



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

00343

8

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

COMPARACIÓN ALOENZIMÁTICA Y CROMOSÓMICA
ENTRE POBLACIONES DE Chaetodipus spinatus
(RODENTIA: HETEROMYIDAE) DE BAJA CALIFORNIA
SUR.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA ANIMAL)

PRESENTA

BIOL. ROSA MARÍA GONZÁLEZ MONROY

DIRECTOR DE TESIS: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

DEDICATORIA	i
AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN	iii
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	11
MATERIALES Y METODOS	12
Cariotipos	14
Electroforésis	17
RESULTADOS	23
Cariotipos	23
Electroforésis	38
DISCUSIÓN	51
CONCLUSIÓN	56
LITERATURA CITADA	57

A mis dos grandes tesoros
Nayeli e Isaac
Por haber sido partícipes de este logro

A mi compañero de siempre
Jesús
Por todo lo que hemos compartido,
así como por su apoyo

A mis padres
Herminio González y María Monroy
Por su cariño, apoyo y confianza incondicional

A mis hermanos
Irma, Germán, Juvenal y Oscar
Por su apoyo, entusiasmo
y por creer en mí

A mis sobrinos

A la familia Martínez Vázquez

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer de manera muy especial al Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza por el apoyo y entusiasmo que me brindo durante la realización de esta tesis.

A los integrantes del comité tutorial: Dr. Manuel Uribe Alcocer y Dra. Sara Frías Vázquez, por sus comentarios durante el desarrollo de la tesis que ayudaron en el enriquecimiento de esta.

A los miembros del jurado: Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda, M en C Livia Socorro León Paniagua, M en C Guillermo Alfonso Pérez Saldaña y M en C Carolina Mudespacher Ziehl, que con sus ideas comentarios y sugerencias, ayudaron a mejorar esta tesis.

Al Dr. Jesús Martínez Vázquez, Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio, Dra. Gloria Portales Betancourt, M en C Yolanda Hortelano Moncada, M en C Julieta Vargas Cuenca, M en C Patricia Cortes Calva, M en C José Antonio Santos Moreno, Biol. Rubén Rojas, Biol. Alejandro Rojas. Biol. Jorge Calderón Vega y M.V.Z. Ana Laura Colmenares por su amistad y ayuda desinteresada en la colecta de los ejemplares y en el trabajo de laboratorio.

A mis compañeros del laboratorio de mastozoología del Instituto de Biología de la UNAM.

Al Instituto de Biología de la UNAM por las facilidades otorgadas durante el desarrollo de la metodología en el laboratorio de electroforésis.

Al Centro de investigaciones Biológicas de Baja California Sur por las facilidades brindadas durante la colecta de los ejemplares, de manera muy especial al Sr. Mario Cota.

A la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla en especial al M en C Hugo Harlan Mejía Madrid y al Biol. Gonzalo Yanes Gómez por las facilidades brindadas en el manuscrito de la tesis, así como a las autoridades de la Escuela de Biología. A la Dirección de la Academia para el Avance de la Educación bajo la Dirección del Dr. Rafael Campos Enríquez por su apoyo en obtención de la beca otorgada para la impresión de la tesis. Al Biol. Héctor Julio García Flores por su apoyo y confianza.



RESUMEN

Se comparó el patrón de bandas cromosómicas G y C de cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y una muestra de *C. rudinoris* empleando la técnica de electroforésis horizontal en gel de almidón para estimar la variación genética y conocer las relaciones de parentesco genético entre estas taxa de Baja California Sur. La variación cromosómica entre las cuatro poblaciones presentó el mismo patrón característico que el propuesto por Patton y Rogers (1993) quienes encontraron que la especie *C. spinatus* no presentó variaciones en cuanto a la organización de la heterocromatina que se presenta únicamente en el centrómero y la eucromatina presenta un patrón de bandeado de distribución homogénea a lo largo de todos los cromosomas incluyendo a los pequeños que presentan una o dos bandas. Con respecto al análisis de la variación aloenzimática encontrada entre los 29 loci analizados mostró que 15 loci fueron monomórficos (AAT-1, AAT-2, MDH-2, LDH-1, LDH-2, FBP, ADH, SOD-1, PGM-1, LA-1, LA-2, LGG-1, LGG-2, GPI, HK) y 14 fueron polimórficos. No se observaron alelos exclusivos en ninguna población examinada de *C. spinatus*. Los resultados obtenidos nos indican que *C. s. lambi* se caracteriza por tener valores altos de heterocigosidad así como número de alelos por locus. En contraste, *C. s. broccus*, *C. s. peninsulae* y *C. s. bryanti* presentaron los valores más bajos de heterocigosidad, polimorfismo y número de alelos por locus. El porcentaje total de diferenciación genética calculado fue relativamente bajo (15%). En conclusión, las herramientas genéticas indican que el aislamiento geográfico no ha producido la diferenciación en las poblaciones analizadas.

INTRODUCCIÓN

La Península de Baja California es una región de características únicas por presentar condiciones muy específicas de su historia, como son su origen geológico, el efecto de las glaciaciones, en el desplazamiento que ha presentado en dirección noroeste conservando hábitats de origen tropical por la colonización de la Península y por el efecto peninsular, por su gran longitud, así como por la fragmentación de los hábitats y por su climatología influida por distintos sistemas climáticos entre los que destaca el de la corriente oceánica fría de California (Gastril *et al.*, 1983).

Muchas de las islas emergidas en la cuenca del mar de Cortés, son remanentes geológicos de la separación entre la Península y el continente, en un continuo proceso que empezó hace cuatro o más millones de años (Lindsay, 1983). Durante este proceso de separación, además del aislamiento de las poblaciones en la Península y del inicio de procesos de especiación en los organismos que quedaron en esta zona, también se modificaron las características de las islas, las cuales se formaron principalmente de la elevación del sedimento marino, de origen volcánico y por la formación de canales entre los que llegaron a ser montañas y lo que actualmente es la costa (Gastril *et al.*, 1983).

La composición de la fauna terrestre de las islas del Golfo de California está determinada por diversos factores, como la distancia a la cual se encuentran del continente, el origen de la isla, el tiempo de aislamiento, sus dimensiones, la presencia o ausencia de agua dulce, la variedad de hábitats, la disponibilidad de alimento entre otras cosas (Moctezuma y Serrato, 1988).

Las poblaciones de las islas tienen un riesgo más alto de extinción que las poblaciones del continente, debido principalmente a la baja variabilidad promedio existente de menos del uno por ciento de heterocigocidad, probablemente como consecuencia del tamaño pequeño de las poblaciones, en contraste con lo que ocurre en las poblaciones de varios vertebrados de tierra firme, cuya heterocigocidad en promedio considerada como normal oscila en un seis por ciento (Álvarez, 1997; Frankham, 1997; Moctezuma y Serrato, 1988). Otro de los factores que modifican la variación es el tamaño de la isla, el cual también se ve reflejado en el tamaño poblacional de las especies que la habitan y el proceso natural de dispersión que dependen de los hábitos del grupo de organismos ya que en mamíferos terrestres es diferente a voladores. Las actividades humanas que han sido la mayor causa de extinción de las especies de las islas, sobre todo debido a la introducción de especies exóticas y a la sobre explotación de los recursos (Avice *et al.*, 1974; Frankham, 1997).

Aproximadamente 63 especies de mamíferos terrestres se han registrado en Baja California Sur. El Orden Rodentia incluye al 40% de las especies de mamíferos, grupo que se ha adaptado a las condiciones de aridez que prevalecen en la región insular (Cervantes *et al.*, 1994; Ramírez-Pulido *et al.*, 1996).

La diversificación evolutiva de los roedores en ambientes heterogéneos, muestra ejemplos de procesos genéticos, ecológicos y biogeográficos importantes en la especiación y diferenciación, ya que en su radiación a diversos ambientes tropicales y templados, han adquirido especialización morfológica, fisiológica y de conducta (Lawlor, 1983).

Los roedores de la familia Heteromyidae aparecen por primera vez en

Norteamérica en el Oligoceno. Los miembros de esta familia, incluyen a los ratones de abazones y las ratas canguro del desierto; son los roedores norteamericanos mejor adaptados para la vida en el desierto. También, han servido como organismos modelo en la realización de diversos estudios. Los heterómidos están restringidos al Nuevo Mundo, en donde ocupan regiones ubicadas desde el sur de Canadá hasta Ecuador, Colombia y Venezuela, pasando a través del Occidente de Estados Unidos (Schmidly *et al.*, 1993).

Aunque los heterómidos ocupan regiones que van desde tropicales hasta templadas, alcanzan su mayor diversidad y densidad en los sitios áridos o semiáridos. Los ratones de esta familia que se compone de seis géneros y 316 especies, presentan bolsas externas en sus mejillas para el transporte de sus semillas. La mayoría posee cráneos con cámaras auditivas de gran tamaño con las que captan los sonidos de baja frecuencia de sus depredadores. Utilizan madrigueras poco profundas, se alimentan por la noche y almacenan las semillas bajo tierra. Rara vez toman agua, ya que la obtienen del metabolismo de las grasas (Ceballos y Galindo, 1984; Hall, 1981; Vaughan, 1980; Wilson y Ruff, 1999).

En México, el heterómido *Chaetodipus spinatus* (Figura 1) se encuentra distribuido en la Península de Baja California y en algunas islas, donde está representado por 17 subespecies de las cuales 12 son insulares y cinco habitan en la Península de Baja California (Figura 2: Álvarez y Patton, 1999); se conoce muy poco de la biología, la genética y la variación aloenzimática de este heterómido. El aislamiento de organismos data de aproximadamente dos millones de años, y cada una de las islas genera una posibilidad de cambios genéticos y ecológicos (Lindsay, 1983).



Figura 1.- Ejemplar de *Chaetodipus spinatus*.

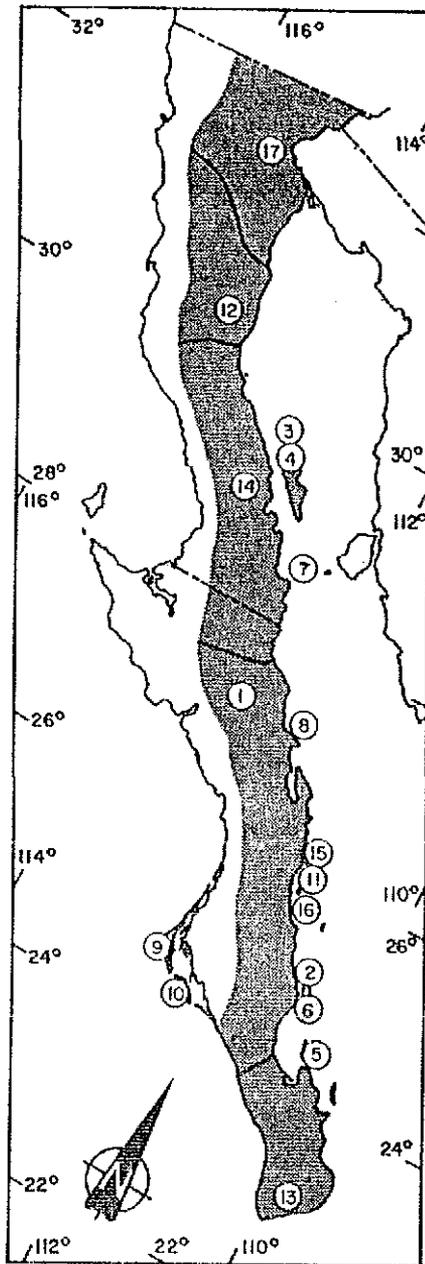


Figura 2.- Distribución geográfica de *Chaetodipus spinatus* en la península de Baja California: 1. *C. s. broccus*, 2. *C. s. bryanti*, 3. *C. s. evermanni*, 4. *C. s. guardiaae*, 5. *C. s. lambi*, 6. *C. s. Latijugualis*, 7. *C. s. lorenzi*, 8. *C. s. macrosensis*, 9. *C. s. magdalenae*, 10. *C. s. margaritae*, 11. *C. s. occultus*, 12. *C. s. oribates*, 13. *C. s. peninsulae*, 14. *C. s. prietae*, 15. *C. s. pullus*, 16. *C. s. seorsus* y 17. *C. s. spinatus* (Álvarez y Patton, 1999).

Todos los géneros de heterómidos han sido caracterizados tanto por su complemento cromosómico básico como por su número diploide. Asimismo se incluye análisis detallado de la variación geográfica en varias especies, modos de especiación y estimación de relaciones filogenéticas (Patton y Rogers, 1993a).

El complemento cromosómico de los heterómidos, como número diploide y la descripción del cariotipo han jugado un papel importante para el entendimiento de la variabilidad genética (Patton y Rogers, 1993a). Por ello en este estudio se consideraron dos subespecies insulares, *C. s. lambi* de la Isla Espiritu Santo y *C. s. bryanti* de la Isla San José y dos subespecies de la Península de Baja California: *C. s. broccus* y *C. s. peninsulae*.

El intervalo en el número diploide para las especies de *Chaetodipus* es muy amplio (de 34 en *C. hispidus* a 56 en *C. goldmani*) sin embargo, el número de brazos autosómicos varía entre 48 y 66. Todas las especies presentan un sistema de cromosomas sexuales XX/XY y ambos cromosomas X y Y son similares en tamaño y morfología (Patton y Rogers, 1993a).

La variación cromosómica parece estar dada principalmente por eventos Robertsonianos y por eventos no Robertsonianos inversiones y translocaciones. Estos cambios han sido detectados a través de las bandas cromosómicas G que se caracterizan en *C. spinatus* por presentar una distribución homogénea a lo largo de todos los cromosomas incluyendo los pequeños, así como, las bandas cromosómicas C las cuales están restringidas a la región centromérica en *C. spinatus* y en otras especies de *Chaetodipus* como *C. goldmani*, *C. intermedius* y *C. californicus* (Patton y Rogers, 1993a).

Mascarello y Rogers, (1988) realizaron diversos estudios sobre las modificaciones que han sufrido los cariotipos en poblaciones del género *Liomys* siendo las más frecuentes del tipo de fusiones céntricas, inversiones pericéntricas, de adición y delección de eucromatina. En el género *Heteromys* las modificaciones presentadas en la estructuración de eucromatina en los autosomas son las inversiones pericéntricas, fusiones, fisiones, translocaciones e inversiones paracéntricas. Similar a lo encontrado por Patton y Rogers (1993) para el género *Heteromys* se propone que las modificaciones estructurales con respecto a la eucromatina se deben principalmente a modificaciones del tipo de fusión, inversión pericéntrica donde se propicia la formación de cromosomas birrámeos a partir de los unirrámeos.

Otra herramienta importante empleada para tratar de explicar las modificaciones en el material genético es la electroforésis, mediante el análisis de datos de distancias aloenzimáticas son una fuente de información adicional para tratar de estimar la posible divergencia evolutiva entre varios linajes, además de ayudar a proponer hipótesis de lo que pudo haber pasado para explicar la presente distribución geográfica. Diversos estudios genéticos de las familias Heteromyidae y Muridae nos muestran las tendencias evolutivas como resultados de los procesos de aislamiento de las poblaciones.

Se han realizado estudios para tratar de explicara la variación electroforética de 33 loci de muestras del ratón heterómido *Liomys pictus* provenientes de poblaciones aisladas de la parte oeste, sur y este de México, encontraron niveles de heterocigocidad y polimorfismo bajos en comparación con otros roedores, en cambio, los niveles de divergencia génica fueron altos, lo que representa una distribución

discontinua de alelos entre localidades, y mostrar que la discontinuidad geográfica es producto de barreras importantes para el flujo génico (Rogers y Engstrom, 1992). La discontinuidad en su distribución geográfica de *C. spinatus* al encontrarse en islas y en la Península de Baja California la hace ser un ejemplo de variación genética en organismos de distribución discontinua.

Best y Janecek (1992) examinaron la variación electroforética y morfológica entre dos poblaciones aisladas de *Dipodomys merriami* de Baja California, una población de *Dipodomys nitratoides* del sur de California y *Dipodomys insularis* de la Isla San José, encontraron mediante sus estudios sobre aloenzimas una distancia génica promedio de 0.07 entre las poblaciones de *D. merriami* y *D. insularis*; los datos sobre variación morfológica entre esas poblaciones indican que *D. insularis* es distinta de las poblaciones de *D. merriami* y de *D. nitratoides*. Los autores recomiendan colocar a *D. insularis* como una subespecie de *D. merriami* basándose en sus similitudes electroforéticas y morfológicas.

Son escasos los trabajos donde se comparan cariotipos y enzimas, en particular en zonas aisladas o separadas dentro del grupo de los roedores y murciélagos, por ejemplo en el quiróptero *Macrotus* en las islas de Jamaica y Haití, en la República Mexicana y parte de Arizona a través del análisis cariotípico y enzimático de 21 loci, encontraron que a nivel de cromosómico se presentó una zona central y zonas de dispersión hacia el norte y hacia las islas, y mediante el análisis enzimático se encontró que este grupo muestra un grado de heterocigocidad alto comparado con otras poblaciones y que para 20 de los 21 loci el porcentaje de polimorfismo sí era bajo de 13 % y la heterocigocidad de 95 % indicando variación en las poblaciones de las islas.

En conclusión existen dos distintas especies de *Macrotus*, *M. californicus* y *M. waterhousii* de la República Mexicana que son coespecíficas con las de las islas Antillanas (Greenbaum y Baker, 1976).

Berry (1986) analizó a mamíferos pequeños de las islas Británicas en donde el autor hace énfasis en el efecto fundador ya que menciona que dependiendo de que las poblaciones colonizaron las islas o si fue una especie relicto, similar a la población original y del número de organismos que la colonizaron. Aunque en general las poblaciones de las islas tienen bajo promedio de heterocigocidad en comparación con sus especies hermanas de tierra firme.

Smith *et al.* (2000) realizaron la comparación del cariotipo bandedo tanto G como C en especies de *Peromyscus* de las islas del Golfo de California, con el objetivo de realizar un análisis sistemático de estos grupos y realizar modificaciones o ajustes en la taxonomía de estas especies aisladas.

La variación electroforética de 25 loci en nueve especies de *Peromyscus* del suroeste de Estados Unidos, Sonora, Baja California e islas del Golfo de California, mostró que *P. eremicus* representa dos tipos distintos de acuerdo a su distribución uno hacia el norte y otro al oeste; *P. merriami* es genéticamente distinto de la especie simpátrica *P. eremicus* del este; las poblaciones insulares *P. guardia*, *P. interparietalis*, *P. dickeyi* y dos subespecies de *P. insularis* de *P. eremicus* son similares a *P. eremicus* del oeste probablemente tienen un antecesor común reciente. Todas las poblaciones insulares presentan baja variabilidad y heterocigocidad por ser poblaciones pequeñas (Avice *et al.*, 1973).

Avise *et al.* (1974a) realizaron el análisis de 21 loci en 275 individuos de especies del grupo de *Peromyscus boylii* desde Honduras hasta California con énfasis en sus implicaciones sistemáticas, donde examinan la variación de especies del grupo encontrando que a pesar de estar separadas en promedio 3000 kilómetros no se presenta variación entre este grupo y si se encuentra similitud con la especie *P. stephani* del Golfo de California a quien debido a que comparte características con este grupo se propone que se separe del grupo *Haplomylomys* y se incorpore al grupo *boylii*.

Con respecto a los trabajos realizados en poblaciones de *C. spinatus* cuya distribución está restringida a las islas y a la Península de Baja California han sido aislados, por lo que se desconocen aspectos relacionados con los procesos de especiación que han sufrido como parte de los eventos de aislamiento ocurridos en los organismos con distribución discontinua.

Asimismo, la homologación de los cromosomas utilizando bandas cromosómicas permitirá comparar y contrastar los rearrreglos cromosómicos entre cuatro subespecies, de las poblaciones aisladas de la isla Espíritu Santo *C. spinatus lambi*, *C. s. bryanti* de la isla San José y dos poblaciones de su contraparte en la Península de Baja California de las subespecies *C. s. broccus* y *C. s. peninsulae*. Similarmente, el análisis de aloenzimas permitió identificar diferencias génicas entre las cuatro poblaciones y la especie de *C. rudinoris* para detectar el efecto del aislamiento en las poblaciones de las islas. El análisis de los resultados permitió la interpretación de la variación genética entre *Chaetodipus spinatus lambi*, *C. s. bryanti*, *C. s. broccus* y *C. s. peninsulae*

Por lo anteriormente descrito se esperaría que los resultados del análisis genético de las subespecies insulares (*C. s. lambi* y *C. s. bryanti*) reflejaran baja variabilidad y por tratarse de poblaciones pequeñas aisladas en contraste las subespecies de la Península (*C. s. broccus* y *C. s. peninsulae*) presentaran una mayor variabilidad y heterocigocidad por tratarse de poblaciones de mayor tamaño que las insulares.

OBJETIVOS

Describir, analizar y comparar el cariotipo convencional así como las bandas cromosómicas G y C de cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* con la finalidad de detectar los posibles cambios cromosómicos.

Estudiar las variaciones presentes en isoenzimas de cuatro subespecies de *C. spinatus* y la especie de *C. rudinoris* como grupo externo mediante la técnica de electroforésis en gel de almidón a fin de comparar sus frecuencias génicas, el equilibrio de sus poblaciones si muestran una variación compatible en poblaciones intraespecíficas y sus relaciones filéticas.

Por lo anteriormente descrito se esperaría que los resultados del análisis genético de las subespecies insulares (*C. s. lambi* y *C. s. bryanti*) reflejaran baja variabilidad y por tratarse de poblaciones pequeñas aisladas en contraste las subespecies de la Península (*C. s. broccus* y *C. s. peninsulae*) presentaran una mayor variabilidad y heterocigocidad por tratarse de poblaciones de mayor tamaño que las insulares.

OBJETIVOS

Describir, analizar y comparar el cariotipo convencional así como las bandas cromosómicas G y C de cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* con la finalidad de detectar los posibles cambios cromosómicos.

Estudiar las variaciones presentes en isoenzimas de cuatro subespecies de *C. spinatus* y la especie de *C. rudinoris* como grupo externo mediante la técnica de electroforésis en gel de almidón a fin de comparar sus frecuencias génicas, el equilibrio de sus poblaciones si muestran una variación compatible en poblaciones intraespecíficas y sus relaciones filéticas.

MATERIALES Y METODOS

Los individuos de las cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y de la especie *C. rudinoris* fueron colectados en 1994 y 1995 en el Estado de Baja California Sur: en Punta Coyote *C. s. broccus*, en Balandra *C. s. peninsulae* y *C. rudinoris*, en la Isla Espiritu Santo *C. s. lambi* y en la Isla San José *C. s. bryanti* (Figura 3). Punta Coyote se localiza a 73 Km NNW de La Paz a $24^{\circ} 36' N$ y $110^{\circ} 21' W$, Municipio de La Paz a una altitud de 50 m. Balandra se encuentra ubicado a 12 Km NE de La Paz a $24^{\circ} 18' N$ y $110^{\circ} 19' W$, Municipio de La Paz. La Isla San José se localiza al norte de la bahía de La Paz, separada de la Península por el canal que lleva su mismo nombre y situada entre los $24^{\circ} 52'$ y $25^{\circ} 06'$ de latitud norte y los $110^{\circ} 43'$ y $110^{\circ} 35'$ de longitud oeste. Mide aproximadamente 28 km de largo y 7.5 km de ancho, tiene una superficie de 194 km^2 con una elevación central de 633 metros sobre el nivel del mar. La Isla Espiritu Santo forma parte del extremo oriental de la Bahía de La Paz y esta separada seis kilómetros de la Península por el canal de San Lorenzo. Está ubicada en los $24^{\circ} 30'$ de latitud norte y los $110^{\circ} 21'$ de longitud oeste. Mide aproximadamente 19 km de largo y 5.5 de ancho con una superficie de 99 km^2 sus montañas llegan a una altura máxima de 595 metros sobre el nivel del mar. Asimismo esta isla esta separada de Isla Partida por un angosto y somero canal, que durante las mareas bajas permite la comunicación entre ellas (Moctezuma y Serrato, 1988).

Los individuos de *Chaetodipus rudinoris* utilizados en el análisis electroforético como grupo externo se colectaron en la localidad de Balandra al igual que *C. s. peninsulae*. Los 71 ejemplares de *Chaetodipus* fueron capturados vivos con

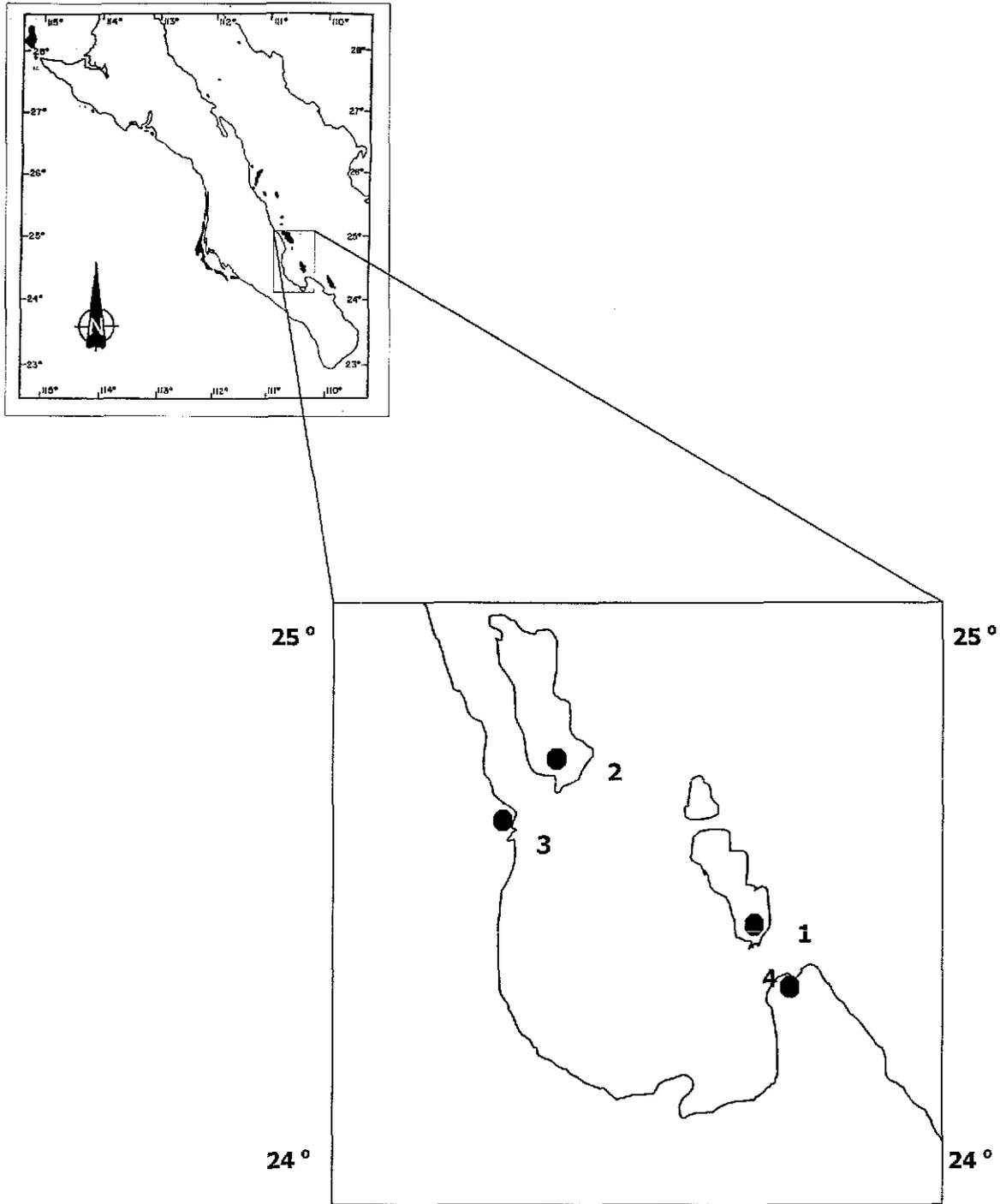


Figura 3.- Localidades de colecta de *Chaetodipus spinatus lambi* Isla Espíritu Santo (1), *C. s bryanti* Isla San José (2), en la península de Baja California *C. s broccus* (3) *C. s. peninsulae* y *C. rudinoris* (4; Álvarez y Patton, 1999; Hall, 1981).

trampas "Sherman" cebadas con una mezcla de maíz, avena y vainilla. Todos los ejemplares fueron depositados y catalogados en piel, esqueleto y tejidos congelados en la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM.

CARIOTIPOS

La obtención de preparaciones cromosómicas se llevó a cabo mediante la técnica de médula ósea propuesta por Baker *et al.* (1988), con algunas modificaciones. Se analizaron un total de 10 hembras y cinco machos de *Chaetodipus spinatus broccus*; ocho hembras y ocho machos de *C. s. peninsulae*; ocho hembras y seis machos de *C. s. lambi* y nueve hembras y siete machos de *C. s. bryanti*. Treinta y cinco minutos antes de ser sacrificados los roedores, se les inyectó por vía intraperitoneal una solución de Colchicina Microlab al 0.004% en una dosis de 0.1 ml por cada 10 g de peso.

Una vez transcurrido ese tiempo se sacrificaron los individuos por asfixia para extraer los fémures y las tibias en un período no mayor de cinco minutos. A continuación se eliminó el músculo y se cortaron las epífisis; se inyectó solución hipotónica de KCl 0.075 M a 37 °C en la cavidad medular con ayuda de una jeringa. Se colocó la médula en un tubo de centrifuga de extremo cónico que contenía 5 ml de solución hipotónica a 37° C. Se resuspendió con la misma jeringa.

Los tubos de centrifuga con tapón se incubaron en baño María a 37 °C durante 30 minutos, con un período de agitación suave cada 10 minutos aproximadamente. Una vez transcurrido este tiempo se centrifugaron las muestras a 800 revoluciones por minuto (rpm) durante 8 minutos, se eliminó el sobrenadante y se resuspendió con un

poco de líquido (KCl) en proporción al tamaño del botón celular para después ser resuspendidas en 3 ml de solución fijadora fría y recién preparada (Carnoy: metanol-ácido acético en proporción 3:1), la cual se aplicó cuidadosamente resbalando por la pared del tubo procurando que no cayera directamente sobre el botón celular. Se resuspendió suavemente, con fijador Carnoy, hasta que el botón celular se observó blanquecino.

Se procedió a la elaboración de las laminillas con los portaobjetos limpios y colocados previamente en agua fría, se dejaron caer tres gotas de material celular a una altura aproximada de 80 cm, se dejaron secar a temperatura ambiente y se tiñeron las laminillas con una solución de Giemsa líquida en proporción 1:50 (47 ml Agua, 2 ml Sol. Amortiguadora, 1 ml Giemsa líquida Sigma) durante cuatro minutos. A continuación se lavó con agua destilada, se dejó secar y se observó al microscopio de campo claro donde se seleccionaron los mejores campos para fotografiarlos. Se recortaron los cromosomas y se acomodaron por pares homólogos.

La obtención de las bandas cromosómicas G se llevó a cabo mediante la técnica de deGrouchy y Turleau (1977). Se utilizaron laminillas que tenían de 5 a 6 días de edad para obtener mejores resultados. Las preparaciones sin teñir se colocaron en una estufa de cultivo a 60 °C durante 16 horas para deshidratar los cromosomas y lograr un mejor patrón de bandas. Se sacaron y se dejaron enfriar a temperatura ambiente. Las laminillas se sumergieron en un vaso Coplin que contenía solución de Tripsina Difco 0.025% durante 150 ó 180 segundos ya que fueron los tiempos donde se obtuvo mejor tinción diferencial, la Tripsina disocia la heterocromatina. Se colocaron las laminillas en dos vasos Coplin que contenían solución amortiguadora de fosfatos de sodio (PBS),

durante 3 minutos en cada uno y en dos vasos Coplin con etanol al 70 y 95%. Se tiñeron inmediatamente, sin dejar secar, en dos colorantes Giemsa diluida en amortiguador de Sorensen 3 minutos y en colorante Wright con Sorensen 1:1 durante 3 minutos.

La elaboración de bandas C se llevó al cabo mediante la técnica de Summer *et al.* (1980) y de Arrighi y Hsu (1971); las preparaciones de cariotipos convencionales sin teñir se dejaron envejecer 5 o 6 días. Posteriormente se colocaron en un vaso Coplin con una solución saturada de Hidróxido de Bario a 45 °C durante un intervalo de 90 a 120 segundos. Se pasaron las preparaciones a HCl 0.2 N y posteriormente se lavó en agua destilada dejándose secar a temperatura ambiente.

Se colocaron las laminillas en una cámara húmeda con solución 2XSSC pH 7 y se le aplicaron 4 gotas de esta solución y un cubreobjetos en la parte central. Se incubó a 65 °C durante toda la noche. Se lavaron las laminillas en agua destilada y en 2 vasos Coplin durante 5 minutos conteniendo etanol al 70 y 95% respectivamente. Se tiñó con amortiguador de fosfatos en Giemsa al 4% durante 8 minutos, se enjuagó brevemente en agua destilada y se dejó secar a temperatura ambiente.

Posteriormente se fotografiaron los mejores campos, se recortaron las fotografías y se acomodaron por pares homólogos. Se hicieron las comparaciones de las bandas cromosómicas para la identificación de los rearrreglos cromosómicos.

ELECTROFORÉSIS

Una vez colectados los ejemplares se les extrajo inmediatamente después de realizar la técnica citogenética, el hígado, corazón y riñón y fueron depositados en nitrógeno líquido y trasladados al laboratorio a un ultracongelador de -80 °C hasta su procesamiento. Se analizaron un total de 70 ejemplares: 15 *Chaetodipus spinatus broccus*, 15 *C. s. bryanti*, 15 *C. s. lambi*, 15 *C. s. peninsulae* y como grupo externo 10 *C. rudinoris*.

-Obtención de muestras.

Los tejidos disectados se colocaron en una placa de cristal limpia y fría. Se cortaron con un bisturí en pequeños trozos para posteriormente ser homogeneizados

-Preparación de amortiguadores.

Los amortiguadores empleados fueron: Tris-Citrato II pH 8.0, Tris Citrato pH 7, Litio, Tris Malato pH 7.4 preparados según Selander *et al.* (1971); Harris y Hopkinson (1976; Cuadro 1).

-Homogeneización de tejidos.

Los tejidos de cada individuo se molieron con un taladro eléctrico (Black y Decker) con un pistilo de teflón, corazón y riñón juntos e hígado por separado. Se molieron los tejidos durante un tiempo aproximado de 90 segundos siempre en baño de hielo con la finalidad de evitar la desnaturalización de las enzimas.

-Centrifugación y almacenamiento de los extractos.

Los tejidos una vez molidos se colocaron en tubos de centrifuga, se les agregó 0.5 ml de solución homogenizadora preparada según Murphy *et al.* (1971) y Selander *et al.* (1971), se centrifugaron a una velocidad de 5,000 rpm y a una temperatura de

5 °C durante 10 minutos. Los extractos de los tejidos se almacenaron en un ultracongelador a una temperatura de -80 °C durante el tiempo en que se realizó el estudio.

-Enzimas analizadas y nomenclatura.

Se analizaron un total de 21 enzimas que fueron las más frecuentemente utilizadas para mamíferos. La nomenclatura y numeración de las aloenzimas siguen las normas establecidas por la International Union of Biochemistry y la Comisión de Enzimas (CE, 1984; Cuadro 2). Los tejidos y amortiguadores utilizados, así como los voltajes necesarios para analizar los 29 loci estudiados fueron los más frecuentemente utilizados por diversos autores que realizaron investigaciones sobre los heterómidos.

-Preparación del gel de almidón.

Se llevó al cabo la técnica de electroforesis horizontal usando gel de almidón de papa en proporción al 12%: 45 g de almidón Sigma en 375 ml de amortiguador (Cuadro 1) variando este de acuerdo al tipo de tinción que se pretendía realizar, agitando vigorosamente hasta obtener una mezcla homogénea para posteriormente ser calentado con un mechero hasta su ebullición. Una vez que se llegó al punto de ebullición se colocó en una bomba de vacío para eliminar el exceso de aire y eliminar las burbujas, posteriormente se vació en moldes de acrílico.

-Colocación de las muestras.

Una vez que el gel solidificó se tapó con plástico egapack y se almacenó en el refrigerador para que tuviera mejor consistencia y hasta el día siguiente se colocaron las muestras de los ejemplares a correr. Se cortó al gel en dos partes aproximadamente a unos 5 cm del origen y se separó en dos partes. En este sitio es

Cuadro 1 .- Enzimas y amortiguadores empleados para cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *Chaetodipus rudinoris* de Baja California Sur en tejidos de corazón y riñón.

AMORTIGUADOR	LOCUS
TRIS CITRATO pH 8.0	MDH-1,2 GLUD ME-1,2 AAT-1,2 IDH-1,2 LDH-1,2 ADH SDH MPI GD SOD-1
TRIS MALATO pH 7.4	FBP HK NP GPI
TRIS CITRATO pH 7.0	PGM
LITIO	EST-1,2 LA-1,2 LGG-1,2 PAP ALB

Cuadro 2 .- Lista de enzimas analizadas en cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *Chaetodipus rudinoris* de Baja California Sur, locus y número de enzima de acuerdo a la comisión de enzimas.

ENZIMA	SIGLAS	NÚMERO
ADENILATO KINASA	AK	2.7.4.3
ALCOHOL DESHIDROGENASA	ADH	1.1.1.1
ESTERASAS	EST	3.1.1.1
ENZIMA MALICA	ME	1.1.1.40
FOSFOGLUCOMUTASA	PGM	2.7.5.1
FRUCTOSA BIFOSFATASA	FBP	3.1.3.11
GLUCOSA FOSFATO ISOMERASA	PGI	5.3.1.9
GLUTAMATO OXIDASA TRANSAMINASA	AAT	2.6.1.1
GLUTAMATO DESHIDROGENASA	GLUD	1.4.1.3
HEXOKINASA	HK	2.7.1.1
ISOCITRATO DESHIDROGENASA	ICD	1.1.1.42
LACTATO DESHIDROGENASA	LDH	1.1.1.27
MALATO DESHIDROGENASA	MDH	1.1.1.37
MANOSA FOSFATO ISOMERASA	MPI	5.3.1.8
PEPTIDASAS A, C, B, D	PEPT-1,2	3.4.11-13
PURINA NUCLEOSIDA FOSFORILASA	NP	2.4.2.1
SORBITOL DESHIDROGENASA	SDH	1.1.1.14
SUPEROXIDO DESHIDROGENASA	SOD	1.15.1.

donde se colocaron las mechas de papel Whatman # 3 (10mm X 3mm) humedecidas con la solución del homogenizado de cada organismo que se iba a emplear en cada gel. Se colocó el mismo individuo al principio y al final del gel con la finalidad de corroborar que el corrimiento del gel se hiciera de manera homogénea.

El corrimiento de las aloenzimas se realizó empleando una fuente de poder de 500 volts, un soporte que fue el gel de almidón y un amortiguador iónico. Se colocó el gel de almidón en la cámara de electroforésis y con la fuente de poder se sometió a una corriente eléctrica procurando que nunca fuera superior a 75 mili amperes y corriendo a diferentes tiempos en un promedio de 14 a 16 horas, siempre de la noche a la mañana del siguiente día. La cámara se mantuvo dentro del refrigerador durante el corrimiento y además con una charola con hielo sobre el gel para evitar el calentamiento.

-Corte del gel y tinción histoquímica.

Después del corrimiento de las aloenzimas cuando el colorante de referencia llegó al extremo del gel, se detuvo el corrimiento, se cortó el gel en seis rebanadas delgadas de 1 mm de grueso cada una, las cuales se colocaron en charolas de plástico donde se le añadió el sustrato y el reactivo correspondiente de acuerdo con la enzima que se deseaba teñir en cada rebanada. Se incubó en la oscuridad a 37 °C por un tiempo aproximado de 30 a 60 minutos. Una vez que aparecieron las bandas sobre el gel, se retiraron los reactivos de tinción y se agregó la solución fijadora consistente en una mezcla de ácido acético, metanol y agua destilada en proporción 1:5:5, respectivamente, durante 2 horas; para posteriormente lavar el gel con agua corriente.

-Registro de los resultados.

Una vez que el gel se encontró en el agua, se procedió al registro de la movilidad de enzimas en hojas con los formatos especiales, tomando en cuenta los criterios de migración del locus. El genotipo fue registrado con base en el desplazamiento que tuvieron las bandas sobre el gel, siguiendo el orden alfabético así, el alelo más anódico fue registrado con la letra "A" y así sucesivamente para los demás alelos siempre tomando en cuenta del más anódico al más catódico. Si los genotipos eran homocigotos se les asignaba la misma letra (AA, BB, etc.) y si eran heterocigotos AB, AC según correspondiera.

Una vez realizado el registro de la variación de las bandas, se procedió a fotografiar con película en blanco y negro Technical Pan Film, cada uno de los geles y se realizó la impresión en papel fotográfico Kodabrome IIRC. Posteriormente se realizaron los análisis genéticos en una computadora personal utilizando el programa BIOSYS (Swofford y Selander, 1989). Mediante este programa se calculó la variación genética de los 29 loci examinados, donde se obtuvieron la proporción de loci polimórficos y monomórficos, así como la presencia o ausencia de alelos fijos. La heterocigocidad también se calculó, así como el número de alelos por locus. Asimismo, se obtuvo el porcentaje total de diferenciación genética. Se obtuvieron los dendogramas uno con base en el coeficiente de Nei (1978); otro con la distancia genética de Rogers (1972) y el último utilizando el coeficiente de Cavalli-Sforza y Edwards (1967) por medio del método de agrupamiento UPGMA.

RESULTADOS

CARIOTIPOS

Se encontró en *Chaetodipus spinatus lambi* un número cromosómico diploide de 44 y número fundamental de 54 (Cuadro 3). Los cromosomas birrámeos fueron seis pares metacéntricos; y 15 pares de cromosomas monorrámeos telocéntricos de varios tamaños. El cromosoma sexual X es un submetacéntrico grande y el Y es un telocéntrico pequeño, no se observaron constricciones secundarias presentando este mismo patrón para las subespecies *C. s. bryanti*, *C. s. broccus* y *C. s. peninsulae* (Figuras 4, 5, 6 y 7).

Con respecto al patrón de bandas cromosómicas, *G Chaetodipus spinatus lambi* presentó en los autosomas grandes un patrón de bandas cromosómicas G que se caracterizó por presentar entre 3 y 6 bandas, las cuales ayudaron a la correcta identificación de los pares homólogos. Los cromosomas pequeños presentaron pocas bandas cromosómicas G, una y dos bandas por cromosoma, conservándose estas características para las subespecies *C. s. bryanti*, *C. s. broccus* y *C. s. peninsulae* (Figuras 8, 9, 10, 11). Al realizar la comparación de bandas cromosómicas G entre las cuatro subespecies de *C. spinatus* no se observaron diferencias en el complemento cromosómico (Figura 12).

Chaetodipus spinatus lambi presentó un patrón de bandas cromosómicas C, únicamente en el centrómero para todos los autosomas. En los cromosomas sexuales la heterocromatina constitutiva se presentó en mayor proporción que en los autosomas. Estas características se presentaron para las subespecies *C. s. bryanti*, *C. s. broccus* y *C. s. peninsulae* (Figuras 13, 14, 15 y 16).

Cuadro 3.- Comparación cromosómica entre cuatro poblaciones de *Chaetodipus spinatus* de Baja California Sur, México. 2n = Número diploide; NF = Número fundamental; m = metacéntrico; sm = submetacéntrico; t = telocéntrico; X = Cromosoma sexual X; Y = Cromosoma sexual Y; n = tamaño de muestra.

SUBESPECIES (LOCALIDAD)	2n	NF	m	t	X	Y	n
<i>Chaetodipus spinatus lambi</i> (Zona sur de Isla Espiritu Santo, Municipio La Paz, Baja California Sur, 10 m)	44	54	6	15	sm	t	15
<i>Chaetodipus spinatus bryanti</i> (Zona oeste de Isla San José, Municipio La Paz, Baja California Sur, 5 m)	44	54	6	15	sm	t	16
<i>Chaetodipus spinatus peninsulae</i> (Balandra, 12 Km NE La Paz, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m)	44	54	6	15	sm	t	14
<i>Chaetodipus spinatus broccus</i> (Punta Coyote, 73 Km NNW La Paz, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m)	44	54	6	15	sm	t	16

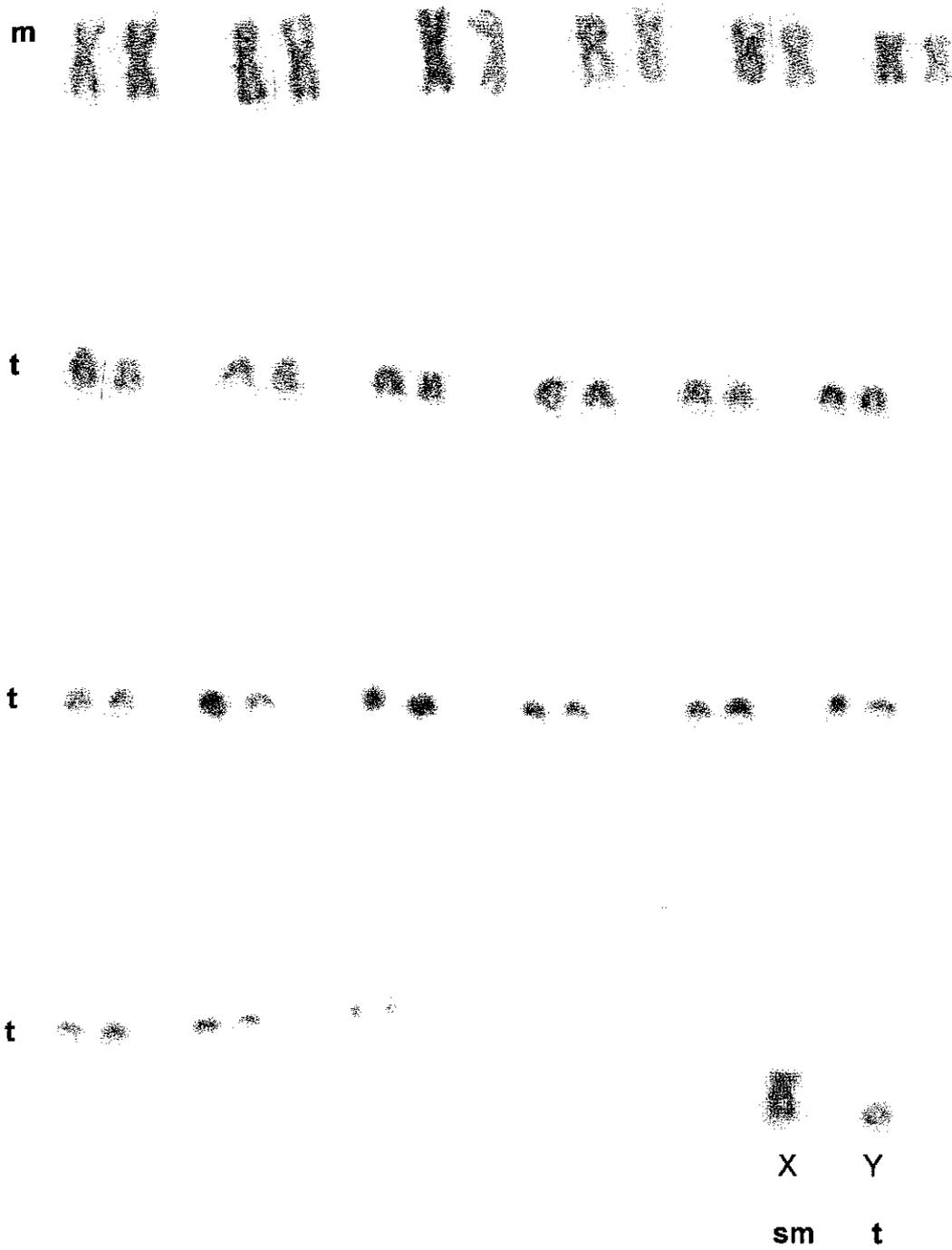


Figura 4.- Cariotipo convencional de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus lambi* de la zona sur Isla Espíritu Santo, Municipio La Paz, Baja California Sur, 10 m; (CNMA – 20135), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

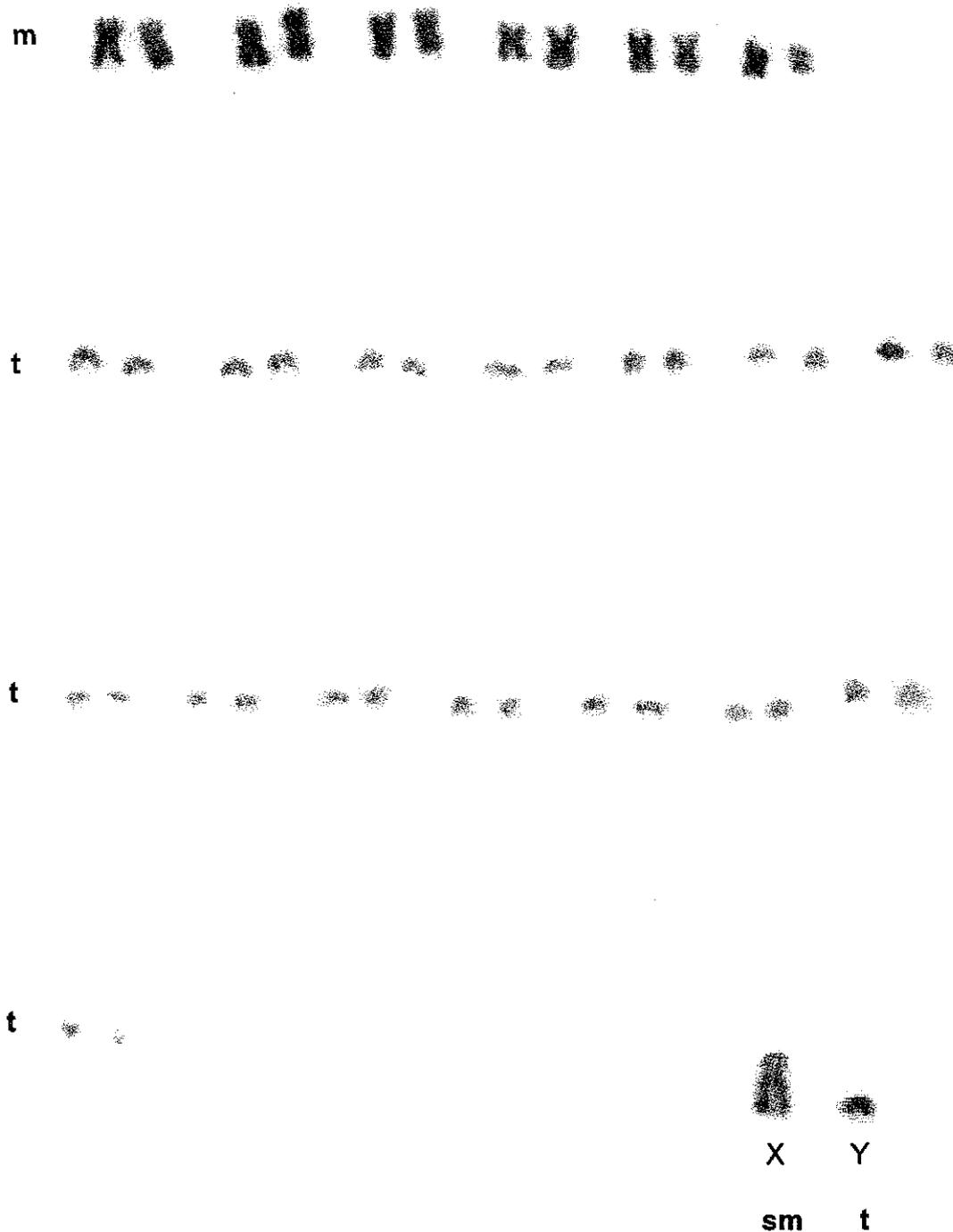


Figura 5.- Cariotipo convencional de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus bryanti* de la zona oeste de Isla San José, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m; (CNMA – 220203), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

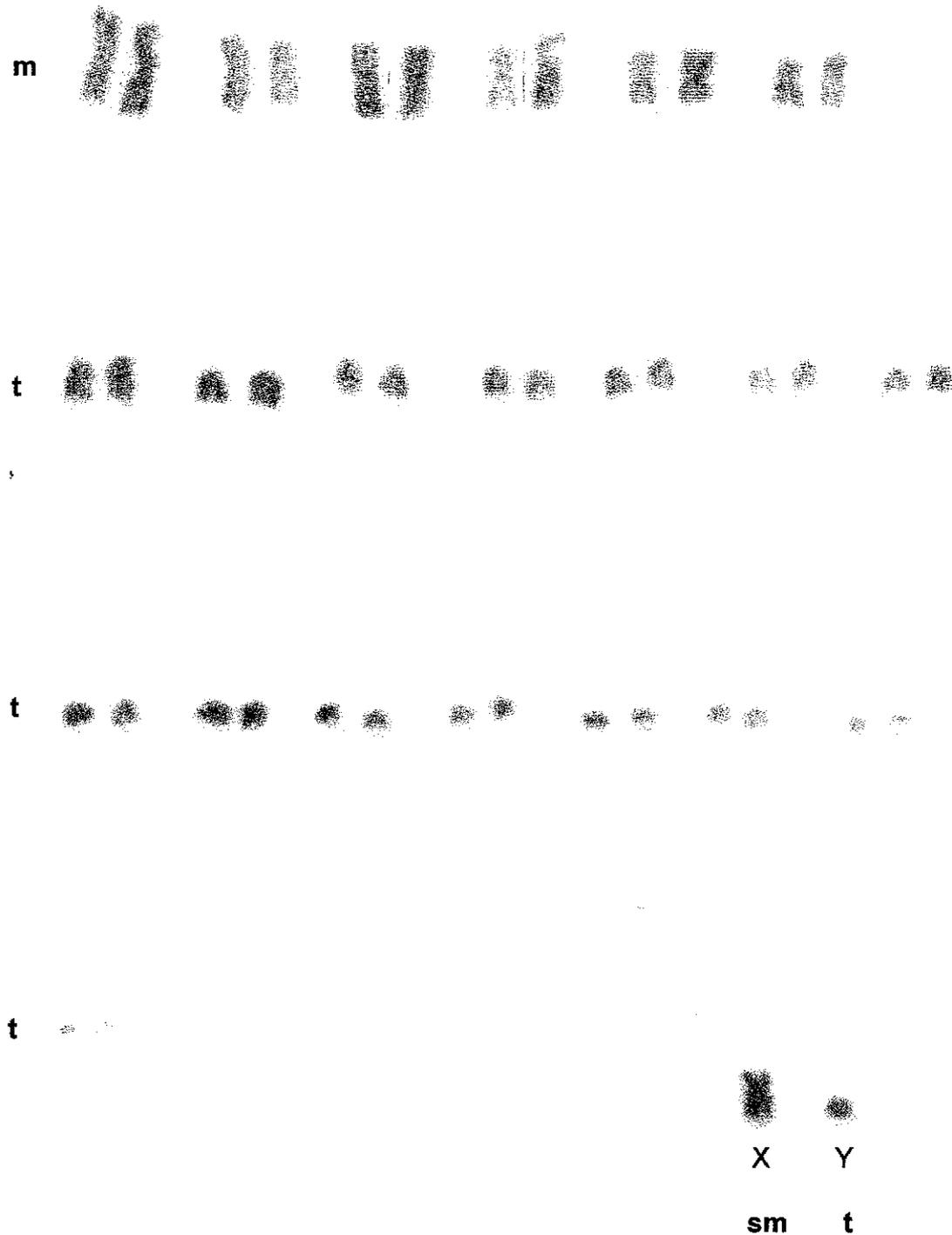


Figura 6.- Cariotipo convencional de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus peninsulae* de Balandra, 12 Km NE de La Paz, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m; (CNMA – 20251), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

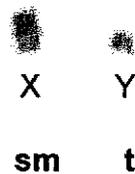


Figura 7.- Cariotipo convencional de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus broccus* de Punta Coyote, 73 Km NNW de La Paz, Municipio La Paz, Baja California Sur, 10 m; (CNMA – 20135), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.



X Y

sm t

Figura 8.- Bandas cromosómicas G de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus lambi* de la zona sur Isla Espiritu Santo, Municipio La Paz, Baja California Sur, 10 m; (CNMA – 20135), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

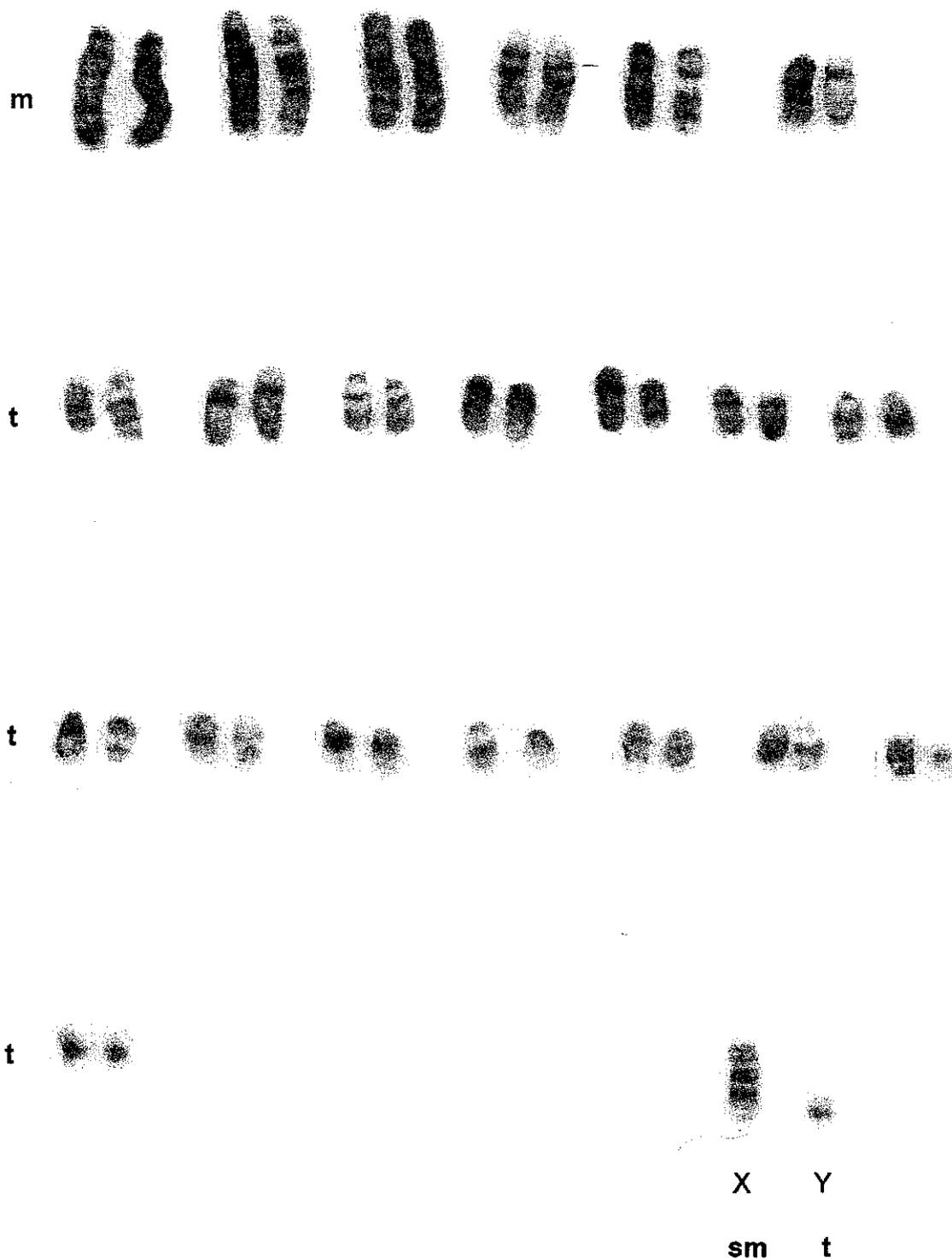


Figura 9.- Bandas cromosómicas G de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus bryanti* de la zona oeste de Isla San José, Municipio La Paz, Baja California Sur, 5 m; (CNMA – 20203), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

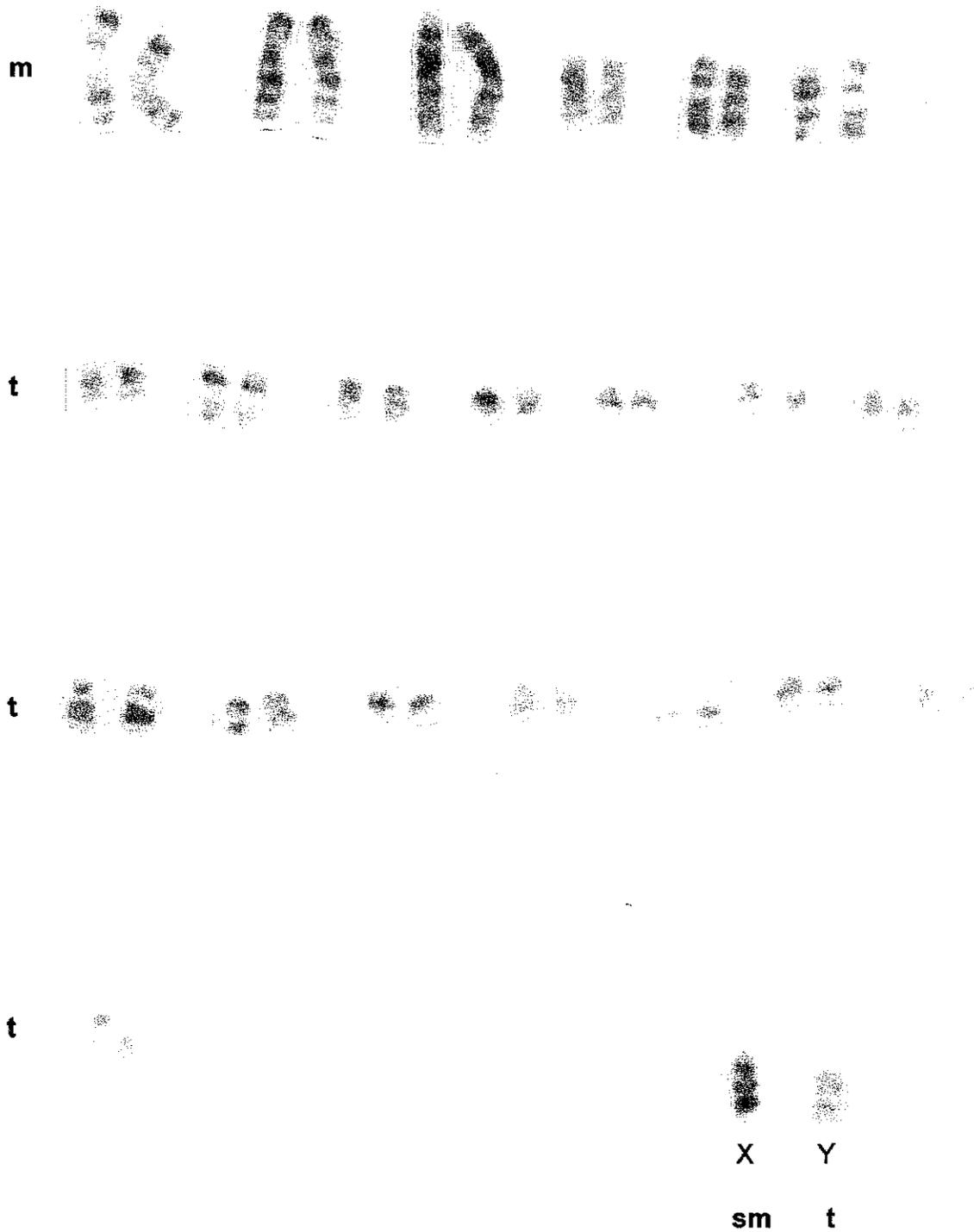


Figura 10.- Bandas cromosómicas G de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus peninsulae* de Balandra, 12 Km NE de La Paz, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m; (CNMA – 20251), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.



X Y
sm t

Figura 11.- Bandas cromosómicas G de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus broccus* de Punta Coyote, 73 Km NNW La Paz, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m; (CNMA – 20327), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

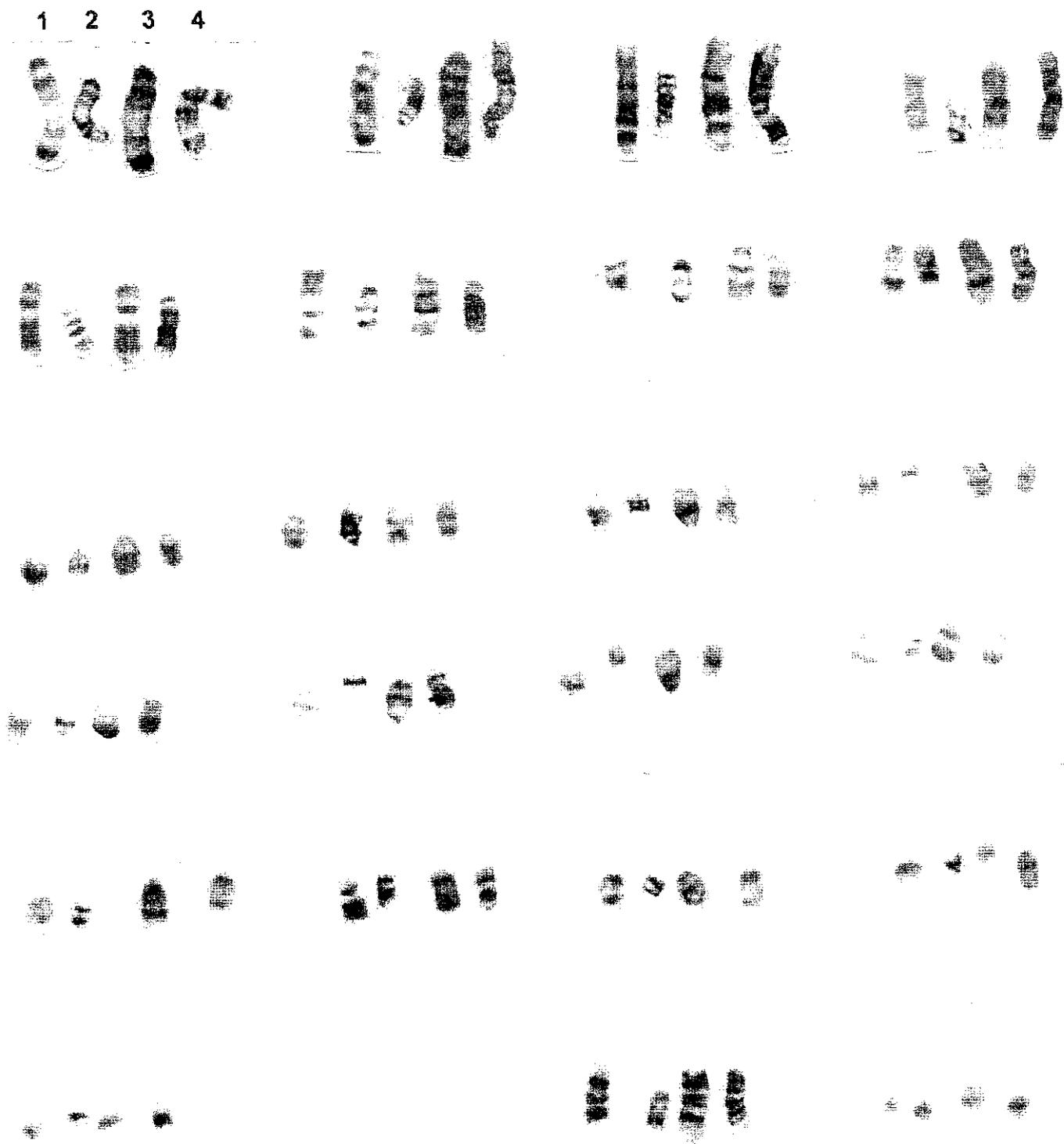


Figura 12.- comparación de bandas cromosómicas G entre cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* de Baja California. De izquierda a derecha: 1. *C. s. peninsulae*, 2. *C. s. lambi*, 3. *C. s. bryanti* y 4. *C. s. broccus*.

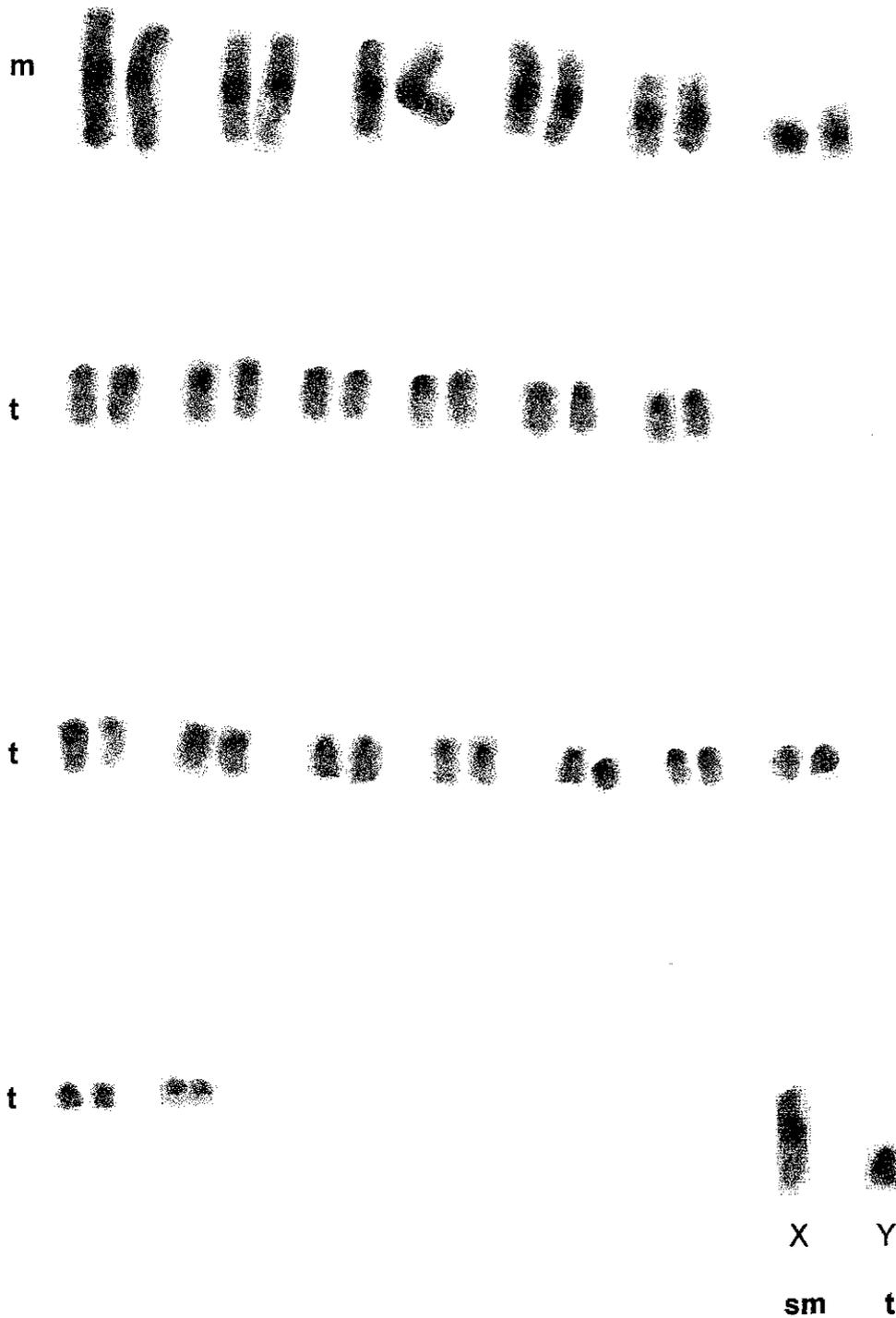


Figura 13.- Bandas cromosómicas C de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus lambi* de la zona sur de Isla Espíritu Santo, Municipio La Paz, Baja California Sur, 10 m; (CNMA – 20135), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

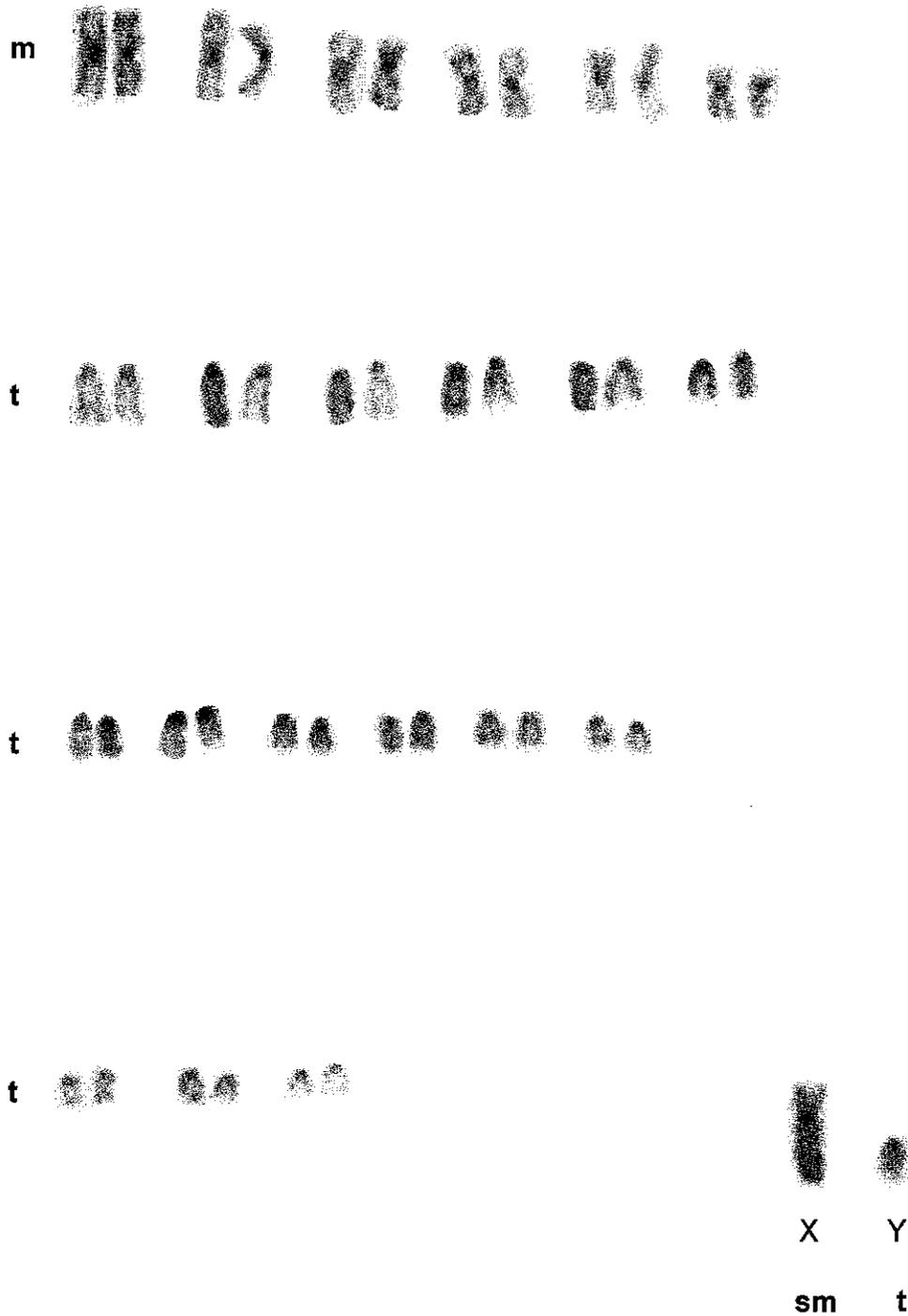


Figura 14.- Bandas cromosómicas C de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus bryanti* de la zona oeste de Isla San José, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m; (CNMA – 20203), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

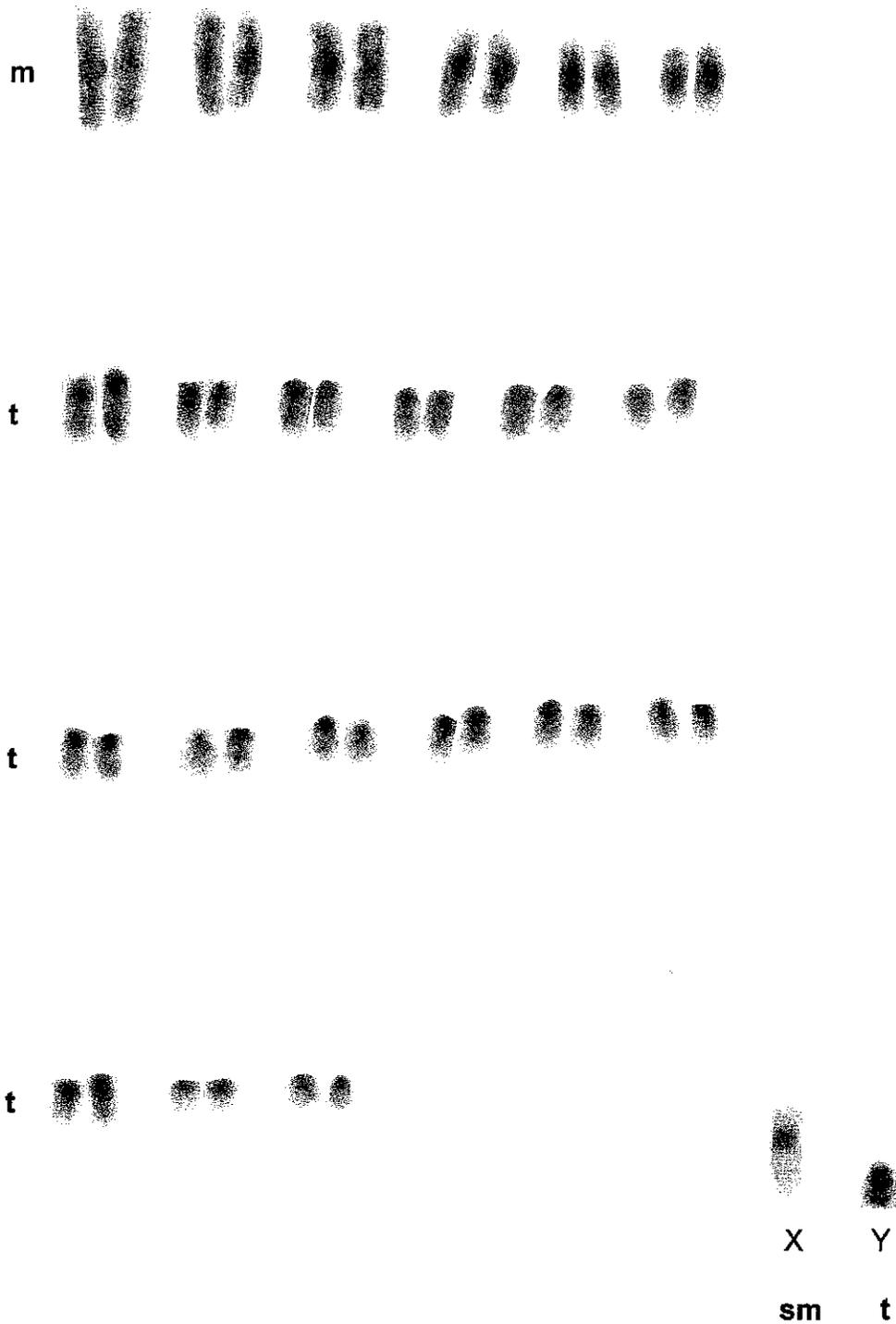


Figura 15.- Bandas cromosómicas C de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus peninsulae* de Balandra, 12 Km NE de La Paz, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m; (CNMA – 20251), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

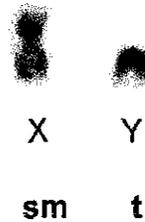


Figura 16.- Bandas cromosómicas C de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus broccus* de Punta Coyote, 73 Km NNW La Paz, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m; (CNMA – 20327), m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

ELECTROFORÉISIS

Se analizaron un total de 29 loci de las cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* así como para la especie *Chaetodipus rudinoris* (Cuadro 4). Se encontraron 22 loci polimórficos (AAT-1, AAT-2, MDH-1, GLUD, IDH-1, IDH-2, GD, LDH-1, LDH-2, ME-1, ME-2, HK, NP, MPI, SDH-1, LA-1, LGG-1, PAP, EST-1, EST-2, ALB y GPI) y 7 monomórficos (MDH-2, FBP, ADH, SOD-1, PGM, LA-2 y LGG-2; Cuadro 5). El locus más polimórfico fue MPI con cinco alelos (Figura 17). El porcentaje promedio de loci polimórficos con un criterio de 95 % fue de 48.28 donde *C. s. peninsulae* presentó un valor mínimo de 17.2 % y el porcentaje mayor para *C. rudinoris* con un porcentaje de 48.3 %. La heterocigocidad media encontrada fue de 0.024 en donde, *C. s. lambi* presentó el valor más alto con 0.032 y *C. rudinoris* presentó el valor menor con 0.003. El promedio de alelos por locus fue 1.37 en donde, *C. rudinoris* presentó el valor más alto con 1.7 y los promedios mínimos *C. s. peninsulae* y *C. s. broccus* con 1.3 (Cuadro 6). Se presentaron 5 alelos fijos para la especie *Chaetodipus rudinoris* (AAT-2, LDH-1, LDH-2, SDH y LGG-2). Para las poblaciones analizadas de *C. spinatus* no se encontró ningún alelo fijo (Cuadro 5).

Se obtuvo una diferenciación genética significativa, al comparar las cuatro subespecies de *C. spinatus* y la especie *C. rudinoris*, como se puede observar en los resultados del análisis estadístico F se obtuvo un valor promedio de $F = 50.7 \%$ (F_{st} 0.507). De los 18 loci variables 11 resultaron ser significativamente diferentes. Cuando se elimina al grupo externo *C. rudinoris* el valor de F obtenido disminuye a $F = 12.6 \%$ (F_{st} 0.126) obteniéndose sólo 5 loci significativamente diferentes ($P > 0.05$; Cuadro 7).

Cuadro 4.- Genotipos de cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *Chaetodipus rudinoris* de Baja California Sur. Los genotipos están acomodados por columnas: 1. AAT-1, 2. AAT-2, 3. MDH-1, 4. MDH-2, 5. GLUD, 6. IDH-1, 7. IDH-2, 8. LDH-1, 9. LDH-2, 10. GD, 11. FBP, 12. ME-1, 13. ME-2, 14. ADH, 15. SOD-1, 16. HK, 17. PGM-1, 18. NP, 19. MPI, 20. SDH, 21. LA-1, 22. LA-2, 23. LGG-1, 24. LGG-2, 25. PAP, 26. EST-1, 27. EST-2, 28. ALB y 29. GPI. Ejem = Número de catálogo personal del ejemplar (FAC).

Chaetodipus spinatus lambi

Ejem	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
00523	AA	AA	AA	AA	AB	BB	BB	AA	AA	AB	AA	AA	AA	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00524	AA	AA	AA	AA	AB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	AA	AA	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00525	AA	AA	AA	AA	AB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	AA	BB	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00526	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	AA	BB	AA	AA	AA	BB	CC	AA	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00527	AA	AA	AA	AA	AB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	AA	BB	AA	AA	AA	BB	CC	AA	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00528	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	AA	BB	AA	AA	AA	AA	AB	BB	BB	AA	
00529	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	AA	BB	AA	AA	AA	AA	CC	BB	BB	AA	
00530	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CC	AA	BB	AA	AA	AA	AA	CC	BB	BB	AA	
00531	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AB	AA	BB	AA	AA	AA	AA	BC	BB	BB	AA	
00532	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CD	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00533	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	CC	BB	BB	BB	AA	
00534	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AB	BB	BB	AA	
00603	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AB	BB	BB	AA	
00604	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AB	BB	BB	AA	
00703	AA	AA	AB	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CE	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AB	BB	BB	AA	
00704	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	

Chaetodipus spinatus bryanti

Ejem	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
00551	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BC	AA	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	AA	CC	AA	
00550	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BC	AA	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00625	AA	AA	AA	AA	AB	BB	BB	AA	AA	BC	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00628	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00629	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00630	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00631	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00635	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	
00638	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	
00639	AA	AA	AA	AA	BB	AB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	
00640	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BC	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	AA	BB	AA	
00641	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BC	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	AA	BB	AA	
00642	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	AA	BB	AA	
00643	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AC	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	AA	BB	AA	
00644	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CD	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	

Chaetodipus spinatus peninsulae

Ejem	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
00734	AA	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	
00735	AA	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00736	AA	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00737	AA	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	
00741	AA	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	
00747	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	
00748	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	
00749	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	

Cuadro 4.- Continuación.

Chaetodipus spinatus peninsulae

Ejem	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
00750	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AB	BB	AB	AA	
00754	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	
00755	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	
00756	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	
00757	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AB	BB	AA
00761	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	
00762	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	

Chaetodipus spinatus broccus

Ejem	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
00806	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AB	BB	BB	AA
00807	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA
00809	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA
00810	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA
00811	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CD	DD	BB	AA
00812	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CD	CC	BB	AA
00813	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CD	BB	BB	AA
00814	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CD	CC	BB	AA
00815	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	BB	CC	AA
00817	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BC	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA
00818	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	CC	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AB	BB	BB	AA
00819	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	CD	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	BB	BB	AA
00820	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	CD	BB	BB	AA
00822	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BD	BB	BB	AA
00823	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	AA	AA	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB	BB	BB	AA	AA	AA	BB	BC	BB	BB	AA

Chaetodipus rudinoris

Ejem	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
00620	BB	BB	AA	AA	BB	CC	CC	BB	BB	BB	AA	BC	CC	CC	AA	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB							
00621	BB	BB	AA	AA	CC	AA	AA	BB	BB	CC	AA	BB	CC	AA	AA	BB	AA	AA	BB	CC	CC	AA	BB	AA	AA	AA	AA	BB	BB
00622	BB	BB	AA	AA	CC	AA	AA	BB	BB	CC	AA	BB	CC	AA	AA	BB	AA	AA	BB	CC	BB	AA	BB	AA	AA	AA	BB	CC	AA
00934	AA	BB	AA	AA	BB	BB	AA	BB	BB	CC	AA	BB	BB	AA	AA	BB	AA	AA	BB	CC	BB	AA	BB	AA	AA	AA	BB	CC	BB
00956	AA	BB	AA	AA	BB	BB	AA	BB	BB	CC	AA	BB	BB	AA	AA	BB	AA	AA	CC	CC	BB	AA	BB	AA	AA	AA	BB	CC	AA
00979	BB	BB	AA	AA	CC	AA	AA	BB	BB	CC	AA	BB	CC	AA	AA	BB	AA	AA	BB	CC	CC	AA	BB	AA	AA	AA	AA	BB	AA
00980	AA	BB	BB	AA	BB	BB	AA	BB	BB	CC	AA	BB	BB	AA	AA	BB	AA	AA	CC	CC	CC	AA	BB	AA	AA	AA	BB	BB	AA
01000	AA	BB	BB	AA	BB	BB	AA	BB	BB	CC	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	CC	CC	CC	AA	BB	AA	AA	AA	BB	BB	AA
01001	AA	BB	BB	AA	AA	BB	BB	BB	BB	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	DD	CC	CC	AA	BB	AA	AA	AA	BB	BB	AA
01015	AA	BB	BB	AA	AA	BB	BB	BB	BB	BB	AA	BB	BB	AA	AA	AA	AA	AA	DD	CC	CC	AA	BB	AA	AA	AA	BB	BB	AA

Cuadro 5.- Enzimas y frecuencias alélicas para los 29 loci entre cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *Chaetodipus rudinoris* de Baja California Sur.

Locus	<i>Chaetodipus spinatus bryanti</i>	<i>Chaetodipus spinatus peninsulae</i>	<i>Chaetodipus spinatus broccus</i>	<i>Chaetodipus spinatus lambi</i>	<i>Chaetodipus rudinoris</i>
AAT-1					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	0.60
b					0.40
AAT-2					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	
b					1.00
MDH-1					
a	1.00	1.00	1.00	0.97	0.60
b				0.03	0.40
MDH-2					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
GLUD					
a	0.03	0.33		0.12	0.20
b	0.97	0.67	1.00	0.88	0.50
c					0.30
IDH-1					
a	0.03				0.30
b	0.97	1.00	1.00	1.00	0.60
c					0.10
IDH-2					
a			0.27		0.70
b	1.00	1.00	0.73	1.00	0.20
c					0.10
LDH-1					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	
b					1.00
LDH-2					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	
b					1.00
GD					
a	0.07			0.03	
b	0.83	1.00	1.00	0.97	0.30
c	0.10				0.70
FBP					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
ME-1					
a				0.31	0.10
b	1.00	1.00	1.00	0.69	0.90
ME-2					
a	0.13			0.12	0.10
b	0.87	1.00	1.00	0.88	0.60
c					0.30
ADH					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
SOD-1					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
HK					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	0.40
b					0.60

Cuadro 5.- Continuación.

Locus	<i>Chaetodipus spinatus bryanti</i>	<i>Chaetodipus spinatus peninsulae</i>	<i>Chaetodipus spinatus broccus</i>	<i>Chaetodipus spinatus lambi</i>	<i>Chaetodipus rudinoris</i>
PGM-1					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
NP					
a		0.07			1.00
b	1.00	0.93	1.00	1.00	
MPI					
a	0.10			0.03	
b	0.74	0.90	0.60	0.22	0.45
c	0.13	0.10	0.37	0.69	0.35
d	0.03		0.03	0.03	0.20
e				0.03	
SDH					
a				0.40	
b	1.00	1.00	1.00	0.60	
c					1.00
LA-1					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	0.30
b					0.70
LA-2					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
LGG-1					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	
b					1.00
LGG-2					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
PAP					
a	0.20	0.20	0.27	0.31	1.00
b	0.80	0.80	0.73	0.63	
c				0.06	
EST-1					
a	0.53	0.50	0.47	0.16	1.00
b	0.47	0.30	0.13	0.68	
c		0.20	0.20	0.16	
d			0.20		
EST-2					
a	0.33	0.03			0.30
b	0.67	0.97	0.80	1.00	0.70
c			0.13		
d			0.07		
ALB					
a		0.03			
b	0.93	0.97	0.93	1.00	0.70
c	0.07		0.07		0.30
GPI					
a	1.00	1.00	1.00	1.00	0.70
b					0.30

+

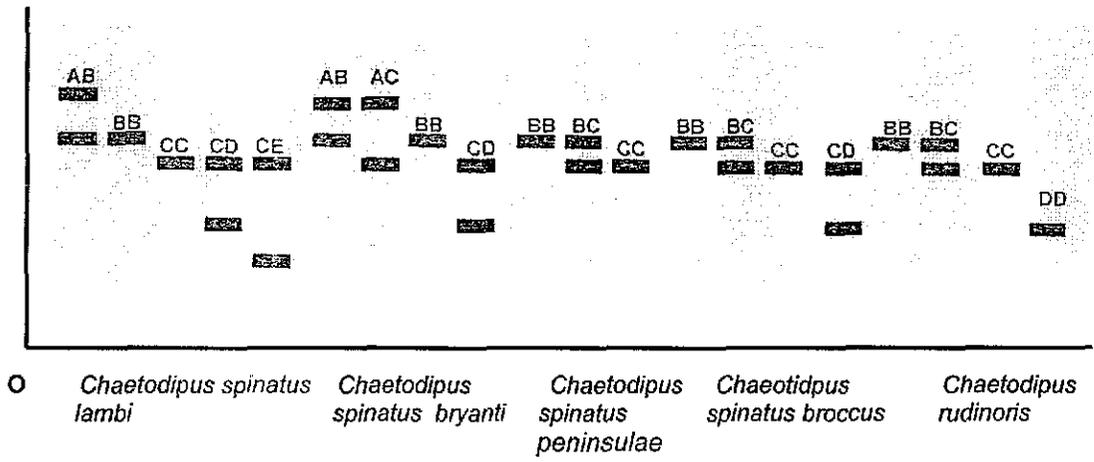


Figura 17.-Zimograma de la enzima Manosa Fosfato Isomerasa (MPI) en *Chaetodipus spinatus* y *Chaetodipus rudinoris* de Baja California Sur. Eje X = ejemplares; eje Y = movilidad. A B C = genotipos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 6.- Variabilidad genética entre cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *Chaetodipus rudinoris* de Baja California Sur. HDY-WBG= Hardy Weinberg.

EJEMPLARES	TAMAÑO DE MU ESTRA PROMEDIO POR LOCUS	PROMEDIO DE ALELOS POR LOCUS	PORCENTAJE DE LOCI POLIMÓRFICOS	HETEROCIGCCIDAD CONTEO DIRECTO	HDY-WBG
<i>Chaetodipus spinatus bryanti</i>	15	1.4	24.1	0.025	0.088
<i>Chaetodipus spinatus peninsulae</i>	15	1.3	17.2	0.009	0.065
<i>Chaetodipus spinatus broccus</i>	15	1.3	20.7	0.028	0.087
<i>Chaetodipus spinatus lambi</i>	15.9	1.5	24.1	0.032	0.105
<i>Chaetodipus rudinoris</i>	10	1.7	48.3	0.003	0.236

Cuadro 7.- Resultados del estadístico "F" de Wright (1965) para cada locus variable, considerando las cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *Chaetodipus rudinoris* de Baja California Sur. Las estimaciones de significancia de FST son indicadas por los valores de Chi-cuadrada (X²), * Diferencias significativas = P ≤ 0.05 G.L. = grados de libertad.

LOCUS	FST Todos	X ²	G.L.	FST Sin <i>Chaetodipus rudinoris</i>	X ²	G.L.
AAT-1	0.348	2.88	4			
AAT-2	1.000	18.72*	4			
MDH-1	0.314	3	4	0.024	1.12	3
GLUD	0.194	25.68*	4	0.156	23.45*	3
IDH-1	0.249	18.24*	4	0.025	1.15	3
IDH-2	0.504	30.48*	4	0.214	6.01	3
LDH-1	1.000	16.56	4			
LDH-2	1.000	6.12	4			
GD	0.486	111.36*	4	0.076	3.35	3
ME-1	0.195	79.92*	4	0.254	55.01*	3
ME-2	0.166	5.04	4	0.069	3.21	3
NP	0.926	43.92*	4	0.051	2.11	3
MPI	0.192	59.4*	4	0.232	17.23*	3
SDH	0.779	6.24	4	0.333	57.32*	3
LA-1	0.651	5.04	4			
LGG-1	1.000	43.92*	4			
PAP	0.376	59.4*	4	0.021	1.07	3
EST-1	0.245	6.24	4	0.122	16.7*	3
EST-2	0.150	23.11	4	0.165	4.68	3
ALB	0.139	17.3	4	0.026	1.13	3
GPI	0.255	55.04*	4			
MEDIA	0.507	30.36*	42	0.126	13.82*	21

Los resultados obtenidos mediante el análisis de Nei (1978) se separan en dos grandes grupos el primero comprendido por las subespecies de *C. spinatus* con una distancia entre ellas menor de 0.10 y el segundo formado por *C. rudinoris* con una distancia de 0.481 (Cuadro 8; Figura 18).

De las distancias genéticas resultantes del coeficiente de Cavalli-Sforza y Edwards (Cuadro 8; Figura 18) con la opción UPGMA, se obtuvieron resultados similares a los encontrados con el coeficiente de Rogers, en donde, las especies con mayor similitud son *C. s. bryanti* y *C. s. peninsulae* con una distancia genética de 0.132. La especie *C. rudinoris* se separa de las subespecies *C. spinatus* a una distancia de 0.531 (Figura 19).

Al calcular la distancia genética entre las cuatro subespecies con el coeficiente de Rogers (Rogers, 1972; Cuadro 8) se obtuvo una separación pequeña entre las cuatro subespecies de *C. spinatus* que debido a que están estrechamente relacionadas forman un grupo; como podría esperarse porque pertenecen a la misma especie. Donde *C. s. bryanti* se encuentra más relacionado con *C. s. peninsulae* a una distancia de 0.047 y *C. s. broccus* le sigue con la distancia de 0.050, *C. s. lambi* a la distancia de 0.084 con las tres subespecies anteriores. La especie *C. rudinoris* se separa como grupo externo a una distancia de 0.445 del grupo *C. spinatus* (Figura 20).

Cuadro 8. a).- Coeficiente de distancia de Nei (1978) abajo y Cavalli Sforza & Edwards (1967) arriba. b).- Coeficiente de distancia genética de Rogers (1972).

a)

EJEMPLARES	<i>Chaetodipus spinatus bryanti</i>	<i>Chaetodipus spinatus peninsulae</i>	<i>Chaetodipus spinatus broccus</i>	<i>Chaetodipus spinatus lambi</i>	<i>Chaetodipus rudinoris</i>
<i>Chaetodipus spinatus bryanti</i>	**	0.047	0.05	0.084	0.445
<i>Chaetodipus spinatus peninsulae</i>	0.008	**	0.05	0.084	0.445
<i>Chaetodipus spinatus broccus</i>	0.01	0.01	**	0.084	0.445
<i>Chaetodipus spinatus lambi</i>	0.027	0.027	0.027	**	0.445
<i>Chaetodipus rudinoris</i>	0.481	0.481	0.481	0.481	**

b)

EJEMPLARES	<i>Chaetodipus spinatus bryanti</i>	<i>Chaetodipus spinatus peninsulae</i>	<i>Chaetodipus spinatus broccus</i>	<i>Chaetodipus spinatus lambi</i>	<i>Chaetodipus rudinoris</i>
<i>Chaetodipus spinatus bryanti</i>	**				
<i>Chaetodipus spinatus peninsulae</i>	0.132	**			
<i>Chaetodipus spinatus broccus</i>	0.152	0.1521	**		
<i>Chaetodipus spinatus lambi</i>	0.177	0.177	0.177	**	
<i>Chaetodipus rudinoris</i>	0.531	0.531	0.531	0.531	**

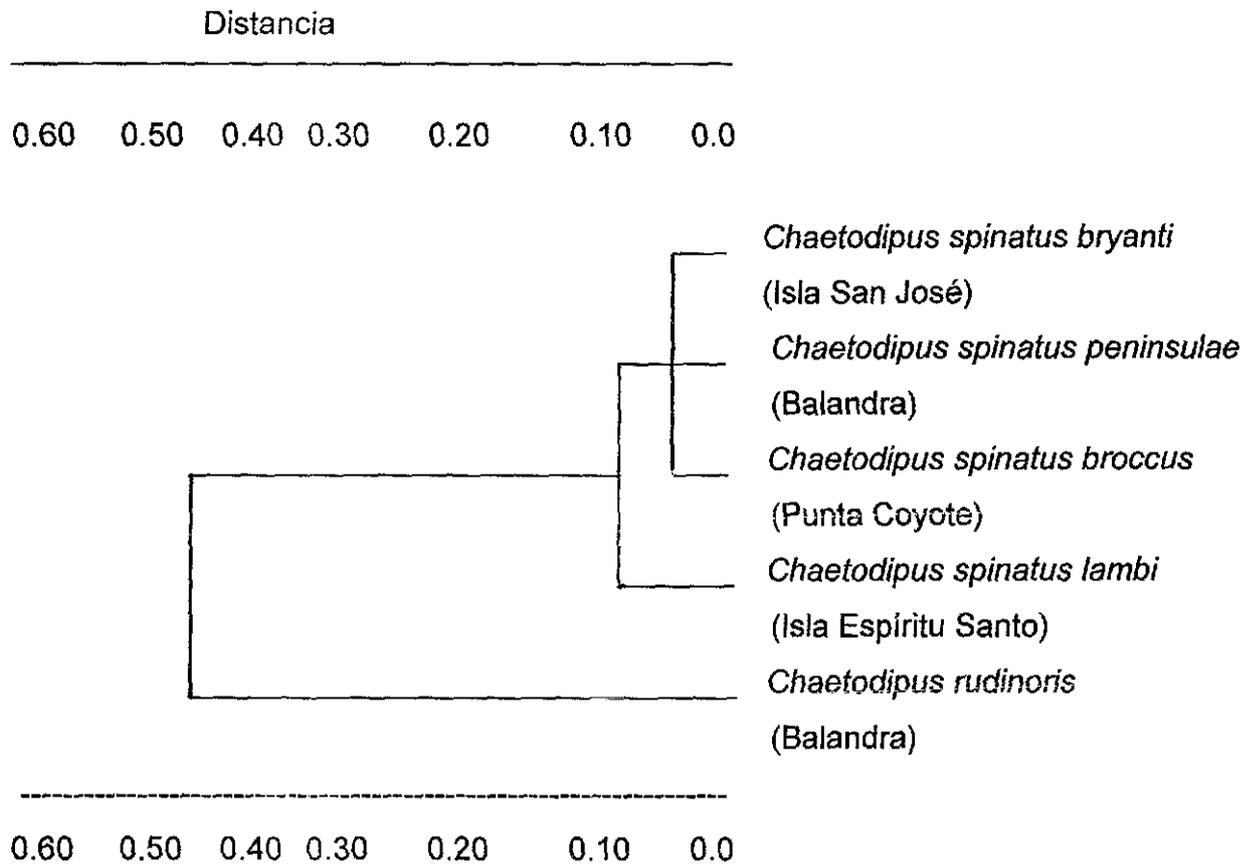


Figura 18.- Relaciones genéticas entre las cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *Chaetodipus rudinoris* de Baja California Sur, empleando los valores de distancia del coeficiente de Nei (1978) por el método de agrupamiento UPGMA. La correlación cogenética $r = 1.00$

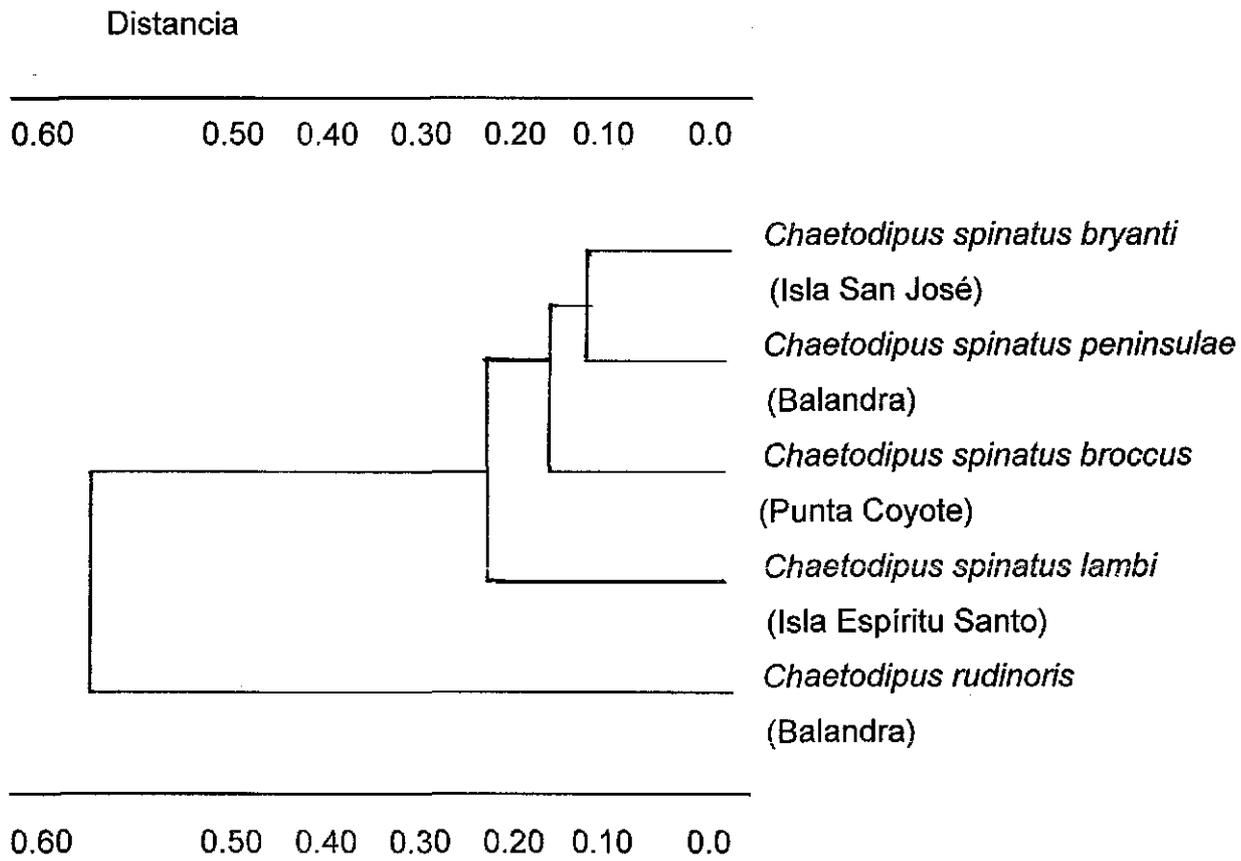


Figura 19.- Relaciones genéticas entre las cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *Chaetodipus rudinoris* de Baja California Sur, empleando los valores de distancia del coeficiente de Cavalli-Sforza & Edwards (1967) por el método de agrupamiento UPGMA. La correlación cofenética $r = 0.999$

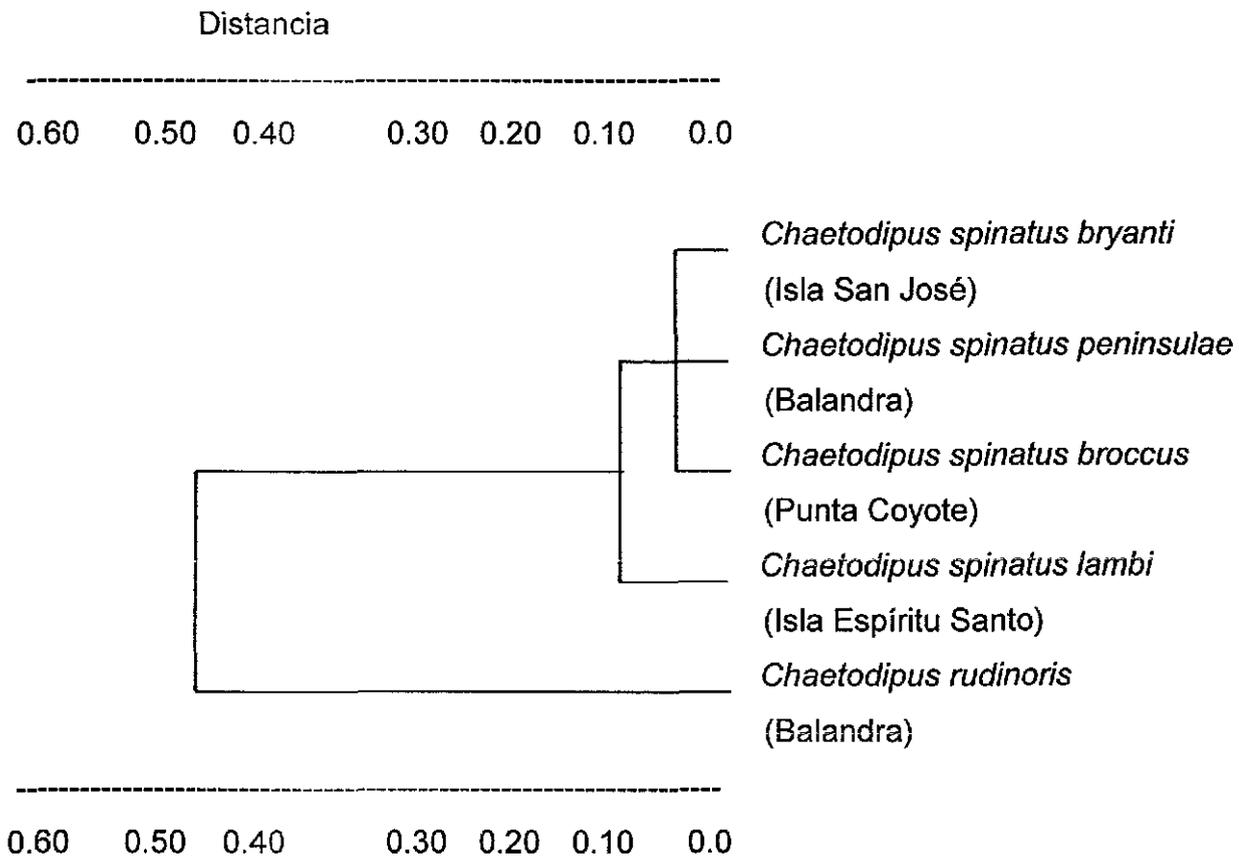


Figura 20.- Relaciones genéticas entre las cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *Chaetodipus rudinoris* de Baja California Sur, empleando los valores de distancia del coeficiente de Rogers (1972) por el método de agrupamiento UPGMA. La correlación cofenética $r = 1.00$

DISCUSIÓN

Los cariotipos convencionales de cada una de las cuatro subespecies analizadas de *Chaetodipus spinatus* confirman el mismo $2n = 44$, han sido en estudios previos para el género descritos por Genoways y Brown (1993). Se trata del mismo complemento cromosómico que otros géneros de heterómidos el cual oscila entre $2n = 34$ y $2n = 56$, similares en tamaño y morfología. Con relación a los números fundamentales (NF), es decir, el número total de brazos de los autosomas, sin considerar los brazos correspondientes al par cromosómico sexual, las cuatro subespecies analizadas (*C. s. broccus*, *C. s. bryanti*, *C. s. peninsulae* y *C. s. lambi*) presentan un NF = 54 y un sistema XX/XY constituido por un cromosoma sexual X telocéntrico y el Y submetacéntrico, similar a lo descrito para todas las subespecies del género por Patton y Rogers (1993a).

No se presentaron diferencias morfológicas en el complemento cromosómico al comparar las cuatro subespecies ya que por estudios previos se sabe que los heterómidos son muy conservadores, siendo las especies *C. rudinoris* y *C. goldmani* las únicas especies del género cromosómicamente polimórficas (Patton y Rogers, 1993a). Por lo tanto, los números cromosómicos diploides y los números fundamentales obtenidos en los cariotipos convencionales, no apoyan la hipótesis planteada de que las poblaciones insulares podrían presentar más cambios que las peninsulares.

El patrón de bandas cromosómicas G en los cromosomas grandes de las cuatro subespecies analizadas *C. s. broccus*, *C. s. bryanti*, *C. s. peninsulae* y *C. s. lambi* presenta 5 y 6 bandas, en tanto los pequeños tienen una y dos bandas. Estas características fueron consistentes, por lo que no se logró identificar ningún rearrreglo cromosómico, tanto en poblaciones aisladas de las islas como en poblaciones de la

Península. Esto contrasta con los resultados mencionados por Patton y Rogers (1993a) donde ellos proponen que los posibles rearrreglos cromosómicos que ocurren en el género se basan principalmente en fusiones, fisiones y en menor proporción inversiones pericéntricas y adiciones. Si se considera que las poblaciones de la Península son de mayor tamaño que las poblaciones de las islas, entonces se puede hacer mención que el tamaño poblacional y el aislamiento no son factores determinantes en las modificaciones cromosómicas de los organismos de poblaciones insulares a nivel del complemento cromosómico G, en *C. spinatus*.

Con respecto a la heterocromatina se encontró únicamente en la región centromérica en los complementos cromosómicos de las cuatro subespecies analizadas de *C. s. broccus*, *C. s. bryanti*, *C. s. peninsulae* y *C. s. lambi*. La región de los telómeros no presentó distribución de heterocromatina, lo que coincide con otras especies tales como: *C. goldmani*, *C. intermedius* y *C. californicus* (Patton y Rogers 1993a). Por lo tanto, el estudio de las bandas C tampoco produjo evidencias de diferenciación cromosómica entre poblaciones aisladas de *C. spinatus*, lo cual no apoya la hipótesis propuesta al inicio de este trabajo, con respecto a la diferenciación insular.

Cabe hacer mención que no se han realizado estudios comparativos a nivel de bandas cromosómicas C, siendo este el primer trabajo donde se hace una descripción de la heterocromatina constitutiva en subespecies de *C. spinatus* de las islas y de la Península, por lo que, se sugeriría hacer estudios comparativos a nivel de bandas cromosómicas C en todas las subespecies.

A nivel citogenético ($2n$, NF, bandeo cromosómico G y C), no se presentaron variaciones, que muestren al aislamiento de las subespecies de *C. spinatus* como factor

determinante en la estructura del complemento cromosómico.

Con respecto al análisis electroforético de los 29 loci examinados se encontró un mayor número de loci polimórficos que de monomórficos, 22 y 7 respectivamente, siendo el más polimórfico MPI con cinco alelos. En comparación con las cuatro subespecies analizadas *C. s. broccus*, *C. s. bryanti*, *C. s. peninsulae* y *C. s. lambi*, donde no se encontraron alelos fijos o exclusivos aun tratándose de poblaciones con distribución peninsular e insular, se encontraron cinco alelos fijos para *C. baileyi*.

Como medida de variación genética se calculo el porcentaje de loci polimórficos para las cuatro subespecies estudiadas y se obtuvo un valor similar para ejemplares de las islas (*C. s. bryanti*: 24.1, Isla San José y *C. s. lambi*: 24.1, Isla Espiritu Santo) y un porcentaje menor para las subespecies de la Península (*C. s. peninsulae*: 17.2 y *C. s. broccus*: 20.7). Entonces, el porcentaje de loci polimórficos encontrados en las subespecies que se distribuyen en las islas es mayor que para las poblaciones de la Península lo cual no apoya la hipótesis de trabajo en cuanto a que se esperaría menor diversidad genética en poblaciones isleñas. Contrariamente a los valores de loci polimórficos que presentan *Dipodomys insularis* (6.1, Isla San José), *Dipodomys merriami* (18.2) y *Dipodomys nitratoides* (12.1), estas dos últimas se distribuyen en la Península (Best y Janecek, 1992), en donde se muestra una menor proporción de loci polimórficos en la especie de la isla que en las especies peninsulares.

C. s. lambi de la Isla Espiritu Santo se considera como la subespecie más variable genéticamente por presentar mayor número de alelos por locus (1.5) y mayor porcentaje de loci polimórficos (24.1). Asimismo, *C. s. peninsulae* de Balandra, es la menos variable por tener 1.3 alelos por locus y el menor porcentaje de loci polimórficos

(17.2). Si comparamos estos resultados con los obtenidos por Patton y Rogers (1993b) donde ellos mencionan que analizando una muestra de 2 poblaciones de *C. spinatus* con 28 loci, obtuvieron un promedio de alelos por locus de 1.10 y en el porcentaje de loci polimórficos se puede observar un comportamiento similar al encontrado en *C. spinatus* en el presente estudio.

El hecho de que *C. s. peninsulae* presente pocos alelos por locus y menor porcentaje de loci polimórficos puede ser consecuencia de un aislamiento a lo largo de su evolución en un área restringida en la Península de Baja California. Esto puede ser resultado de los efectos de deriva genética.

Valores altos de *Fst* indican que posiblemente no exista flujo génico entre las taxa analizados y por lo tanto, existe una mayor probabilidad de diferencias genéticas. Considerando únicamente las cuatro subespecies los valores de *Fst* fueron muy bajos, lo que podría sugerir que no existe una alta probabilidad de diferenciación genética, debido a que los tiempos de separación y el aislamiento de las poblaciones no han sido factores determinantes en la diferenciación genética. Otros estudios han demostrado que los valores de *Fst* pueden ser afectados por barreras en el flujo génico y fijación de alelos alternativos (Hamilton y Kennedy, 1987). El promedio de *Fst* obtenido en el análisis de estos heterómidos en la presente investigación fue de 50%, incluyendo *C. baileyi*, estos resultados fueron similares a los encontrados en algunas poblaciones de tuzas con *Fst* = 41% (Patton y Yang, 1977). Por otro lado, sin considerar a *C. rudinoris* se obtiene un *Fst* = 12.6% que equivale a un valor más alto que el obtenido en los perritos de las praderas (*Cynomys*) con 10% (Chesser, 1983).

Los fenogramas derivados de las matrices de distancia (Nei y Cavalli-Sforza &

Edwards) demuestran mayor similitud entre las cuatro subespecies analizadas *C. s. broccus*, *C. s. bryanti*, *C. s. peninsulae* y *C. s. lambi*, sin presentar una separación o diferenciación genética marcada. Al realizar un análisis comparativo entre los fenogramas de distancias genéticas se encontraron las mismas relaciones de distancia para las subespecies analizadas, las cuales difieren sólo en los valores obtenidos para las distancias genéticas.

Por lo anterior se podría sugerir para estudios posteriores que se analizaran más muestras para determinar el comportamiento genético de todas las subespecies y aumentar el número de enzimas analizadas, así como poner énfasis en aquellas que para el grupo de los heterómidos presenten diferencias. Se deben también realizar estudios sobre el tamaño poblacional para determinar si son factores importantes la influencia de la deriva génica y la selección natural.

Tomando en cuenta los datos del análisis citogenético y los resultados de electroforésis se encontró una similitud tan amplia entre las cuatro subespecies de *C. spinatus*, que indica que no existe una diferenciación genética, por lo que no han sufrido cambios determinantes entre ellas. Por lo anterior se rechaza la hipótesis planteada de que las poblaciones de las islas presentaran mayores diferencias que las de la Península.

CONCLUSIONES

Los estudios cromosómicos demuestran que no existe variación entre las cuatro subespecies analizadas de *Chaetodipus spinatus*, mientras que el análisis electroforético indica variación mínima o nula.

Las hipótesis iniciales no fueron sostenidas por los datos de la diferenciación esperada tanto genética como enzimática. Por lo tanto, las herramientas genéticas indican que el aislamiento geográfico y temporal no ha producido la diferenciación esperada en las poblaciones examinadas.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Castañeda, S. T. y J. L. Patton. 1999. Mamíferos del Noroeste de México. Editores Universidad de California y Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 580 pp.
- Arrighi, F. E. y T. C. Hsu. 1971. Localization of heterochromatin in human chromosomes. *Cytogenetics*. 10:81-86.
- Avise, J. C. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Systematic Zoology*. 465-481.
- Avise, J. C., M. H. Smith, R. K. Selander, T. E. Lawlor y P. R. Ramsey. 1974. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Insular and mainland species of the subgenus *Haplomylomys*. *Systematic Zoology*. 23:226-238.
- Avise, J. C., M. H. Smith y R. K. Selander. 1974a. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. VI. The *Boyllii* species group, 55(4):751-763.
- Baker, R. J. y M. B. Qumsiyeh. 1988. Methods in chiropteran mitotic chromosomal studies. Pp. 425-434, *In* Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, eds.), Smithsonian Institution Press. Washington. D. C. London. 530 pp.
- Berry, R. J. 1986. Genetics of insular populations of mammals, with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*. 28:205-230.

- Best, T. L. y L. L. Janecek, 1992. Allozymic and morphologic variation among *Dipodomys insularis*, *Dipodomys nitratoides*, and two populations of *Dipodomys merriami* (Rodentia: Heteromyidae). *The Southwestern Naturalist*. 37(1):1-8.
- Cavalli-Sforza, L. L. y A. W. Edwards 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution*. 21:550-570.
- Cervantes, F. A., A. Castro-Campillo y J. Ramírez-Pulido. 1994. Mamíferos terrestres nativos de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Serie Zoología*, 65:177-190.
- Ceballos, G. G. y C. L. Galindo. 1984. Mamíferos silvestres de la Cuenca de México. Ed. Limusa-Instituto de Ecología, México D. F. 249 pp.
- Chesser, R. K. 1983. Genetic variability within and among populations of the black-tailed prairie dog. *Evolution*. 37:320-331.
- de Grouchy, J. y C. Turleau. 1977. *Clinical atlas of human chromosomes*. John Wiley & Sons, New York, 270-271 pp.
- Frankham, R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations?. *Heredity*. 78:311-327.
- Gastri, G., J. Minch y R. P. Phillips. 1983. The geology and ages of the islands. Pp. 13-25, *In Island biogeography in the sea of Cortéz* (T. J. Case y M. L. Cody, eds). University of California Press. 508 pp.
- Genoways, H. H. y J. H. Brown. 1993. Biology of the heteromyidae. *The American Society of Mammalogists. Special Publication*. 10:1-719.
- Greenbaun, I. F. y R. J. Baker. 1976. Evolutionary relationships in *Macrotus* (Mammalia: Chiroptera): biochemical variation and karyology. *Systematic Zoology*. 25:15-25.

- Hamilton, M. J. y M. L. Kennedy. 1987. Genic variability in the raccon *Procyon lotor*.
The American Midland Naturalist. 118(2):266-274.
- Harris, H. y D. A. Hopkinson. 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human
genetics. American Elsevier Publishing Company, Inc., New York.
- International Union of Biochemistry, Nomenclature Committee. 1984. Enzyme
Nomenclature. Academic Press. New York.
- Lawlor, T. E. 1983. The mammals. Pp. 265-287. *In* Island biogeography of the Sea of
Cortez. (T. J. Case y M. L. Cody, eds.). University of California Press, Berkeley,
508 pp.
- Lindsay, G. E. 1983. The biogeography. Pp. 157-175. *In* Island biogeography of the Sea
of Cortez. (T. J. Case y M. L. Cody, eds.). University of California Press,
Berkeley, 508 pp.
- Mascarelo, J. T. y D. S. Rogers. 1988. Banded chromosomes of *Liomys salvini*,
Heteromys oresterus y *H. desmarestianus*. Journal of Mammalogy. 69:126-130.
- Moctezuma, B. J. y T. M. Serrato. (Coordinadores). 1988. Islas del Golfo de Baja
California. Secretaría de Gobernación / Instituto de Biología, UNAM, México,
D. F. 292 pp.
- Murphy, R. W., J. W. Sites, Jr., D. G. Buth y C. H. Haufler. 1971. Proteins I: Isozyme
electrophoresis. Pp. 45-126, *In* Molecular Systematics (D. Hillis y C. Moritz, eds).
Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small
number of individuals. Genetics. 89:583-590.

- Patton, J. L. 1969. Chromosome evolution in the pocket mouse, *Perognathus goldmani* Osgood. *Evolution*. 23:645-662.
- Patton, J. L. y D. S. Rogers. 1993a. Cytogenetics. Pp. 236-258. *In* *Biology of the Heteromyidae* (H. Genoways y J. H. Brown, eds.). The American Society of Mammalogists. Special Publication. 10, 719 pp.
- Patton, J. L. y D. S. Rogers. 1993b. Biochemical genetics. Pp. 259-269. *In* *Biology of the Heteromyidae* (H. Genoways y J. H. Brown, eds.). The American Society of Mammalogists. Special Publication. 10, 719 pp.
- Patton, J. L. y S. Y. Yang. 1977. Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: macrogeographic patterns. *Evolution*. 31:697-720.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo, J. Arroyo-Cabrales y F. A. Cervantes. 1996. Lista Taxonómica de los mamíferos terrestres de México. *Ocasional Papers the the Museum Texas Tech University*. 158:1-62.
- Rogers, J. S. 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. *Studies in Genetics VII*. University of Texas Publications. 7213:145-153.
- Rogers, D. S. y M. D. Engstrom. 1992. Evolutionary implications of allozymic variation in tropical *Peromyscus* of the *mexicanus* species groups. *Journal of Mammalogy*. 73(1):55-69.
- Schmidly, D. J., K. T. Wilkins y J. M. Derr. 1993. Biogeography. Pp. 319-356. *In* *Biology of the Heteromyidae* (H. Genoways y J. H. Brown, eds.). The American Society of Mammalogists. Special Publication. 10, 719 pp.

- Selander, R. K., M. H. Smith, S. Y. Yang, W. E. Johnson y J. B. Gentry. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). Studies in Genetics VI. University of Texas Publications. 7103:49-90.
- Smith, L. R., D. W. Hale y I. E. Greenbaun. 2000. Systematic implications of chromosomal data from two insular species of *Peromyscus* from the Gulf of California. Journal of Heredity. 91(2):162-165.
- Summer, A. T., H. J. Evans y R. Buckland. 1976. New technique for distinguishing between human chromosomes. Nature new Biology. 232:31-32.
- Swofford, D. L. y R. B. Selander. 1989. BIOSYS-1, a computer program for the analysis of allelic variation in genetics. Department of Genetics and Development, University of Illinois, Urbana, Illinois. 65 pp.
- Vaughan, A. T. 1980. Mamíferos. Tercera Ed. Interamericana, México, D. F. 587 pp.
- Wilson, D. E. y D. Ruff. 1999. The Smithsonian book of North American mammals. Smithsonian Institution Press, Washington and London, in association with the American Society of Mammalogists. 750 pp.