

Comparación cromosómica y aloenzimática entre poblaciones del roedor *Chaetodipus spinatus* (Heteromyidae) de Baja California Sur, México

Chromosomal and allozymic variation among populations
of the spiny pocket mouse *Chaetodipus spinatus* (Heteromyidae)
of Baja California Sur, México

Rosa Ma. González Monroy^{1*}, Fernando A. Cervantes²,
Jesús Martínez Vázquez¹ y Sergio Ticul Álvarez-Castañeda³

Resumen. Se compararon el patrón de bandas cromosómicas G y C y las aloenzimas de cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y una muestra de *C. rudinoris* empleando técnicas cariotípicas convencionales y electroforésis horizontal en geles de almidón, respectivamente, para estimar la variación genética y conocer las relaciones de parentesco entre estas taxa de Baja California Sur, México. No se encontró variación cromosómica entre las cuatro poblaciones examinadas. Con relación a las aloenzimas, de 29 loci analizados, 15 fueron monomórficos y 14 polimórficos. Los resultados indican que *C. s. lambi* se caracteriza por tener valores altos de heterocigosidad así como en el número promedio 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 promedio de alelos por locus. El porcentaje total de diferenciación genética calculado fue relativamente bajo (15%). En conclusión, las herramientas genéticas empleadas indican que el aislamiento geográfico no ha producido la diferenciación esperada en las poblaciones examinadas.

Palabras clave: Citogenética, bandas C y G, electroforésis de proteínas, ratón espinoso de abazones, islas.

Abstract. The chromosomal G- and C-band patterns and the allozymic variation of four subspecies of *Chaetodipus spinatus* and a sample of *C. rudinoris* were assessed using conventional karyotyping techniques and horizontal starch-gel electrophoresis, respectively, to estimate the genetic variation and know the genetic relationships among these taxa of Baja California Sur, México. Results did not show any karyotypic variation among populations. The 29 analyzed loci showed that 15 were monomorphic whereas 14 were polymorphic. *Chaetodipus spinatus lambi* had high values of heterozygosity and allele number per locus. In contrast, *C. s. broccus*, *C. s. peninsulae* and *C. s. bryanti* showed the lowest values in heterozygosity, polymorphism and allele number per locus. The estimated total percentage of genetic differentiation was relatively low (15%). In conclusion, our research did not show that geographic isolation has produced significant differentiation among populations of different subspecies of *Chaetodipus spinatus*.

Key words: Cytogenetics, C and G bands, protein electrophoresis, spiny pocket mouse, islands.

¹ Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Blvd. Valsequillo y Av. San Claudio, s/n edificio 76, C.U. Col. San Manuel, C.P. 72570 Puebla, México.

² Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153, C.P. 04510 México, Distrito Federal.

³ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Mar Bermejo 195. Apartado Postal 128, C.P. 23000 La Paz, Baja California Sur, México.

* Correspondencia: rosagonzalezm@hotmail.com

INTRODUCCIÓN

La Península de Baja California es una región de características únicas por su origen geológico y el efecto de las glaciaciones. No obstante el desplazamiento que ha presentado en dirección noroeste, ha conservado hábitats de origen tropical reflejando la colonización biótica original de la Península. Además, es una región notable por el efecto peninsular, por su gran longitud, así como por la fragmentación de los hábitats y por su climatología influida por distintos eventos meteorológicos climáticos entre los que destaca la corriente oceánica fría de California (Gastil et al., 1983).

Muchas de las islas emergidas en la cuenca del Mar de Cortés son consecuencia geológica 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. Esas porciones de tierra 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 (Gastil 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 cada isla, el tiempo de aislamiento, sus dimensiones, la presencia o ausencia de agua dulce, la variedad de hábitats y la disponibilidad de alimento (Moctezuma y Serrato, 1988), así como por procesos evolutivos, tales como la suspensión del flujo genético, mutación, deriva genética, endogamia, cuellos de botella, efecto fundador y selección natural.

Las poblaciones de las islas tienen un riesgo más alto de extinción que las poblaciones del continente, debido principalmente a la baja variabilidad genética promedio existente de menos del uno por ciento de heterocigosidad, 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 heterocigosidad en promedio considerada como normal oscila alrededor del 6% (Álvarez-Castañeda, 1997; Avise et al., 1974; Frankham, 1997; Moctezuma y Serrato, 1988).

En México, el heterómido *Chaetodipus spinatus* 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 (Lawlor, 1983; Álvarez-Castañeda y Patton, 1999; Schmidly et al., 1993). Se conoce muy poco de la biología, la genética y la variación aloenzimática de este heterómido. El aislamiento de esta especie data de aproximadamente dos millones de años, y cada una de las islas genera una posibilidad de cambios genéticos y ecológicos en ese taxón (Lindsay, 1983).

Diversos géneros de heterómidos han sido caracterizados tanto por su complemento cromosómico básico como por su número diploide. Asimismo, se ha generado información genética de varias especies para entender sus procesos de especiación y esclarecer sus 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. spinatus lambi* de la Isla Espíritu 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). Esta información es desconocida para *C. spinatus* de la Península de Baja California.

La variación cromosómica, producto del aislamiento geográfico, 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 en una población de *C. spinatus* mostró 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).

Otros estudios sobre variación aloenzimática de heterómidos han evaluado la divergencia evolutiva entre linajes. Por ejemplo, poblaciones aisladas de *Liomys pictus* revelaron diferencias en heterocigosidad y polimorfismo, apoyando el que la discontinuidad geográfica impide el flujo génico (Rogers y Engstrom, 1992), que permite que alguna o la combinación de varias fuerzas microevolutivas afecten la variabilidad genética.

Similarmente, comparaciones aloenzimáticas y morfológicas entre especies de ratas canguro del género *Dipodomys* del sur de Baja California mostraron consecuencias claras de la influencia del aislamiento geográfico (Best y Janecek, 1992). Consecuentemente, el corte del flujo genético originado por la distribución geográfica discontinua de *C. spinatus* en la Península de Baja California, permite predecir una marcada variabilidad genética como consecuencia del aislamiento geográfico de sus poblaciones. Desafortunadamente no existe información disponible al respecto.

Por lo tanto, este estudio evaluó la variación genética de poblaciones selectas de *C. spinatus*. Se esperaba que las poblaciones insulares (*C. s. lambi* y *C. s. bryanti*) mostraran variabilidad genética baja, por tratarse de poblaciones pequeñas y aisladas. Mientras que poblaciones de la Península (*C. s. broccus* y *C. s. peninsulae*) mostrarán mayor variabilidad por ser de mayor tamaño y continuidad. Por ende, el objetivo de este estudio es conocer y comparar el cariotipo convencional, las bandas cromosómicas G y C y la variación aloenzimática de cuatro poblaciones de *Chaetodipus spinatus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los individuos de las cuatro subespecies de *C. spinatus* y de la especie *C. rudinoris* fueron colectados entre 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 Espíritu Santo *C. s. lambi* y en la Isla San José *C. s. bryanti*. Punta Coyote se localiza a 73 Km NNW de La Paz, Municipio de La Paz a una altitud de 50 m (24° 36' N y 110° 21' W). Balandra se encuentra ubicado a 12 Km NE de La Paz, Municipio de La Paz (24° 18' N y 110° 19' W). 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° 52' y 25° 06' de latitud norte y los 110° 43' y 110° 35' de longitud oeste. Mide aproximadamente 28 km de largo y 7.5 km de ancho. La Isla Espíritu 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° 30' de latitud norte y los 110° 21' de longitud oeste. Mide aproximadamente 19 km de largo por 5.5 de ancho (Moctezuma y Serrato, 1988).

Los individuos de *C. 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 utilizando trampas "Sherman" que fueron 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.

La obtención de preparaciones cromosómicas se llevó a cabo mediante la técnica de médula ósea propuesta por Baker y Qumsiyeh (1988), con algunas modificaciones. Se analizaron un total de 10 hembras y cinco machos de *C. s. 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*. La obtención de las bandas cromosómicas G se realizó utilizando la técnica descrita por de Grouchy y Turleau (1977) y fueron obtenidas con tripsina y teñidas con Giemsa. La elaboración de bandas C se llevó a cabo mediante la técnica de Summer et al. (1971) y de Arrighi y Hsu (1971), las laminillas con campos mitóticos fueron preparadas utilizando tratamiento con hidroxido de bario y después teñidas con Giemsa.

Se analizaron un total de 21 enzimas de 70 ejemplares: 15 *C. s. broccus*, 15 *C. s. bryanti*, 15 *C. s. lambi*, 15 *C. s. peninsulae* y como grupo externo 10 *C. rudinoris*. La nomenclatura y numeración de las aloenzimas siguen las normas establecidas por la International Union of Biochemistry, Nomenclature Comitee (1984). 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 han realizado investigaciones sobre los heterómidos.

Los amortiguadores y las tinciones fueron preparadas de acuerdo a Selander et al. (1971) y Harris y Hopkinson (1976). Las enzimas analizadas y los sistemas de amortiguadores utilizados fueron: hidroxido de litio: esterasa, E.C. 3.1.1.1 (EST-1 y EST-2); peptidasas, leucil L-alanina (PEP-A), E.C. 3.4.11 (LA-1 y LA-2); L-leucil-glicil-glicina (PEP-B), E.C. 3.4.11 (LGG-1 y LGG-2); L-leucil-L-prolina (PEP-D), E.C. 3.4.11 (PAP); albumina (ALB). Tris citrato pH 8.0: malato deshidrogenasa, E.C. 1.1.1.37 (MDH-1 y MDH-2); glutamate deshidrogenasa, E.C. 1.4.1.3 (GLUD); enzima malica, E.C. 1.1.1.40 (ME-1 y ME-2); aspartato aminotransferasa, E.C. 2.6.1.1 (AAT-1 y AAT-2); isocitrato deshidrogenasa, E.C. 1.1.1.42 (IDH-1 y IDH-2); alcohol deshidrogenasa, E.C. 1.1.1.1 (ADH); lactate deshidrogenasa, E.C. 1.1.1.27 (LDH-1 y LDH-2); sorbitol deshidrogenasa, E. C. 1.1.1.14 (SDH); manosa fosfato isomerasa, E.C. 5.3.1.8 (MPI); superoxido deshidrogenasa, E.C. 1.15.1 (SOD-1); GD . Tris citrato pH 7.0: fosfoglucomutasa, E.C. 2.7.5.1 (PGM). Tris malato pH 7.4: fructosa bifosfatasa, E.C. 3.1.3.11 (FBP); hexokinasa, E.C. 2.7.1.1 (HK); purina nucleosida fosforilasa, E.C. 2.4.2.1 (NP); glucosa fosfato isomerasa, E.C. 5.3.1.9 (GPI).

El genotipo fue registrado con base en el desplazamiento que tuvieron las bandas sobre el gel, siguiendo el orden alfabético; 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, por ejemplo) y si eran heterocigotos AB, AC, según correspondiera. Cada gel fue fotografiado con película en blanco y negro Technical Pan Film y se imprimió en papel fotográfico Kodabrome IIRC. Los parámetros de variación genética y los dendrogramas respectivos fueron obtenidos utilizando el software BIOSYS (Swofford y Selander, 1989).

RESULTADOS

Cromosomas. Se encontró en *C. s. lambi* un número cromosómico diploide de 44 y número fundamental de 54 (Cuadro 1). 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* (Fig. 1).

Con respecto al patrón de bandas cromosómicas G, *C. s. lambi* presentó en los autosomas grandes un patrón de bandas G que se caracterizó por presentar entre

tres y seis 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* (Fig. 2). Al realizar la comparación de bandas cromosómicas G entre las cuatro subespecies de *C. spinatus* no se observaron diferencias en el complemento cromosómico.

C. s. lambi presentó un patrón de bandas cromosómicas C, únicamente en el centrómero para todos los autosomas. En los cromosomas sexuales la heterocromatina constitutiva se encontró en mayor proporción que en los autosomas. Estas características se presentaron para las subespecies *C. s. bryanti*, *C. s. broccus* y *C. s. peninsulae* (Fig. 3).

Aloenzimas. Se analizaron un total de 29 loci de las cuatro subespecies de *C. spinatus* así como para la especie *C. rudinoris*. 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 siete monomórficos (MDH-2, FBP, ADH, SOD-1, PGM, LA-2 y LGG-2). El locus más polimórfico fue MPI con cinco alelos (Fig. 4). 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 valor de 48.3%. La heterocigosidad 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.

Cuadro 1. 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>							
Isla Espíritu Santo, Municipio La Paz, Baja California Sur, 5 m	44	54	6	15	sm	t	15
<i>Chaetodipus spinatus bryanti</i>							
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, 5 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

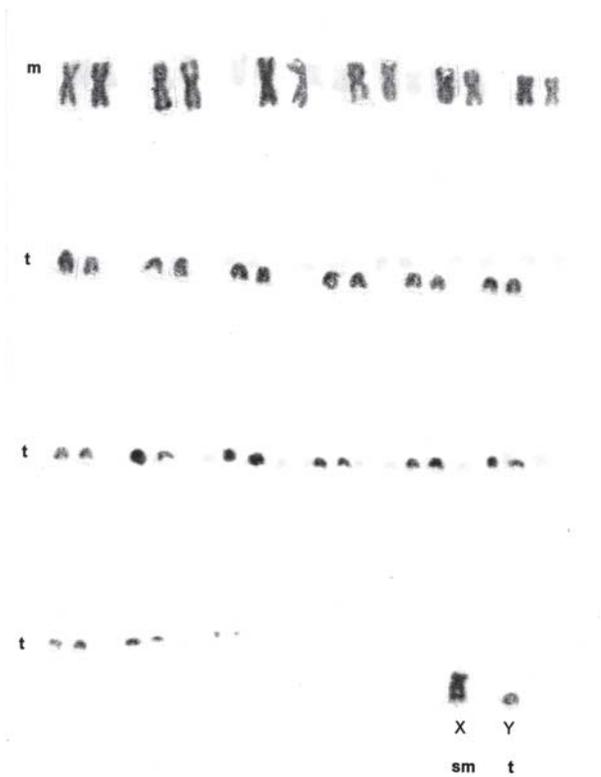


Figura 1. Cariotipo convencional de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus lambi* (CNMA-20135), de la zona sur Isla Espíritu Santo, Municipio La Paz, Baja California Sur, 10 m; m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

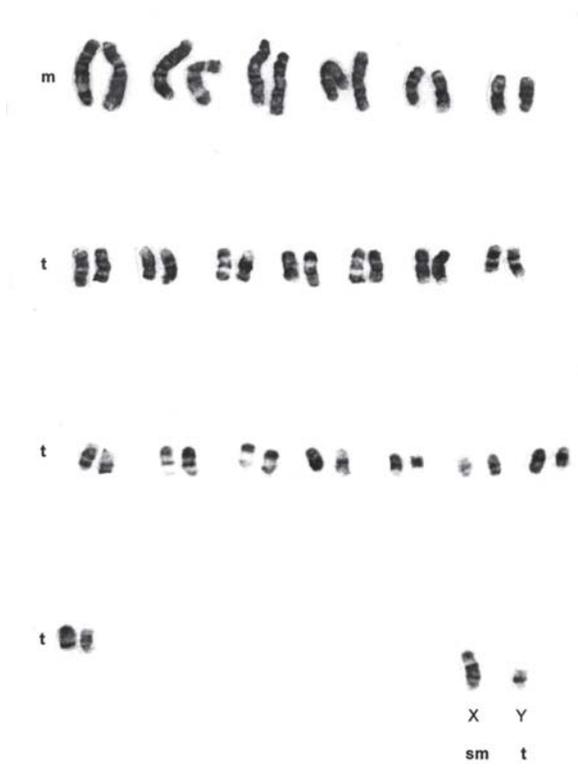


Figura 2. Cariotipo con bandas cromosómicas G de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus broccus* (CNMA-20327), de Punta Coyote, 73 Km NNW La Paz, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m; m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

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. Se presentaron cinco alelos fijos para la especie *C. rudinoris* (AAT-2, LDH-1, LDH-2, SDH y LGG-2). Para las poblaciones analizadas de *C. spinatus* no se encontró ningún alelo fijo.

Se obtuvo una diferenciación genética significativa ($P < 0.05$), 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 cinco loci significativamente diferentes ($P < 0.05$).

Los resultados obtenidos mediante el análisis de Nei (1978) muestran 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 2; Fig. 5). De las distancias genéticas resultantes del coeficiente de Cavalli-Sforza y Edwards, 1967 (Cuadro 2; Fig. 5) 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 (Fig. 6).

Al calcular la distancia genética entre las cuatro subespecies con el coeficiente de Rogers (Rogers, 1972; Fig. 7) se obtuvo una separación pequeña entre las cuatro subespecies de *C. spinatus*, y 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* (Fig. 7).

Cuadro 2. a). Coeficiente de distancia de Nei (1978) abajo, y Cavalli-Sforza y Edwards (1967) arriba. b). Coeficiente de distancia genética de Rogers (1972).

a)					
Ejemplares	<i>C. s. bryanti</i>	<i>C. s. peninsulæ</i>	<i>C. s. broccus</i>	<i>C. s. lambi</i>	<i>C. rudinoris</i>
<i>C. s. bryanti</i>	**	0.047	0.05	0.084	0.445
<i>C. s. peninsulæ</i>	0.008	**	0.05	0.084	0.445
<i>C. s. broccus</i>	0.01	0.01	**	0.084	0.445
<i>C. s. lambi</i>	0.027	0.027	0.027	**	0.445
<i>C. rudinoris</i>	0.481	0.481	0.481	0.481	**

b)					
Ejemplares	<i>C. s. bryanti</i>	<i>C. s. peninsulæ</i>	<i>C. s. broccus</i>	<i>C. s. lambi</i>	<i>C. rudinoris</i>
<i>C. s. bryanti</i>	**				
<i>C. s. peninsulæ</i>	0.132	**			
<i>C. s. broccus</i>	0.152	0.1521	**		
<i>C. s. lambi</i>	0.177	0.177	0.177	**	
<i>C. rudinoris</i>	0.531	0.531	0.531	0.531	**



Figura 3. Cariotipo con bandas cromosómicas C de un ejemplar macho adulto de *Chaetodipus spinatus bryanti* (CNMA-20203), de la zona oeste de Isla San José, Municipio La Paz, Baja California Sur, 50 m; m = metacéntrico, sm = submetacéntrico, t = telocéntrico, XY = cromosomas sexuales.

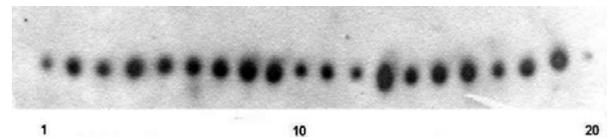


Figura 4. Gel de almidón para la enzima purina nucleosida fosforilasa (NP) en donde se ilustra que no existe variación en las poblaciones de *C. spinatus*. Los carriles corresponden: 1 *C. s. bryanti*, 2 a 5 *C. s. peninsulæ*, 6 a 9 *C. s. broccus*, 10 a 12 *C. rudinoris*, 13 a 16 *C. s. lambi* y 17 a 20 *C. s. bryanti*.

DISCUSIÓN

Los cariotipos convencionales de cada una de las cuatro subespecies analizadas de *C. spinatus* confirman el mismo $2n = 44$, encontrado en estudios previos para el género descritos por Genoways y Brown (1993). Se trata del mismo complemento cromosómico que en otros géneros de heterómidos, el cual oscila entre $2n = 34$ y $2n = 56$, sus cromosomas son 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. peninsulæ* 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 de la especie por Patton y Rogers (1993a).

No se presentaron diferencias morfológicas en el complemento cromosómico al comparar las cuatro

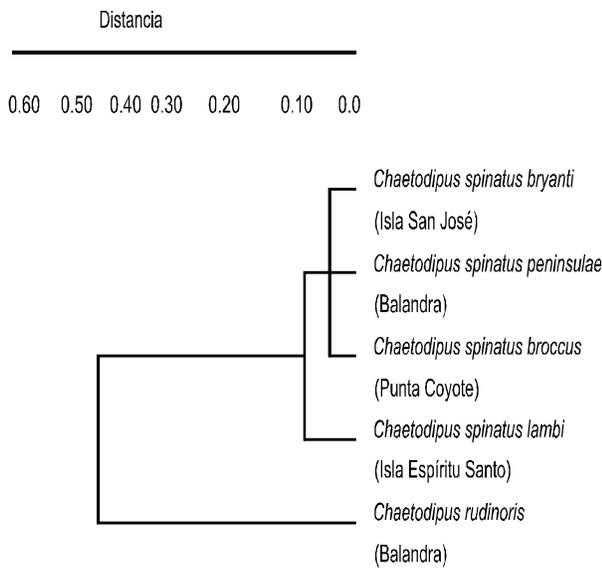


Figura 5. Relaciones genéticas entre las cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *C. rudinoris* de Baja California Sur, empleando los valores de distancia del coeficiente de Nei (1978) por el método de agrupamiento UPGMA. La correlación cofenética $r = 1.00$

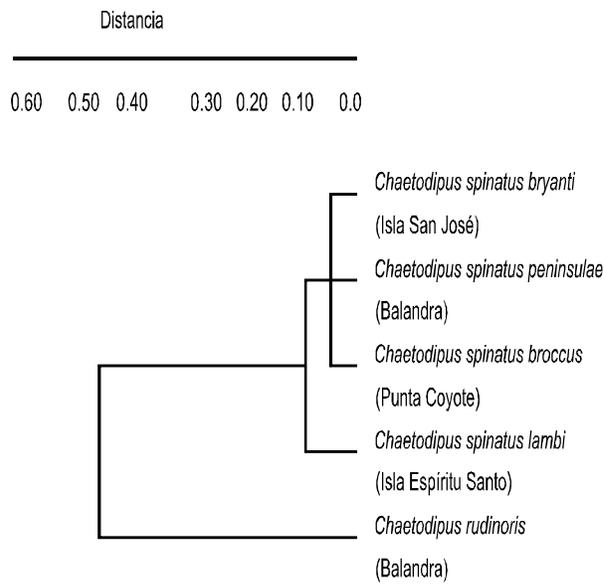


Figura 7. Relaciones genéticas entre las cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *C. rudinoris* de Baja California Sur, empleando los valores de distancia del coeficiente de Rogers (1972) por el método de agrupamiento UPGMA. La correlación cofenética $r = 1.00$

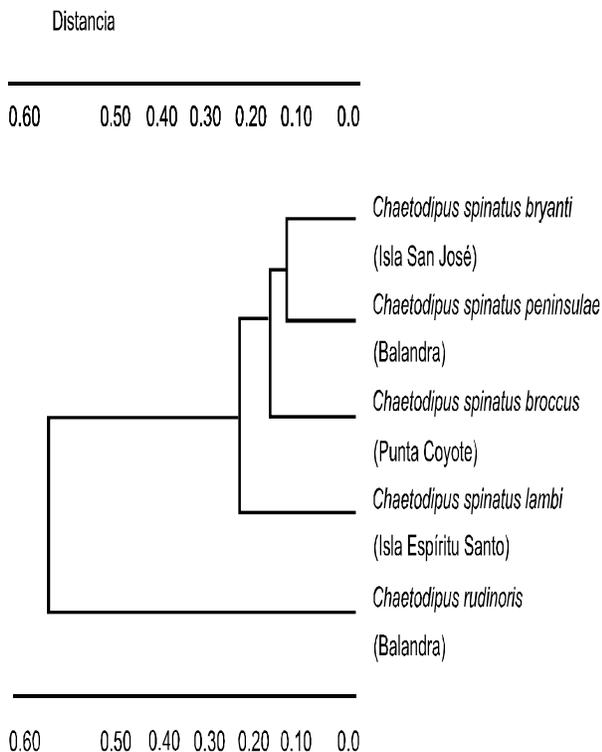


Figura 6. Relaciones genéticas entre las cuatro subespecies de *Chaetodipus spinatus* y *C. rudinoris* de Baja California Sur, empleando los valores de distancia del coeficiente de Cavalli-Sforza y Edwards (1967) por el método de agrupamiento UPGMA. La correlación cofenética $r = 0.999$

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 cinco y seis bandas, en tanto los pequeños tienen una y dos bandas. Estas características fueron consistentes, por lo que no se logró identificar ningún rearrreglo cromosómico, en ninguna de las poblaciones examinadas. 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*, o bien que el tiempo de aislamiento no ha generado aún modificaciones cromosómicas evidentes.

La heterocromatina se encontró únicamente en la región centromérica en los complementos cromosómicos de las cuatro subespecies analizadas. La región de los telómeros no presentó distribución de heterocromatina, lo que coincide con otras especies del género *Chaetodipus*, 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 de 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 sugiere 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 el aislamiento de las subespecies de *C. spinatus* como factor determinante en la estructura del complemento cromosómico.

En el análisis electroforético de los 29 loci examinados se encontró un mayor número de loci polimórficos que de monomórficos, 22 y siete respectivamente, siendo el más polimórfico MPI (manosa fosfato isomerasa) con cinco alelos. En las cuatro subespecies analizadas no se encontraron alelos fijos o exclusivos, aun tratándose de poblaciones con distribución peninsular e insular. En contraparte, se encontraron cinco alelos fijos para *C. rudinoris*.

El cálculo del porcentaje de loci polimórficos para las cuatro subespecies estudiadas fue similar para los ejemplares de las islas (*C. s. bryanti*: 24.1, Isla San José y *C. s. lambi*: 24.1, Isla Espíritu Santo) y menor porcentaje 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.

Los resultados son contrarios a los valores de loci polimórficos que presentan *Dipodomys insularis* (6.1, Isla San José), *D. nitratoides* (12.1) del sur de California y *D. merriami* (18.2) que se distribuyen en la Península (Best y Janecek, 1992), en donde se muestra una menor proporción de loci polimórficos en las especies de las islas que en las especies peninsulares.

Chaetodipus spinatus lambi de la Isla Espíritu 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 (1.3 alelos por locus) y con menor porcentaje de loci polimórficos (17.2). Al comparar estos resultados con los obtenidos por Patton y Rogers (1993b), en la que analizan dos 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 los taxa analizados y por lo tanto, existe una mayor probabilidad de diferencias genéticas, por ende considerando que los valores del estadístico referido únicamente para las cuatro subespecies fueron muy bajos, podríamos señalar que es otro indicador de la diferenciación genética encontrada, debido a que los tiempos de separación y el aislamiento de las poblaciones insulares 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. rudinoris*, 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, Cavalli-Sforza y Edwards) demuestran mayor similitud entre las cuatro subespecies analizadas, sin

presentar una separación o diferenciación genética marcada. Al realizar un análisis comparativo entre los tres fenogramas de distancias genéticas utilizadas 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 de *Chaetodipus spinatus* 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 craneometría, variación del mtDNA, coalescencia para estimar el tiempo de aislamiento, así como del tamaño poblacional de las subespecies para determinar la importancia de la deriva génica, endogamia, la selección natural, el efecto fundador o una combinación de varias fuerzas microevolutivas.

CONCLUSIONES

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

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

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

AGRADECIMIENTOS

A todas aquellas personas que nos ayudaron en el trabajo de campo y laboratorio en especial a Consuelo Lorenzo, Julieta Vargas, Patricia Cortés, Gloria Portales, Ana Laura Colmenares, Alejandro Rojas y Jorge Calderón. A las autoridades de SEMARNAT por el

permiso de colector y a la CONANP por las facilidades brindadas para trabajar en áreas naturales protegidas de Baja California Sur. La DGAPA, UNAM, otorgó apoyo económico para la realización del proyecto.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Castañeda, S. T. 1997. Diversidad y conservación de pequeños mamíferos de B.C.S. Tesis Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 239 p.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y J. L. Patton. 1999. Mamíferos del Noroeste de México. Universidad de California y Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 580 p.
- Arrighi, F. E. y T. C. Hsu. 1971. Localization of heterochromatin in human chromosomes. *Cytogenetics* 10: 81-86.
- Awise, 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.
- Baker, R. J. y M. B. Qumsiyeh. 1988. Methods in chiropteran mitotic chromosomal Studies. *In* Ecological and behavioral methods for the study of bats, T. H. Kunz (ed.), Smithsonian Institution Press. Washington. D. C. London. p. 425-434.
- 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.
- 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. p. 270-271.
- Frankham, R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations. *Heredity* 78: 311-327.

- Gastil, G., J. Minch y R. P. Phillips. 1983. The geology and ages of the islands. *In* Island biogeography in the sea of Cortez. T. J. Case and M. L. Cody (eds.). University of California Press. p. 13-25.
- Genoways, H. H. y J. H. Brown. 1993. Biology of the heteromyidae. The American Society of Mammalogists. Special Publication 10: 1-719.
- 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. *In* Island biogeography of the Sea of Cortez. T. J. Case and M. L. Cody (eds.). University of California Press, Berkeley. p. 265-287.
- Lindsay, G. E. 1983. The biogeography. *In* Island biogeography of the Sea of Cortez. T. J. Case and M. L. Cody (eds.). University of California Press, Berkeley. p. 157-175.
- Moctezuma, B. J. y T. M. Serrato. (Coord). 1988. Islas del Golfo de Baja California. Secretaría de Gobernación e Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. 292 p.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89: 583-590.
- Patton, J. L. y D. S. Rogers. 1993a. Cytogenetics. *In* Biology of the Heteromyidae. H. Genoways and J. H. Brown (eds.). The American Society of Mammalogists. Special Publication. No. 10. p. 236-258.
- Patton, J. L. y D. S. Rogers. 1993b. Biochemical genetics. *In* Biology of the Heteromyidae. H. Genoways and J. H. Brown (eds.). The American Society of Mammalogists. Special Publication. No. 10. p. 259-269.
- Patton, J. L. y S. Y. Yang. 1977. Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: macrogeographic patterns. Evolution 31: 697-720.
- 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. *In* Biology of the heteromyidae. H. Genoways and J. H. Brown (eds.). The American Society of Mammalogists. Special Publication. No. 10. p. 319-356.
- 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.
- Summer, A. T., H. J. Evans y R. Buckland. 1971. 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 p.