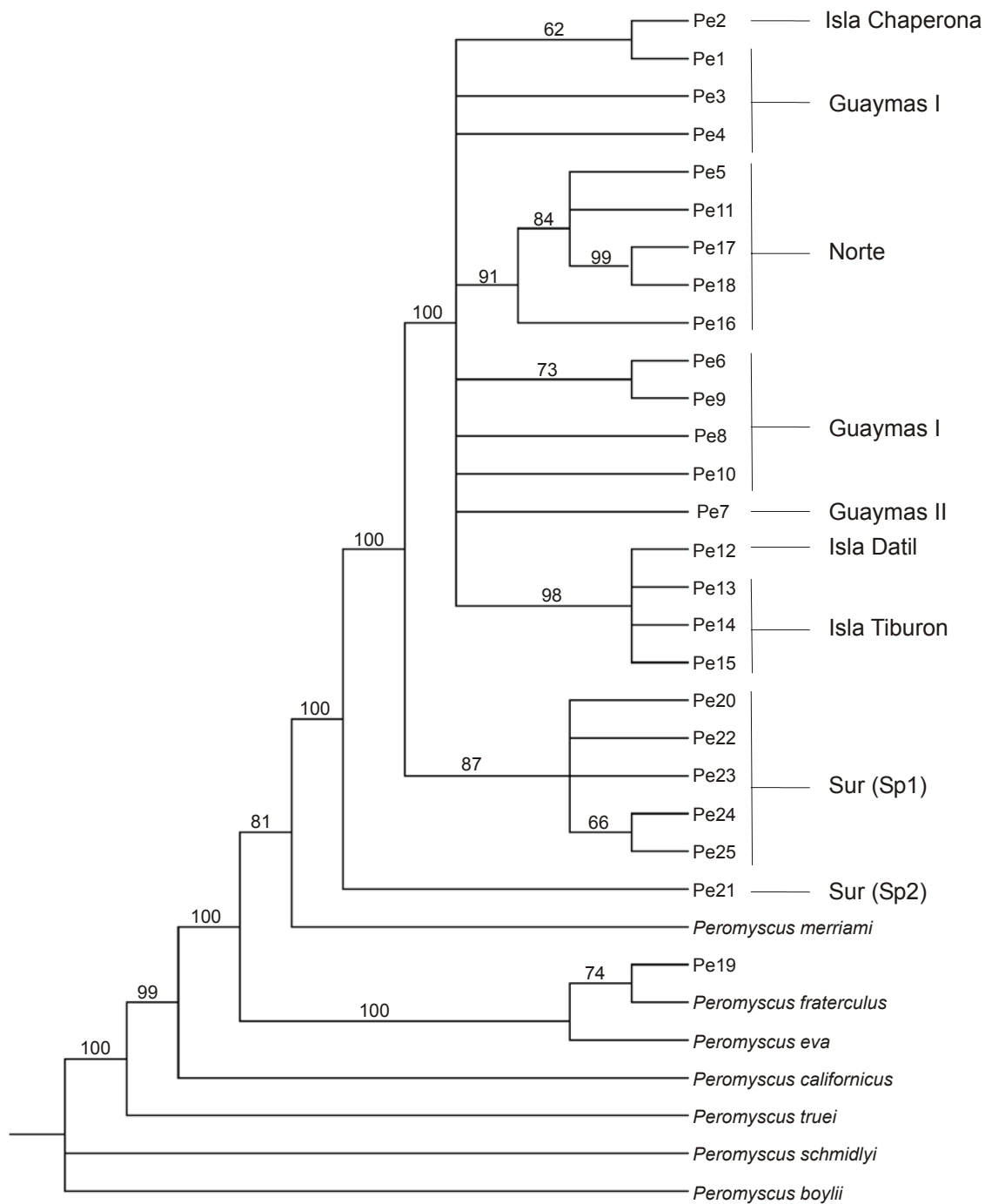
**Figura 6.-** Árbol NJ de *P. eremicus* generado usando el modelo de sustitución K2P. Los números sobre las ramas representan el soporte de la búsqueda automática de 1000 replicas. Los asteriscos representan aquellos haplotipos seleccionados para los análisis de Máxima Verosimilitud. Las etiquetas a la derecha indican los agrupamientos de haplotipos usados para determinar el porcentaje de divergencia de secuencia entre los nodos principales y los haplotipos insulares. La designación de los haplotipos Pe# se da en la tabla II.



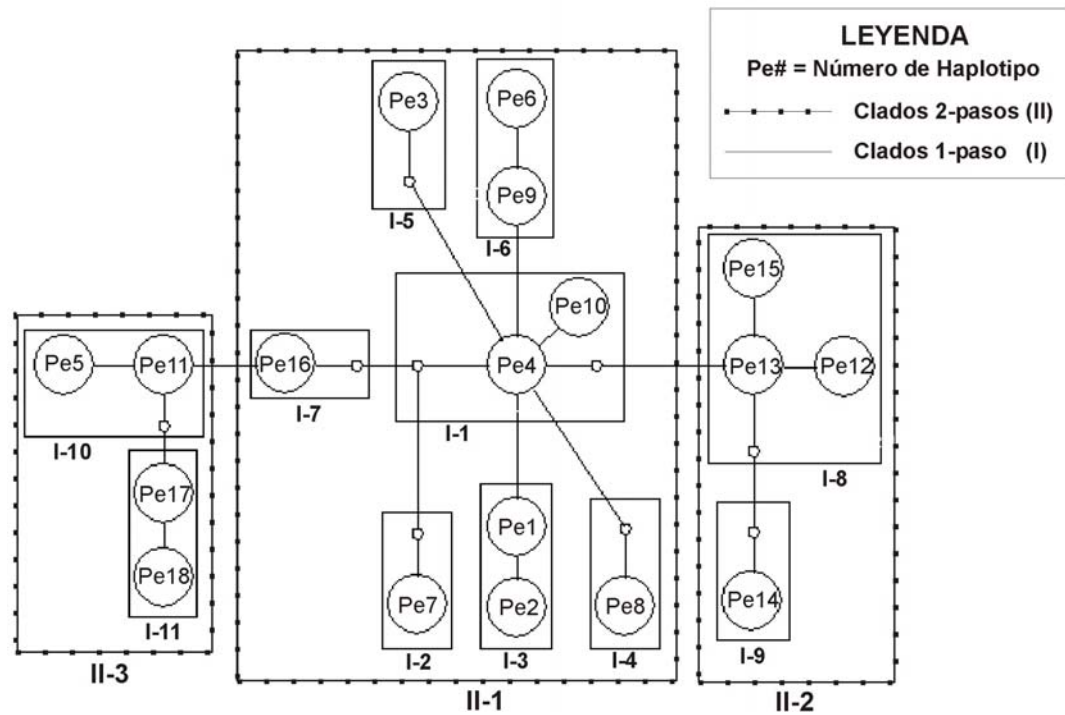
**Figura 7.-** Árbol de Máxima Parsimonia para *P. eremicus*. Obtenido mediante una búsqueda heurística de 1,000 de repeticiones con 1,000 replicas. Los números sobre las ramas representan el soporte de la búsqueda automática de 1000 replicas. IC = índice de consistencia, IR = índice de retención. Los valores sobre los árboles indican el soporte de la búsqueda automática. La designación de los haplotipos Pe se da en la tabla II.



**Figura 8.-** Árbol de Máxima Verosimilitud de *P. eremicus*. Fué obtenido mediante una búsqueda heurística de 1,000 repeticiones a partir de los 19 haplotipos seleccionados, usando el modelo Tamura-Nei con gama y proporción de sitios invariables. Los valores sobre las ramas indican el soporte de la búsqueda automática de 100 replicas. La designación de los haplotipos Pe# se da en la tabla II.



**Figura 9.-** Árbol consenso de inferencia Bayesiana de *P. eremicus*. Fue generado a partir de 39,376 árboles mediante una regla de mayoría del 50%. Valores sobre las ramas indican el porcentaje de credibilidad. La designación de los haplotipos Pe# se da en la tabla II.



**Figura 10-** Designación del anidamiento de haplotipos de *P. eremicus*. Cada línea entre los círculos grandes representa una mutación y los círculos pequeños representan haplotipos no presentes en las muestras. La designación de los haplotipos se da en la tabla II. Los rectángulos representan a los clados anidados y su nivel corresponde al tipo de línea indicado en la leyenda.

Tabla V.- Resultados del Análisis Geográfico Anidado de los haplotipos de *Peromyscus eremicus*. La designación de los anidamientos de haplotipos y clados es dado en la figura 10. Dc = distancia dentro del clado, Dn = distancia entre clados, T-I = distancia entre clados exteriores e interiores. Valores y clados sombreados presentaron significancia al 5%.

Haplotipo	Dc	Dn	Clado I	Dc	Dn	Clado II	Dc	Dn
Pe4	0	64.9732						
Pe10	0	261.0803						
T-I	0	-196.1071						
Pe7			<b>1-1</b>	104.1946	210.0997			
			<b>1-2</b>	0	73.6545			
Pe1	5.4954	4.8519						
Pe2	0	3.5963						
T-I	5.4954	1.2557	<b>1-3</b>	4.4088	87.2694			
Pe8			<b>1-4</b>	0	87.6684			
Pe3			<b>1-5</b>	0	240.9727			
Pe6	5.3411	6.5055						
Pe9	0	10.3384						
T-I	-5.3411	3.833	<b>1-6</b>	7.3124	78.6275			
Pe18			<b>1-7</b>	0	417.3823			
			<b>T-I</b>	100.2556	99.4263	<b>2-1</b>	129.4766	290.8624
Pe12	0	13.4085						
Pe13	0	16.7522						
Pe15	0	16.7522						
T-I	0	2.7865	<b>1-8</b>	14.8946	15.0808			
Pe14			<b>1-9</b>	0	15.0766			
			<b>T-I</b>	14.8946	0.0042	<b>2-2</b>	15.0804	188.4429
Pe5		301.2423						
Pe11	225.2237	227.171						
T-I	225.2237	-74.0713	<b>1-10</b>	246.6634	340.177			
Pe17	126.451	123.6354						
Pe18	0	90.065						
T-I	126.451	33.5704	<b>1-11</b>	119.9054	312.9478			
			<b>T-I</b>	126.7581	27.2292	<b>2-3</b>	328.1642	425.8571
						<b>T-I</b>	-68.236	-36.0721



### 5.2. *Peromyscus boylii*

Para esta especie solamente se lograron capturar 19 ejemplares, los cuales fueron identificados a partir de características morfológicas. Se usaron dos muestras de tejido de la población de isla San Esteban, procedente de la colección mastozoológica del CIBNOR. En total se secuenciaron 21 muestras, pero solamente 16 muestras pertenecieron a *Peromyscus boylii*, ya que los cinco ejemplares de la localidad de Yécora, los cuales presentan características morfológicas similares a *P. boylii*, resultaron ser *Peromyscus schmidlyi*, de acuerdo a la comparación de las secuencias con las reportadas en el GenBank. Se obtuvieron 14 secuencias a partir de la bibliografía y 15 secuencias de la base de datos de secuencias de la colección mastozoológica del CIBNOR. Las secuencias fueron recortadas a 800 pares de bases, criterio tomado a partir de la calidad de las secuencias. Se identificaron 32 haplotipos a partir de las 45 secuencias recortadas (Tabla VI, Figura 11). Del segmento de secuencia analizada se detectaron 58 sitios polimórficos (Tabla VII). Las frecuencias de bases nucleótidas son: A = 0.3198, C = 0.2868, G = 0.1280, T = 0.2655. El 46% de los haplotipos representan a la meseta central de México (considerada posteriormente como Sierra Madre Occidental ó SMO), el 36% a la región de California y el 18% a las islas en el Golfo de California. En isla San Pedro Nolasco se encontraron tres haplotipos, al igual que en isla San Esteban, ninguno de estos compartidos con continente. La distribución de los haplotipos se muestra en la figura 11.

Para el análisis filogenético, se utilizó como grupo externo a *P. californicus*, y además se incluyeron secuencias de *P. eremicus*, *P. merriami*, *P. truei*, *P. leucopus* y *P. schmidlyi*. Todos los métodos filogenéticos utilizados nos muestran un fuerte soporte en la

monofila de la especie (Figuras 12, 13, 14 y 15). Se observa que existe una relación filogeográfica de los haplotipos de *P. boylii*, con cuatro clados que representan a la Sierra Madre Occidental, California, Isla San Esteban e Isla San Pedro Nolasco.

El mejor modelo evolutivo ha usarse en el análisis de Máxima Verosimilitud, fue el modelo Tamura-Nei, con proporción de sitio invariables ( $I = 0.5018$ ) y distribución gamma ( $G = 0.71$ ), con un valor  $-\ln L$  de 2721.78. El mejor modelo evolutivo para el análisis de inferencia bayesiana fue el de Tiempo General Reversible con proporción se sitios invariable ( $I = 0.0$ ) y distribución gama ( $G = 0.1571$ ) con un valor  $-\ln L$  de 2888.24. Para el análisis de Máxima Verosimilitud, se seleccionaron 17 haplotipos que representan a los principales clados en el análisis NJ (figura 12), y como resultado se encontró un sólo árbol con valor  $-\ln L$  de 2670.93.

Durante la elaboración de la red de haplotipos de *P. boylii*, se generaron dos conexiones de nueve y diez mutaciones entre los haplotipos representantes de California y Sierra Madre Occidental (Pb20-9-Pb28, Pb20-10-Pb10), por lo que se descartó la de mayor número de mutaciones (figura 15, líneas en zig-zag) para el anidamiento de clados. El haplotipo Pb6 procedente de isla San Esteban se separa por nueve mutaciones de los haplotipos Pb20 y Pb28, pero bajo el criterio de agrupamiento de nodo exterior hacia nodo interior, se agrupó a la población de isla San Esteban dentro del clado IV-2 junto al clado III-5 que representa a los haplotipos de California. Los haplotipos de isla San Pedro Nolasco se agruparon junto al clado III-2, representante de la población de la Sierra Madre Occidental.

Las inferencias de procesos biológicos a partir de las claves de inferencia de Templeton (2004) (tabla IX), indican una restricción del flujo genético o un flujo genético

durante el pasado entre la Sierra Madre Occidental y San Pedro Nolasco, seguido por la extinción de las poblaciones intermedias, en base a la ruta 1-2-3-5-6-7-8, mientras que entre San Esteban y California, se infiere una fragmentación alopátrica (ruta 1-19). Las poblaciones de *Peromyscus boylii* en continente han sufrido una fragmentación (Sierra Madre Occidental ruta 1-2-3-5-6-13-14-21, California ruta 1-2-3-6-13-14).

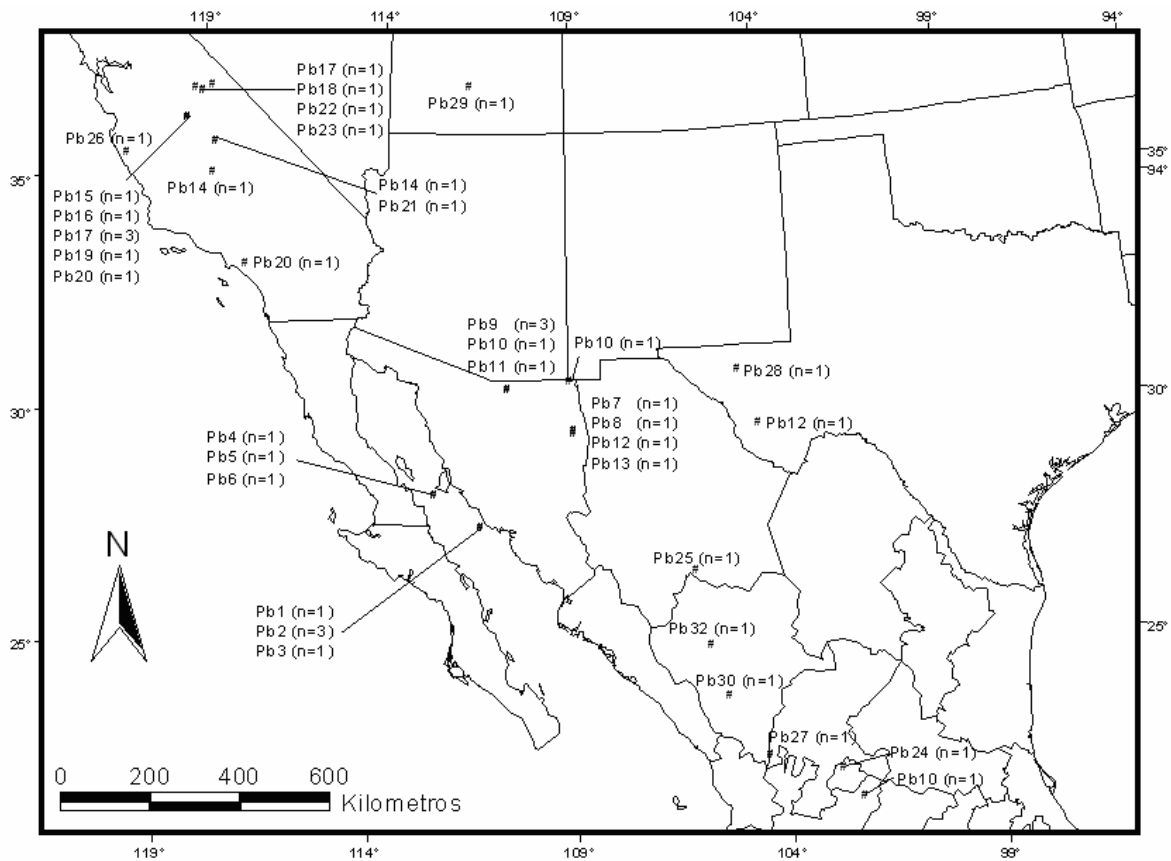
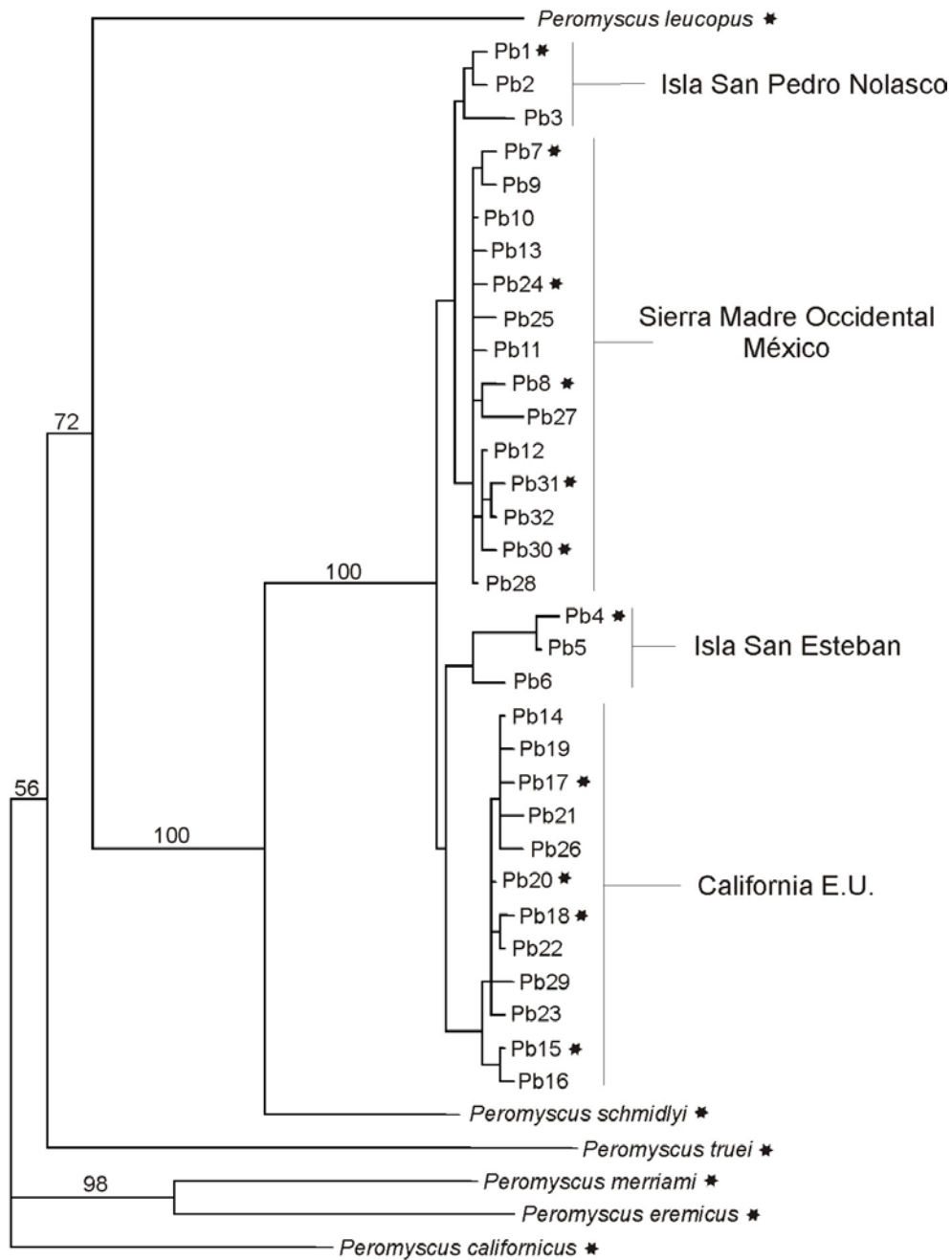


Figura 11.- Distribución de los haplotipos de *Peromyscus boylii*

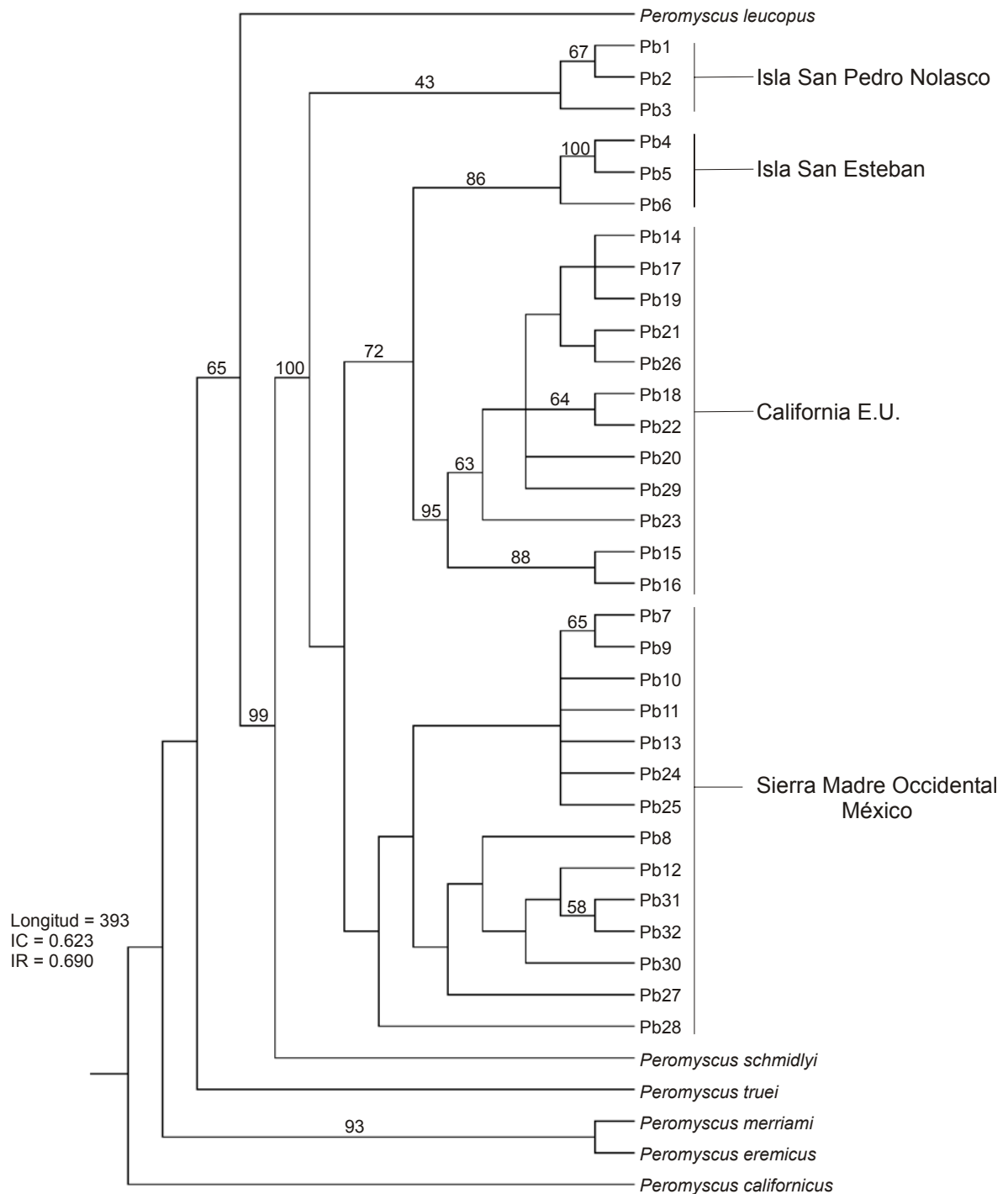
Tabla VI.- Números de catalogo y de haplotipo de las secuencias de *P. boylii* utilizadas. CIB (Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste), MVZ (Museo Universidad de Berkeley), AF, AY (Literatura reportada en base de datos GenBank).

No. Catalogo	Especie	Localidad	Haplotipo
CIB 10783	<i>Peromyscus boylii glasselli</i>	Isla San Pedro Nolasco Son. Méx.	Pb1
CIB 10786	<i>Peromyscus boylii glasselli</i>	Isla San Pedro Nolasco Son. Méx.	Pb2
CIB 10787	<i>Peromyscus boylii glasselli</i>	Isla San Pedro Nolasco Son. Méx.	Pb2
CIB 10789	<i>Peromyscus boylii glasselli</i>	Isla San Pedro Nolasco Son. Méx.	Pb2
AF155387	<i>Peromyscus boylii glasselli</i>	Isla San Pedro Nolasco Son. Méx.	Pb3
CIB 1519	<i>Peromyscus boylii stephani</i>	Isla San Esteban Son. Méx.	Pb4
CIB 1525	<i>Peromyscus boylii stephani</i>	Isla San Esteban Son. Méx.	Pb5
AF155411	<i>Peromyscus boylii stephani</i>	Isla San Esteban Son. Méx.	Pb6
CIB 10819	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Cobora 0.2 km S 5.2 km E, Huachineras Son. Méx.	Pb7
CIB 10820	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Cobora 0.2 km S 5.2 km E, Huachineras Son. Méx.	Pb8
CIB 10867	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	La Puerta 8 km S 2.7 km W Santa Cruz Son. Méx.	Pb9
CIB 10869	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	La Puerta 8 km S 2.7 km W Santa Cruz Son. Méx.	Pb9
CIB 10870	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	La Puerta 8 km S 2.7 km W Santa Cruz Son. Méx.	Pb9
CIB 10871	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	La Puerta 8 km S 2.7 km W Santa Cruz Son. Méx.	Pb10
CIB 10875	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	La Puerta 8 km S 2.7 km W Santa Cruz Son. Méx.	Pb11
CIB 10879	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Los Ojos 54.5 km E, Agua Prieta Son. Méx.	Pb10
CIB 10880	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Rincon Gdip. 8.1 km S 2.6 km E, Huachineras Son. Méx.	Pb12
CIB 10881	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Rincon Gdip. 8.1 km S 2.6 km E, Huachineras Son. Méx.	Pb13
MVZ 196079	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	13.2 mi SSE Porterville, Tulare California U.S.A.	Pb14
MVZ 198598	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	12 mi S (by rd) Coarsegold, Madera Cal. U.S.A.	Pb15
MVZ 198599	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	12 mi S (by rd) Coarsegold, Madera Cal. U.S.A.	Pb16
MVZ 198600	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	12 mi S (by rd) Coarsegold, Madera Cal. U.S.A.	Pb17
MVZ 198601	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	12 mi S (by rd) Coarsegold, Madera Cal. U.S.A.	Pb18
MVZ 198602	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	12 mi S (by rd) Coarsegold, Madera Cal. U.S.A.	Pb17
MVZ 198603	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	12 mi S (by rd) Coarsegold, Madera Cal. U.S.A.	Pb17
MVZ 198604	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	12 mi S (by rd) Coarsegold, Madera Cal. U.S.A.	Pb19
MVZ 198605	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	12 mi S (by rd) Coarsegold, Madera Cal. U.S.A.	Pb20
MVZ 206458	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Redwood Mountain, Sequoia N.P., Tulare Cal. U.S.A.	Pb21
MVZ 206461	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Redwood Mountain, Sequoia N.P., Tulare Cal. U.S.A.	Pb14
MVZ 207801	<i>Peromyscus boylii boylii</i>	Porcupine Flat, Yosemite N.P., Mariposa Cal. U.S.A.	Pb17
MVZ 207808	<i>Peromyscus boylii boylii</i>	1 mi E Merced Lake, Yosemite N.P., Mariposa Cal. U.S.A.	Pb22
MVZ 207809	<i>Peromyscus boylii boylii</i>	2 mi SE Merced Lake, Yosemite N.P. Mariposa Cal. U.S.A.	Pb18
MVZ 208423	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Bohler Creek, Mono California U.S.A.	Pb23
AF131924	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	6 mi W Rincon de Romos, Aguascalientes Méx.	Pb24
AF131925	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	3.7 mi N Santa Barbara, Chihuahua Méx.	Pb25
AF155386	<i>Peromyscus boylii boylii</i>	Hasting N. H. R., Monterey Cal. E.U.	Pb26
AF155388	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	30 km W Huejuquilla del Alto, Jalisco Méx.	Pb27
AF155389	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Mt. Livermore Preserve, Jeff Davis Texas U.S.A.	Pb12
AF155390	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Sierra Diablo W.M.A., Culberson Texas U.S.A.	Pb28
AF155391	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	Santa Ana Montains, Holy Jim C., Orange Cal. U.S.A.	Pb20
AF155392	<i>Peromyscus boylii utahensis</i>	Henry Mountains, Garfield Utah E.U.	Pb29
AF155413	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	29.2 mi W Cd. Durango Durango Méx.	Pb30
AY322506	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	30 km W Huejuquilla del Alto, Jalisco Méx.	Pb31
AY322505	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	1.5 mi SE Las Herreras, Durango Méx.	Pb32
AY322504	<i>Peromyscus boylii rowleyi</i>	2 km NW Mesconcitos, Jalisco Méx.	Pb10

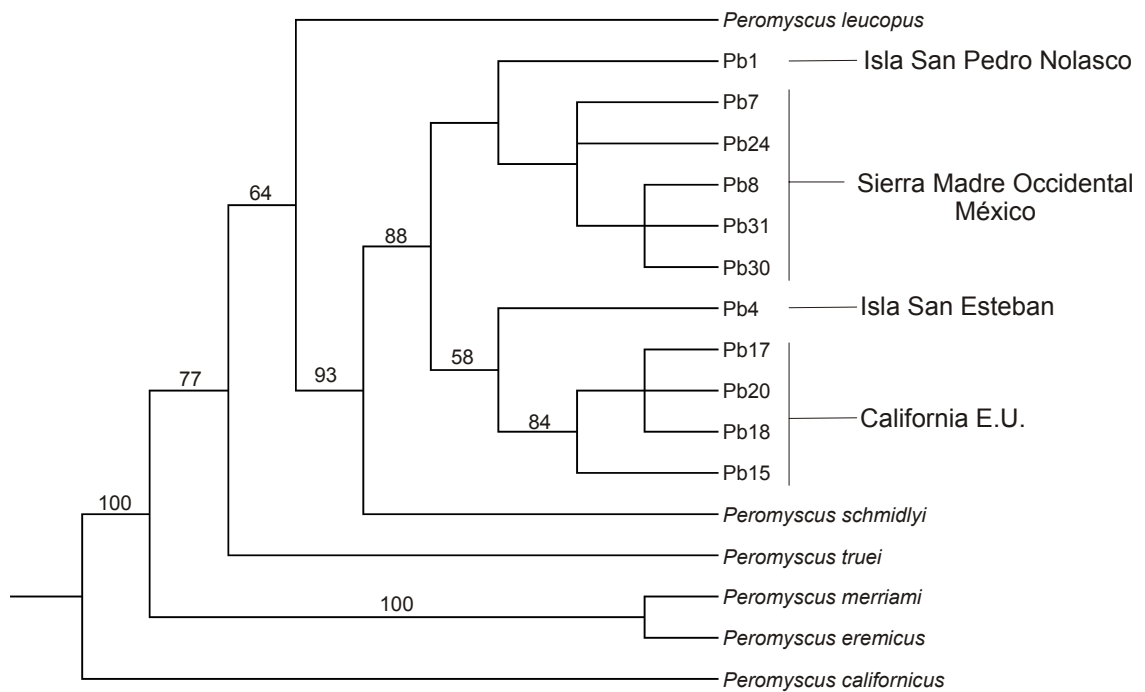




**Figura 12.-** Árbol NJ generado de *P. boylii* usando el modelo de sustitución K2P. Los números sobre los brazos representan el soporte de la búsqueda automática de 1000 replicas. Los asteriscos representan aquellos haplotipos seleccionados para los análisis de Máxima Verosimilitud. Las etiquetas a la derecha indican los agrupamientos de haplotipos usados para la determinar el porcentaje de divergencia de secuencia entre los nodos principales y los haplotipos insulares. La designación de los haplotipos Pb# se da en la tabla VI.

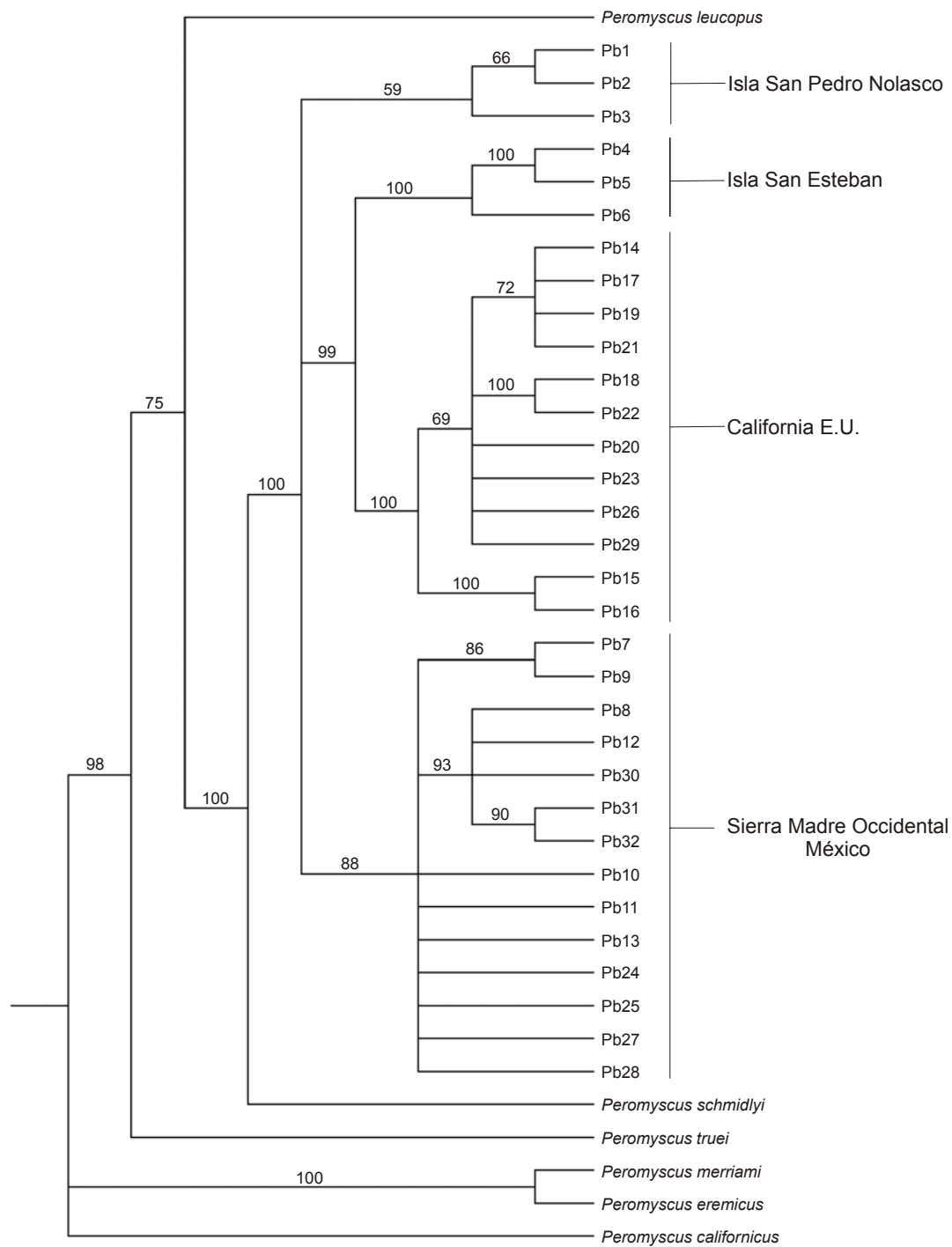


**Figura 13.-** Árbol de Máxima Parsimonia de *P. boylli*. Obtenido mediante una búsqueda heurística de 1,000,000 de repeticiones a partir de los 19 haplotipos seleccionados; IC = índice de consistencia, IR = índice de retención. Los valores sobre los árboles indican el soporte de la búsqueda automática de 1000 replicas. La designación de los haplotipos Pb# se da en la tabla VI.

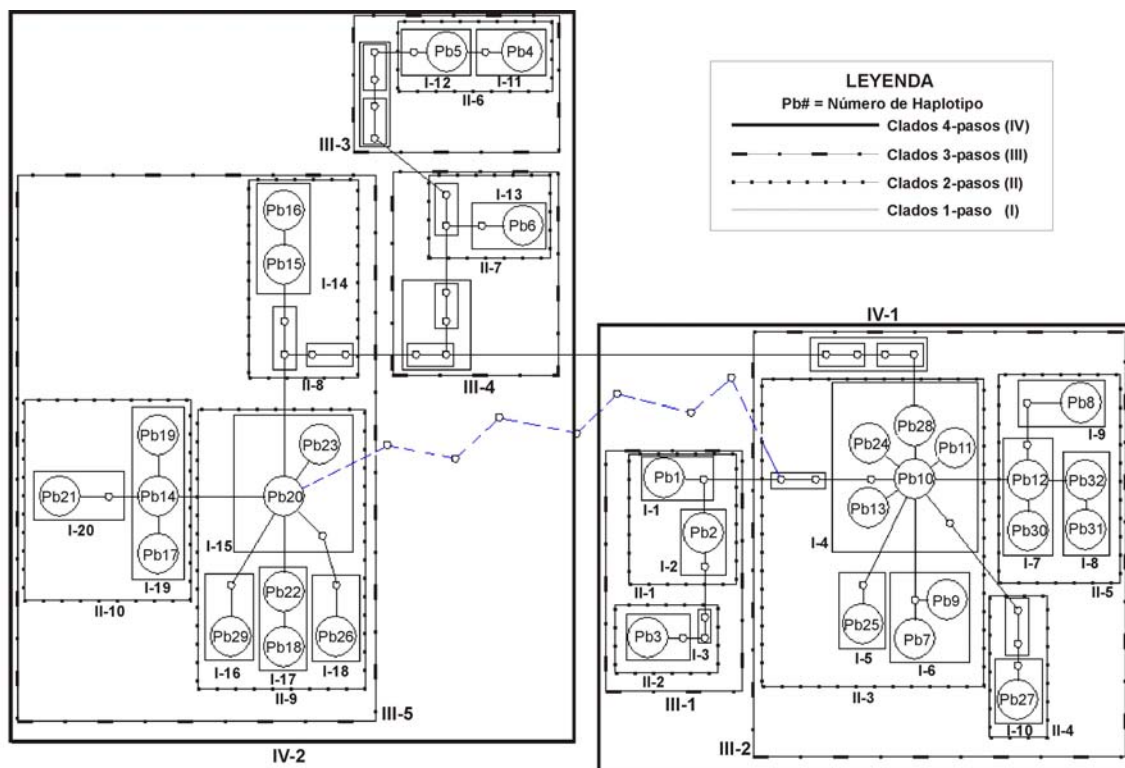


**Figura 14.-** Árbol de Máxima Verosimilitud de *P. boylii*. Obtenido mediante una búsqueda heurística de 1,000 repeticiones a partir de los 17 haplotipos seleccionados, usando el modelo Tamura-Nei con gama y proporción de sitios invariables. Los valores sobre las ramas indican el soporte de la búsqueda automática de 100 replicas. La designación de los haplotipos Pb# se da en la tabla VI.





**Figura 15.-** Árbol consenso de inferencia Bayesiana de *P. boylii*. Generado a partir de 7,920 árboles mediante una regla de mayoría del 50%. Valores sobre las ramas indican el porcentaje de credibilidad. La designación de los haplotipos Pb# se da en la tabla VI.



**Figura 16.-** Designación del anidamiento de haplotipos de *P. boylii*. Cada línea entre los círculos grandes representa una mutación, y los círculos pequeños representan haplotipos no presentes en las muestras. La designación de los haplotipos se da en la tabla VI. Los rectángulos representan a los clados anidados y su nivel corresponde al tipo de línea indicado en la leyenda. La línea en zig-zag representa otra posible relación y los círculos pequeños al número de haplotipos faltantes.

Tabla IX.- Resultados del Análisis Geográfico Anidado de los haplotipos de *Peromyscus eremicus*. La designación de los anidamientos de haplotipos y clados es dado en la figura 10. Dc = distancia dentro del clado, Dn = distancia entre clados, T-I = distancia entre clados exteriores e interiores. Valores y clados sombreados presentaron significancia al 5%.

Haplotipo	Dc	Dn	Clado I	Dc	Dn	Clado II	Dc	Dn	Clado III	Dc	Dn	Clado IV	Dc	Dn
Pb1			1-1	0	0.0073									
Pb2			1-2	0	0.0037									
			I-T	0	0.0037	2-1	0.0049	0.0047						
Pb3			1-3			2-2	0	0.003						
						I-T	0.0049	0.0017	3-1	0.0044	465.8733			
Pb10	646.9654	647.3064												
Pb11	0	649.8323												
Pb13	0	530.6799												
Pb24	0	656.4681												
Pb28	0	452.2738												
I-T	646.9654	74.9929	1-4	597.576	592.1582									
Pb25			1-5	0	118.066									
Pb7	0	106.7087												
Pb9	0	88.6147	1-6	96.8392	474.8048									
			I-T	520.1046	188.7011	2-3	505.9895	512.1346						
Pb27			1-10			2-4	0	551.5397						
Pb12	213.3852	356.2063												
Pb30	0	434.0509												
I-T	213.3852	-77.8446	1-7	387.3441	402.6192									
Pb31	0	210.0677												
Pb32	0	104.8342												
I-T	0	-105.2335	1-8	139.9121	302.6163									
Pb8			1-9	0	476.1372									
			I-T	294.0694	42.1627	2-5	377.4536	385.7165						
						I-T	182.4579	102.7291	3-2	460.275	467.7456			
									I-T	460.2706	1.8723	4-1	467.4842	744.3469
Pb4	0	0.0073	1-11	0	0.0073									
Pb5	0	0.0037	1-12	0	0.0037									
			I-T	0	-0.0037	2-6	0.0049	912.8866	3-3	0.0049	912.8866			
Pb6			1-13			2-7			3-4	0	912.8929			
Pb15	0	0.0096												
Pb16	0	0.0014												
I-T	0	0.0083	1-14	0.0024	96.2424	2-8	0.0024	96.2424						
Pb20	87.7214	233.6389												
Pb23	0	221.6834												
I-T	87.7214	11.9556	1-15	228.0597	233.0004									
Pb29			1-16	0	586.0938									
Pb18	16.9317	13.2557												
Pb12	0	5.6352												
I-T	-16.9317	-7.6205	1-17	9.6994	138.5235									
Pb26			1-18	0	286.3029									
			I-T	222.24	-24.593	2-9	265.4462	252.3419						
Pb14	36.2044	89.1062												
Pb17	33.9681	90.7033												
Pb19	0	49.5164												
I-T	9.0299	6.6403	1-19	88.0077	88.1076									
Pb21			1-20	0	36.8838									
			I-T	88.0077	51.2238	2-10	80.9363	93.2263						
						I-T	200.6967	158.5123	3-5	184.4628	270.9615			
									I-T	-166.017	577.7389	4-2	369.7195	786.2503
												I-T	-97.7647	41.9035

## 6. DISCUSIONES

### *Peromyscus eremicus.*

Para esta especie observamos que la mayor diversidad de haplotipos se encuentra en las localidades del centro y sur del Estado de Sonora, mientras que en las localidades de más al norte, encontramos una baja diversidad de haplotipos. Este resultado (figura 5) se ajusta a la hipótesis propuesta por Lawlor *et al.* (2001), quien menciona que durante la última glaciación, las especies de roedores que habitan en el Desierto Sonorense se refugiaron al sur y en las costas, y que durante el Holoceno se han ido expandiendo nuevamente hacia el norte y hacia mayores altitudes. En base a esta hipótesis, es de esperarse que en las localidades del sur y cercanas a la costa, encontremos una alta riqueza haplotípica, con haplotipos no relacionados estrechamente entre sí, ya que en estos sitios se juntaron los diferentes linajes mitocondriales de la especie durante las glaciaciones del Pleistoceno; mientras que hacia al norte y en las regiones lejanas a la costa, la riqueza haplotípica debe ser mucho menor, y los haplotipos más relacionados entre sí, debido a lo reciente de la expansión durante el Holoceno. Esta hipótesis tiene su repercusión en cuanto a la distribución actual de las subespecies, ya que esta distribución tiene que responder a las rutas de expansión de los organismos de esta especie a partir de los diferentes refugios del Pleistoceno.

Tocamos aquí el tema de las subespecies, ya que la mayoría de las poblaciones de roedores endémicas en las islas del Golfo de California, tienen un estatus taxonómico de subespecie (SEMARNAT 2002). De hecho, el término subespecie no es un concepto de

biología evolutiva, más bien es una clasificación de conveniencia para facilitar el trabajo de los curadores de museos, aunque por otro lado, si se toma como sinónimo de especie incipiente, tal como lo maneja Darwin, sí es posible usarlo como concepto evolutivo, aunque esto aplica sólo a islas ó a poblaciones aisladas (Mayr 1982).

En base a las localidades tipo y a la distribución propuesta para las diferentes subespecies de *P. eremicus* en continente (figura 1), los haplotipos Pe3 y Pe4 representan a la subespecie *P. e. anthony*, el haplotipo Pe23 representa a *P. e. sinaloenses*, y los haplotipos Pe11 y Pe17 representan a *P. e. eremicus*. Se considera que en la región entre las localidades de Guaymas y Bahía Kino, coinciden las subespecies *P. e. eremicus* y *P. e. sinaloenses* (Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva 1999), aunque cabe mencionar que antes de la descripción de *P. e. sinaloensis* en 1972, los ejemplares de la región de Guaymas habían sido catalogados como *P. e. anthony* (Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva 1999). Nosotros encontramos que los haplotipos de la región de Guaymas están más relacionados con los haplotipos Pe3 y Pe4 (*P. e. anthony*), que con el clado donde se encuentra el haplotipo Pe23, el cual representa a *P. e. sinaloensis* (figura 6). El haplotipo Pe5, de la localidad de Bahía Kino se agrupa junto a los haplotipos Pe11 de Puerto Peñasco y Pe17 de California, quienes representan a *P. e. eremicus* (clado NORTE en figura 6). Osgood (1909) menciona que una de las características morfológicas que distingue a *P. e. eremicus* es el hecho de presentar una coloración de pelaje más clara que *P. e. anthony*. Esto se observa con facilidad en los ejemplares de la localidad de Puerto Peñasco, pero no así con el ejemplar de Bahía Kino y los de Santa Cruz, quienes presentaron coloración más oscura, similar a los ejemplares colectados en las localidades de Guaymas y Huachineras (figura 4). En el caso particular del haplotipo Pe19, este se agrupó junto a *P. fraterculus*. No es de extrañar

este agrupamiento, debido a que la localidad reportada para esta secuencia queda dentro de la distribución de *P. fraterculus*. Esta secuencia fue obtenida del GenBank (AY322503), donde esta reportada como *P. e. eremicus* (Bradley *et al.* 2004).

El clado donde se encuentra el haplotipo Pe23 (SP1 SUR) está separado del clado que contiene a la mayoría de los haplotipos de *P. eremicus* (clado principal). Debido a que el clado SP1-SUR tiene una diferencia de hasta el 5% con respecto al clado principal, podría pensarse que el clado SP1-SUR es una especie diferente a *P. eremicus*, siguiendo el criterio de Bradley *et al.* (2000). Esta hipótesis podría soportarse con el hecho de que los haplotipos que se encuentran en este clado, fueron colectados en una vegetación semi-tropical y a menos de 100 km donde se colectaron el resto de los haplotipos de *P. eremicus*. Sin embargo, el haplotipo Pe21 (clado SP2-SUR) presenta un 5.4 % de diferencia con respecto al clado SP1-SUR, pero ambos clados pertenecen a la misma localidad el cual agrupa a haplotipos de la misma localidad, y un 7.5 % de diferencia mínima con respecto al clado de *P. eremicus*. El hecho de que en una sola localidad se encuentren haplotipos con más del 5% de diferencia, puede indicarnos que dentro de una misma especie, las diferencias en los genes mitocondriales pueden ser grandes. Futuros estudios sobre esta situación, pueden cambiar la situación del estatus taxonómico de muchas especies de *Peromyscus*, que recientemente han sido descritas ó propuestas en base a porcentajes de diferencias cercanas al 5%, ó determinar si estos clados representan a dos nuevas especies. Debido a la incertidumbre ante esta situación, optamos por excluir los clados SP1-SUR y SP2-SUR del Análisis de Clado Anidado para *P. eremicus*.

En Análisis Geográfico Anidado nos indica que la población de *P. eremicus* en continente se ha expandido recientemente, lo cual apoya la hipótesis propuesta por Lawlor

(2001) sobre la reducción de su distribución hacia refugios durante el Plesticeno. Recreando las condiciones que debieron haber imperado durante el final del Wisconsin y principios del Holoceno, la expansión de *P. eremicus* a partir de los refugios de la costa centro y sur de Sonora, pudo haber sido confinada a corredores paralelos de Oeste a Noreste, limitada por los ríos Mayo, Yaqui y Sonora, además de las cadenas montañosas. Estas barreras aislaron a las poblaciones en expansión durante gran parte del Holoceno, por lo que podríamos aplicar el concepto de subespecie bajo un criterio evolutivo. Dado que el corredor correspondiente a Guaymas (entre el río Yaqui y río Sonora) se conecta con la porción Noreste del Estado de Sonora, proponemos que la subespecie presente en Guaymas es *P. e. anthonyi*, y no *P. e. sinaloensis*.

Isla Tiburón presentó la mayor riqueza haplotípica entre las poblaciones insulares de *P. eremicus*, con tres haplotipos a partir de cinco muestras, mientras que en las islas Dátil, Jama y Chaperona, sólo se encontró un haplotipo por isla (tabla II). Todos los haplotipos de isla Tiburón se agruparon dentro de un mismo subclado, incluyendo este agrupamiento al haplotipo de isla Dátil, por lo que podemos suponer que la población de Dátil procede de isla Tiburón, tal como se ha propuesto por otros autores (Lawlor 1971a; Hafner *et al.* 2001). El haplotipo Pe12 de isla Dátil, difiere en un sólo nucleótido (0.18% de diferencia) con respecto al haplotipo Pe13, el cual es el de mayor frecuencia en isla Tiburón. En base a la poca divergencia genética entre el haplotipo de isla Dátil y los haplotipos de isla Tiburón, sugerimos que *P. e. collatus* de isla Dátil podría ser considerada la misma subespecie de isla Tiburón (*P. e. tiburonensis*). Aquí es donde entramos en el dilema de si debería ser o no, una subespecie diferente por ser una población insular, y por ende, si es endémica o no es endémica a la isla. El hecho de ser poblaciones insulares,

implica un aislamiento reproductivo y un proceso evolutivo acelerado, con variación morfológica en cortos periodos de tiempo (Pergams y Ashley 1999, 2001), por lo que las poblaciones insulares si pueden ser consideradas como subespecie en el sentido evolutivo. Por otro lado, el presentar poca diferencia genética nos indica que la población es de colonización reciente (Johnson *et al.* 2000), y puede ser el caso que sea una población vagrante (Rose y Polis 2000), lo cual significa que son poblaciones que no permanecen por tiempo indefinido, ya que se encuentran en un proceso dinámico de colonización y extinción. Isla Chaperona presenta la misma situación que isla Dátil, por lo que de permanecer el estatus taxonómico de *P. e. collatus*, justificaría proponer un estatus taxonómico de nueva subespecie para *P. eremicus* en isla Chaperona.

El haplotipo Pe2 sólo fue registrado para isla Chaperona, y el haplotipo más parecido fue Pe1 de las localidades de isla Jama y Guaymas. El haplotipo Pe2 difiere del haplotipo Pe1 en un sólo un nucleótido, correspondiendo esto a un 0.182 % de diferencia. No se puede asegurar que la mutación se haya dado durante el aislamiento de la población en la isla, porque de así serlo, también debería estar presente el haplotipo ancestral en la isla. Esto implica dos posibles opciones: 1) El haplotipo Pe2 se presenta en muy baja frecuencia dentro de la población del continente, por lo que no pudo ser detectado en un muestreo aleatorio, ó 2) El haplotipo Pe1 se encuentra en la población insular de Chaperona como haplotipo ancestral, pero tampoco pudo ser detectado. En caso de pensar aceptar que su presencia en la isla es debido a un proceso de vicarianza, también esperaríamos encontrar varios haplotipos, aunque no necesariamente relacionados entre si, por lo que también se descarta este proceso. Por lo tanto, podríamos inferir por tratarse de un sólo haplotipo que difiere en un solo nucleótido, que la colonización fue reciente.



Al evaluar los factores que propiciarían una colonización asociada a actividades humanas, tenemos que la isla cuenta con playa arenosa, que facilita el desembarco de equipo. En un pasado reciente, esta y otras islas de la bahía San Francisco (Pastel, y Peruano) estuvieron sujetas a la explotación de guano (Cabrera-Santiago *et al.* 2000), por lo que la actividad humana debió ser mucho más intensa que la actual, además, antes de la llegada del hombre occidental a la zona, la isla debió de haber sido visitada por las etnias locales por ser considerada como fuente de recursos alimenticios. Ya sea que la isla haya sido colonizada de manera natural o antropogénicamente, sí esto fue reciente, deberíamos encontrar un haplotipo frecuente del continente en la isla (Johnson *et al.* 2000). En contraparte, si la colonización fue hace unos cientos de años, es probable que el haplotipo de la isla se encuentre en continente en muy baja frecuencia (Pergams y Ashley 1999), siendo esta la posible razón por la que no fue encontrado en continente.

Se han registrado casos de cambios en las frecuencias de haplotipos a través del tiempo en una misma localidad, donde haplotipos muy comunes en el siglo pasado, ahora son raros (Pergams *et al.* 2003). La permanencia de la población de *P. eremicus* en isla Chaperona durante el tiempo necesario para que ocurra el cambio de frecuencias en continente, puede ser posible debido al subsidio de recursos marinos que llegan por la playa de la isla y por la colonia de anidación de aves marinas presente en la porción sur de la isla (Cabrera-Santiago *et al.* 2000; Stapp y Polis 2003a, 2003b). Al analizar morfológicamente a los individuos capturados en esta isla, observamos una coloración rosada en los huesos, siendo esta una característica distintiva de entre todos los ejemplares depositados en la colección mastozoológica del CIBNOR. Esto puede ser el resultado de una dieta rica en Quelite (*Amaranthus watsonii*). Todos los análisis filogenéticos soportan que no hay una

diferenciación en el gen mitocondrial analizado en la población de *P. eremicus* de isla Chaperona, con respecto a los organismos de Guaymas, por lo que lo más lógico sería catalogarla como *P. e. anthony*. Pero la población se encuentra reproductivamente aislada del resto de las poblaciones de su especie, adaptándose a las condiciones particulares de la isla y sujeta a un fuerte proceso de deriva genética debido a su pequeño tamaño poblacional, evolucionando de manera independiente al resto de la especie.

El haplotipo de isla Jama (Pe1), también fue encontrado en las localidades de Guaymas (tabla II), por lo que se puede considerar que la población de isla Jama pertenece a la subespecie *P. e. anthony*. Entre las islas tomadas en cuenta para este estudio, Jama es la isla más cercana a continente, y en ocasiones queda conectada a este durante la bajamar, lo que hace pensar que la población de *P. eremicus* de isla Jama no se encuentra aislada en su totalidad de la población de continente. Sin embargo, debido a que la costa frente a la isla se encuentra urbanizada desde hace más de treinta años, podemos asegurar que la población de *P. eremicus* de isla Jama se encuentra totalmente aislada de la población de continente. Por el hecho de compartir el mismo haplotipo con continente, no es posible determinar el tiempo de divergencia entre la población insular y continental a partir de la distancia genética. Por otro lado, nos indica que la población de isla Jama no ha permanecido aislada el tiempo suficiente como para fijar nuevas mutaciones, y lo más lógico es pensar que la colonización de *P. eremicus* a la isla fue muy reciente, por lo que no podemos considerarla como endémica.

Los requisitos mínimos que se manejan en la mayoría las definiciones de Unidad Evolutivamente Significativa son tres: 1) Las poblaciones tienen que estar aisladas de otras poblaciones, 2) tienen que ser genéticamente diferentes, o identificables, y 3) deben ocupar

un hábitat característico o único entre los hábitat en que se encuentra la especie (Ryder 1986; Waples 1998; Moritz 1999; Crandall *et al.* 2000; Dimmick *et al.* 2001; Fraser y Bernatchez 2001).

Con base en estos tres postulados, todas las poblaciones insulares de *P. eremicus* cumplen el primer requisito. Para el segundo requisito, las poblaciones de Isla Dátil, Chaperona y Jama no muestran diferencia significativa genéticamente con respecto a la población más cercana a estas islas, y en el caso de isla Tiburón, el muestreo no es adecuado para asegurar una diferencia genética. Para el tercer requisito, la única isla que tiene un hábitat diferente a continente es isla Chaperona. Por lo tanto, inferimos que ninguna de las poblaciones insulares de *P. eremicus* analizada (Tiburón, Dátil, Chaperona y Jama) cumplen con las condiciones necesarias para ser consideradas como Unidades Evolutivamente Significativas. Por otro lado, es posible darles un estatus taxonómico de subespecie a todas estas poblaciones insulares, por el hecho de encontrarse aisladas, pero ha excepción de la población de isla Tiburón, no podemos considerar como endémicas a las poblaciones de isla Dátil, Chaperona y Jama.

### ***Peromyscus boylii.***

Las secuencias del gen del citocromo *b* reportadas en Genbank para *P. boylii* en las islas San Esteban y San Pedro Nolasco (Tieman-Boege *et al.* 2000), no fueron encontradas en las muestras secuenciadas en nuestro trabajo, sin embargo, al compararla con las secuencias obtenidas por nosotros para las mismas localidades, se observó un diferencia del 0.75% para isla San Pedro Nolasco, y del 1.26% para la isla San Esteban. Tieman-Boige *et al.* (2000) mencionan que dichas secuencias fueron obtenidas a partir de muestras de piel de

ejemplares del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan (UMMZ 117347, UMMZ 117385), mientras que el resto de las secuencias de su trabajo provenían de muestras de hígado. Es posible que dichas secuencias reportadas para las islas realmente estén presentes en las islas, y no sean sólo el producto de una baja calidad del ADN de las muestras. Cabe recordar que en una sola localidad podemos encontrar varios haplotipos mitocondriales, no necesariamente muy relacionados entre si.

Mediante todos los métodos utilizados para el análisis filogenético, se comprobó que la secuencias analizadas provenientes de la población de isla San Pedro Nolasco pertenecen a la especie *Peromyscus boylii*, y se determina que esta relacionada con *P. boylii rowleyi* de la Sierra Madre Occidental, así como con la población de Isla San Esteban, tal como lo establecen varios autores (Lawlor 1971b; Tieman-Boege *et al.* 2000; Hafner *et al.* 2001). Tiemann-Boege *et al* (2000) reportan valores de 1.8% de diferencia para el gen del citocromo *b* entre *P. b. glasselli* y *P. boylii rowleyi* mediante el método de distancia genética Tamura-Nei, mientras que en nuestro trabajo el valor más alto obtenido fue entre los clados de isla San Pedro Nolasco y California (1.54%). La divergencia genética entre los clados representantes de isla San Pedro Nolasco y Sierra Madre Occidental fue de 0.984%, por lo que se estima un tiempo de aislamiento de la población insular de por lo menos 9,000 años, lo que coincide con el estimado del final del periodo con inviernos relativamente fríos que permitía la permanencia de la vegetación mesica en las costas montañosas de Sonora (Spaulding y Graumlich 1986; Keigwin y Jones 1990; Anderson y Van Devender 1995). El valor de divergencia soporta el estatus de subespecie en el que esta catalogada la población de acuerdo al criterio de Bradley y Baker (2001). Las inferencias hechas a partir del análisis filogenético de clado anidado, indican que ocurrió una

restricción del flujo genético con una posterior extinción de los haplotipos entre la isla y la actual distribución de *P. boylii* en continente. Podríamos sugerir que los remanentes entre la conexión de ambos clados fue a través de la Sierra del Aguaje, siguiendo la Sierra Libre hasta su aproximación con la Sierra Madre Occidental. Debido a que la presencia de la población en la isla no se puede explicar en base a las condiciones actuales del hábitat presente en la costa frente a la isla, podemos considerarla como una población reliquia y endémica, ya que comparte una historia evolutiva a la par con la historia geológica de la isla. En cuanto a conservación bajo el término de Unidades Evolutivamente Significativas, la población de isla San Pedro Nolasco cumple con todos los requisitos establecidos en las diferentes definiciones, ya que es genéticamente diferente en los marcadores moleculares citocromo oxidasa III (Hafner *et al.* 2001) y citocromo *b*, se encuentra separada de la población más cercana por una distancia de por lo menos 300 km con barreras geográficas para la especie como lo es el desierto de Sonora y el mar de Cortez, además de que se ha adaptado a las condiciones desérticas de la isla, lo que hace que esta población ocupe un hábitat totalmente diferente al reportado para la especie en continente.

En el caso de la población de isla San Esteban, Tiemann-Boege *et al.* (2000) reportan un valor de 4.2% de divergencia genética entre *P. b. stephani* y *P. b. rowleyi* por el método anteriormente mencionado, valor que nos indicaría que esta población quedo aislada hace más de 40,000 años aproximadamente, y justificaría la probabilidad de ser considerada como una especie, tal como lo afirman en sus conclusiones. En nuestro trabajo, obtuvimos valores de 1.96% de divergencia entre los clados de Isla Esteban y California, y de 2.03% con respecto al clado de la Sierra Madre Occidental, por lo que en base al criterio de Bradley y Baker (2001), debe considerársele como subespecie de *P. boylii*, como lo

propone Hafner *et al.* (2001). En base a la divergencia genética observada en este trabajo, nosotros estimamos que el aislamiento de la población fue hace aproximadamente 20,000 años a.d.p., coincidiendo con la hipótesis propuesta por Lawlor (1971b) en el hecho de que esta población quedó aislada durante el máximo de la última glaciación a mediados del Pleistoceno (Crowley y North 1991). Por lo tanto, las poblaciones de *P. boylei* en las islas San Esteban y San Pedro Nolasco comparte una misma historia en cuanto a los orígenes de su aislamiento, que de igual manera las coloca en un estatus de paleo-endémicas y reliquias. El estatus taxonómico de la población de isla San Esteban se encuentra actualmente en discusión sobre si debe ser considerada o no subespecies de *P. boylei* (Tieman-Boege *et al.* 2000; Hafner *et al.* 2001; Ceballos *et al.* 2002; Ramírez-Pulido *et al.* 2005), pero si se considera mantener el estatus de especie que en un principio le fue otorgado, entonces también deberíamos de elevar a estatus de especie a la población de isla San Pedro Nolasco, ya que comparten procesos evolutivos paralelos, o en su caso, respetar los criterios taxonómicos y comenzar a utilizar el concepto de Unidades Evolutivamente Significativas en las gestiones de conservación.

## 7. CONCLUSIONES

Las poblaciones de *P. eremicus* de las islas Jama, Chaperona y Dátil, no son diferentes a las poblaciones más cercanas, y en base a la divergencia genética menor al 0.2% con respecto a las poblaciones más cercanas, no deberían ser consideradas subespecies; sin embargo, siguiendo el criterio de Mayrs (1982), pueden ser consideradas subespecies por el hecho de encontrarse aisladas reproductivamente del resto de las poblaciones. El que puedan ser consideradas subespecies, no debe implicar el considerarlas endémicas. La población de isla Tiburón presenta un agrupamiento dentro de los análisis, lo que puede asociarse a la formación de isla Tiburón, y considerar a esta población como neo-endémica. Por otro lado, tenemos que ninguna de las poblaciones de *P. eremicus* cumplen los tres requisitos para ser consideradas como Unidades Evolutivamente Significativas. Las poblaciones de *P. boyllii* en las islas San Pedro Nolasco y San Esteban, son diferentes genéticamente a las poblaciones de continente más cercanas, en cuanto al gen que codifica para el citocromo *b*, ya que forman clados identificables separados de los dos clados presentes en continente, los cuales presentan una divergencia genética mínima del 2% con respecto al clado que representa a la población más cercana a las islas. Es válido su estatus taxonómico de subespecie de acuerdo a los criterios de Bradley y Baker (2001), así como también son válidas sus categorías de endémicas, al estar relacionada su historia filogenética con la formación de las islas donde se encuentran y cumplen con todos los requisitos para ser consideradas como Unidades Significativamente Evolutivas

## 8. LITERATURA CITADA

- ALTSCHUL, S. F., T. L. MADDEN, A. A. SCHÄFFER, J. ZHANG, Z. ZHANG, W. MILLER, Y D. J. LIPMAN. 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs, *Nucleic Acids Research* 25:3389-3402.
- ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, S. T., Y P. CORTÉS-CALVA. 1999. Familia Muridae, Pp. 445-570 en *Mamíferos del Noroeste de México* (S. T. Alvaréz-Castañeda y J. L. Patton, eds.). CIB, La Paz, México.
- ANDERSON, R. S., Y T. VAN DEVENDER. 1995. Vegetation history and paleoclimates of the coastal lowlands of Sonora, México - pollen records from packrats middens, *Journal of Arid Environments* 30:295-306.
- ARBOGAST, B. S., Y J. B. SLOWINSKI. 1998. Pleistocene speciation and the mitochondrial DNA clock, *Science* 282:1955a.
- AVISE, J. C. 1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection, *Molecular Ecology* 7:371-379.
- BRADLEY, R. D., Y R. J. BAKER. 2001. A test of the genetic species concept: cytochrome-*b* sequences and mammals, *Journal of Mammalogy* 82:960-973.
- BRADLEY, R. D., D. S. CARROLL, M. L. HAYNIE, R. M. MARTÍNEZ, Y M. J. HAMILTON. 2004. A new specie of *Peromyscus* from western México, *Journal of Mammalogy* 85:1184-1193.



- BRADLEY, R. D., I. TIEMANN-BOEGE, C. W. KILPATRICK, Y D. SCHMIDLY. 2000. Taxonomic status of *Peromyscus boylii sacarensis*: inferences from DNA sequences of the mitochondrial cytochrome b gene, *Journal of Mammalogy* 81:875-884.
- BROMHAM, L. 2002. Molecular clocks in reptiles: Life history influences rate of molecular evolution, *Mol. Biol. Evol.* 19:302-309.
- BURT, W. H. 1932. Descriptions of heterofore unknown mammals from islands in the Gulf of California, México, *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 7:161-182.
- CABRERA-SANTIAGO, H., C. G. SUAREZ-GRACIDA, J. P. GALLO-REYNOSO, Y A. L. FIGUEROA-CARRANZA. 2000. Listados de Flora, Fauna y Usos de las islas de la bahía San Francisco, Guaymas, Sonora. CIAD A.C. WWF.
- CAIRE, W. 1978. The distribution and zoogeography of the mammals of Sonora, México, Universidad of New Mexico, Albuquerque.
- CASE, T. J., M. L. CODY, Y E. EZCURRA. 2002. A New Island Biogeography of the Sea of Cortés, Pp. 642-648. Oxford University Press, New York.
- CAUGHLEY, G., Y A. GUNN. 1996. *Conservation Biology in Theory and Practice*. Blackwell Science
- CEBALLOS, G., J. ARROYO-CABRALES, Y R. MEDELLÍN. 2002. The Mammals of México: Composition, Distribution, and Conservation Status, *Occasional Papers Museum of Texas Tech University* 218:1-27.
- CEBALLOS, G., R. RODRÍGUEZ, Y R. A. MEDELLÍN. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse México: Mammalian diversity, endemism and endangerment, *Ecological Applications* 8:8-17.

- CLEMENT, M., D. POSADA, Y K. A. CRANDALL. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies, *Molecular Ecology* 9:1657-1659.
- CRANDALL, K. A., O. R. P. BINIDA-EMONDS, G. M. MACE, Y R. K. WAYNE. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology, *Trends in Ecology and Evolution* 15:290-295.
- CROWLEY, T. J., Y G. R. NORTH. 1991. *Paleoclimatology*. Oxford University Press, New York
- DIMMICK, W. W., M. J. GHEDOTTI, M. J. GROSE, A. M. MAGLIA, D. J. MAINHARDT, Y D. S. PENNOCK. 2001. The Evolutionarily Significant Unit and Adaptive Criteria: a response to Young, *Conservation Biology* 15:788-790.
- EMERSON, B. C., E. PARADIS, Y C. THÉBAUD. 2001. Revealing the demographic histories of species using DNA sequences, *Trends in Ecology and Evolution* 16:707-716.
- FRASER, D. J., Y L. BERNATCHEZ. 2001. Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units, *Molecular Ecology* 10:2741-2752.
- GALLO-REYNOSO, J. P., Y A. GONZÁLEZ-MARTÍNEZ. 2003. Estudio previo justificativo para proponer el establecimiento de la región Sierra del Aguaje, Bahía San Francisco e isla San Pedro Nolasco y sus aguas aledañas como una nueva Área Natural Protegida, P. 227. CIAD A.C. - GEA A.C., Guaymas.
- GARZA-CUEVAS, R. A., Y E. C. ENKERLIN-HOEFLICH. 1997. Las poblaciones naturales y sus características, Pp. 99-124 en *Ciencia Ambiental y Desarrollo Sostenible* (E. C. Enkerlin-Hoeflich, G. Cano-Cano, R. A. Garza-Cuevas y E. Vogel-Martínez, eds.). International Thomson Editores, D.F. México.

- GRAUR, D., Y W. H. LI. 2000. *Fundamentals of Molecular Evolution*, 2nd edition ed. Sinauer Associates
- HAFNER, D. J., B. R. RIDDLE, Y S. T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA. 2001. Evolutionary relationships of white-footed mice (*Peromyscus*) on islands in the Sea of Cortez, *Journal of Mammalogy* 82:775-790.
- HUELSENBECK, J., Y F. RONQUIST. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny, *Bioinformatics* 17:754-755.
- INEGI. 1997a. Guaymas G12-2, P. Carta Topografica. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, México.
- INEGI. 1997b. Isla San Esteban H12-10, P. Carta Topografica. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, México.
- ISAAC, N. J. B., J. MALLETT, Y G. M. MACE. 2004. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation, *Trends in Ecology and Evolution* 19:464-469.
- JOHNS, G. C., Y J. C. AVISE. 1998. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome *b* gene, *Mol. Biol. Evol.* 15:1481-1490.
- JOHNSON, K. P., F. R. ADLER, Y J. L. CHERRY. 2000. Genetic and phylogenetic consequences of island biogeography, *Evolution* 54:387-396.
- JOHNSON, N. K., Y C. CICERO. 2004. New mitochondrial DNA data affirm the importance of Pleistocene speciation in North American Birds, *Evolution* 58:1122-1130.
- KEIGWIN, L. D., Y G. A. JONES. 1990. Deglacial climatic oscillations in the Gulf of California, *Paleoceanography* 5:1009-1023.

- KIMURA, M. 1980. A simplified method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences, *Journal of Molecular Evolution* 16:111-120.
- KLICKA, J., Y. R. M. ZINK. 1997. The importance of recent ice ages in speciation: A failed paradigm, *Science* 277:1666-1669.
- LAWLOR, T. E. 1971a. Distribution and relationships of six species of *Peromyscus* in Baja California and Sonora, México, *Occasional Papers Museum of Zoology University of Michigan*:1-22.
- LAWLOR, T. E. 1971b. Evolution of *Peromyscus* on northern islands in the Gulf of California, México, *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 16:91-124.
- LAWLOR, T. E., D. J. HAFNER, P. STAPP, B. R. RIDDLE, Y. S. T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA. 2002. The Mammals, Pp. 326-361 en *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés* (T. J. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra, eds.). Oxford University Press, New York.
- MARGALEF, R. 1983. *Ecología*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona.951
- MASTA, S. E. 2000. Phylogeography of the jumping spider *Habronattus pugillis* (ARANEAE: SALTICIDAE): Recent vicariance of sky island populations? *Evolution* 54:1699-1711.
- MAYR, E. 1982. Of what use are subspecies? *Auk* 99:593-594.
- MEARNS, E. A. 1897. Descriptions of six new mammals from North America, *Proc. U.S. Nat. Mus.* 19:719-724.

- MORITZ, C. 1994. Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation, *Trends in Ecology and Evolution* 9:373-375.
- MORITZ, C. 1999. Conservation units and translocations: strategies for conserving evolutionary processes, *Hereditas* 130:217-228.
- MURPHY, R. W., F. SANCHEZ-PIÑERO, G. A. POLIS, Y R. L. AALBU. 2002. New Measurements of Area and Distance for Islands in the Sea of Cortés, Pp. 447-464 en *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés* (T. J. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra, eds.). Oxford University Press, New York.
- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. D. FONSECA, Y J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities, *Nature* 403:853-858.
- NYLANDER, J. A. A. 2004. MrModeltest v2. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- OSGOOD, W. H. 1909. A revision of the mice of the American genus *Peromyscus*, *North American Fauna* 28:9-285.
- PERGAMS, O. R. W., Y M. V. ASHLEY. 1999. Rapid morphological change in channel island deer mice, *Evolution* 53:1573-1581.
- PERGAMS, O. R. W., Y M. V. ASHLEY. 2001. Microevolution in island rodents, *Genetica* 112-113:245-256.
- PERGAMS, O. R. W., W. M. BARNES, Y D. NYBERG. 2003. Rapid change in mouse mitochondrial DNA, *Nature* 423:397.
- POSADA, D., Y K. A. CRANDALL. 1998. MODELTEST: Testing the model of DNA substitution, *Bioinformatics* 14.

- POSADA, D., K. A. CRANDALL, Y A. R. TEMPLETON. 2000. GeoDis: a program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes, *Molecular Ecology* 9:487-488.
- RAMBAUT, A., Y L. BROMHAM. 1998. Estimating divergence dates from molecular sequences, *Mol. Biol. Evol.* 14:442-448.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., J. ARROYO-CABRALES, Y A. CASTRO-CAMPILLO. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos de México, *Acta Zoológica Mexicana* 21:21-82.
- REBMAN, J. P. 2002. Plants Endemic to the Gulf Islands, Pp. 540-544 en *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés* (T. J. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra, eds.). Oxford University Press, New York.
- REBMAN, J. P., J. L. LEON DE LA LUZ, Y R. V. MORAN. 2002. Vascular plants of the Gulf Islands, Pp. 465-511 en *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés* (T. J. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra, eds.). Oxford University Press, New York.
- ROSE, M. D., Y G. A. POLIS. 2000. On the insularity of islands, *Ecography* 23:693-701.
- RYDER, O. A. 1986. Species conservation and systematics: The dilemma of subspecies, *Trends in Ecology and Evolution* 1:9-10.
- RZEDOWSKI, J. 1990. *Vegetación Potencial*. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- SEMARNAT. 2002. Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo, P. 85. Diario Oficial de la Federación, México D.F.

- SMITH, M. F. 1998. Phylogenetic relationships and geographical structure in pocket gophers in the genus *Thomomys*, *Molecular Phylogenetic and Evolution* 9:1-14.
- SPAULDING, W. G., Y L. J. GRAUMLICH. 1986. The last pluvial climatic episodes in the desert of southwestern North America, *Nature* 320:441-444.
- SPRADLING, T. A., M. S. HAFNER, Y J. W. DEMASTES. 2001. Differences in rate of cytochrome-*b* evolution among species of rodents, *Journal of Mammalogy* 82:65-80.
- STAPP, P. 2002. New record of mammals on small islands in the central Gulf of California, México, *Bull. Southern California Acad. Sci.* 104:131-136.
- STAPP, P., Y G. A. POLIS. 2003a. Influence of pulsed resources and marine subsidies on insular rodent populations, *Oikos* 102:111-123.
- STAPP, P., Y G. A. POLIS. 2003b. Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, México, *Oecologia* 134:496-504.
- SWOFFORD, D. L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- TAKAHATA, N., Y M. NEI. 1985. Gene genealogy and variance of interpopulational nucleotide differences, *Genetics* 110:325-344.
- TEMPLETON, A. R. 1998. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history, *Molecular Ecology* 7:381-397.
- TEMPLETON, A. R. 2001. Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes, *Molecular Ecology* 10:779-791.
- TEMPLETON, A. R. 2004. Statistical phylogeography: methods of evaluating and minimizing inference errors, *Molecular Ecology* 13:789-809.

- TIEMAN-BOEGE, I., C. W. KILPATRICK, D. J. SCHMILDLY, Y R. D. BRADLEY. 2000. Molecular phylogenetics of the *Peromyscus boylii* species group (Rodentia:Muridae) based in mitochondrial cytochrome *b* sequences, *Molecular Phylogenetic and Evolution* 16:366-378.
- TOWNSEND, C. H. 1912. Mammals collected by the "Albatros" expedition in Lower California in 1911, with descriptions of new species, *Bulletin American Museum Natural History* 31:117-130.
- VAN DEVENDER, T. R., Y W. G. SPAULDING. 1979. Development of vegetation and climate in the southwestern United States, *Science* 204:701-710.
- VANZOLINI, P. E., Y N. PAPAVERO. 1985. Manual de recolección y preparación de animales. UNAM, D.F. México.270
- VEAL, R., Y W. CAIRE. 1979. *Peromyscus eremicus*, *Mammalian Species*:1-6.
- WALSH, P. S., D. A. METZGER, Y R. HIGUCHI. 1991. Chelex 100 as a medium for simple extraction od DNA for PCR-based typing from forensic material, *Biotechniques* 10:506-513.
- WAPLES, R. S. 1991. Pacific salmon, *Oncorhynchus spp.* and the definition of 'species' under the endangered species act, *Mar. Fish Re.:*11-22.
- WAPLES, R. S. 1998. Evolutionarily Significant Units, Distinct Population Segments, and the Endangered Species Act: reply to Pennock and Dimmick, *Conservation Biology* 12:718-721.
- ZHENG, X., B. S. ARBOGAST, Y G. J. KENAGY. 2003. Historical demography and genetic structure of sister species: deermice (*Peromyscus*) in the North American temperate rain forest, *Molecular Ecology*:711-724.



## ANEXO I

Ejemplo del uso de las claves de Templeton (2004), para inferencias de procesos biológicos.

1.- ¿Todos los clados dentro del clado anidado se encuentran en áreas separadas sin solapamiento?

No - paso 2

Sí - paso 19

2.- ¿Se cumple por lo menos una de las siguientes condiciones?

a. Las Dc de una punta o más son significativamente pequeñas y las Dc de uno o más interiores son significativamente grandes o no significativos.

b. Las Dc de una o más puntas son significativamente pequeñas o no significativas y las Dc de algunos, pero no todos los interiores, son significativamente pequeños.

c. Las Dc de uno o más interiores son significativamente grandes y las Dc de las puntas son significativamente pequeñas o no significativas.

d. El I-T Dc es significativamente grande.

No - paso 11

Sí - paso 3

.....

11.- ¿Se cumple al menos una de las siguientes condiciones?

a. Valor(es) Dc de algún clado exterior es/son significativamente grande.

b. Valor(es) Dc para todos los interiores son significativamente pequeños

c. El I-T Dc es significativamente pequeño

No - paso 17

Sí - **expansión de rango**, paso 12

12.- ¿Son los valores Dn y/o IT-Dn significativamente inversos a los valores Dc?

No **rango de expansión contiguo**

Sí - paso 13

.....

19.- ¿Esta presente la especie en las áreas entre los clados reparados?

No - **fragmentación alopátrica**. Si esto se infiere en clados de nivel alto, hay una confirmación adicional si los clados que muestran restricciones por distribuciones no solapadas están conectados uno a otro por un mayor número de pasos mutacionales que la media.

Sí - paso 20

20.- ¿La especie fue muestreada en las áreas entre los clados separados?

No - **muestreo geográfico inadecuado**

Sí - paso 2