



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

EVALUACIÓN DE PROCESOS EVOLUTIVOS EN
ROEDORES INSULARES DE LA PENÍNSULA DE
BAJA CALIFORNIA, MÉXICO

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

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

Presenta

CRISTIAN CORNEJO LATORRE

La Paz, Baja California Sur, Julio de 2017

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:00 horas del día 14 del Mes de Agosto de 2017, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Evaluación de procesos evolutivos en roedores insulares de la Península de Baja California, México"

Presentada por el alumno:

Cristian Cornejo Latorre

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN Ecología

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

LA COMISIÓN REVISORA

Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Co-Director de Tesis

Dra. Patricia Cortés Calva
Co-Director de Tesis

Dr. Ricardo Rodríguez Estrella
Co-Tutor

Jesús Eduardo Maldonado
Co-Tutor

Alberto Enrique Rojas Martínez
Co-Tutor

Dra. Norma Yofanda Hernández Saavedra,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

CONFORMACIÓN DE COMITÉS

Comité tutorial

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, S. C.
Co-Director de tesis

Dra. Patricia Cortés Calva
Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, S. C.
Co-Director de tesis

Dr. Ricardo Rodríguez Estrella
Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, S. C.
Co-tutor

Dr. Jesús E. Maldonado
Smithsonian Conservation Biology Institute
Co-tutor

Dr. Alberto Enrique Rojas Martínez
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo
Co-tutor

Comité revisor de tesis

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Dra. Patricia Cortés Calva
Dr. Ricardo Rodríguez Estrella
Dr. Jesús E. Maldonado
Dr. Alberto Enrique Rojas Martínez

Jurado de examen

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Dra. Patricia Cortés Calva
Dr. Ricardo Rodríguez Estrella
Dr. Jesús E. Maldonado
Dr. Alberto Enrique Rojas Martínez

Suplentes

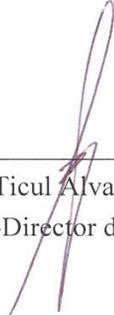
Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco
Dr. Ricardo Pérez Enriquez

Resumen

Los taxa de *Haplomylomys* (Rodentia: Cricetidae) son un subgénero de *Peromyscus*. Se distribuyen ampliamente en el suroeste de Estados Unidos de América y el noroeste de México, incluyendo varias islas circundantes a la península de Baja California (PBC). La taxonomía de *Haplomylomys* ha sido estudiada desde principios del siglo XX, cuando se propusieron las primeras clasificaciones con base en caracteres morfológicos. Sin embargo, las relaciones genealógicas entre las especies y subespecies de *Haplomylomys* aún no han sido completamente entendidas debido a la presencia de taxa crípticos. Los objetivos de este trabajo fueron evaluar la historia evolutiva del subgénero *Haplomylomys* y dilucidar los principales eventos geológicos y climáticos que han estructurado la filogenia del grupo. Se consideró que debido a que el proceso de aislamiento de los roedores de la PBC está asociado al Último Máximo Glacial (ÚMG), se espera que las formas insulares de *Haplomylomys* no difieran genéticamente con respecto a los taxa de tierra firme y que sean subespecies de éstas. Para evaluar este supuesto, se amplificaron y secuenciaron tres genes mitocondriales (*Cytb* [800 pares de bases (pb)], *COI* [658 pb] y *COIII* [700 pb]). El tamaño de muestra fue de 61 individuos, considerando tanto poblaciones de tierra firme como insulares, los cuales pertenecen a 11 taxa reconocidos actualmente como especies. Como grupo externo se incluyeron a las siguientes especies: *Peromyscus maniculatus*, *P. sejugis*, *P. boylii* y *P. leucopus*. Para determinar las distancias genéticas entre los taxa se emplearon los modelos de evolución molecular Kimura 2-parametros y Jukes-Cantor. Además se determinó el modelo evolutivo correspondiente para cada gen mitocondrial con la finalidad de realizar análisis filogenéticos individuales y un análisis particionado con todas las secuencias concatenadas (2,158 pb). Se obtuvieron dos modelos de evolución molecular; para *Cytb* se empleó el modelo GTR+I+G, y para *COI* y *COIII* el modelo TIM2+I+G. Todos los métodos de inferencia filogenética (Neighbor-Joining, Máxima Verosimilitud, Inferencia Bayesiana y estimación bayesiana de los tiempos de divergencia [datación molecular]) fueron consistentes en la identificación de cuatro clados monofiléticos recíprocos con un fuerte soporte de bootstrap (> 90%) dentro del grupo *eremicus*. Los resultados de los análisis filogenéticos y de datación molecular, en conjunto con los valores de divergencia genética sugieren varios cambios taxonómicos a nivel de especies y subespecies, en tres de los cuatro clados identificados para los taxa insulares del grupo *eremicus*. De acuerdo con los análisis de datación molecular, la filogenia de *Haplomylomys* posiblemente esta correlacionada con la formación del río Colorado y del Golfo de California durante el Neogeno, así como por el ÚMG; los dos primeros eventos tuvieron un efecto a nivel de especie y el tercero a nivel de subespecies para los taxa de *Haplomylomys*.

Palabras clave: ADN mitocondrial, aislamiento, filogenia, Península de Baja California, *Peromyscus*, Pleistoceno, taxa insulares.

Vo. Bo.



 Dr. Sergio Ticul Alvarez Castañeda
 Co-Director de tesis



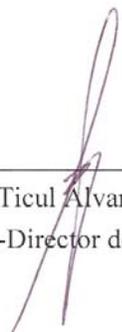
 Dra. Patricia Cortés Calva
 Co-Director de tesis

Summary

The taxa of *Haplomylomys* (Rodentia: Cricetidae) are a subgenus of *Peromyscus*. It's are widely distributed in northwestern Mexico and the southwestern United States, including several islands surrounding the Baja California peninsula (BCP). The taxonomy of *Haplomylomys* has been studied since the beginning of the 20th century, when the first classifications were proposed based on morphological characters. However, the genealogical relationships between islands taxa within the *eremicus* group remain poorly understood due to the presence of cryptic taxa. In this work, the goals were to assess the evolutionary history of *Haplomylomys* and identify the main geological and climatic events that might have affects its phylogeny. I tested the hypothesis that the island taxa of the subgenus *Haplomylomys* show limited genetic differences with respect to mainland taxa because its recent isolation process has been associated with the Last Glacial Maximum (LGM). Phylogenetic relationships were analyzed using three mitochondrial gene fragments (*Cytb* [800 base pairs (bp)], *COI* [658 bp], and *COIII* [700 bp]) from 61 individuals, considering both mainland and island populations belong to 11 taxa currently recognized as species, collected through the geographic range of *Haplomylomys*. As outgroup group the following species were included: *Peromyscus maniculatus*, *P. sejugis*, *P. boylii*, and *P. leucopus*. Genetic distances were calculated using the Jukes-Cantor and Kimura 2-parameter models of molecular evolution. To determine the best model of evolution of each gene mitochondrial and concatenated data set (2,158 bp), the Akaike information criterion was used. The parameters obtained from two evolutionary models for the phylogenetic approaches were used. For *Cytb* the model GTR+I+G was used, while for *COI* and *COIII* was the model TIM2+I+G. Phylogenetic inferences (Neighbor-Joining, Maximum likelihood, Bayesian inference, and molecular dating) identified two main clades. The first includes *P. californicus*; the second, all the species within the *eremicus* group divided into four clades with strong bootstrap support (> 90%). Phylogenetic analyzes, molecular dating, and the values obtained from measures of genetic distances suggest taxonomic changes at species and subspecies level in three clades identified for island taxa of the *eremicus* group. Molecular dating analysis indicate that the phylogeny of *Haplomylomys* is possibly correlated with the formation of the Colorado River, the latest embayment of the Gulf of California during the Neogene, and the LGM; the first two events had an effect at the species level, and the third one at the subspecies level for *Haplomylomys* taxa.

Key words: Mitochondrial DNA, isolation, phylogeny, Baja California Peninsula, *Peromyscus*, Pleistocene, islands taxa

Vo. Bo.



Dr. Sergio Ticul Alvarez Castañeda
Co-Director de tesis



Dra. Patricia Cortés Calva
Co-Director de tesis

Dedicatoria

A mi familia: mi madre por su amor y su apoyo incondicional y a mis hermanas y sobrinos quienes son lo más importante en mi vida

A la memoria de mi hermana Alejandra, a quien siempre llevo en el pensamiento

Agradecimientos

La culminación de esta tesis es producto de más de cuatro años de trabajo, periodo durante el cual recibí apoyo de diversas personas e instituciones. A continuación se presenta la lista:

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme una beca de manutención con No. de registro 225996.

Al programa de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., por todo su apoyo y las facilidades brindadas durante toda mi estancia doctoral y por permitirme formarme como Doctor en Ciencias.

A los miembros de mi comité tutorial: Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda, Dra. Patricia Cortés Calva, Dr. Jesús E. Maldonado, Dr. Ricardo Rodríguez Estrella y Dr. Alberto Enrique Rojas Martínez, les agradezco por todas sus sugerencias, comentarios e invaluable apoyo brindado durante el transcurso del posgrado.

En especial agradezco a mis co-directores de tesis: Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda y Dra. Patricia Cortés Calva. Mil gracias por todos sus consejos y el apoyo brindado a lo largo de mi estancia en el CIBNOR.

Expreso mi agradecimiento a los miembros del comité pre-doctoral: Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco, Dr. Pedro Peña Garcillán, Dr. Alejandro López Cortés, Dr. Ricardo Pérez Enriquez y Dra. Patricia Cortés Calva, por sus atinadas sugerencias y recomendaciones sobre mi proyecto doctoral.

A las personas que han conformado el “Grupo de Pequeños Mamíferos” del CIBNOR por su apoyo en el trabajo de campo, el procesamiento del material colectado y por todas las enseñanzas recibidas.

A las técnicas asociadas a la Colección de Mastozoológica del CIBNOR: Mayra de la Paz Cuevas e Izmene Gutierrez Rojas, por el apoyo recibido a lo largo del todo el posgrado.

Mis agradecimientos al Nodo CIBNOR Código de Barras y a la técnica M. en C. Griselda Francisca Gallegos Simental por el aprendizaje y apoyo recibido para el procesamiento de las muestras de DNA.

Al personal de la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del CIBNOR por las múltiples facilidades y gestiones: Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra, Lic. Osvelia Ibarra Morales, Lic. Leticia González Rubio Rivera, Lic. Claudia Elizabeth Olachea León, Tania Verónica Núñez Valdez y al Ing. Horacio Sandoval Gómez.

Al personal de la biblioteca por su constante apoyo en la búsqueda de bibliografía: Ana María Talamantes Cota, Susana Luna García, María Esther Ojeda Castro y Elizabeth Guadalupe Sánchez Vázquez.

A mis colegas y amigos: Melany Aguilar López, Jaime Calderón Patrón, Liliana Suárez Ramírez y Jonathan Hernández Cruz, por contar con su valiosa amistad y apoyo aún a la distancia.

A mis compañeros del CIBNOR por su amistad y apoyo: Tomás López Avendaño, Fernando Pío León, Federico Soto Landeros, Ana Ruth Álvarez Sánchez, Sayuri Muñoz Arroyo, Teresa Sandoval e Issac Camargo.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1. Familia Cricetidae.....	7
3. ÁREA DE ESTUDIO	8
3.1. Biogeografía de la península de Baja California.....	8
3.2. Desierto Sonorense.....	9
4. JUSTIFICACIÓN	12
5. HIPÓTESIS	13
6. OBJETIVOS	14
6.1. Objetivo general.....	14
6.2. Objetivos particulares.....	14
7. MATERIAL Y MÉTODOS	15
7.1. Especímenes examinados.....	15
7.2. Análisis genético.....	15
7.3. Extracción y amplificación de ADN.....	16
7.4. Extracción de ADN antiguo.....	16
7.5. Análisis filogenéticos.....	18
7.6. Estimación de los tiempos de divergencia.....	20
8. RESULTADOS	22
8.1. Análisis filogénicos.....	22
8.2. Datación molecular.....	23
9. DISCUSIÓN	31
9.1. Implicaciones taxonómicas.....	35

9.2 Tiempos de divergencia del subgénero <i>Haplomylomys</i>	38
10. CONCLUSIONES	40
11. LITERATURA CITADA	41
12. APÉNDICE I	51
13. ANEXOS	54

Lista de figuras

- Figura 1.** Mapa de referencia que indica la localización geográfica del material sometido al análisis molecular. Los número indicados en el mapa corresponden a las siguientes islas: 1) Cedros, 2) Ángel de Guarda, 3) Salsipuedes, 4) Las Ánimas, 5) San Lorenzo, 6) Tiburón, 7) Dátil [Tuner], 8) San Pedro Nolasco, 9) Tortuga, 10) Coronados, 11) Carmen, 12) Montserrat, 13) Margarita, 14) San José, 15) Espíritu Santo y 16) Cerralvo.....17
- Figura 2.** Árbol de distancias genéticas construido con el método UPGMA para los taxa de *Haplomylomys* bajo el modelo de evolución molecular K2P con el set de datos concatenado de 38 secuencias (2,140 pares de bases) de los genes *Cytb*, *COI* y *COIII*. Se indica el valor de soporte obtenido por medio de bootstrap de cada una de las ramas.....25
- Figura 3.** Árbol obtenido por medio de inferencia bayesiana (IB) para los taxa de *Haplomylomys* con el set de datos concatenado (2,140 pares de bases) de los genes *Cytb*, *COI* y *COIII*. Se indica el valor de soporte obtenido por medio de bootstrap de cada una de las ramas.....26
- Figura 4.** Análisis de datación molecular del subgénero *Haplomylomys* empleando un fragmento del gen *COI* (658 pares de bases) a partir de 28 haplotipos no redundantes....30

Lista de tablas

- Tabla I.** Representación de los órdenes y especies de mamíferos terrestres en las islas continentales y oceánicas adyacentes a la península de Baja California.....6
- Tabla II.** Parámetros de los modelos de evolución molecular empleados en los análisis de inferencia filogenética del subgénero *Haplomylomys* obtenidos a partir de los fragmentos de los genes mitocondriales *Cytb*, *COI* y *COIII*.....22
- Tabla III.** Matriz de distancias genéticas estimada entre los haplotipos representativos de los genes *Cytb*, *COI* y *COIII* de los taxa del subgénero *Haplomylomys*. Los valores de distancias genéticas están separados con una línea diagonal (/), con el siguiente orden: *Cytb*, *COI* y *COIII* y se obtuvieron a través de dos modelos de evolución molecular: Kimura dos parámetros (K2P; matriz inferior) y Jukes-Cantor (JC; matriz superior). Los valores se expresan como porcentaje (%)......27

1. INTRODUCCIÓN

Los roedores del género *Peromyscus* representan un modelo de estudio excepcional que ha contribuido ampliamente a la comprensión de fenómenos ecológicos, biogeográficos y evolutivos, así como aspectos de sistemática y taxonomía en mamíferos (Bedford y Hoekstra, 2015). Debido a su plasticidad morfológica y a su capacidad adaptiva y reproductiva, estos roedores son considerados como el género de mamíferos más abundante en Norteamérica, donde habitan en una amplia variedad de hábitats incluyendo los ambientes desérticos y semidesérticos (Bedford y Hoekstra, 2015).

Los taxa de *Haplomylomys*, un subgénero de *Peromyscus*, han sido estudiados desde inicios del siglo XX, cuando Osgood (1909) abordó la sistemática y biogeografía del grupo con base en caracteres morfológicos. Debido a la complejidad del subgénero (*i.e.*, presencia de taxa crípticos y características morfológicas que los hace difícil de distinguir), se han generado diferentes propuestas taxonómicas (Hooper y Musser, 1964; Hooper, 1968; Lawlor, 1971; Avise *et al.*, 1974; Walpole *et al.*, 1997; Riddle *et al.*, 2000; Hafner *et al.*, 2001; Musser y Carleton, 2005). *Haplomylomys* es el subgénero menos diverso de *Peromyscus* y está constituido por dos grupos de especies que ocurren en hábitats con características diferentes: *californicus* y *eremicus* (Musser y Carleton, 2005). El grupo *californicus* se conforma por una especie, *P. californicus*, que se restringe a hábitats mésicos (*i.e.*, bosques de coníferas, matorrales costeros y charrapales) en el sur de California, Estados Unidos de América y norte del estado de Baja California, México (Merritt, 1978). El grupo *eremicus* está integrado por 10 especies distribuidas a través de las regiones áridas y semiáridas del suroeste de los Estados Unidos de América y el noroeste de México, incluyendo islas próximas a la península de Baja California (Musser y Carleton, 2005). Cuatro especies se distribuyen en la región continental: *P. eremicus* y *P. merriami* ocurren en el desierto de Sonorensis, mientras que *P. fraterculus* y *P. eva* están presentes principalmente en la Península de Baja California (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2015). Seis especies, con 18 taxa se distribuyen en 17 islas adyacentes a la península: *P. caniceps* (isla Monserrat), *P. dickeyi* (isla Tortuga), *P. guardia* (islas Ángel de la Guarda, Mejía, Estanque y Granito), *P. interparietalis* (islas Ánimas, San Lorenzo y Salsipuedes), *P. pseudocritus* (isla

Coronados) y *P. pembertoni* (isla San Pedro Nolasco; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 1999; Hafner *et al.*, 2001; Lawlor *et al.*, 2002; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2015). *Peromyscus pembertoni* está considerada como extinta, estatus aplicable probablemente también a *P. guardia* (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2008; DOF, 2010). Existen ocho subespecies insulares derivadas de *P. eremicus* (*P. e. avius*, *P. e. collatus* y *P. e. tiburonensis*), *P. fraterculus* (*P. f. cedrosensis*, *P. f. cinereus*, *P. f. insulicola* y *P. f. polypolius*) y *P. eva* (*P. e. carmeni*). Sin embargo, las relaciones genealógicas entre los taxa insulares y las especies continentales son controversiales (Hafner *et al.*, 2001; Ramírez-Pulido *et al.*, 2014).

En décadas recientes se han propuesto cambios taxonómicos para *Haplomylomys*. Se determinó a *P. fraterculus* como una especie diferente con respecto a *P. eremicus* (Riddle *et al.*, 2000). La distinción taxonómica de *P. fraterculus* como una entidad específica válida está soportada por estudios basados en análisis morfométricos (Legg, 1978) y aloenzimas (Avisé *et al.*, 1974). La distribución geográfica propuesta para *P. fraterculus* incluye el suroeste de California y parte de la Península de Baja California (Riddle *et al.*, 2000). Un análisis evolutivo basado en secuencias mitocondriales del gen *COIII* de 16 taxa insulares de *Peromyscus* (*Haplomylomys*) distribuidos en 10 islas del Golfo de California propuso un arreglo taxonómico para *P. stephani*, *P. interparietalis*, *P. caniceps* y *P. dickeyi* considerándolas como subespecies de *P. boylii*, *P. eremicus*, *P. fraterculus* y *P. merriami*, respectivamente (Hafner *et al.*, 2001). Sin embargo, los resultados de este estudio no fueron lo suficientemente convincentes para sustentar los cambios taxonómicos propuestos para los taxa insulares de *Haplomylomys*. A más de una década es que se retoma esta hipótesis sobre la filogenia de las poblaciones insulares de *Haplomylomys*, con elementos integradores y el uso de tres marcadores mitocondriales. Es evidente que no existe una línea base que permita determinar claramente las relaciones genealógicas y la distribución de los taxa insulares de *Haplomylomys*, lo cual crea confusiones y ambigüedades. Por lo tanto, es necesario analizar la filogenia de *Haplomylomys* con énfasis en los taxa insulares del grupo *eremicus*, lo cual es el objetivo de esta tesis.

Los patrones de diversidad y distribución de *Haplomylomys* han sido influenciados por la evolución del desierto Sonorense y la Península de Baja California

(Riddle *et al.*, 2000), que conjunto con una serie de eventos geológicos y climáticos propiciaron cambios en las líneas de costa del Golfo de California (Carreño y Helenes, 2002; Hafner y Riddle, 2005; Dolby *et al.*, 2015). Las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno tuvieron un fuerte efecto sobre la distribución y evolución de los linajes mitocondriales de *Haplomylomys* (Riddle *et al.*, 2000). Aunado con las características topográficas y ambientales de la región han propiciado la conformación de patrones filogeográficos complejos (Riddle *et al.*, 2000; Dawson, 2005; Hafner y Riddle, 2011). El aumento en el nivel medio del mar (~120 metros) a finales del Último Máximo Glacial (ÚMG) hace ~21,000 años, restringió la distribución de varias especies de roedores en islas adyacentes a la Península de Baja California originando poblaciones microendémicas (Herbert *et al.*, 2001; Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014).

La historia evolutiva de *Haplomylomys* no está completamente entendida debido a que no se cuenta con la información de varios taxa insulares. Se han efectuado análisis filogenéticos de *Haplomylomys* únicamente de manera parcial (Awise *et al.*, 1974; Riddle *et al.*, 2000; Hafner *et al.*, 2001). Esta situación ha generado ambigüedades en la delimitación de la distribución y la asignación taxonómica de los taxa insulares del grupo *eremicus*, lo que se dificulta por la presencia de taxa crípticos (i.e., *P. eva* y *P. fraterculus*; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010). Por ejemplo, en el listado actual de las especies mexicanas de mamíferos terrestres (Ramírez-Pulido *et al.*, 2014) no se considera a ninguna subespecie insular para *P. fraterculus*. Las poblaciones insulares distribuidas en islas cercanas a la Península de Baja California son incluidas como subespecies de *P. eremicus* (Ramírez-Pulido *et al.*, 2014). En contraparte, otros autores consideran a estos mismos taxa insulares como subespecies validas de *P. fraterculus* (Timm *et al.*, 2008; Ceballos, 2014). En esta tesis se abordó el estudio filogenético del subgénero *Haplomylomys*, particularmente del grupo *eremicus* el cual es el más diverso y el de mayor distribución con la presencia de taxa continentales e insulares en el noroeste de México.

2. ANTECEDENTES

El impacto de las glaciaciones del Pleistoceno sobre la variabilidad genética de la biota ha sido evaluado a través de diferentes aproximaciones (Hewitt, 2000) y en particular para el grupo de los mamíferos (FAUNMAP Working Group, 1996; Heaney *et al.*, 2005; Skog *et al.*, 2009; Ceballos *et al.*, 2010). La mayoría de los estudios se han concentrado en Europa y Norteamérica, donde se reconoce que la distribución de las especies de mamíferos se expandió o se contrajo en función de cambios climáticos y de vegetación (Schmitt, 2007). En general, los periodos fríos obligaron a las especies a migrar hacia regiones de menores latitudes y restringir sus áreas de distribución a refugios pleistocénicos, y posteriormente en los periodos post-glaciares recolonizaron nuevamente el norte (Hewitt, 2000).

Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno y los cambios en el nivel del mar han tenido un fuerte impacto sobre los patrones de variabilidad genética en los mamíferos insulares, afectando principalmente a especies con poca vagilidad, aislando y restringiendo su distribución (Mazza *et al.*, 2013). Entre las hipótesis planteadas en los estudios sobre el efecto de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno y los procesos de insularidad de la biota se encuentran las siguientes: 1) determinar cómo las fluctuaciones climáticas influyeron sobre la diversificación y la demografía histórica de la biota, 2) evaluar cómo están estructurados espacialmente los patrones de diversidad genética y si los linajes altamente divergentes corresponden con la geografía, 3) medir cómo se estructura la variabilidad genética de las especies a través de su distribución, e 4) inferir si los factores históricos han estructurado diferencialmente la diversidad genética y la estructura poblacional de las especies con diferentes preferencias de hábitat, entre otras (Vasconcelos *et al.*, 2010; Toussaint *et al.*, 2013; Langille *et al.*, 2014; Todd *et al.*, 2014). Existe el interés por caracterizar la variabilidad genética de especies insulares y contrastarla con los patrones genéticos de las poblaciones continentales con la finalidad de inferir su estructura poblacional, su historia evolutiva y las rutas de colonización (Bisconti *et al.*, 2011; Brouat *et al.*, 2014). Además es importante el entendimiento sobre cómo las especies pueden colonizar las islas,

discerniendo entre los procesos vicariantes, dispersivos o la introducción mediada por humanos (Herman *et al.*, 2014; Langille *et al.*, 2014).

La Península de Baja California e islas que la rodean constituyen el área con la mayor cantidad de endemismos y micro-endemismos (taxones con distribución muy limitada) de vertebrados terrestres de Norteamérica (Álvarez-Castañeda, 1997; Case *et al.*, 2002). La composición faunística, las tasas de extinción y el número de especies presentes en las islas se han explicado en función de la teoría del equilibrio insular (MacArthur y Wilson, 1967) y los procesos históricos (Lawlor *et al.*, 2002). En el caso del equilibrio insular, los factores más importantes son: el tamaño de las islas y su cercanía a la fuente de aprovisionamiento (continente u otra isla de mayor dimensión). Estos factores influyen directamente sobre las tasas de colonización y extinción de la biota, con lo que a mayor área y cercanía de la fuente de aprovisionamiento, el número de especies en las islas es mayor. En el caso de los mamíferos asociados a las islas continentales de la Península de Baja California, el área es el factor que más influye sobre su riqueza, por ello la mayor diversidad de especies se encuentra en islas cercanas a tierra firme en comparación con las islas oceánicas (Lawlor *et al.*, 2002).

Las poblaciones de roedores insulares de la Península de Baja California tienen un origen reciente como consecuencia del incremento del nivel medio del mar (~120 metros) a finales del ÚMG (Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014), por lo cual la diferenciación taxonómica en la mayoría de los casos sólo ocurre a nivel de subespecies (Álvarez-Castañeda y Patton, 1999). La discordancia en la distribución geográfica actual entre los taxa insulares versus las poblaciones fuente se explica probablemente en función de cambios significativos de distribución de las poblaciones continentales desde el ÚMG (Hafner *et al.*, 2001; Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014).

Los eventos históricos ocurridos en la Península de Baja California y el desierto Sonorense, aunado a las particularidades geográficas y la heterogeneidad ambiental han favorecido la conformación de una fauna de mamíferos con una marcada afinidad neártica (Álvarez-Castañeda y Patton, 1999). El ensamblaje de mamíferos terrestres insulares de la Península de Baja California se compone de 45 especies, de las cuales 18 (40%) son endémicas y ocurren en 36 islas (Álvarez-Castañeda y Patton, 1999). Se agrupan en cinco órdenes, nueve familias y 14 géneros (Tabla I). Dentro de los

mamíferos el grupo biológico mejor representado en las islas son los roedores con una diversidad de 26 especies, de las cuales el género *Peromyscus* es el más diverso (Lawlor *et al.*, 2002).

Tabla I. Representación de los órdenes y especies de mamíferos terrestres en las islas continentales y oceánicas adyacentes a la península de Baja California (Álvarez-Castañeda y Patton, 1999; Lawlor *et al.*, 2002).

Orden	# Especies	Todas las islas		Islas continentales		Islas oceánicas	
		No. Especies	%	# Especies	%	# Especies	%
Insectivora	1	1	100	1	100	-	-
Lagomorpha	4	3	75.0	3	75.0	-	-
Rodentia	26	19	73.1	18	69.2	9	34.6
Carnivora	10	3	30.0	3	30.0	-	-
Artiodactyla	4	2	50.0	2	50.0	-	-

Ha existido un amplio interés por el estudio de los mamíferos insulares de la Península de Baja California por aspectos de conservación (Mellink, 1993; Smith *et al.*, 1993; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 1996; Álvarez-Castañeda, 1997; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2002; Álvarez-Castañeda y Ortega, 2003; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2006; Knowlton *et al.* 2007; Cortés-Calva *et al.*, 2013), ecología (taxonomía y filogeografía (Avisé *et al.*, 1974; Hafner *et al.*, 2001; Walker *et al.*, 2006; Álvarez-Castañeda, 2007; Patton *et al.*, 2007; Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014), así como análisis biogeográficos (Hafner y Riddle, 1997; Lawlor *et al.*, 2002).

En las últimas décadas, las secuencias de ADN mitocondrial (ADNmt) han constituido una herramienta ampliamente utilizada para la realización de estudios desde diferentes perspectivas tales como: filogeografía, sistemática filogenética, ecología molecular y genética de la conservación, entre otros (Yamman *et al.* 2014; Leonard *et al.*, 2015). El ADNmt se hereda por vía materna y generalmente se transmite por generaciones sin recombinación, mantiene un reducido tamaño efectivo poblacional y una estructura genética simple, tanto para las regiones de genes codificantes y no codificantes (Avisé, 2000; Shevchuk y Allard, 2001). Las distintas tasas de cambio evolutivo del ADNmt permiten detectar la dinámica poblacional, así como explorar las relaciones filogenéticas entre taxa cercanamente emparentados, así como estimar

relaciones genealógicas a nivel específico (Funk y Omland, 2003). Los genes mitocondriales *Cytb*, *COI* y *COIII* han sido extensamente utilizados en análisis genéticos en diversas especies mamíferos, donde se ha demostrado su confiabilidad para detectar estructura genética poblacional y cambios demográficos a nivel histórico (Langille *et al.*, 2014; Rubidge *et al.*, 2014).

2.1 FAMILIA CRICETIDAE

Es una de las familias de roedores más diversas y de mayor distribución, la cual se compone de aproximadamente 681 especies, 130 géneros y 6 subfamilias de morfología muy heterogénea (Musser y Carleton, 2005). En México, los cricétidos están representados por 23 géneros y 142 especies (Ramírez-Pulido *et al.*, 2014), además de constituir la familia más ampliamente representada en el noroeste de México (Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 1999). La diversidad de los géneros de la familia Cricetidae es muy alta, de los cuales sobresale el género *Peromyscus* con el mayor número de especies de México (Wilson y Reeder, 2005). Las especies de esta familia se caracterizan por presentar distribuciones restringidas, en muchos casos menores a 10,000 km² (Ceballos y Oliva, 2005), además son el grupo de roedores que tiene el mayor número de especies y subespecies extintas en el noroeste de México (Álvarez-Castañeda y Patton, 1999). La mayoría de las extinciones han ocurrido en islas y están asociadas a la introducción de especies exóticas, tales como gatos, como fue el caso de *Peromyscus guardia* y *Neotoma bryanti* (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2006).

3 ÁREA DE ESTUDIO

3.1 Biogeografía de la península de Baja California

La península de Baja California ubicada en el noroeste de México se extiende a lo largo de nueve grados de latitud (22° 52' N y 32° 42' N), presenta una forma alargada latitudinalmente con ~1,330 km y estrecha longitudinalmente con ~111 km, tiene una superficie aproximada de 145,359 km² (González-Abraham *et al.*, 2010) y una línea de costa de 3,624 km (33% de la costa total de México). La región ha experimentado cambios ambientales abruptos como consecuencia de intensos procesos geológicos y climáticos (Riddle y Hafner, 2006). Los factores históricos aunados a la alta heterogeneidad ambiental han favorecido la presencia de biota endémica (Hafner y Riddle, 2011). La historia geológica y evolutiva de la península es compleja (Murphy, 1983; Riddle *et al.*, 2000a; Murphy y Aguirre, 2002). Hace ~8-13 millones de años (Ma), la mayor parte de la península quedó sumergida bajo el Océano Pacífico, frente a la costa noroeste del continente. Un paseo marino epicontinental somero, el proto-Golfo de California, inundó el oeste de México extendiéndose probablemente desde el norte hacia el sur de la península entre ~18-12 Ma (Carreño y Helenes, 2002). La región de Cabo probablemente estuvo cerca de las costas de Nayarit (Gastil y Jensky, 1973) y la parte sur de la península existía ya sea como un archipiélago (Hausback, 1984) o como una península sólida (Murphy y Aguirre-León, 2002). Los movimientos diferenciales entre la placa de Norteamérica (parte continental) y la placa del Pacífico a lo largo de la falla de San Andrés localizada a través del Golfo de California causaron la migración de la península (~450-600 km) hacia el noroeste desde el Mioceno medio (~14 Ma) a una tasa de ~3 cm/año (Larson *et al.*, 1968). Entre ~7-3 Ma, el proto-Golfo probablemente se extendió desde el Paseo San Gorgonio, sureste de California, hasta el norte y al noreste de Arizona (Murphy y Aguirre-León, 2002). En la parte central de la península, los sedimentos marinos sugieren una vía marítima recurrente desde el Pacífico hasta el proto-Golfo durante el Mioceno tardío (~7 Ma) cerca de la Laguna de San Ignacio y alrededor de 3 Ma basado en la intrusión volcánica de un ambiente marino cerca de Santa Rosalía (Helenes y Carreno, 1999). La parte sur del Golfo probablemente se abrió hace menos de 5 millones de años (Carreño y Helenes, 2002), pero algunas evidencias sugieren que el norte del proto-Golfo y el sur del Golfo de California no tuvieron

conexión hasta hace ~ 3.3 Ma (Ledesma-Vázquez, 2002). La región de Cabo probablemente existió como isla desde hace $\sim 12-14$ Ma (Stock y Hodges, 1989; Ferrari, 1995) y se reconectó a la península a principios del Pleistoceno hace ~ 2.7 millones de años (Murphy y Aguirre-León, 2002). Hace unos 2.8 Ma, los niveles del mar ascendieron lo suficiente para inundar el Golfo de California que se extendió hasta el mar de Salton (Salton Sea) unos 130 kilómetros al noroeste de su posición actual y a través de la formación Imperial en California (Winker y Kidwell, 1986). Las islas del Golfo medio, Ángel de la Guarda y Salsipuedes probablemente interrumpieron su conexión con la península hace ~ 1 Ma (Phillips, 1966; Moore, 1973).

3.2 Desierto Sonorense

El bioma del desierto Sonorense abarca $\sim 100,000$ km² en los Estados Unidos de América y México, incluyendo parte de la península de Baja California e islas situadas en el Mar de Cortez. El proceso de desertificación que se inició desde el Mioceno Medio ($\sim 15-8$ Ma) ha conducido a la formación y evolución del Desierto Sonorense, el cual tiene una antigüedad de $\sim 5-8$ Ma. Desde inicios del Pleistoceno (2.7 Ma) se han documentado entre 15 a 20 periodos glaciales con una duración de ~ 5 a 10 veces más que los 10,000 a 20,000 años de duración de los interglaciales (Imbrie y Imbrie, 1979). Durante los glaciales, los niveles del mar probablemente descendieron entre 100 hasta 150 m. Las comunidades vegetales desérticas tuvieron probablemente sólo entre el 5 a 10% de la cobertura actual (Van Devender, 2002), restringiendo su distribución hacia el sur debido al descenso en la temperatura en la última edad del hielo. Además como producto de las glaciaciones algunas zonas, hoy en día áridas, tuvieron mayores precipitaciones. Con datos obtenidos a partir de “proxies” o indicadores naturales indirectos, específicamente material vegetal acumulada en los nidos de *Neotoma* sp., datada con una antigüedad de 45,000-11,000 años ha sido posible documentar la expansión de los bosques y chaparrales en las elevaciones desérticas (Betancourt *et al.*, 1990). En el altiplano de Arizona, una subdivisión del Desierto Sonorense (300-1,550 m), existe evidencia suficiente sobre el desplazamiento de los bosques templados, los cuales dominaron durante el final del último periodo glacial (Wisconsin) y fueron desplazados en el Holoceno temprano por vegetación riparia y matorrales desérticos que estuvieron plenamente establecidos por 9,000 años cuando se estableció el régimen

climático de verano, mientras que las plantas desérticas más subtropicales (*i.e.*, palo verde) se establecieron hace unos 4,500 años (Van Devender, 1990; Metcalfe, 2006).

El desierto de Sonora estableció su límite norte actual hace ~6,000 años (Thompson y Anderson, 2000). Sin embargo, se cree que algunos cambios se han producido durante mediados y fines del Holoceno en zonas con elevaciones por debajo de 300 metros y en zonas expuestas por los bajos niveles del mar, tales como en el Lower Colorado Valley y en las comunidades halófitas del Alto Golfo de California (Van Devender, 1990). El ecotono entre los bosques y matorrales desérticos estaba localizado en su mayor altitud (450 m) hacia el norte, en el Valle de la Muerte en el Desierto de Mojave, California (Woodcock, 1986). Esta tendencia latitudinal podría sugerir que el ecotono estaba a menores elevaciones (100-150 m) y latitudes en la parte central y sur de la península. Se cree que las especies de *Juniperus*, *Pinus* y de chaparral ampliaron su distribución en la península ~400 km hacia el sur con respecto a sus distribuciones actuales durante el Pleistoceno tardío y principios del Holoceno, mientras que la parte central de la península experimentó un clima de tipo mediterráneo, similar al régimen actual en el sur de California y el norte de Baja California (Metcalfe, 2006; Holmgren *et al.*, 2011).

Con los datos obtenidos a través de nidos de *Neotoma* sp., de la Sierra San Pedro Mártir, se ha documentado la expansión de ~650-900 metros hacia las partes bajas de las especies de chaparral, seguido por su rápido desplazamiento por elementos del Desierto Sonorense durante el Holoceno temprano (Holmgren *et al.*, 2011). La evidencia indica también que en Cataviña (640-680 m) y San Fernando, en Baja California, la vegetación de bosques de pinos y de chaparral fue reemplazada por mestiques durante el Holoceno temprano y posteriormente por cactus en el Holoceno medio (Van Devender, 2002; Metcalfe, 2006). En la Sierra de San Francisco, en el centro de la península, se tiene evidencia sobre la presencia de juníperos (*Juniperus californica*) y otras especies de chaparral (*Malosma laurina*, *Arctostaphylos peninsularis* y *Daucus pusillus*) a una elevación de 780 metros, posiblemente relacionado con un clima mediterráneo más templado, además de unos 5-6 °C menos y al menos el doble de precipitación invernal que el régimen climático actual (Rhode, 2002). La evidencia obtenida a partir de los sedimentos de los lagos de la Laguna

Chapala y Laguna Seca en el norte de Baja California apoyan la idea de los cambios ambientales de condiciones de mayor humedad hacia un proceso de desertificación al final del Pleistoceno (Davis, 2003; Metcalfe, 2006; Roy *et al.*, 2010). Mientras que los matorrales desérticos se expandieron, los bosques y los chaparrales se contrajeron hacia mayores altitudes y latitudes, hasta llegar a su distribución actual en los últimos ~11,000 años en Baja California. Sólo algunos pequeños humedales relictos aislados de ambientes templados permanecieron en elevaciones más bajas en forma de oasis en la mitad sur de la península (Arriaga y Rodríguez-Estrella, 1997).

4. JUSTIFICACIÓN

La Península de Baja California e Islas adyacentes son el escenario ideal para estudiar los mecanismos que estructuran los patrones de variabilidad genética en roedores insulares, debido a sus características fisiográficas, geológicas y climáticas (Riddle y Hafner, 2006; Hafner y Riddle, 2011). La Península de Baja California es la segunda más grande y la que presenta el mayor grado de aislamiento en el mundo (Savage, 1960). Las islas adyacentes en ambas vertientes marítimas albergan a poblaciones de roedores, los cuales han desarrollado estrategias evolutivas que les han permitido invadir y permanecer en los ambientes desérticos del noroeste mexicano. Los cricétidos tienen una amplia distribución en las islas, exhiben distintos patrones de distribución con la presencia de taxones endémicos y se caracterizan por su poca vagilidad y sus diferencias ecológicas y conductuales entre las especies. Estas características hacen de estos organismos un buen modelo de estudio para evaluar el efecto del aislamiento sobre los patrones de la variabilidad genética y sus implicaciones taxonómicas y biogeográficas entre los taxa insulares de *Haplomylomys*.

5. HIPÓTESIS

- 1) El proceso de aislamiento para los taxa de roedores en las islas adyacentes a la península de Baja California ha sido un evento reciente asociado con los cambios en el nivel medio del mar durante el Último Máximo Glacial ([ÚMG] ~18,000 años; Fairbanks 1989, Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014). Por lo tanto, la diferenciación genética entre las formas insulares *versus* los taxa continentales del subgénero *Haplomylomys* no es significativa.
- 2) La historia evolutiva de los taxa del subgénero *Haplomylomys* ha sido moldeada por tres eventos principales: 1) la formación del Río Colorado, 2) la formación del Golfo de California durante el Neógeno y 3) y eventos climáticos ocasionados por el ÚMG del Pleistoceno. Se considera que los dos primeros eventos tuvieron un efecto a nivel de especie; mientras que el ÚMG tuvo un efecto a nivel de subespecie.

6. OBJETIVOS

6.1 Objetivo general:

1. Evaluar las relaciones filogenéticas y reconstruir la historia evolutiva del subgénero *Haplomylops*, con énfasis en las formas insulares del grupo *eremicus*, empleando secuencias de tres genes de ADN mitocondrial.

6.2 Objetivos particulares:

1. Analizar la filogenia molecular del subgénero *Haplomylops* por medio de secuencias de tres genes de ADN mitocondrial (*Cytb*, *COI* y *COIII*)
2. Determinar la distribución geográfica y discutir las implicaciones taxonómicas del subgénero *Haplomylops*, con énfasis en las formas insulares del grupo *eremicus*.
3. Estimar los tiempos de divergencia entre los taxa del subgénero *Haplomylops*, mediante una aproximación bayesiana.
4. Discutir la posible correlación entre la filogenia del subgénero *Haplomylops* con los principales eventos geológicos y climáticos asociados con la diversificación del grupo a través de su distribución.

7. MATERIAL Y MÉTODOS

Con la finalidad de realizar los análisis genéticos y evolutivos de esta tesis se empleó el material depositado en la Colección de Mamíferos del CIB. Los especímenes analizados de *Haplomyloms* fueron capturados (desde 1991), curados y albergados en la colección. Para realizar la extracción del ADN genómico de los roedores se tuvo acceso a los tejidos disponibles y posteriormente llevó a cabo la amplificación de tres genes de ADN mitocondrial. Para evaluar la historia evolutiva de *Haplomyloms* se emplearon diferentes aproximaciones filogenéticas y genéticas, tales como: análisis de máxima parsimonia, máxima verosimilitud, inferencia bayesiana, datación molecular y determinación de las distancias genéticas. A continuación se detallan los métodos y procedimientos realizados en cada uno de los análisis:

7.1 Especímenes examinados. Con la finalidad de tener muestras de los especímenes del subgénero *Haplomyloms* tanto de las poblaciones de tierra firme como las insulares se revisó el material depositado en la Colección de mamíferos del CIB, a partir de 1991 a la fecha, creando una base de datos y un mapa de distribución del material de referencia (Fig. 1). Los especímenes recolectados fueron identificados y determinados taxonómicamente en el laboratorio con base en sus características morfológicas (coloración y medidas somáticas) y sus medidas craneales diagnósticas siguiendo las claves taxonómicas propuesta por Hall (1981) y Álvarez-Castañeda *et al.*, (2015). Una vez creada la base de datos se seleccionó el tejido de los distintos ejemplares de estudio y se completó el número de muestras con colectas en campo en caso necesario, así como la donación de tejido del MVZ Berkeley (Museum of Vertebrate Zoology at Berkeley; *Peromyscus pembertoni* y *P. guardia*). Los especímenes voucher empleados en este estudio se encuentran resguardados en la colección de mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB). Todos los especímenes capturados en este estudio fueron manipulados siguiendo los protocolos de la American Society of Mammalogists (Sikes *et al.*, 2016).

7.2 Análisis genético. Se analizaron fragmentos de tres genes mitocondriales: citocromo b (*Cytb*), citocromo oxidasa subunidad I (*COI*) y citocromo oxidasa

subunidad III (*COIII*) para 61 individuos de once especies agrupadas dentro del subgénero *Haplomylomys* (Wilson y Reeder, 2005). En este análisis se incluyen a todos los taxa de *Haplomylomys*, incluyendo a *Peromyscus guardia* y *P. pembertoni* los cuales se consideran actualmente como extintos (Vázquez-Domínguez *et al.*, 2004; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2008; DOF, 2010). Como grupo externo se incluyeron a cuatro especies: *P. maniculatus*, *P. sejugis*, *P. boylii* y *P. leucopus*, las cuales fueron consideradas en un estudio filogenético previo (Riddle *et al.*, 2000).

7.3 Extracción y amplificación del ADN. Con excepción de *P. guardia* y *P. pembertoni*, el ADN genómico fue extraído a partir de la lisis de tejido muscular conservado originalmente en etanol al 95%, empleando el protocolo estándar de extracción por medio de sales (Aljanabi y Martínez, 1997). Por medio de la técnica de PCR se amplificó un fragmento de 800 pares de bases (pb) del gen *Cytb* con los primers MVZ05 (CGA AGC TTG ATA TGA AAA ACC ATC GTT G)/MVZ16 (AAA TAG GAA RTA TCA YTC TGG TTT RAT) (Smith, 1998). Un fragmento de 700 pb del gen *COIII* fue amplificado con los pares de primers L8618/H9323 (Riddle, 1995) y un fragmento de 658 pb del gen *COI* con los primers LCO1490/HCO2198 (Ivanova *et al.*, 2006).

7.4 Extracción de ADN antiguo. Para las muestras de *P. guardia* y *P. pembertoni* se aplicó un protocolo de extracción de ADN antiguo. Este procedimiento se llevó a cabo un lugar separado de las muestras del ADN moderno con finalidad de evitar cualquier tipo de contaminación. Empleando especímenes de museo se obtuvieron 5 mg de hueso pulverizado de las falanges. Para la digestión de las muestras se emplearon 180 µL de Buffer AL y 20 µL de proteínasa K, y después fueron incubadas bajo agitación durante 4-5 horas a una temperatura de 56° C. Posteriormente, se añadieron 200 µL de Buffer AL y 200 µL de alcohol al 100% mezclando durante 5-10 segundos. Se emplearon columnas QIAquick con reactivos DNeasy para colectar pequeños fragmentos de ADN (100-5,000 pares de bases). Las muestras fueron centrifugadas dos veces a 7,168 xg durante 1 minuto, transfiriendo cada vez la solución acuosa a un tubo nuevo. Primero se añadieron 500 µL de Buffer AW1 y se centrifugó a 7,168 xg durante 1 minuto, posteriormente se agregaron 500 µl de Buffer AW2 y se centrifugó a 21,952 xg durante 3 minutos. En cada columna se añadieron 50 µl de H₂O, dejándola reposar durante 5-15

minutos; posteriormente las muestras fueron centrifugadas a 7,168 xg durante 1 minutos. Las muestras fueron almacenadas a -20°C antes de llevar a cabo otras reacciones.



Figura 1. Mapa de referencia que indica la localización geográfica del material sometido al análisis molecular. Los número indicados en el mapa corresponden a las siguientes islas: 1) Cedros, 2) Ángel de Guarda, 3) Salsipuedes, 4) Las Ánimas, 5) San Lorenzo, 6) Tiburón, 7) Dátil [Tuner], 8) San Pedro Nolasco, 9) Tortuga, 10) Coronados, 11) Carmen, 12) Montserrat, 13) Margarita, 14) San José, 15) Espiritu Santo y 16) Cerralvo.

Las reacciones de PCR fueron preparadas con 12.5 μL de templado (10 ng), 4.4 μL de ddH₂O, 2.5 μL de cada primer (concentración de 10 nM), 0.474 μL de dNTPs (0.4 nM), 0.5 μL de MgCl₂ (3 mM), 0.125 μL de Taq polimerasa (platinum, Invitrogen, Carlsbad, CA) y 1x Taq buffer para un volumen final de 25 μL . Las condiciones de amplificación consistieron de tres minutos de desnaturalización inicial a 94 °C seguido por 39 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 45 segundos, 1 minuto de alineación a 50 °C, y 1 minuto de extensión a 72 °C. Al final de los 39 ciclos se mantuvo una temperatura de 72 °C por 10 minutos para permitir la integración de los dNTPs en una extensión final, para posteriormente mantener las muestras a 4 °C. La doble cadena del ADN se limpió utilizando un kit de purificación, recuperando entre el 90 a 95% del ADN extraído y removiendo aquellos fragmentos de tamaño pequeño (primers y dNTPs), así como otras impurezas. El templado purificado fue enviado para su secuenciación al laboratorio de Evolución Molecular de la Universidad de California, Berkeley.

7.5 Análisis filogenéticos. Los electroferogramas fueron visualizados y editados manualmente, para el ensamble de las secuencias se empleó el software Sequencher ver. 3.1 Software (Gene Codes Corp., Ann Arbor, Michigan) y posteriormente fueron traducidas a aminoácidos para confirmar el alineamiento. Los datos faltantes fueron marcados con un signo de interrogación (?). Los haplotipos representativos y no redundantes fueron determinados por medio del Collapse ver. 1.1 (Posada, 2004) y posteriormente fueron ingresados a la base de datos de GenBank (Apéndice 1). Se realizó un análisis exploratorio de las secuencias en el software MEGA versión 5 (Kumar *et al.*, 2011) considerando: el número de sitios conservados, variables y los parsimoniosamente informativos.

Se emplearon los métodos de reconstrucción filogenética de máxima parsimonia (MP), máxima verosimilitud (MV) y métodos de distancias genéticas empleando el programa PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2002). Adicionalmente, se realizó un análisis de inferencia bayesiana empleando el software MrBayes v.3.0b4 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Se realizaron los análisis filogenéticos para los tres genes por separado (*Cytb*, *COI* y *COII*) y también con la concatenación de estos. La matriz de los tres genes concatenados se generó en el software Mesquite 3.02 (Maddison y Maddison, 2015).

Para el análisis de MP, todos los caracteres fueron igualmente ponderados (mismo peso), se realizaron búsquedas heurísticas con 1,000 réplicas, las secuencias fueron adicionadas al azar implementando el algoritmo bisección y reconexión del árbol con intercambio de ramas.

Los valores de distancias genéticas para cada gen mitocondrial fueron calculados en el software PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2002) especificando dos modelos de evolución molecular: 1) Jukes-Cantor (JC; Jukes y Cantor, 1969) y 2) Kimura 2-parametros (K2P; Kimura, 1980). Los valores obtenidos fueron empleados para evaluar el porcentaje de divergencia genética entre los taxa de *Haplomylomys* siguiendo los criterios establecidos por Bradley y Baker (2001). Adicionalmente, las matrices de distancias genéticas entre los individuos fueron empleadas para construir un árbol empleando el método UPGMA. El soporte de los nodos fue evaluado con un análisis de bootstrap, incluyendo una búsqueda heurística con 1,000 pseudo-replicas y una adición aleatoria de secuencias. En el árbol únicamente se muestran los valores de bootstrap > 80%.

Para el análisis de Máxima Verosimilitud (MV), se determinó el modelo de evolución molecular más apropiado para cada uno de los genes (*Cytb*, *COI* y *COIII*) de acuerdo con los Criterios de Información de Akaike (AIC) empleando el software jModeltest 2.1.4 (Darriba *et al.*, 2012). Subsecuentemente, los modelos de sustitución nucleotídica fueron incorporados en los análisis de MV que consistieron en una búsqueda aleatoria con 1,000 réplicas, implementando el algoritmo bisección y reconexión del árbol con intercambio de ramas. El soporte de los nodos fue evaluado por medio de un análisis de bootstrap, a través de una búsqueda heurística con 1,000 pseudo-replicas con una adición aleatoria de secuencias. Sólo los valores de bootstrap > 80% se muestran en el árbol.

Se implementaron los análisis de inferencia bayesiana para los tres genes (*Cytb*, *COI* y *COIII*) y la matriz concatenada de éstos, empleando los modelos evolutivos previamente estimados. En el análisis se implementaron cuatro iteraciones simultáneas de Monte Carlo (MCMC) de cadenas de Markov con 10 millones de generaciones cada una y una frecuencia de muestreo de 1,000 generaciones, resultando en 50,001 árboles. Posteriormente, se realizó una inspección visual de los valores del parámetro estimado

de MCMC con TRACER 1.5 (Rambaut y Drummond, 2009), para determinar la condición de estacionalidad. El 50% de las primeras muestras fueron descartadas y el resto de los árboles fueron empleados para calcular las probabilidades posteriores con el algoritmo de la regla de mayoría del 50%.

7.6 Estimación de los tiempos de divergencia. Se llevó a cabo un análisis de datación molecular usando el software BEAST v1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012) empleando dos bases de datos. Un primer análisis incluyó a las secuencias concatenadas de los tres genes mitocondriales (*Cytb*, *COI* y *COIII*); y el segundo análisis se realizó considerando únicamente las secuencias del gen *COI*, debido a que estas incluyen las muestras de ADN antiguo correspondientes a *P. guardia* y *P. pembertoni*. Para las secuencias concatenadas se emplearon modelos de sustitución no ligados por cada partición. Para *Cytb* se empleó el modelo de evolución molecular GTR+I+G (Rodríguez *et al.*, 1990), el modelo TIM2+I+G (Posada, 2003) para los genes *COI* y *COIII*, mientras que para el análisis individual de *COI* se empleó el modelo TIM2+I+G. Con la finalidad de estimar a los ancestros comunes y los intervalos de densidad posterior de cada uno de los nodos, se emplearon como “tree priors” los siguientes modelos: 1) reloj log-normal relajado no correlacionado, y 2) el proceso de especiación de Yule, debido a que estos parámetros son los más adecuados para describir las relaciones evolutivas entre especies. Para el análisis de datación molecular se realizaron cinco corridas independientes con una iteración de 60 millones de generaciones para cada una, muestreando las cadenas cada 10,000 generaciones.

Debido a que no existen fósiles de *Haplomylomys* que puedan ser empleados en el contexto de las calibraciones de reloj molecular, para los propósitos de este trabajo se optó por emplear tres fechas de calibración basadas en dataciones secundarias. Dos de ellas fueron derivados del trabajo de Platt *et al.*, (2015); la separación entre las especies del grupo *eremicus* + grupo *californicus* de las especies del grupo *maniculatus* + grupo *leucopus*, hace aproximadamente 5.25 millones de años; y la separación de *P. californicus* de *P. eremicus* (hace aproximadamente 3.1 millones de años). El tercer punto de calibración fue la separación de *P. fraterculus* de *P. eva* (hace aproximadamente 1 millón de años; Riddle *et al.*, 2000). Se empleó el software Tracer v 1.6.0 (Rambaut *et al.*, 2013) para evaluar la convergencia y estimaciones posteriores de

las cinco corridas. Los parámetros resultantes de los “log files” y “tree files” fueron combinados en un sólo archivo empleando LogCombiner v 228 1.8.2 (Rambaut y Drummond, 2013a). El 25% del total de las muestras fueron descartadas. El resto de los árboles muestreados fueron resumidos con el software TreeAnnotator v1.8.2 (Rambaut y Drummond, 2013b) y visualizados por medio de FigTree 231 v1.4.2 (Rambaut, 2012).

8. RESULTADOS

Se generaron e identificaron un total de 114 haplotipos no redundantes de tres fragmentos de genes mitocondriales (*Cytb*, *COI* y *COIII*) a partir de 61 especímenes. El análisis exploratorio de las secuencias reveló que el gen *Cytb* (800 pb) tiene 578 sitios conservados, 222 sitios son variables y 182 sitios son parsimoniosamente informativos. En el gen *COI* (658 pb) se identificaron 460, 198 y 164 respectivamente, mientras que en el gen *COIII* (682 pb), fueron 458, 224 y 189. Para las muestras de *P. guardia* y *P. pembertoni* se obtuvo un fragmento del gen *COI* de 343 bp, de los cuales 323 fueron sitios conservados y 19 fueron sitios variables parsimoniosamente informativos.

8.1 Análisis filogenéticos. Los modelos de evolución molecular obtenidos de cada gen mitocondrial y las secuencias concatenadas se presentan en la tabla II. De manera general, las topologías obtenidas en los árboles filogenéticos para cada uno de los genes y en el análisis concatenado con los diferentes métodos fueron similares (Figs. 2 y 3). Bajo esta premisa, en este trabajo se optó por mostrar y referir únicamente los resultados obtenidos por medio del análisis de inferencia bayesiana para la discusión de las relaciones evolutivas e implicaciones taxonómicas del subgénero *Haplomylomys*.

Tabla II. Parámetros de los modelos de evolución molecular empleados en los análisis de inferencia filogenética del subgénero *Haplomylomys* obtenidos a partir de los fragmentos de los genes mitocondriales *Cytb*, *COI* y *COIII*.

Genes	Modelo	p-inv	Gamma				
			shape	freqA	freqC	freqG	freqT
<i>Cytb</i>	GTR+I+G	0.604	1.601	0.3285	0.2797	0.129	0.2628
<i>COI</i>	TIM2+I+G	0.586	1.493	0.3034	0.2214	0.1593	0.3159
<i>COIII</i>	TIM2+I+G	0.502	1.754	0.3097	0.2627	0.1448	0.2828

La concatenación de las secuencias de *Cytb*, *COI* y *COIII* resultó en un set de datos de 2,140 pb para 61 individuos (incluyendo a los grupos externos). En el análisis concatenado de máxima parsimonia (MP), se obtuvo un árbol de consenso con una longitud = 1,484, índice de consistencia = 0.529, índice de retención = 0.828 e índice de consistencia re escalado = 0.438.

Todos los métodos de inferencia filogenética generaron árboles consistentes en topología, observando la separación de los grupos *californicus* y *eremicus*, con un soporte de bootstrap del 100% (Figs. 2 y 3). En el grupo *eremicus* se resolvieron cuatro clados con valores de bootstrap superiores al 90%. El clado I está conformado por especímenes de *Peromyscus caniceps* (isla Monserrat), *P. fraterculus* con cuatro poblaciones insulares: *P. f. cedrocensis* (isla Cedros), *P. f. insulicola* (isla Espíritu Santo), *P. f. polypolius* (isla Margarita), y *P. f. pseudocrinitus* (isla Coronados) con un fuerte soporte de bootstrap.

El clado II está conformado por *P. eva* y dos taxa insulares: *P. e. carmeni* (isla Carmen) y *P. e. cinereus* (isla San José) con un bootstrap del 87%. El clado III se conforma por especímenes de *P. merriami* (*P. m. goldmani* y *P. m. merriami*) y *P. dickeyi* (isla Tortuga), con un soporte de bootstrap del 98%.

El clado IV está constituido por dos especies: *P. interparietalis* y *P. eremicus*. Se incluyen las poblaciones continentales de *eremicus*, *papagensis* y *sinaloensis* e insulares; *avius* (isla Cerralvo), *collatus* (Isla Turner) y *tiburonensis* (isla Tiburón). Con excepción de *avius* todos los taxa se agrupan dentro del clado de *P. eremicus*.

Los valores de distancia genética entre cada uno de los taxa que conforman los cuatro clados identificados con el análisis filogenético se presentan en las tablas III y IV. El porcentaje de divergencia genética estimado a nivel intra poblacional fue menor al 1.7%. Mientras que el porcentaje de divergencia genética entre las poblaciones insulares con respecto a las de tierra firme tuvo un intervalo entre el 1.6% al 5.34% (Tabla III). Los valores promedio expresados en porcentajes de distancias genéticas entre taxa insulares con respecto a los tierra firme en cada clado son los siguientes: *P. avius* difiere 5.34 % con respecto a *P. eremicus* y 4.93 % con *P. e. interparietalis*; *P. caniceps* difiere 3.12% con respecto a *P. fraterculus*; *P. e. cinereus* difiere 3.51% con *P. eva*; *P. dickeyi* 3.00% con respecto a *P. merriami*; *P. e. interparietalis* 1.60% con respecto a *P. eremicus* y *P. f. pseudocrinitus* 2.04% con *P. fraterculus*.

8.2 Datación molecular. Los árboles filogenéticos generados con BEAST v1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012) a partir de las secuencias concatenadas y el análisis individual del gen *COI* recobraron la misma topología con respecto a los análisis previos de MV,

NJ e IB. Los resultados fueron consistentes con el orden de las especies analizadas en los árboles previos (*i.e.*, los clados más antiguos se localizaron en las posiciones más basales, mientras que los derivados se ubicaron en las posiciones terminales).

Los análisis de datación molecular revelaron que la separación entre los grupos de especies *eremicus* y *californicus* ocurrió hace aproximadamente 5.07 millones de años, durante el Mioceno-Plioceno tardío (Highest Posterior Density [HPD] = 4.24-5.92 millones de años). Dentro de las especies del grupo *eremicus*, los linajes mitocondriales comenzaron a diversificarse durante el Plioceno tardío y el Pleistoceno temprano, hace aproximadamente entre 4.1 a 2.7 millones de años (HPD = 2.71-4.05 millones de años; Fig. 4). La separación entre los Clados I y II ocurrió hace aproximadamente 1.66 millones de años (HPD = 1.14-2.26); la separación entre los Clados III y IV ocurrió hace aproximadamente 2.54 millones de años (HPD = 1.88-3.21), mientras que la separación entre el Clado I + Clado II con respecto a los Clados III + Clado IV ocurrió hace aproximadamente 3.38 millones de años (HPD = 2.71-40.5; Fig. 2). Además se observó que todas las especies actualmente reconocidas del subgénero *Haplomylomys* se diversificaron hace al menos 0.61 millones de años (Fig. 4).

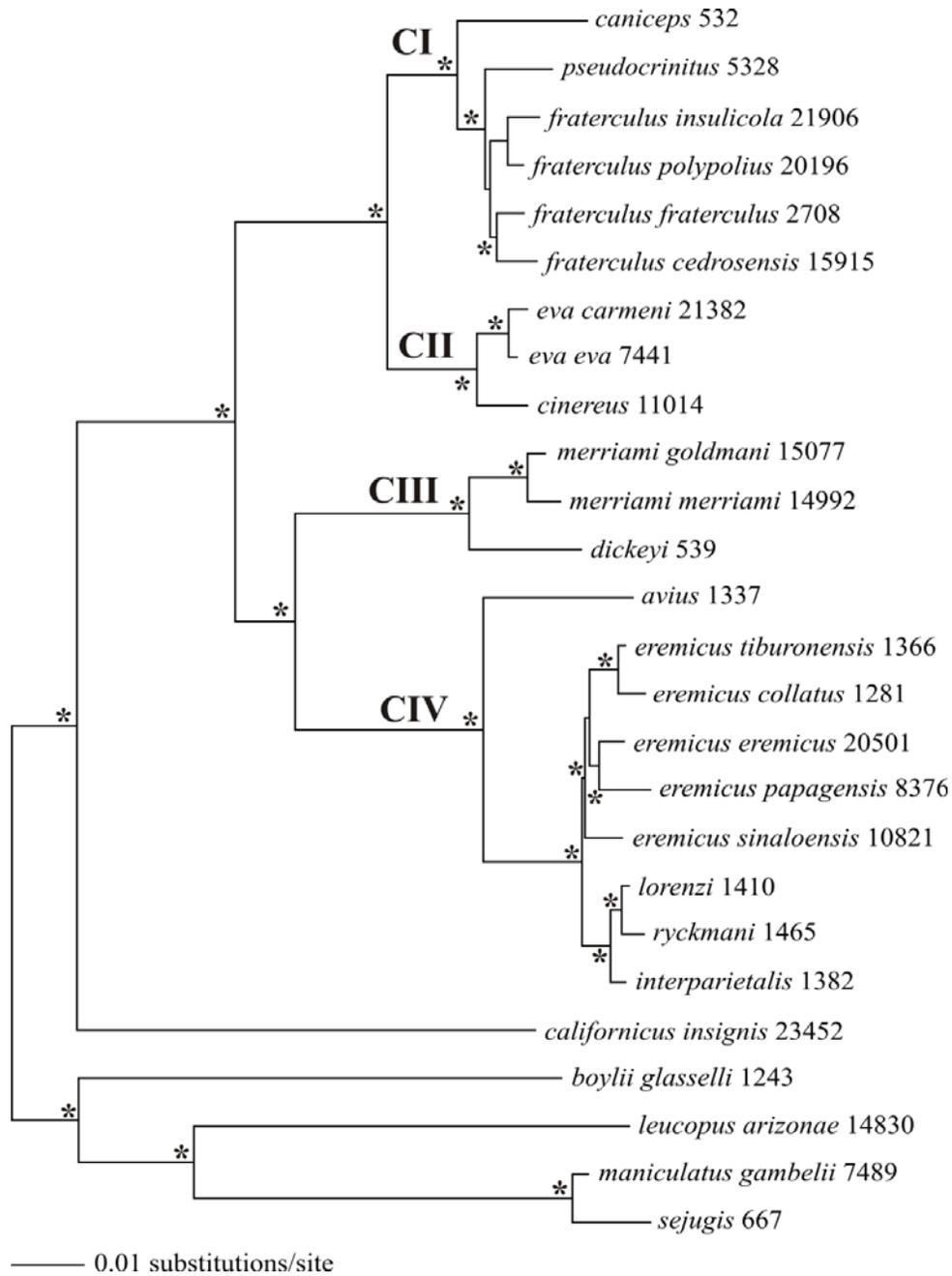


Figura 2. Árbol de distancias genéticas construido con el método UPGMA para los taxa de *Haplomylomys* bajo el modelo de evolución molecular K2P con el set de datos concatenado de 38 secuencias (2,140 pares de bases) de los genes *Cytb*, *COI* y *COIII*. Se indica el valor de soporte obtenido por medio de bootstrap de cada una de las ramas.

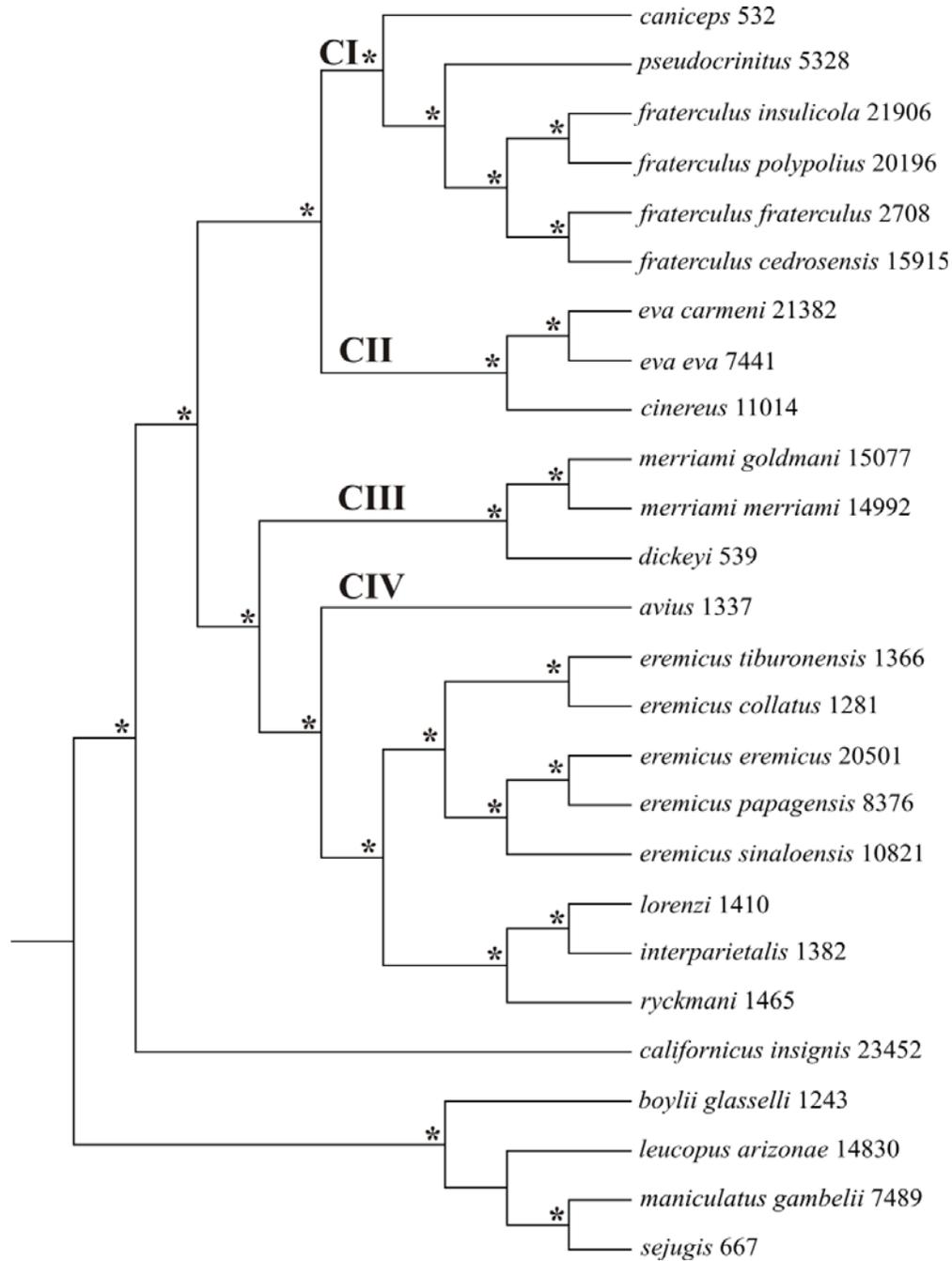


Figura 3. Árbol obtenido por medio de inferencia bayesiana (IB) para los taxa de *Haplomyloms* con el set de datos concatenado (2,140 pares de bases) de los genes *Cytb*, *COI* y *COIII*. Se indica el valor de soporte obtenido por medio de bootstrap de cada una de las ramas.

Tabla III. Matriz de distancias genéticas estimada entre los haplotipos representativos de los genes *Cytb*, *COI* y *COIII* de los taxa del subgénero *Haplomylomys*. Los valores de distancias genéticas están separados con una línea diagonal (/), con el siguiente orden: *Cytb*, *COI* y *COIII* y se obtuvieron a través de dos modelos de evolución molecular: Kimura dos parámetros (K2P; matriz inferior) y Jukes-Cantor (JC; matriz superior). Los valores se expresan como porcentaje (%)

TAXA	1	2	3	4	5	6
<i>1. caniceps</i>		3.45/3.42/2.45	3.04/2.97/2.00	5.24/5.61/3.98	5.24/4.95/4.06	10.0/9.63/9.77
<i>2. pseudocrinitus</i>	3.48/3.44/2.46		1.96/1.77/0.88	4.84/4.77/2.68	4.64/4.28/2.76	9.85/8.43/8.53
<i>3. fraterculus</i>	3.06/2.99/2.01	1.96/1.77/0.88		4.14/4.03/2.53	4.18/3.71/2.76	9.50/8.86/8.12
<i>4. cinereus</i>	5.29/5.69/4.00	4.88/4.83/2.69	4.16/4.08/2.54		1.45/1.71/0.81	8.21/9.10/7.87
<i>5. eva</i>	5.29/5.00/4.08	4.67/4.32/2.77	4.20/3.74/2.77	1.45/1.72/0.81		8.36/9.10/8.12
<i>6. dickeyi</i>	10.2/9.79/9.92	10.0/8.56/8.65	9.67/8.99/8.23	8.35/9.23/7.98	8.51/9.23/8.23	
<i>7. merriami</i>	9.07/8.76/9.59	8.89/7.55/8.33	8.82/7.92/7.91	8.21/8.34/8.32	8.15/8.38/8.57	3.01/2.28/2.77
<i>8. avius</i>	11.0/10.1/9.99	11.7/9.08/9.58	11.6/9.50/9.50	11.7/9.60/9.86	11.2/9.23/9.44	10.1/7.23/8.04
<i>9. eremicus</i>	9.77/10.5/11.2	10.7/9.05/10.1	9.94/9.18/10.0	9.42/9.76/9.75	9.21/9.27/10.2	10.1/7.43/8.33
<i>10. guardia</i>	--/8.14/--	--/6.60/--	--/7.05/--	--/16.1/--	--/7.45/--	--/6.91/--
<i>11. pembertoni</i>	--/10.3/--	--/8.72/--	--/9.48/--	--/10.3/--	--/9.38/--	--/7.43/--
<i>12. interparietalis</i>	9.75/10.1/11.1	11.1/8.71/10.0	9.97/9.05/9.87	9.31/9.61/9.53	8.98/9.06/9.99	10.1/7.33/8.07
<i>13. californicus</i>	11.7/13.9/12.9	11.0/13.0/12.6	11.1/13.1/12.7	12.5/13.2/13.7	12.4/13.1/13.3	11.2/14.2/14.5
<i>14. boylii</i>	14.0/15.5/17.8	13.4/15.7/16.4	13.8/15.3/16.1	14.5/14.5/14.8	14.3/13.5/15.2	13.8/17.5/17.2
<i>15. maniculatus</i>	13.6/18.4/15.8	13.4/18.2/15.3	12.9/18.0/15.1	14.5/15.9/16.3	14.5/15.5/16.0	12.3/18.8/17.0
<i>16. sejugis</i>	14.5/19.4/16.0	13.9/19.2/15.6	13.3/18.9/15.4	14.3/16.6/16.5	15.0/16.3/16.1	13.6/19.8/17.4
<i>17. leucopus</i>	13.7/17.6/19.4	13.2/17.4/18.3	13.7/17.3/18.1	15.8/17.3/18.4	15.5/17.1/18.1	13.6/17.5/18.8

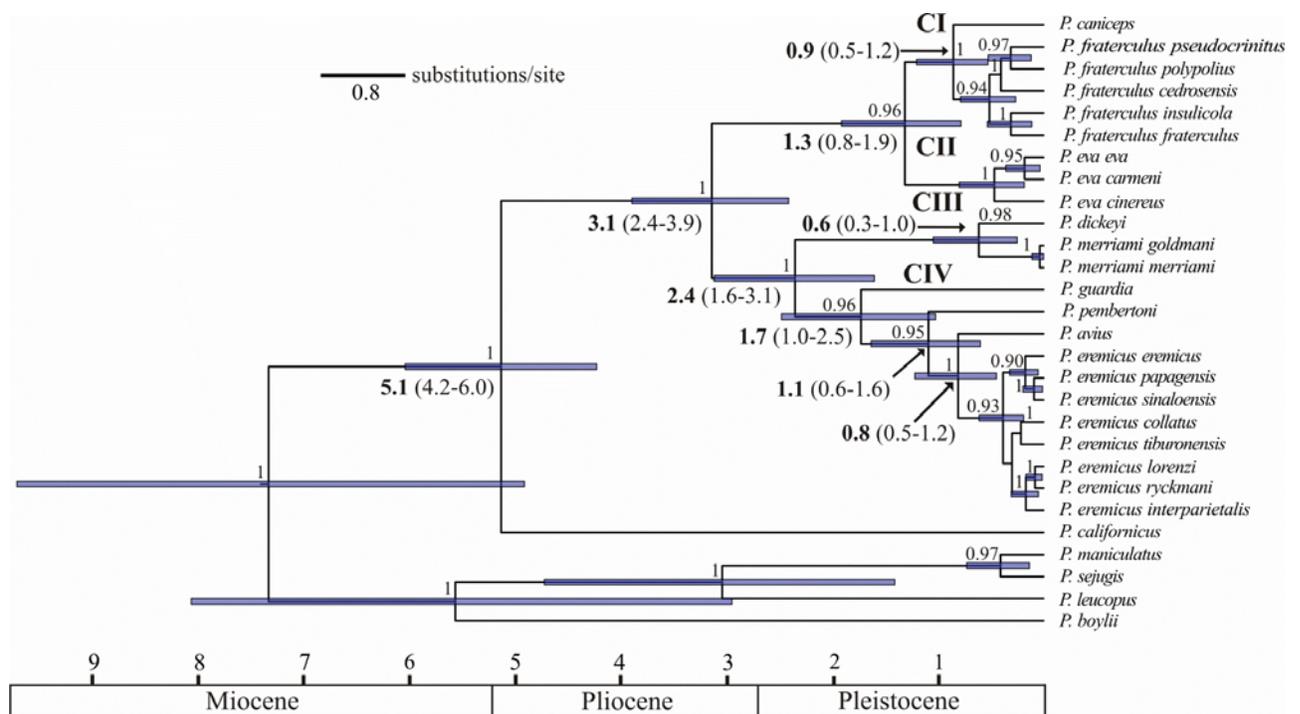
Tabla IV. Continuación...

7	8	9	10	11	12
8.92/8.64/9.44	10.9/9.98/9.84	9.62/10.3/11.0	--/8.04/--	--/10.2/--	9.60/9.98/10.9
8.74/7.46/8.20	11.5/8.94/9.42	10.5/8.92/9.98	--/6.55/--	--/8.65/--	10.9/8.60/9.85
8.68/7.83/7.79	11.4/9.35/9.33	9.78/9.03/9.81	--/6.98/--	--/9.37/--	9.81/8.91/9.69
8.07/8.23/8.20	11.5/9.46/9.67	9.30/9.49/9.56	--/8.02/--	--/10.2/--	9.19/9.46/9.35
8.00/8.28/8.45	11.0/9.11/9.26	9.09/9.13/9.98	--/7.37/--	--/9.29/--	8.88/8.94/9.77
3.00/2.27/2.76	10.0/7.17/7.93	9.98/7.29/8.20	--/6.82/--	--/7.37/--	10.0/7.25/7.95
	10.4/7.46/7.36	9.81/7.46/7.59	--/6.59/--	--/7.74/--	9.64/7.63/7.39
10.6/7.54/7.43		5.46/2.85/4.66	--/5.18/--	--/3.54/--	4.93/3.02/4.25
9.96/7.55/7.68	5.51/2.87/4.71		--/5.71/--	--/5.04/--	1.57/1.18/1.40
--/6.66/--	--/5.22/--	--/5.76/--		--/5.95/--	--/5.70/--
--/7.82/--	--/3.54/--	--/5.06/--	--/6.00/--		--/4.39/--
9.77/7.72/7.47	4.98/3.04/4.29	1.58/1.19/1.41	--/5.75/--	--/4.41/--	
10.4/14.1/15.2	13.9/13.5/15.9	11.6/13.9/17.4	--/12.8/--	--/13.2/--	11.7/13.7/17.2
14.3/17.1/17.1	15.8/16.3/16.4	14.5/17.9/16.4	--/17.9/--	--/16.8/--	14.5/17.7/16.5
13.0/18.3/16.6	16.4/16.9/17.2	14.3/18.8/17.6	--/15.5/--	--/14.1/--	15.2/18.1/17.9
14.2/19.3/17.0	16.6/17.9/17.4	15.6/19.9/17.9	--/16.9/--	--/16.6/--	15.5/19.5/18.0
14.0/16.7/17.8	15.9/17.4/18.3	14.0/17.0/19.6	--/15.8/--	--/15.2/--	14.4/17.1/19.5

Tabla IV. Continuación...

13	14	15	16	17
11.5/13.7/12.7	13.6/15.1/17.5	13.4/18.1/15.5	14.2/19.1/15.8	13.5/17.3/19.0
10.8/12.8/12.3	13.1/15.3/16.1	13.2/17.9/15.1	13.8/18.9/15.3	13.1/17.1/18.0
10.8/12.9/12.5	13.4/14.9/15.8	12.7/17.7/14.9	13.1/18.6/15.2	13.5/17.0/17.7
12.2/13.0/13.4	14.3/14.2/14.6	14.3/15.7/16.0	14.1/16.5/16.3	15.6/17.0/18.1
12.2/12.9/13.0	14.0/13.3/14.9	14.3/15.5/15.7	14.8/16.3/15.8	15.3/16.8/17.8
11.1/13.9/14.1	13.6/17.1/16.8	12.2/18.6/16.6	13.4/19.6/17.0	13.4/17.2/18.4
10.3/13.8/14.8	14.0/16.6/16.7	12.8/18.0/16.4	14.0/19.0/16.7	13.8/16.4/17.5
13.6/13.3/15.4	15.5/15.9/16.0	16.1/16.6/16.9	16.3/17.6/17.1	15.8/17.0/18.0
11.4/13.7/16.7	14.2/17.4/16.0	14.1/18.4/17.3	15.4/19.5/17.6	13.8/16.7/19.2
--/12.5/--	--/17.3/--	--/15.3/--	--/16.7/--	--/15.6/--
--/13.0/--	--/16.4/--	--/14.0/--	--/16.5/--	--/15.1/--
11.6/13.4/16.6	14.2/17.2/16.2	14.9/17.8/17.6	15.3/19.2/17.6	14.3/16.8/19.2
	11.5/16.1/16.8	8.72/16.8/16.5	10.0/17.8/16.9	12.3/17.8/19.9
11.7/16.4/17.2		11.1/12.9/15.5	12.2/14.5/15.1	11.1/16.2/18.4
8.82/17.0/16.7	11.3/13.0/15.7		1.60/1.69/0.51	9.23/11.4/13.9
10.1/18.0/17.2	12.3/14.6/15.3	1.60/1.69/0.51		10.2/11.8/14.1
12.4/18.0/20.3	11.3/16.5/18.7	9.32/11.6/14.1	10.3/12.0/14.3	

Figura 4. Análisis de datación molecular del subgénero *Haplomydomys* empleando un fragmento del gen *COI* (658 pares de bases) a partir de 28 haplotipos no redundantes.



9. DISCUSIÓN

Mediante el análisis filogenético se identificaron cuatro clados con monofilia recíproca y un alto soporte de bootstrap ($> 98\%$). Los patrones generales de distribución geográfica y el arreglo taxonómico de los cuatro clados de los taxa del subgénero *Haplomylomys* coincide con lo reportado previamente por Riddle *et al.* (2000). Es decir las especies de tierra firme incluidas en los clados I y II (*eva* y *fraterculus*) tienen una distribución simpátrica en la parte media de la península de Baja California, con segregación espacial debido a las distintas preferencias del microhábitat entre los taxa (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010). Las especies de los clados I y II son alopátricas con respecto a las de los clados III y IV, cuyas especies se distribuyen principalmente en localidades del desierto Sonorense. La separación geográfica y la divergencia genética entre los taxones de los clados I y II con respecto a los clados III y IV es aparentemente profunda a nivel temporal y puede obedecer a la evolución geomorfológica del paisaje del oeste de Norteamérica durante el Neógeno tardío (hace ~ 5.5 -1.8 millones de años; Riddle *et al.*, 2000). Los taxones de tierra firme tienen altos niveles de diferenciación genética (entre el 5.3% a 10.0%) a diferencia de los insulares. Esto se puede atribuir a que el proceso vicariante que separa a las poblaciones con distribución terrestre es más antiguo. El intervalo de distancias genéticas obtenidos está considerado dentro de los límites reportados para las especies de *Peromyscus* (Baker y Bradley, 2006).

El clado I está conformado por dos subclados. El primero incluye a los especímenes de *Peromyscus caniceps* (isla Monserrat). El segundo subclado agrupa a los especímenes de *P. fraterculus* y cuatro poblaciones insulares: *P. f. pseudocrinitus*, *P. f. cedrosensis* (isla Cedros), *P. f. insulicola* (isla Espíritu Santo) y *P. f. polypolius* (isla Margarita). Debido a la gran similitud de todos los taxa en el segundo subclado y al ser *P. fraterculus* la especie nominal más antigua (Osgood, 1909) se sugiere que *cedrosensis*, *insulicola*, *polypolius* y *pseudocrinitus* deben de ser considerados como subespecies de *P. fraterculus*.

El clado II está conformado por *Peromyscus eva* y dos taxa insulares: *P. e. carmeni* (isla Carmen) y *P. e. cinereus* (isla San José). Al tener los taxa una alta similitud y un alto soporte de bootstrap se consideran como subespecies de *P. eva*. Previamente, *P. e. carmeni* ya había sido considerada como una subespecie de *P. eva*, sin embargo *cinereus* fue previamente considerado como una subespecie de *P. eremicus* (Hall, 1981) y posteriormente de *P. fraterculus* (Hafner *et al.*, 2001). En este trabajo se considera a *cinereus* como subespecie de *P. eva*.

El clado III se conforma por dos subclados, el primero incluye a los especímenes de *P. merriami* (*P. m. merriami* y *P. m. goldmani*) y el segundo a los de *P. dickeyi* (isla Tortuga). Este resultado coincide con lo reportado previamente por Hafner *et al.* (2001). El porcentaje de diferencia entre *P. dickeyi* y *P. merriami*, está en un intervalo en el cual estos taxa pueden ser considerados como una misma especie (Baker y Bradley, 2006), pero al ser cada uno de ellos un linaje independiente se acepta la taxonomía actual de dos especies distintas.

El clado IV está constituido por dos subclados. El primero incluye a tres poblaciones continentales de *P. eremicus* (*eremicus*, *papagensis* y *sinaloensis*) y seis taxa insulares, dos de ellas consideradas previamente como subespecies de *eremicus*: *collatus* (isla Turner), *tiburónensis* (isla Tiburón), tres consideradas como subespecies de *P. interparietalis*; *interparietalis*, *lorenzi* y *ryckmani* (islas San Lorenzo, Ánimas y Salsipuedes). El porcentaje de divergencia genética de *P. interparietalis* con respecto a los taxa de *eremicus* es de 1.6 %, lo cual indica que estos especímenes deben ser asignados como una subespecie de *P. eremicus*. Este resultado coincide con las recomendaciones taxonómicas previas propuestas para *P. interparietalis* (Hafner *et al.*, 2001).

El segundo subclado solamente incluye a *avius* (isla Cerralvo) que no había sido previamente asignada claramente a una especie en particular. Tiene un porcentaje de diferenciación genética del 5.34% con respecto a *P. eremicus* y de 4.93% con *interparietalis*. Con base en los análisis filogenéticos y los valores de distancias genéticas, así como de otros análisis previos (Hafner *et al.*, 2001), *avius* debe de considerarse como

una especie válida asumiendo los criterios del concepto genético de especie (Bradley y Baker, 2001).

La historia evolutiva del subgénero *Haplomylomys* involucra la existencia de diferentes escenarios geográficos, procesos de dispersión y eventos de aislamiento alopátrico para los taxa insulares. Su distribución actual se puede explicar bajo el escenario de los cambios climáticos que ocurrieron durante la época del Pleistoceno. La alternancia de los periodos glaciales e interglaciales, afectaron la distribución geográfica y la estructura genética de la biota de la península de Baja California (Aguirre *et al.*, 1999; Mantooth *et al.*, 2013; Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014). Las extensas glaciaciones en Norteamérica, aunque no alcanzaron a la península de Baja California (Webb y Bartlein, 1992; Grayson, 1993), tuvieron un efecto en la dramática reducción del nivel medio del mar aproximadamente entre 100 y 150 metros (Lambeck *et al.*, 2002; Dolby *et al.*, 2015). Estas variaciones eustáticas permitieron el intercambio biótico entre taxones de tierra firme hacia las islas puente (Lawlor *et al.*, 2002) que se encontraban unidas a la península de Baja California.

El aumento posterior de la temperatura hacia finales del Pleistoceno (~10,000 a 20,000 años) condujo a un proceso de desertificación en la península (Well, 1986; 2000), propiciando un notable aumento en el nivel medio del mar (~120 metros), lo que condujo a la desaparición de las conexiones entre las islas puente y tierra firme (Carreño y Helenes, 2002). El escenario anterior parece estar soportado por diferentes estudios con especies de mamíferos de la península, los cuales reportan bajos niveles de diferenciación genética entre los taxa insulares con respecto a los de tierra firme (Walker *et al.*, 2006; Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014). De manera general, los resultados de este trabajo apoyan la hipótesis de que el proceso de aislamiento para los taxa de mamíferos que se distribuyen en las islas puente en el noroeste de México ha sido un evento reciente. El periodo de aislamiento estimado para algunas de las poblaciones de mamíferos que habitan en las islas puente es de aproximadamente 5,000 años (Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014). Este periodo de aislamiento también es congruente con los bajos niveles de diferenciación genética que se han reportado en especies de roedores insulares de diferentes familias, tales

como *Ammospermophilus insularis* (Álvarez-Castañeda, 2007), *Dipodomys merriami* (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009) y *Neotoma varia* (Álvarez-Castañeda y Ríos, 2010).

La interpretación de nuestros análisis filogenéticos del subgénero *Haplomylomys* tiene implicaciones biogeográficas. El primer proceso relevante en el hecho de que el Río Colorado es un divisor importante entre los taxa del este y del oeste. Se considera a los taxa de la porción este a *P. merriami* y *P. eremicus*. Mientras que poblaciones de roedores que están más relacionadas a la porción oeste, corresponden a las islas Ánimas, Salsipuedes, San Lorenzo, Tortuga y Cerralvo, islas que están más próximas a la península de Baja California que a Sonora. Sin embargo, para el caso de las islas Salsipuedes, Ánimas y San Lorenzo, el canal de Salsipuedes es muy profundo (>1,400 m; Gastil *et al.*, 1983) por lo que no se descarta que pudiera haber sido el lecho original del Río Colorado que recorrería todo el actual Golfo de California (Carreño y Helenes, 2002), conectando a estas islas con Sonora en lugar de con la península de Baja California. Una circunstancia similar se podría considerar con el caso de isla Tortuga, que es la única de origen volcánico (Batiza, 1978; Gastil *et al.*, 1983).

Entre las poblaciones insulares de *P. eva* y *P. fraterculus* también se observa un patrón lógico de distribución. Las poblaciones de roedores asociadas a las islas más cálidas y desérticas (Carmen y San José) corresponde con *P. eva*, mientras que *P. fraterculus* ocupa las islas Cedros, Coronados y Margarita. La excepción es Espíritu Santo, que debería de tener por su localización un taxa asociado a *P. eva*, la explicación rescinde en que la única población sureña de *P. fraterculus* se encuentra en la sierra de las Cruces (Lawlor, 1971; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2010) de la cual Espíritu Santo fue parte antes del rompimiento del puente terrestre con tierra firme, lo que explicaría la presencia de *P. fraterculus* en lugar de *P. eva*.

Los especímenes de *pseudocrinitus* conforman un clado monofilético con otros taxa de *P. fraterculus*, con un nivel de divergencia del 2.04%. Por lo tanto, es factible asumir un proceso de aislamiento alopátrico reciente de *pseudocrinitus* a partir de una población de *P. fraterculus* de tierra firme en la península de Baja California. La distribución geográfica de

pseudocrinitus está restringida a una pequeña isla (Coronados) ubicada en el Golfo de California (7.6 km²; Álvarez-Castañeda *et al.*, 1998).

9.1 Implicaciones taxonómicas

En este trabajo se siguieron las propuestas del concepto filogenético de especie para determinar la monofilia de cada uno de los clados identificados (Cracraft, 1997), así como el concepto de especie genética para evaluar los niveles de divergencia a nivel de especie y subespecie con base en análisis genéticos de ADN mitocondrial (Bradley y Baker, 2001). De acuerdo con los resultados de los análisis filogenéticos, se proponen modificaciones en el esquema de clasificación para las especies y subespecies insulares del grupo *eremicus* del subgénero *Haplomylomys*.

Debido a los resultados de divergencia genética (3.51%), se sugiere el reconocimiento de *cinereus* como una subespecie de *eva*, lo cual revela una relación filogenética cercana entre los especímenes de ambos taxa. Además, los análisis genéticos de los tres genes mitocondriales concatenados, así como los análisis de cada gen, fueron consistentes en agrupar a los especímenes de la isla San José como una subespecie de *P. eva*. Este resultado difiere a lo obtenido en un análisis previo con base en un sólo gen mitocondrial (*COIII*), en el cual se señala una mayor afinidad de *cinereus* con *P. fraterculus* (Hafner *et al.*, 2001). Los especímenes de *cinereus* se distribuyen en la isla San José (Hall, 1981), la cual tiene una extensión de 187 km² y se localiza a una distancia de 4.6 km con respecto a la península. La profundidad mínima del canal marino entre la isla San José y la península de Baja California es de 60 metros (Carreño y Helenes, 2002). Considerando estos aspectos geográficos se sugiere un escenario de un aislamiento reciente de los especímenes de *cinereus* a partir de una población de tierra firme de *P. eva*, asociado posiblemente con los eventos climáticos ocurridos durante el ÚMG.

Por otra parte, los análisis filogenéticos revelaron que el nivel de divergencia entre los taxa insulares de *interparietalis* con respecto a *P. eremicus* es del 1.6 %. Estos

resultados son consistentes con las consideraciones taxonómicas propuestas por Hafner *et al.* (2001), quienes consideran que las formas insulares de *P. interparietalis* (*interparietalis*, *lorenzi* y *rickmani*) representan subespecies válidas de *P. eremicus*. La distribución de *P. e. interparietalis* en las islas Salsipuedes, Ánimas y San Lorenzo puede obedecer a un evento de arribo y de colonización a partir de un proceso de dispersión desde la isla Tiburón o Sonora.

Las islas “Midriff” más occidentales en el norte del Golfo de California (islas Mejía, Granito, Ángel de la Guarda, Estanque, Partida Norte, Raza, Salsipuedes, Ánimas y San Lorenzo) son parte del bloque Ángel de la Guarda, el cual se formó hace aproximadamente 1 millón de años (Moore, 1973). Las islas que conforman el bloque Ángel de la Guarda están separadas de la península de Baja California sólo entre 12-20 km. Sin embargo, la profundidad mínima de los canales marinos es mayor a los 1,400 metros (Gastil *et al.*, 1983). Bajo estas consideraciones, el escenario de un origen reciente de las formas *interparietalis* hacia el archipiélago de San Lorenzo, a partir de taxa provenientes de la península durante el ÚGM asociado con las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno parece ser poco probable. Además, con base en análisis craneales se ha propuesto que el proceso de colonización y establecimiento de *interparietalis* en las islas Salsipuedes, Ánimas y San Lorenzo, probablemente han sido eventos independientes a partir de diferentes poblaciones de tierra firme de *P. eremicus* (Banks, 1967). En contraparte, evidencias basadas en los patrones de distribución de otras especies de vertebrados sugieren que las islas Ánimas, San Lorenzo y Salsipuedes probablemente tuvieron una conexión debido a la presencia de puentes terrestres entre ellas (Murphy y Aguirre, 2002). Lo anterior, podría implicar un sólo evento de dispersión de *interparietalis* hacia alguna de las islas. Las ideas sobre el origen de los taxa de *interparietalis* en el archipiélago de San Lorenzo, a partir de una o más poblaciones de tierra firme de *P. eremicus* han sido apoyadas por otros autores (Lawlor, 1971; Hafner *et al.*, 2001). Otro aspecto importante que justifica la no conexión reciente del archipiélago de San Lorenzo con la península de Baja California es la ausencia de *Chaetodipus spinatus*, especie endémica de la península y ampliamente distribuida en

las islas que tuvieron puentes de tierra con la península antes de la ÚGM (Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014).

La divergencia genética registrada en los especímenes *P. avius* con respecto a *P. eremicus* y otros taxa de la península sugieren la posibilidad de un proceso biogeográfico distinto a los descritos anteriormente. La historia evolutiva de la población de *avius* pudiera argumentarse como un linaje derivado de *P. eremicus*. Bajo este escenario, se asume que *P. eremicus* inmigró a la región peninsular y que posteriormente divergió y dio origen a *P. eva* en la península, mientras que en la isla Cerralvo se quedaría una población, la que hoy se denomina *avius*. Actualmente, los especímenes de *avius* tienen una distribución restringida en la Isla Cerralvo (Hall, 1981), la cual tiene un área de 10.5 km² y se localiza a 8.73 km de la península y la profundidad mínima del canal marino de 800 m (Carreño y Helenes, 2002). Por lo tanto, la conexión entre isla Cerralvo y tierra firme durante el ÚMG eventualmente no fue posible, a diferencia de otras islas puente. En general, las especies de vertebrados de la isla Cerralvo, incluyendo anfibios, reptiles y mamíferos tienen una cercana relación con taxa de la península de Baja California (Murphy y Aguirre, 2002; Álvarez-Castañeda y Ríos, 2011). Sin embargo, dos grupos de reptiles (*i.e.*, las lagartijas del género *Sator* y la serpiente *Rhinochelus etheridgei*) rompen este patrón de similitud con respecto a los taxa peninsulares (Murphy y Aguirre, 2002; Grismer, 1994), incluyendo también a los especímenes de *avius*, los cuales muestran una relación filogenética más cercana con *P. eremicus*, en comparación con otros taxa de *Haplomylomys* de la península. Presumiblemente la isla Cerralvo se formó hace unos 2-5 millones de años (Gastil *et al.*, 1983), lo cual coincide con la separación de la región del Cabo con el resto del macizo continental. Por lo tanto, una hipótesis plausible asumiendo una edad de 5 millones de la isla Cerralvo, es que ésta isla pudo haber derivado hacia su posición actual transportando algunos organismos del continente, como sería el caso de los especímenes de *avius*. Todos los análisis filogenéticos fueron consistentes en agrupar a los especímenes de *avius* en un clado distinto con respecto a los taxa de *eremicus* e *interparietalis*, con un alto porcentaje de divergencia genética (5.34 % *Cytb*, 4.94 % *COI*). Es por ello que en este trabajo se considera a *P. avius* como una especie válida.

9.2 Tiempos de divergencia del subgénero *Haplomylomys*

La diversificación del género *Peromyscus* en Norteamérica ha sido promovida sustancialmente por la combinación de factores climáticos y las características topográficas de la región, los cuales han actuado como un “incubador” de especies (Dawson, 2005; Castañeda-Rico *et al.*, 2014). La evidencia del registro fósil y los patrones de distribución de los roedores peromiscines sugiere que el proceso de incubación ha sido promovido sustancialmente por los avances y retrocesos de las masas glaciales durante el Pleistoceno (Dawson, 2005). Particularmente, la expansión y contracción de la distribución geográfica de la vegetación asociada con los cambios climáticos glaciales e inter-glaciales causaron la modificación en la distribución de las especies de mamíferos (Ceballos *et al.*, 2010). Actualmente la distribución del subgénero *Haplomylomys* está asociada con los desiertos del oeste de Norteamérica. El registro fósil demuestra que las especies de roedores de este grupo sobrevivieron completamente en la cordillera oeste continental de esta región (Wilson, 1936; Hibbard, 1968; Martin, 1968; Wolff, 1971; Wolff, 1973; Smith, 1979). De acuerdo con los tiempos de divergencia estimados en este trabajo, los dos grupos de especies (*eremicus* y *californicus*) de *Haplomylomys* divergieron durante el Plioceno y los principales eventos de diversificación ocurrieron hacia finales del Plioceno y a través del Pleistoceno hace unos 4.22 millones de años.

El patrón inicial de divergencia histórica dentro de *Haplomylomys*, coincide con los cambios en el paisaje del oeste de Norteamérica y la conformación de los desiertos regionales durante el Neogeno tardío (Riddle *et al.*, 2000b). La diferenciación genética entre las especies del subgénero coincide con cambios geológicos y climáticos significativos, que moldearon la distribución de los taxa y alteraron la conectividad entre las poblaciones a través del tiempo. Dentro de las especies del grupo *eremicus*, la separación de los taxa de los clados I y II con respecto de los clados III y IV coincide con la formación del río Colorado durante el Neogeno (Riddle *et al.*, 2000a). Por otra parte, este patrón es consistente con otros estudios que consideran a la península de Baja California como un área de endemismo debido a los eventos vicariantes que han afectado a la biota de la región (Riddle *et al.*, 2000; González-Rubio *et al.*, 2016). La separación entre los clados

III (*merriami*) y IV (*eremicus*) hace aproximadamente 2.53 millones de años es consistente con los eventos sinérgicos de los eventos geológicos ocurridos durante el Neogeno. Esto propició la separación de los linajes de *Haplomylomys*, distribuidos a través de los desiertos de Sonora y la península de Baja California (Mantooth *et al.*, 2013). De acuerdo con los análisis de datación molecular, el subgénero *Haplomylomys* experimentó su mayor diversificación durante los últimos 1.65 millones de años. Esta escala temporal es consistente con los mayores cambios ambientales ocurridos durante el Pleistoceno como resultado de los ciclos glaciales y con el reciente proceso de desertificación durante el Último Máximo Glacial (Hafner y Riddle, 2011). Particularmente, los niveles del mar fluctuaron y las zonas ecológicas cambiaron a nivel latitudinal y altitudinal como respuesta a los ciclos glaciales e inter-glaciales los cuales fueron marcadamente más largos y extremos hace aproximadamente 700,000 años (Webb y Bartlein, 1992). Durante los intervalos glaciales, los ambientes desérticos de la península de Baja California y Sonora probablemente estuvieron restringidos en las regiones más sureñas, mientras que los corredores riparios y hábitats más mesicos asociados con lagos pluviales se habrían expandido creando barreras geográficas para la dispersión de los roedores más adaptados a las condiciones desérticas (Van Devender *et al.*, 1994). En este escenario, los taxa de *Haplomylomys* probablemente estuvieron restringidos en refugios pleistocénicos o bien persistieron en fragmentos de bosques esclerófilos o de pastizales, mientras que durante los periodos interglaciales expandieron su distribución hacia el norte (Hafner y Riddle, 2005).

10. CONCLUSIONES

Considerando el número de taxa (especies y subespecies) y de localidades analizadas con herramientas moleculares, el presente trabajo representa hasta ahora el estudio evolutivo más completo del subgénero *Haplomylomys*. Así, los resultados obtenidos proporcionan evidencia importante para entender la historia evolutiva, los patrones de distribución y los probables eventos geológicos y climáticos relacionados con filogenia de *Haplomylomys* en el noroeste de México.

Los análisis filogenéticos agruparon consistentemente a los taxa del grupo *eremicus* en cuatro clados monofiléticos con un alto soporte de bootstrap (>98%). Los taxa de los clados I y II (*P. eva* y *P. fraterculus*) corresponden a la península de Baja California y tiene una distribución alopátrica con respecto a los clados III y IV (*P. eremicus* y *P. merriami*) que corresponden al desierto Sonorense.

El análisis de datación molecular bayesiana reveló que la filogenia de *Haplomylomys* ha sido influenciada por tres eventos principales. La formación del Río Colorado y el Golfo de California durante el Neógeno fungieron como un divisor geográfico entre los taxa del este y los del oeste, teniendo un efecto en la filogenia de los taxa de *Haplomylomys* a nivel de especie. Por otra parte, los eventos climáticos ocurridos durante la ÚGM estuvieron relacionados con el acceso y restricción de mayoría de las poblaciones de *Haplomylomys* en las islas cercanas a la península de Baja California y Sonora. Este último evento tuvo un efecto a nivel de subespecies.

11. LITERATURA CITADA

Aguirre, G., D. J. Morafka, R. W. Murphy. 1999. The peninsular archipelago of Baja California: a thousand kilometers of tree lizard genetics. *Herpetologica*. 55:369-381.

Aljanabi, S. M., I. Martínez. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic. Acids. Res.* 25:4692-4693.

Álvarez-Castañeda, S. T. 1997. Diversidad y conservación de pequeños mamíferos terrestres de B.C.S. Tesis (Doctorado en Ciencias [Biología]). D.F, México. Universidad Nacional Autónoma de México. 216 p.

Álvarez-Castañeda, S. T. 2007. Analysis of the antelope ground squirrel (*Ammospermophilus leucurus*) of the Baja California peninsula and Gulf of California islands. *J. Mammal.* 88:1160-1169.

Álvarez-Castañeda, S. T., A. Ortega-Rubio A. 2003. Current status of rodents on islands in the Gulf of California. *Conserv Biol.* 109:157-163.

Álvarez-Castañeda, S. T., E. Rios. 2010. A phylogenetic analysis of *Neotoma varia* (Rodentia: Cricetidae), a rediscovered, endemic, and threatened rodent from Datil Island, Sonora, Mexico. *Zootaxa* 2647:51-60.

Álvarez-Castañeda, S. T., E. Rios. 2011. Revision of *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 161:213-228.

Álvarez-Castañeda, S. T., J. L. Patton. 1999. Mamíferos del Noroeste de México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Primera Edición. La Paz, México. 583p.

Álvarez-Castañeda, S. T., P. Cortés-Calva, C. Gómez-Machorro. 1998. *Peromyscus caniceps*. *Mamm Species* 602:1-2.

Álvarez-Castañeda, S. T., P. Cortés-Calva, F. X. González-Cózatl, D. Rojas, I. Leyva. 2010. Comparison of distribution and habitat characteristics between an endemic and a wide-ranging cryptic species of *Peromyscus* on the Baja California Peninsula. *West N Am Naturalist.* 70:323-333.

Álvarez-Castañeda, S. T., P. Cortés-Calva, L. Méndez, A. Ortega-Rubio. 2006. Development in Sea of Cortés calls for mitigation. *Biosci.* 56:825-829.

Álvarez-Castañeda, S. T., R. W. Murphy. 2014. The endemic insular and peninsular species *Chaetodipus spinatus* (Mammalia, Heteromyidae) breaks patterns for Baja California. *PLoS ONE.* 9:e116146.

Álvarez-Castañeda, S. T., T. Álvarez, N. González-Ruiz. 2015. Guía para la identificación de los mamíferos de México en campo y laboratorio. Centro de Investigaciones Biológicas

del Noroeste, S. C. Asociación Mexicana de Mastozoología A. C. Primera Edición. Guadalajara, México. 522p.

Álvarez-Castañeda, S. T., W. Z. Lidicker., Jr., E. Ríos. 2009. Revision of the *Dipodomys merriami* complex in the Baja California Peninsula, Mexico. *J. Mammal.* 90:992-1008.

Álvarez-Castañeda, S.T., E. Ríos, P. Cortés-Calva, N. González-Ruiz, C. Gabriela Suárez-Gracida. 2008. Los Mamíferos de las Reservas de El Valle de los Cirios y El Vizcaíno. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Primera edición. La Paz, México. 352p.

Álvarez-Castañeda, S.T., P. Cortés-Calva. 1996. Anthropogenic extinction of the endemic deer mouse, *Peromyscus maniculatus cineritius*, on San Roque Island, Baja California Sur, Mexico. *Southwest Nat* 41: 459-461.

Álvarez-Castañeda, S.T., P. Cortés-Calva. 1999. Familia Muridae. En: Álvarez-Castañeda S. T., J.L. Patton (eds.). Mamíferos del Noroeste de México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Primera Edición. La Paz, México. pp 445–570.

Álvarez-Castañeda, S.T., P. Cortés-Calva. 2002. Extirpation of bailey's pocket mouse, *Chaetodipus baileyi fornicatus* (Heteromyidae: Mammalia), from Isla Montserrat, Baja California Sur, Mexico. *West N Am Naturalist.* 62:496-497.

Arriaga, L., R. Rodríguez-Estrella. 1997. Los oasis de la península de Baja California. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Primera edición. La Paz, México. 292p.

Avice, J. C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species.* Harvard University Press. Cambridge. Primera edición. 447p.

Avice, J. C., M. H. Smith, R. K. Selander, T. E. Lawlor, P. R. Ramsey. 1974. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Insular and mainland species of the genus *Haplomylomys*. *Syst. Zool.* 23:226-238.

Banks, R. C. 1967. The *Peromyscus guardia-interparietalis* complex. *J. Mammal.* 48:210-218.

Batiza, R. 1978. Geology, petrology, and geochemistry of Isla Tortuga, a recently formed tholeiitic island in the Gulf of California. Special Issue of the Geological Society of America Bulletin 89:1309-1324.

Bedford, N. L., H. E. Hoekstra. 2015. *Peromyscus* mice as a model for studying natural variation. *eLife.* 4:e06813.

Betancourt, J. L., T. R. Van Devender, P. S. Martin. 1990. Packrat middens. The last 40,000 years of biotic change. The University of Arizona Press. Tucson. 469p.

- Bisconti, R., D. Canestrelli, P. Colangelo, G. Nascetti. 2011. Multiple lines of evidence for demographic and range expansion of a temperate species (*Hyla sarda*) during the last glaciations. *Mol. Ecol.* 20:5313-5327.
- Bradley, R. D., and R. J. Baker. 2001. A test of genetic species concept: cytochrome-b sequence and mammals. *J. Mammal.* 84:960–973.
- Brouat, C., C. Tollenaere, A. Estoup, A. Loiseau, S. Sommer, R. Soanandrasana, L. Rahalison, M. Rajerison, S. Piry, S. M. Goodman, J.-M. Duplantier. 2014. Invasion genetics of a human commensal rodent: the black rat *Rattus rattus* in Madagascar. *Mol. Ecol.* 23:4153-4167.
- Carreño, A. L., J. Helenes. 2002. Geology and age of the islands. En: Case, T. J., M. L. Cody, E. Ezcurra (eds.). *A new Island biogeography in the sea of Cortés*. Oxford University Press. New York. pp 14-40.
- Case, T.J., M.L. Cody, E. Ezcurra. 2002. *A new island biogeography of the Sea of Cortes*. Oxford University Press. New York. 669p.
- Castañeda-Rico, S., L. León-Paniagua, E. Vázquez-Domínguez, A. G. Navarro-Sigüenza. 2014. Evolutionary diversification and speciation in rodents of the Mexican lowlands: The *Peromyscus melanophrys* species group. *Mol. Phylogenet. Evol.* 70:454-463.
- Ceballos, G. 2014. *Peromyscus fraterculus* (Miller, 1892). En: Ceballos, G (ed.). *Mammals of Mexico*. Johns Hopkins University Press. Baltimore. Segunda edición. pp 355-356.
- Ceballos, G., G. Oliva. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica. CONABIO. Primera edición. México, D.F. 986p.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, E. Ponce. 2010. Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Res.* 73:464-473.
- Cortés-Calva, P., J. P. Gallo-Reynoso, J. Delgadillo-Rodríguez, C. Lorenzo, S. T. Álvarez-Castañeda. 2013. The effect of feral dogs and other alien species on native mammals of Isla de Cedros, Mexico. *Nat Areas J.* 33:466-473.
- Cracraft, J. 1997. Species concepts in systematics and conservation biology -an ornithological viewpoint. En: Claridge, M. F., H. A. Dawah, M. R. Wilson (eds.). *Species: the units of biodiversity*. Chapman and Hall, London, United Kingdom. pp. 325-340.
- Davis, L. G. 2003. Geoarchaeology and geochronology of pluvial Lake Chapala, Baja California, Mexico. *Geoarchaeology.* 18:205-223.
- Dawson, W. D. 2005. Peromyscine biogeography, mexican topography and Pleistocene climatology. En: Sánchez-Cordero, V., R. A. Medellín (eds.). *Contribuciones*

mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. CONABIO. México, D.F. pp 145-156.

DOF. 2010. Diario Oficial de la Federación. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. 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. http://dof.gob.mx/nota_detalle_popup.php?codigo=5173091 Último acceso: Abril 11, 2016.

Dolby, G. A., S. E. K. Bennett, A. Lira-Noriega, B. T. Winder, A. Munguía-Vega. 2015. Assessing the geological and climatic forcing of biodiversity and evolution surrounding the Gulf of California. *J. Southwest* 57:391-455.

Fairbanks, R. G. 1989. A 17,000-year glacio-eustatic sea level record: influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep ocean circulation. *Nature*. 342:637-642.

FAUNMAP Working Group. 1996. Spatial response of mammals to late Quaternary environmental fluctuations. *Science*. 272:1601-1606.

Ferrari, L. 1995. Miocene shearing along the northern boundary of the Jalisco block and the opening of the southern Gulf of California. *Geol.* 23:751-754.

Funk, D. J., K. E. Omland. 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:397-423.

Gastil, G., J. Minch, R. P. Phillips. 1983. The geology and ages of islands. En: Case, T. J., M. L. Cody (eds.). *Island Biogeography in the Sea of Cortéz*. University of California Press, Berkeley. Primera edición. pp. 13-25.

Gastil, R. G., W. Jensky. 1973. Evidence for strike-slip displacement beneath the Trans-Mexican volcanic belt. En: Kovach, R. L., A. Nur (eds.). *Proceedings of the conference on tectonic problems of the San Andreas Fault system*. Stanford University Publications in Geological Sciences. v. 13. pp 171-180.

González-Abraham, C. E., P. P. Garcillán, E. Ezcurra, Grupo de Trabajo de Ecorregiones. 2010. Ecorregiones de la península de Baja California: una síntesis. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 87:69-82.

González-Rubio, C., F. J. García-De-León, R. Rodríguez-Estrella. 2016. Phylogeography of endemic Xantus' hummingbird (*Hylocharis xantusii*) shows a different history of vicariance in the Baja California Peninsula. *Mol. Phylogenet. Evol.* 102: 265-277.

Grayson, D. K. 1993. *The desert's past: a natural prehistory of the Great Basin*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Grismer, L. L. 1994. The origin and evolution of the peninsular herpetofauna of Baja California Mexico. *Herpetological Natural History* 2:51-106.

Hafner, D. J., B. R. Riddle, S. T. Álvarez-Castañeda. 2001. Evolutionary relationships of white-footed mice (*Peromyscus*) on the islands in the Sea of Cortez, Mexico. *J. Mammal.* 82:775-790.

Hafner, D. J., B. R. Riddle. 1997. Biogeography of Baja California peninsular desert mammals. En: Yates, T. L., W. L. Gannon, D. E. Wilson (eds.). *Life among the muses: papers in honor of James S. Findley*. Special Publication, the Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico. Albuquerque. pp 39-68.

Hafner, D. J., B. R. Riddle. 2005. Mammalian phylogeography and evolutionary history of northern Mexico's deserts. En: Cartron, J-L. E., G. Ceballos, R. S. Felger (eds.). *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico*. Oxford University Press. New York. pp 225-245.

Hafner, D. J., B. R. Riddle. 2011. Boundaries and barriers of North American warm deserts: an evolutionary perspective. En: Upchurch, P., A. McGowan, C. Slater (eds.). *Palaeogeography and palaeobiogeography: biodiversity in space and time*. The Systematics Association Special Volume Series, CRC Press. Boca Raton. pp 75-111.

Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. Vol. II. John Wiley and Sons. New York. Segunda edición. 1175p.

Hausback, B. P. 1984. Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Sur. En: Frizzell, V. A. Jr. (ed.). *Geology of the Baja California peninsula*. Pacific Section, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Los Angeles Vol. 39. pp 219-236.

Heaney, L. R., J. S. Jr. Walsh, A. Townsend-Peterson. 2005. The roles of geological history and colonization abilities in genetic differentiation between mammalian populations in the Philippine archipelago. *J. Biogeogr.* 32: 229-247.

Helenes, J., A. L. Carreño. 1999. Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics. *J. South Am. Earth Sci.* 12:589-605.

Herbert, T. D., J. D. Schuffert, D. Andreasen, L. Heusser, M. Lyle, A. Mix, A. C. Ravelo, L. D. Stott, J. C. Herguera. 2001. Collapse of the California current during glacial maxima linked to climate change on land. *Science*. 293:71-76.

Herman, J. S., A. D. McDevitt, A. Kawalko, M. Jaarola, J. M. Wójcik, J. B. Searle. 2014. Land-bridge calibration of molecular clocks and the post-glacial colonization of Scandinavia by the Eurasian field vole *Microtus agrestis*. *PLoS ONE* 9(8): e103949.

Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*. 405: 907-913.

- Hibbard, C. W. 1968. Paleontology. En: Kirkland, G. L. J., J. N. Layne (eds.). Advances in the study of *Peromyscus* (Rodentia). Texas Tech University Press, Lubbock. Texas. pp. 6-26.
- Holmgren, C. A., J. L. Betancourt, A. Rylander. 2011. Vegetation history along the eastern, desert escarpment of the Sierra San Pedro Mártir, Baja California, Mexico. *Quaternary Res.* 75:647-657.
- Hooper, E. T. 1968. Classification. En: King, J. A (ed.). Biology of *Peromyscus* (Rodentia). The American Society of Mammalogists, Special Publication No. 2. Stillwater. Primera edición. pp 27-74.
- Hooper, E.T., G. G. Musser. 1964. Notes on classification of the rodent genus *Peromyscus*. *Occas. pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 635:1-13.
- Imbrie J., K. P. Imbrie. 1979. Ice ages, solving the mystery. Harvard University Press. Cambridge. Primera edición. 224p.
- Ivanova, N.V., J. R. Dewaard, P. D. N. Hebert. 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA. *Mol. Ecol. Notes.* 6:998-1002.
- Knowlton, J. L., C. J. Donlan, G. W. Roemen, A. Samaniego-Herrera, B. S. Keitt, B. Wood, A. Aguirre-Muñoz, K. R. Faulkner, B. R. Tershy. 2007. Eradication of non-native mammals and the status of insular mammals on the California Channel Islands, USA, and Pacific Baja California Peninsula Islands, Mexico. *Southwest Nat.* 52:528-540.
- Lambeck, K., T. M. Esat, E-K. Potter. 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature* 419:199-206.
- Langille, B. L., K. E. O'Leary, H. G. Whitney, H. D. Marshall. 2014. Mitochondrial DNA diversity and phylogeography of insular Newfoundland red foxes (*Vulpes vulpes deletrix*). *J. Mammal.* 95:772-780.
- Larson, R. L., H. W. Menard, S. M. Smith. 1968. Gulf of California: a result of ocean-floor spreading and transform faulting. *Science.* 161:781-784.
- Lawlor, T. E. 1971. Distribution and relationships of six species of *Peromyscus* in Baja California and Sonora, Mexico. *Occas. pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 661:1-22.
- Lawlor, T. E., D. J. Hafner, P. Stapp, B. R. Riddle, S. T. Álvarez-Castañeda. 2002. The mammals. En: Case, T. J., M. L. Cody, E. Ezcurra (eds.). A new Island biogeography in the Sea of Cortés. Oxford University Press. New York. pp 326-361.
- Ledesma-Vázquez, J. 2002. A gap in the pliocene invasion of seawater to the Gulf of California. *Rev. Mex. Cienc. Geol.* 19:145-151

- Legg, R. G. 1978. Geographic Variation in the Cactus Mouse, *Peromyscus eremicus* (Rodentia: Muridae). Tesis (PhD dissertation). Texas, Estados Unidos de América. College of Texas A&M University. 196 p.
- Leonard, J. A., R-J. d. Tex, M. T. R. Hawkins, V. Muñoz-Fuentes, R. Thorington, J. E. Maldonado. 2015. Phylogeography of vertebrates on the Sunda Shelf: a multi-species comparison. *J. Biogeogr.* 42:871-879.
- MacArthur, R. H., E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Primera edición. New Jersey. 203p.
- Mantooth, S. J., D. J. Hafner, R. W. Bryson., Jr., B. R. Riddle. 2013. Phylogeographic diversification of antelope squirrels (*Ammospermophilus*) across North American deserts. *Biol. J. Linn. Soc.* 109:949-967.
- Martin, R. A. 1968. Further study of the Friesenhahn Cave *Peromyscus*. *Southwest Nat.* 13:253-363.
- Mazza, P. P. A., S. Lovari, F. Masino, M. Masseti, M. Rustioni. 2013. A multidisciplinary approach to the analysis of multifactorial land mammal colonization of islands. *Biosci.* 63:939-951.
- Mellink, E. 1993. Biological conservation of Isla de Cedros, Baja California, Mexico: assessing multiple threats. *Biodivers Conserv.* 2:62-69.
- Merritt, J. F. 1978. *Peromyscus californicus*. *Mamm Species* 85:1-6
- Metcalf, S. E. 2006. Late Quaternary environments of the northern deserts and central Transvolcanic Belt of Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93:258-273.
- Moore, D. G. 1973. Plate-edge deformation and crustal growth, Gulf of California structural province. *Geol. Soc. Am. Bull.* 84:1883-1906.
- Murphy, R. W. 1983. The reptiles: origins and evolution. En: Case, T. J., M. L. Cody (eds.). *Island Biogeography in the Sea of Cortéz*. University of California Press, Berkeley. Primera edición. pp 130-158.
- Murphy, R. W., G. Aguirre-León. 2002. The nonavian reptiles. Origins and evolution. En: Case, T. J., M. L. Cody, E. Ezcurra (eds.). *A new Island biogeography in the Sea of Cortés*. Oxford University Press. New York. pp 181-220.
- Musser, G. G., M. D. Carleton. 2005. Superfamily Muroidea. En: Wilson, D. E., D. M. Reeder (eds.). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. Tercera edición. pp 894-1531.

- Osgood, W. H. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. North Am. Fauna. 28:1-285.
- Patton, J. L., D. G. Huckaby, S. T. Álvarez-Castañeda. 2007. The systematic and evolutionary history of woodrats of the *Neotoma lepida* complex. University of California Press. Berkeley. 411p.
- Phillips, R. P. 1966. Reconnaissance geology of some of the northwestern islands in the Gulf of California. En: Geological Society of America, Cordillera Section Program. p 59.
- Ramírez-Pulido, J., N. González-Ruiz, A. L. Gardner, J. Arroyo-Cabrales. 2014. List of recent land mammals of Mexico, 2014. Spec. Publ. Mus. Tex. Tech Univ. 63:1-69.
- Rhode, D. 2002. Early Holocene juniper woodland and chaparral taxa in the central Baja California peninsula, Mexico. Quaternary Res. 57:102-108.
- Riddle, B. R. 1995. Molecular biogeography in the pocket mice (*Perognathus* and *Chaetodipus*) and grasshopper mice (*Onychomys*): the Late Cenozoic development of a North American aridlands rodent guild. J. Mammal. 76:283-301.
- Riddle, B. R., D. J. Hafner, L. F. Alexander, J. R. Jaeger. 2000a. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California peninsula desert biota. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 97:14438-14443.
- Riddle, B. R., D. J. Hafner, L. F. Alexander. 2000b. Phylogeography and systematics of the *Peromyscus eremicus* species group and the historical biogeography of North American warm regional deserts. Mol. Phylogenet. Evol. 17:145-160.
- Riddle, B. R., D. J. Hafner. 2006. Biogeografía histórica de los desiertos cálidos de Norteamérica. En: Vazquez-Dominguez, E., D. J. Hafner (eds.). Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin No. 32. pp 57-65.
- Roy, P. D., M. Caballero, R. Lozano, B. Ortega, S. Lozano. T. Pi, I. Israde, O. Morton. 2010. Geochemical record of Late Quaternary paleoclimate from lacustrine sediments of paleo-lake San Felipe, western Sonoran Desert, Mexico. J. South Am. Earth Sci. 29:586-596.
- Rubidge, E. M., J. L. Patton, C. Moritz. 2014. Diversification of the alpine chipmunk, *Tamias alpinus*, an alpine endemic of the Sierra Nevada, California. BMC Evol. Biol. 14:1-15
- Savage, J. M. 1960. Evolution of a peninsular herpetofauna. Syst Zool. 9:184-212.
- Schmitt, T. 2007. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. Front. Zool. 4:1-13.

- Shevchuk, N. A., M. W. Allard. 2001. Sources of incongruence among mammalian mitochondrial sequences: COII, COIII, and ND6 genes are main contributors. *Mol. Phylogenet. Evol.* 21:43-54.
- Sikes, R. S., The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *J. Mammal.* 97:663-688.
- Skog, A., F. E. Zachos, E. K. Rueness, P. G. D. Feulner, A. Mysterud, R. Langvatn, R. Lorenzini, S. S. Hmwe, I. Lehoczky, G. B. Hartl, N. C. Stenseth, K. S. Jakobsen. 2009. Phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) in Europe. *J. Biogeogr.* 36:66-77.
- Smith, F. A., B. T. Bestelmeyer, J. Biardi, M. Strong. 1993. Anthropogenic extinction of the endemic woodrat, *Neotoma bunkerii* Burt. *Biodiver. Lett.* 5:149-155.
- Smith, M. F. 1979. Geographic variation in genic and morphological characters in *Peromyscus californicus*. *J. Mammal* 60:705-722.
- Smith, M. F. 1998. Phylogenetic relationships and geographic structure in pocket gophers in the genus *Thomomys*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 9:1-14.
- Thompson, R. S., K. A. Anderson. 2000. Biomes of western North America at 18,000, 6000 and 0 ¹⁴C yr BP reconstructed from pollen and packrat midden data. *J. Biogeogr.* 55:555-584.
- Timm, R., S. T. Álvarez-Castañeda, T. Lacher. 2016. *Peromyscus fraterculus*. (errata version published in 2017) The IUCN Red List of Threatened Species 2016. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T136412A22361984.en> Último acceso: Mayo 11, 2017.
- Todd, E. V., D. Blair, A. Georges, V. Lukoschek, D. R. Jerry. 2014. A biogeographical history and timeline for the evolution of Australian snapping turtles (*Elseya*: Chelidae) in Australia and New Guinea. *J. Biogeogr.* 41:905-918.
- Toussaint, E. F. A., K. Sagata, S. Surbakti, L. Hendrich, M. Balke. 2013. Australasian sky islands act as a diversity pump facilitating peripheral speciation and complex reversal from narrow endemic to widespread ecological supertramp. *Ecol Evol.* 3:1031-1049.
- Van Devender, T. R. 1990. Late Quaternary vegetation and climate of the Sonoran Desert, United States and Mexico. En: Betancourt, J. L., T. R. Van Devender, P. S. Martin (eds). Packrat middens. The last 40,000 years of biotic change. The University of Arizona Press. Tucson. pp 134-163
- Van Devender, T. R. 2002. Deep history of immigration in the Sonoran Desert region. En: Tellman, B (ed.). Invasive exotic species in the Sonoran region. The University of Arizona Press. Tucson. pp 5-24.

- Van Devender, T. R., T. L. Burgess, J. C. Piper, R. M. Turner. 1994. Paleoclimatic implications of Holocene plant remains from the Sierra Bacha, Sonora, Mexico. *Quaternary Res.* 41: 99-108.
- Vasconcelos, R., S. Carranza, J. D. Harris. 2010. Insight into an island radiation: the *Tarentola* geckos of the Cape Verde archipelago. *J. Biogeogr.* 37:1047-1060.
- Vázquez-Domínguez, E., G. Ceballos, J. Cruzado. 2004. Extirpation of an insular subspecies by a single introduced cat: the case of the endemic deer mouse *Peromyscus guardia* on Estanque Island, México. *Oryx.* 38:347-350.
- Walker, M. L., S. E. Chirhart, A. F. Moore, R. L. Honeycutt, I. F. Greenbaum. 2006. Genealogical concordance and the specific status of *Peromyscus sejugis*. *J. Hered.* 97:340-345.
- Walpole, D. K., S. K. Davis, I. F. Greenbaum. 1997. Variation in mitochondrial DNA in populations of *Peromyscus eremicus* from the Chihuahuan and Sonoran deserts. *J. Mammal.* 78: 397-404.
- Webb, T. III., P. J. Bartlein. 1992. Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 23:141-73.
- Well, P. V. 2000. Pleistocene macrofossil records of four-needled pinyon or juniper encinal in the Northern Vizcaino desert, Baja California del Norte. *Madroño* 47:189-194.
- Wilson, D. E., D. M. Reeder. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference.* Johns Hopkins University Press, Baltimore. Tercera edición. 2142p.
- Wilson, R. W. 1936. A new Pleistocene deer mouse from Santa Rosa Island, California. *J. Mammal.* 17:408-410.
- Winker, C. D., S. M. Kidwell. 1986. Paleocurrent evidence for lateral displacement of the Pliocene Colorado River delta by the San Andreas Fault system, southern California. *Geol.* 14:788-791.
- Wolff, R. G. 1971. Paleoeology of a late Pleistocene (Rancholabrean) vertebrate fauna from Rodeo, California. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley, United States of America.
- Wolff, R. G. 1973. Hydrodynamic sorting and ecology of a Pleistocene mammalian assemblage from California (U.S.A.). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 13:91-101.
- Woodcock, D. 1986. The Late Pleistocene of Death Valley: a climatic reconstruction based on macrofossil data. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 57:273-283.

12. APÉNDICE I.

Números de acceso de GenBank para los haplotipos de tres genes mitocondriales (*Cytb*, *COI* y *COIII*) identificados en análisis filogenético del subgénero *Haplomydomys*.

Taxa	# Catálogo	Números de acceso de GenBank		
		<i>Cytb</i>	<i>COI</i>	<i>COIII</i>
Grupo californicus				
<i>P. californicus insignis</i>	CIB 23452	MF589814	MF589768	MF589857
<i>P. californicus insignis</i>	CIB 24924	MF589815	MF589769	MF589858
Grupo eremicus				
<i>P. avius</i>	CIB 1326	MF589816	MF589770	MF589859
<i>P. avius</i>	CIB 1337	MF589817	MF589771	MF589860
<i>P. caniceps</i>	CIB 532	MF589818	MF589772	MF589861
<i>P. caniceps</i>	CIB 533	MF589819	MF589773	MF589862
<i>P. dickeyi</i>	CIB 539	MF589820	MF589774	MF589863
<i>P. dickeyi</i>	CIB 541	MF589821	MF589775	MF589864
<i>P. eremicus eremicus</i>	CIB 20501	MF589822	MF589776	MF589865
<i>P. eremicus collatus</i>	CIB 1281	MF589823	MF589777	MF589866
<i>P. eremicus collatus</i>	CIB 1283	MF589824	MF589778	MF589867
<i>P. eremicus interparietalis</i>	CIB 1382	MF589825	MF589779	MF589868
<i>P. eremicus lorentzi</i>	CIB 1430	MF589826	MF589780	MF589869
<i>P. eremicus lorentzi</i>	CIB 1410	MF589827	MF589781	MF589870
<i>P. eremicus ryckmani</i>	CIB 1465	MF589828	MF589782	MF589871
<i>P. eremicus papagensis</i>	CIB 8376	MF589829	MF589783	MF589872
<i>P. eremicus sinaloensis</i>	CIB 10839	MF589830	MF589784	MF589873
<i>P. eremicus sinaloensis</i>	CIB 10821	MF589831	MF589785	MF589874

<i>P. eremicus tiburonensis</i>	CIB 1366	MF589832	MF589786	MF589875
<i>P. eremicus tiburonensis</i>	CIB 1367	MF589833	MF589787	MF589876
<i>P. eva eva</i>	CIB 7441	MF589834	MF589788	MF589877
<i>P. eva carmeni</i>	CIB 21382	MF589835	MF589789	MF589878
<i>P. eva cinereus</i>	CIB 11014	MF589836	MF589790	MF589879
<i>P. eva cinereus</i>	CIB 13620	MF589837	MF589791	MF589880
<i>P. fraterculus fraterculus</i>	CIB 22913	MF589838	MF589792	MF589881
<i>P. fraterculus fraterculus</i>	CIB 2708	MF589839	MF589793	MF589882
<i>P. fraterculus cedrosensis</i>	CIB 15915	MF589840	MF589794	MF589883
<i>P. fraterculus cedrosensis</i>	CIB 15916	MF589841	MF589795	MF589884
<i>P. fraterculus insulicola</i>	CIB 21906	MF589842	MF589796	MF589885
<i>P. fraterculus insulicola</i>	CIB 4977	MF589843	MF589797	MF589886
<i>P. fraterculus polypolius</i>	CIB 20196	MF589844	MF589798	MF589887
<i>P. fraterculus polypolius</i>	CIB 20197	MF589845	MF589799	MF589888
<i>P. fraterculus pseudocrinitus</i>	CIB 5328	MF589846	MF589800	MF589889
<i>P. fraterculus pseudocrinitus</i>	CIB 5329	MF589847	MF589801	MF589890
<i>P. guardia</i>	CIB 30500		MF589802	
<i>P. guardia</i>	CIB 30501		MF589803	
<i>P. merriami merriami</i>	CIB 14992	MF589848	MF589804	MF589891
<i>P. merriami merriami</i>	CIB 15015	MF589849	MF589805	MF589892
<i>P. merriami goldmani</i>	CIB 15077	MF589850	MF589806	MF589893
<i>P. merriami goldmani</i>	CIB 12605	MF589851	MF589807	MF589894
<i>P. pembertoni</i>	CIB 30502		MF589808	
Grupo externo				
<i>P. boyllii glasselli</i>	CIB 1243	MF589852	MF589809	MF589895
<i>P. leucopus arizonae</i>	CIB 14830	MF589853	MF589810	MF589896

<i>P. maniculatus gambelii</i>	CIB 7489	MF589854	MF589811	MF589897
<i>P. maniculatus gambelii</i>	CIB 7491	MF589855	MF589812	MF589898
<i>P. sejugis</i>	CIB 667	MF589856	MF589813	MF589899
