

CAPÍTULO XIII

Diversidad genética en Sierra La Laguna, Baja California Sur, México

Cintya A. Segura-Trujillo, Eduardo Felipe Aguilera-Miller
y Sergio Ticul Álvarez-Castañeda

Resumen

En el presente escrito se compilan los estudios genéticos sobre diferentes especies de la Reserva de la Biosfera de la Sierra La Laguna. Se describen los diferentes estudios, desde los primeros realizados en la década de los 80 en base a cromosomas hasta los recientes, en base a genes específicos. Se analizan las teorías evolutivas planteadas para diferentes taxa de la península de Baja California, que pueden explicar el origen de la conformación de la fauna del singular ecosistema de la Sierra La Laguna. Se abordan los cambios taxonómicos que han tenido sus especies en base a los análisis filogenéticos. Los grupos mejor estudiados en aspectos genéticos son los mamíferos y reptiles. Se ha observado que el proceso de especiación ha sido más marcado para las especies pequeñas no voladoras. Se analiza la importancia de la genética de la conservación para la Reserva.

Palabras clave: Sierra la Laguna. Genética. Península. Especiación. Filogenética.

Abstract

We compiled the genetic studies made with different species in the Sierra La Laguna Biosphere Reserve from the first in the 80s using chromosomes to the recent ones based on specific genes. The main evolutionary theories formulated to explain the origin of the biota on La Laguna Biosphere Reserve were analyzed. We reviewed the taxonomic changes of different species based on phylogenetic analyses. The best-studied groups in this issue

were the mammals and reptiles. The data showed that the speciation process has been more marked for small non-flying species. We discuss the importance of conservation genetics for the Reserve.

Key words: *Sierra La Laguna. Genetics. Peninsula. Speciation. Phylogenetics.*

Introducción

La Sierra La Laguna resulta de especial interés, debido a que es considerada como una “isla biológica”. Esencialmente por la presencia de tipos de vegetación con elementos arbóreos que sobresalen del entorno árido característico de la península de Baja California. La Sierra La Laguna alberga el único bosque de pino-encino de Baja California Sur y a la única selva baja caducifolia de la península (Arriaga *et al.*, 1990; Álvarez-Cárdenas *et al.*, 1999; Rodríguez-Estrella, 2005). La Sierra La Laguna está embebida dentro del área conocida como la región del Cabo, que resalta por su historia biogeográfica que difiere del resto de la península (Aguirre *et al.*, 1999; Riddle *et al.*, 2000).

Debido a su aislamiento geográfico, tanto del continente como del resto de la península. La flora y la fauna de esta zona presentan una alta incidencia de especies y subespecies endémicas (Stebbins y Major, 1965; León-de-la-Luz y Breceda, 2005; Riemann y Ezcurra, 2007). Atributos del ecosistema que en conjunción con el reconocimiento biológico de características particulares que presentan muchos de los organismos de la región (Ezcurra, 1998) y a la mengua del ecosistema debido al aumento del uso de los recursos naturales. Sirven como fundamento en 1994 para su decreto como Área Natural Protegida con la categoría de Reserva de la Biosfera Sierra La Laguna (Diario Oficial de la Federación, 1994).

Resulta de vital importancia para el país el conocer y mantener actualizada la información de las diferentes Áreas Naturales Protegidas de México (ANP). Es por esto que el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR), ha trabajado intensamente en el estudio y conocimiento de las principales áreas de este tipo en la península de Baja California, como son el caso de la Sierra La Laguna (Gallina *et al.*, 1988; Rodríguez-Estrella, 1988; Arnaud, 1992), el Desierto de Vizcaíno (Ortega y Arriaga, 1991; Castellanos *et al.*, 2002), el Valle de los Cirios (Ríos y Álvarez-Castañeda 2002; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2008) y las Islas del Golfo de California (Case *et al.*, 2002). Estos estudios deben de ir encaminados no sólo a los listados de las especies presentes, sino también a la investigación que nos permita conocer el estado de conservación y situación actual de las poblaciones (Álvarez-Castañeda 1994; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva 1996; 2002; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2006; Nogales

et al., 2004; Tershy *et al.*, 1997; 1999; Vázquez-Domínguez *et al.*, 2004).

La mastofauna de la Sierra La Laguna no ha recibido en su conjunto un análisis específico, pero sí ha sido incluida en diferentes estudios (ver capítulo de mastofauna) y son pocos los estudios relacionados a aspectos genéticos del grupo en la región (Whorley *et al.*, 2004; Patton *et al.*, 2007; Patton y Álvarez-Castañeda 2005; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009 y 2010; Álvarez-Castañeda y Ríos, 2010). Paralelamente los estudios realizados con la herpetofauna de la península no conllevan al conocimiento específico de las poblaciones del área (ver capítulo de herpetofauna). Éstos se enfocan en aspectos biogeográficos y filogeográficos, en los que las poblaciones con distribución en la sierra son un elemento más del estudio (Murphy, 1983; Murphy y Aguirre-León, 2002; Sinclair, 2004; Devitt, 2006; Douglas *et al.*, 2006; Riddle y Hafner, 2006; Leache y Mulcahy, 2007; Bezy 2008; Lindell *et al.*, 2008), así como en sistemática (Grismer *et al.*, 2002; Douglas *et al.*, 2007). Los estudios de avifauna se han centrado de manera muy general, en aspectos de dispersión y distribución (Martínez-Morales *et al.*, 2010). En cuanto a flora, los estudios genéticos también son limitados y están principalmente enfocados en especies de zonas áridas (Nason *et al.*, 2002; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003; Ezcurra *et al.*, 2008; González-Abraham *et al.*, 2010; McCauley *et al.*, 2010; Prado *et al.*, 2010). En el caso del resto de los grupos son mínimos, como el de las microalgas (López-Cortés y García-Maldonado, 2010) y artrópodos, (Crews y Hedin, 2006; Correa-Ramírez *et al.*, 2010).

Los estudios genéticos de las especies silvestres, son notoriamente más comunes con el paso de los años, debido a que representan un método confiable para la interpretación de diversos procesos poblacionales. Su aplicación en la taxonomía es relevante para la determinación de especies mediante la diferenciación molecular. En estos estudios se utilizan secuencias de ADN nuclear ó mitocondrial para descubrir especies crípticas (Mayer y Von Helversen, 2001; Baker y Bradley, 2006). El análisis de las relaciones filogenéticas es útil para la elaboración de inferencias sobre los procesos biogeográficos que han circunscrito a las especies (Hare, 2001). Es así, que el conocer la estructura genética de una población se considera de utilidad para determinar la variabilidad y flujo genético. En general, estos estudios consisten en la tipificación molecular de poblaciones para compararlas con las de otras localidades y poder diferenciarlas.

La aplicación de análisis comparativos entre poblaciones de la península con las de distribución continental, surge a partir de la singularidad biótica del área. Tradicionalmente se han realizado para explicar fenómenos que han actuado en la composición de la biota mediante diversas teorías evolutivas como la radiación adaptativa y la divergencia (Murphy,

1983). Dichos planteamientos han sido poco comprobables mediante análisis tradicionales fundados estrictamente en diversidad morfológica, distribución geográfica o registro fósil. Así, los estudios moleculares actuales se emplean para respaldar y formular hipótesis evolutivas de la Sierra La Laguna, que se relatan a continuación.

Resultados

Divergencia Molecular

Mamíferos

En la Sierra La Laguna se encuentra una población relicto de la musaraña *Sorex ornatus* (Maldonado, 1999). Esta población es originalmente descrita como *S. lagunae* y considerada como una especie endémica de la Sierra (Nelson y Goldman, 1909). Posteriormente en la revisión del género *Sorex* (Jackson, 1928) se considera a *S. lagunae* como subespecies de *S. ornatus*. Especie que se encuentra ampliamente distribuida incluyendo los estados de California y Baja California. Los análisis genéticos con ADN mitocondrial y aloenzimas muestran que la especie se encuentra estructurada filogeográficamente en tres clados, norte, centro y sur, genéticamente diferenciados, a lo largo de su distribución desde el Suroeste de Estados Unidos de Norte América (Nevada y California) y al noroeste de México (Baja California Norte y Sur; Maldonado *et al.*, 2004). Su divergencia genética es alta (entre 4.2 y 4.9% en el citocromo *b*), lo que sugiere una gran independencia evolutiva entre los clados. Por lo que se considera que las poblaciones divergieron hace aproximadamente 1 millón de años y que las poblaciones con distribución norte de la especie, son genéticamente más parecidas a la especie de musaraña boreal *S. vagrans*. Lo que sugiere que las poblaciones de *S. ornatus* vecinas a las de *S. vagrans* pertenecen a una forma de ésta última (Maldonado *et al.*, 2004). Una explicación alternativa para esta similitud es que ambas especies derivaron del mismo ancestro (Willmann, 1986).

En específico en la Sierra La Laguna se encontró que *S. ornatus lagunae* tiene un único haplotipo para el citocromo *b*. Sin embargo al compararle con poblaciones del suroeste de Estados Unidos y del norte de la península de Baja California, se observó que el número de mutaciones está en proporción a la distancia geográfica del resto de las poblaciones de *S. ornatus*. En base a una divergencia de 4.6% (en pares de bases) entre los dos clados, se estimó una divergencia de aproximadamente 1.2 millones de años (Maldonado *et al.*, 2001).

El caso de los murciélagos es diferente. Se considera que debido a la ausencia de barreras geográficas que impidan su desplazamiento, la mayoría de las especies presentan bajos niveles de diferenciación genética entre sus poblaciones y exhiben poca estructura filogeográfica

en intervalos geográficos amplios (Lloyd, 2003). Se asume que la migración es la causa de los bajos niveles de diferenciación en este grupo y probablemente en otros también. Sin embargo, en poblaciones no migratorias del noroeste de México del murciélago *Tadarida brasiliensis mexicana* no se encuentra diferenciación entre sí o de los grupos migratorios de distribución oriental (Russell *et al.*, 2005). En el caso del murciélago pálido (*Antrozous pallidus*) se analizaron secuencias mitocondriales de la región control y citocromo *b* de individuos de 36 localidades; de éstas una en las partes bajas de la Sierra La Laguna. En donde se identificaron haplotipos únicos, cinco de la región control y tres del citocromo *b*. El estudio determina la presencia de tres linajes a través de la distribución de la especie, que no se solapan geográficamente. Los relojes moleculares fecharon la divergencia entre los tres linajes en más de un millón de años en promedio (Weyandt y Van Den Bussche, 2007).

Se plantea que la estructura genética de las poblaciones en un área geográfica amplia debe reflejar los procesos demográficos, evolutivos y ambientales que han moldeado a las especies a través de su intervalo de distribución. En el caso de la revisión de los “Juancitos” *Ammospermophilus leucurus* que se distribuye desde el sur de Oregon hasta la región del Cabo en Baja California Sur (Whorley *et al.*, 2004). La variación de la estructura genética fue examinada utilizando dos marcadores mitocondriales (citocromo *b* y región control). Se identificaron dos clados. El clado boreal, que se extiende desde el Desierto de Vizcaíno a la parte sur de Oregon y el austral desde el Desierto de Vizcaíno hasta la Sierra La Laguna. Se identificaron varios haplotipos únicos en la zona sur de la península, algunos asociados a la Sierra La Laguna. En el clado boreal se observó un proceso de expansión geográfica reciente de la población, probablemente asociado a la sucesión en el hábitat relacionado con el cambio climático del Cuaternario (Whorley *et al.*, 2004).

En referencia al grupo de los heterómidos, se han hecho revisiones de dos especies con distribución en la Sierra La Laguna. La primera con base en la estructura genética de la rata canguro de Merriam *Dipodomys merriami* (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2009), especie que se distribuye ampliamente en la península de Baja California y que sustenta once subespecies (Lidicker, 1960). El estudio versa sobre las poblaciones que se distribuyen en hábitat con diversas características climáticas, edáficas y de vegetación. Fueron utilizados los genes mitocondriales citocromo *b* y la subunidad III de citocromo *c* oxidasa. Los resultados sugieren la presencia de dos linajes monofiléticos separados por veinte eventos mutacionales. El clado austral se extiende hasta el extremo norte del Vizcaíno y es posible identificar cuatro subclados, incluyendo las poblaciones de la región del Cabo. El clado boreal incluye el resto de las poblaciones de la península y se pueden observar tres subclados dentro de él. El

análisis de los datos de morfometría y coloración de la especie confirman la presencia de las once subespecies previamente descritas por Lidicker (1960).

La segunda revisión es la que se hizo en el complejo de ratones de abazones *Chaetodipus arenarius*, la cual es una especie endémica de la península (Álvarez-Castañeda y Ríos, 2010). Hasta hace poco dos especies eran formalmente reconocidas dentro del complejo: *C. arenarius* y *C. dalquesti*, siendo la última considerada como sinónimo de *C. ammophilus*, especie con distribución aledaña a la Sierra La Laguna. El análisis molecular de dos genes mitocondriales citocromo *b* y la subunidad III de citocromo *c* oxidasa condujo al reconocimiento de *C. siccus*, como una tercera especie dentro del complejo y con distribución restringida a Isla Cerralvo y a la Cuenca de Los Planes.

El grupo de mamíferos más estudiado en la región de la Sierra La Laguna es el de las tuzas (*Thomomys*), principalmente por lo variable del grupo y las implicaciones evolutivas asociadas. En este grupo es posible observar una marcada estructuración genética poblacional. Se cree que la combinación de poblaciones relativamente pequeñas y aisladas, conectadas por eventos de dispersión limitados, en conjunto como la gran variedad de hábitat, puede ser la causa de una estructuración genética muy marcada.

En el primer estudio se analizó el gen mitocondrial que codifica para el citocromo *b*, en el que se incluyeron 35 localidades de la parte sur de la península, incluida una localidad en la Sierra La Laguna; los resultados sugieren que las tuzas han invadido recientemente la mitad sur de la Península y muestran un sello genético de expansión evidente, pero con el tiempo suficiente para resultar en un leve patrón de aislamiento por distancia (Álvarez-Castañeda y Patton, 2004).

En el estudio de *T. bottae* del sur de la península, incluyendo la Sierra La Laguna (Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda 2007), se analizan seis subespecies (*T. b. anitae*, *T. b. alticolus*, *T. b. magdalenae*, *T. b. russeolus*, *T. b. imitabilis*, *T. b. incomptus* y *T. b. litoralis*) habiendo sido estas subespecies definidas principalmente por el aislamiento físico, así como a la presencia de diferencias morfológicas. Se realizaron análisis genéticos utilizando el gen citocromo *b* de ejemplares de 42 localidades. Los resultados no demuestran alguna discontinuidad morfológica, morfométrica o genética entre las poblaciones previamente consideradas como diferentes subespecies (*T. b. anitae*, *T. b. imitabilis*, *T. b. incomptus*, *T. b. litoralis* y *T. b. magdalenae*). Es por esto que se consideran a todas ellas como sinónimo de *T. b. anitae*, población endémica de las partes bajas de la Sierra La Laguna.

En la Sierra La Laguna han sido registradas dos subespecies de *T. bottae*: *T. b. alticolus* y *T. b. anitae* (Allen, 1899). La primera se encuentra restringida al bosque templado de las partes altas

de la sierra, mientras que la segunda se distribuye en la selva baja caducifolia y en el matorral xerófilo (Patton, 1999). El que todas las subespecies del sur de la península conformen una sola subespecie hace evaluar la situación de estas dos poblaciones. Por lo que se contrastó la estructura genética y con datos de diferenciación de la morfología y morfometría. Los análisis mostraron que las dos poblaciones de *T. bottae* presentan homogeneidad genética, con mayor variación dentro de la población que entre ellas, sin ser posible distinguir diferencias morfométricas entre poblaciones. Sólo revelando diferencias significativas en la coloración del pelaje entre los individuos, pero a pesar de esto se concluye que deben de ser considerados como la misma subespecie (*T. b. anitae*; Ríos y Álvarez-Castañeda, 2007).

El último estudio de las tuzas con ejemplares de la Sierra La Laguna, evaluó filogeográficamente al complejo de especies *Thomomys bottae-umbrinus* de los Estados Unidos y México (Álvarez-Castañeda, 2010). El complejo originalmente formado por dos especies se revisó utilizando secuencias de citocromo *b* de 108 localidades, a través de su intervalo de distribución. Los análisis indican variación significativa con el 13% de diferencias genéticas entre los principales grupos del complejo *bottae-umbrinus*. El patrón general de variación geográfica no es concordante con la actual taxonomía, por lo que se propone que el complejo sea dividido en ocho diferentes especies. Siendo la especie válida para la Sierra La Laguna *Thomomys anitae* (Álvarez-Castañeda, 2010).

Reptiles

Los estudios sobre genética de reptiles que se distribuyen al sur de la península datan de la década de los ochentas (Murphy, 1983). En estos se ha observado la existencia de un patrón de divergencia genética que distingue a las poblaciones terrestres del área. En este grupo se observó por primera vez este fenómeno a nivel genético en las poblaciones de la península, entre ellas las de la Sierra La Laguna y las de las islas del Golfo de California (Murphy, 1983). Con el análisis de cariotipos, se cuantificó y comparó la similitud de los cromosomas de poblaciones de lagartijas y gecos del norte y sur de la península, estimando un índice promedio de 0.69 de similitud entre las especies de ambas regiones. Esto se consideró en su tiempo evidencia suficiente que respalda la teoría de vicarianza en la parte media de la península (ver Murphy, 1983).

Por lo que posteriormente se sigue esta línea y se amplía el conocimiento filogenético de los reptiles de la península. Se realizan análisis en diferentes de sus grupos. En las lagartijas nocturnas del género *Xantusia*, por ejemplo, que por su escasa diferenciación morfológica se considera un grupo con alto número de especies crípticas. Se utilizaron secuencias

moleculares de genes mitocondriales (citocromo b y subunidad IV nicotinamida adenina dinucleótido dehidrogenasa). Con lo que observa una divergencia del 22.2% (citocromo b) entre la especie del sur de la península (*X. gilberti*) y las especies que se distribuyen en el norte (*X. riversiana*, *X. wigginsii* y *X. magdalena*). Además de que la del sur presenta una mayor semejanza con especies continentales (*X. bolsonae*, *X. extorris* y *X. sanchezii*; Sinclair *et al.*, 2004). Sin embargo, con subunidad IV nicotinamida adenina dinucleótido deshidrogenasa no se encontró variabilidad significativa para la interpretación de patrones filogeográficos del género. Aquí la importancia de la selección de genes y marcadores de acuerdo al grupo taxonómico objetivo de análisis (Thomson, 2010). No obstante se pudo observar que el grupo presenta un flujo genético muy limitado y está compuesto por varios linajes independientes y se sugirió la necesidad de una revisión taxonómica del género.

Por lo que se amplía el análisis de *Xantusia* en el noroeste de México, por medio de un mayor número de marcadores de ADN mitocondrial (citocromo b, subunidad IV nicotinamida adenina dinucleótido dehidrogenasa y subunidad II de nicotinamida adenina dinucleótido dehidrogenasa) y nuclear (intrón 8 de α -enolasa e intrón 11 de gliceraldehido-3-fosfato deshidrogenasa). Con lo que se confirma los resultados previamente expuestos (Leavitt *et al.*, 2007; Sinclair *et al.*, 2004) y se obtiene un análisis a mayor detalle. Apoyándose en las discrepancias moleculares obtenidas con los múltiples marcadores, se obtiene información más puntual. Lo que permite concluir que las poblaciones de *X. gilberti* de la Sierra La Laguna exhiben divergencia genética, morfológica y etológica que las diferencia claramente de las especies *X. sherbrookei* y *X. wigginsii* (Bezy *et al.*, 2008).

En el estudio del complejo de las lagartijas espinosas *Sceloporus orcutti* al analizar secuencias de genes mitocondriales (Subunidad 12 de RNA ribosomal y subunidad IV nicotinamida adenina dinucleótido deshidrogenasa) y de exones nucleares (Gen activador de recombinación-1, los factores neuritróficos del cerebro, sun 27 y sun 32; Leaché y Mulcahi, 2007). Se observó que consiste en un linaje endémico reciente de la región del Cabo y se estima que su divergencia data del Plioceno. Así mismo que su divergencia está relacionada al evento de la reconexión de la región del Cabo con el resto de la península. Condición que permitió un repoblamiento que dio como resultado el complejo *S. orcutti*. A partir de ese momento sus tres integrantes se han aislado reproductivamente, a tal grado que actualmente ocupan diferente nicho ecológico (*S. orcutti* y *S. hunsakeri*, se distribuyen en zonas rocosas; mientras que *S. licki*, se encuentra en hábitat arbóreos).

Otros análisis filogenéticos de las especies que se distribuyen en la región del Cabo también indican el tiempo de divergencia en relación con los eventos geológicos ocurridos en la península. En el estudio del género *Trimorphodon*, que con el uso del marcador subunidad IV nicotinamida adenina dinucleótido deshidrogenasa se infiere que el tiempo de divergencia de la subespecie de la península (*T. biscutatus lyrophanes*) ocurrió hace aproximadamente 6.5 millones de años (Devitt, 2006). Dato que se aproxima al tiempo de separación de la península calculado en base a modelos geográficos calculados para otros grupos de reptiles (5.5 Ma; Grismer, 1994). Proporcionando así un estimado más preciso que con el realizado a partir con registro fósil (5.9 ± 0.7 Ma; Murphy, 1983).

En cuanto al grupo de los lagartos escíncidos, se ha observado evolución paralela entre las especies del género *Eumeces* que se distribuyen en la península y las que se encuentran en la porción oeste de Estados Unidos. Motivo por el cual se estudiaron tres especies comprendidas con dos morfotipos: uno de cuerpo pequeño y con rayas (*E. skiltonianus* y *E. lagumensis*) y otro de mayor tamaño y por lo general de color uniforme (*E. gilberti*; Morrison *et al.*, 1999). Cabe destacar que los miembros de éste grupo pasan por etapas fenotípicas muy similares durante el desarrollo temprano, pero difieren en la fase adulta. Así mismo los morfotipos ocupan hábitats distintos, el de mayor talla que habita en zonas bajas y entornos más secos que los más pequeños. A pesar de su parecido entre *E. lagumensis* y *E. skiltonianus*, muestran algunas diferencias morfológicas y al parecer su poblaciones son alopátricas. *E. lagumensis* se encuentra en tres regiones aisladas entre sí dentro de la región del Cabo, una de ellas es la Sierra La Laguna. En contraparte para *E. skiltonianus* su distribución es más amplia, desde el norte de Baja California hasta el noroeste de Estados Unidos (Grismer, 1996). El análisis con la subunidad IV del gen mitocondrial nicotinamida adenina dinucleótido deshidrogenasa se pudo observar diferencia entre los haplotipos de *E. lagumensis* y *E. skiltonianus*, por lo que se apoya la validez taxonómica de *E. lagumensis* (Richmond y Reeder, 2002).

Aves

En el estudio de Clegg *et al.* (2003), los resultados del análisis de la variación entre loci microsátelites fueron utilizados para caracterizar la estructura poblacional del chipe de corona negra *Wilsonia pusilla*, un paseriforme neotropical. Esta especie migra a México para el invierno, estableciéndose en localidades de la parte central del país y en la Sierra La Laguna. La información generada a partir del estudio de loci microsátelites reveló cierta estructuración genética a través de Norteamérica. Las poblaciones del oeste presentaron poca estructura genética. La falta de aislamiento por distancia sugiere que el flujo genético

podría desempeñar un papel permanente en la limitación de la diferenciación genética entre las localidades de la parte occidental de la distribución.

Los estudios demográficos de los pájaros migratorios neárticos y neotropicales se han visto limitados por la dificultad de seguirlos a través de un ciclo anual. Es por esto que los marcadores moleculares han sido de valiosa ayuda para llevar a cabo este tipo de estudios. Milá *et al.* (2005), analizaron la utilidad de marcadores mitocondriales para determinar centros de crianza y refugios invernales de cinco aves migratorias de distribución neotropical. Entre estas cinco especies destaca el caso de los chipes *Icteria virens*, *Geothlypis trichas* y *Wilsonia pusilla*, debido a que su intervalo de distribución anual incluye la Sierra La Laguna. Se observaron patrones comunes entre las poblaciones de las especies estudiadas. Las similitudes más evidentes fueron que cada especie se encuentra dividida en dos haplotipos principales y la falta relativa de estructura geográfica dentro de los haplotipos de los grupos orientales y occidentales. A estos últimos pertenecen las poblaciones que se distribuyen desde el sur de Baja California Sur hasta Oaxaca. Los relativamente bajos niveles de variación se pueden deber a un actual o histórico flujo génico o eventos demográficos pasados. En conclusión, los resultados sugieren que la conectividad entre centros de crianza y refugios invernales puede ser resuelta en escalas geográficas grandes, examinando la variación en el ADN mitocondrial. El bosque de pino-encino es una comunidad vegetal común en Norteamérica. El ave sita de pecho blanco (*Sitta carolinensis*) se encuentra distribuida continentalmente a través de las conformaciones disyuntas de este ecosistema. Para *S. carolinensis* se reconocen ocho subespecies y una de ellas (*S. c. lagunae*) con distribución en la Sierra La Laguna (The American Ornithologists' Union, 1957). El análisis filogenético de la variación del gen mitocondrial subunidad II de nicotinamida adenina dinucleótido dehidrogenasa demuestra la existencia de cuatro clados fuertemente respaldados y exhibiendo un aislamiento casi total (Spellman y Klicka, 2007). El clado al que pertenece *S. c. lagunae* es el que corresponde a México, las montañas Rocallosa y la Gran Cuenca (Great Basin) tiene haplotipos ampliamente distribuidos. La profunda estructura filogenética observada entre los cuatro clados es consistente con el aislamiento regional a largo plazo de las poblaciones. Esto sustenta la hipótesis de la evolución *in situ* de las poblaciones de bosques de pino-encino de Norteamérica.

En el estudio en que se evaluaron los patrones geográficos de diferenciación genética de 15 poblaciones de el carpintero bellotero *Melanerpes formicivorus* ($n = 98$) a lo largo de su intervalo de distribución (Honey-Escandón *et al.*, 2008). Se utilizaron secuencias de los genes mitocondriales subunidad II de nicotinamida adenina dinucleótido deshidrogenasa (334pb) y citocromo *b* (608 pb). Se identificaron 44 haplotipos de los cuales, cuatro

corresponden a la población de la Sierra La Laguna, a 14 eventos mutacionales del haplotipo más común, presente en un tercio de los individuos estudiados. También se observó un haplotipo común entre la población de la Sierra La Laguna y las poblaciones del centro de México. La desconexión genética de la población de Baja California Sur se apreció gracias a la normalización de las distancias genéticas con las distancias geográficas y el trazado de índices de diferenciación por kilómetro en los mapas. Las zonas de mayor diferenciación genética de *M. formicivorus* son las de la parte sur de Baja California Sur, en comparación con las del centro y suroeste de México. Desde la perspectiva del concepto biológico de especie, es posible inferir dos comportamientos: el intercambio de algunos genes posterior a una separación reciente de las poblaciones o, que ese intercambio continúe actualmente, lo que pueda estar causando la mezcla de haplotipos.

Vegetación

La historia geográfica de las plantas vasculares de la región de la Sierra La Laguna difiere de la de los vertebrados. En contraste se ha observado que los eventos que influyen en la distribución en las especies de plantas de la región del cabo se encuentran más relacionadas con los cambios climáticos que con las barreras geográficas. Ejemplo de ello el estudio filogeográfico del cactus “sina” *Lophocereus schottii*. En el que en base en aloenzimas se encontró que los ejemplares con distribución en la península presentan baja variabilidad genética (Nason *et al.*, 2002). Sin embargo, se encontró, mediante el análisis filogenético, evidencia de que *L. schottii* presenta especies crípticas que taxonómicamente no se encuentran diferenciadas. Además no se encontró evidencia genética de que la formación del istmo de La Paz durante el plioceno aislara a las poblaciones del Cabo (*L. s. var. australis*) de las del resto de la península (*L. schottii* var. *schottii*). En conclusión en este grupo no se encontró evidencia de efecto de vicarianza, ni se observan distancias genéticas que indiquen barreras que frenaran el flujo genético, como lo es en el caso de los mamíferos y reptiles anteriormente expuestos. Por lo que se propone que la estructura genética de *L. s. var. australis* está vinculada a los fenómenos de extinción y recolonización postglacial.

En el caso de la flora también se plantea que la estructura genética de sus especies es afectada también por otros procesos. En el análisis de la estructura genética de la Pitaya agria *Stenocereus gummosus* (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003), se emplearon las isozimas, encontrándose que las poblaciones de *S. gummosus* presentan una mayor variabilidad genética que otras especies de cactus anteriormente estudiadas en la península. En contraste las poblaciones de *S. gummosus* presentaron 81% de loci polimórficos mientras que *L. schottii*

50% (Nason *et al.*, 2002; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003). En este caso en el particular de *S. gummosus* se plantea que las poblaciones con mayor variabilidad genética coinciden en distribución con la del grupo étnico Seri. Este grupo humano cosecha y consume las frutas frescas de esta especie, lo que sugiere que este uso y selección es un factor importante que aumenta los niveles de variación en esta región (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003). Mientras que en las especies del género *Lophocereus* se ha demostrado que la divergencia genética esta en gran medida influenciada por la capacidad de dispersión de sus polinizadores (Hartmann *et al.*, 2002)

Aislamiento genético y biogeografía

Los cambios geológicos ocurridos en la región del Cabo, han sido factores determinantes de las condiciones climáticas, orográficas y biológicas de los ecosistemas (Lyndell y Murphy, 2006; Gonzáles-Abraham *et al.*, 2010). Como resultado directo de procesos geológicos, se le considera como centro de evolución reciente (Riddle y Hafner, 2006). Tal condición se sustenta esencialmente por el aislamiento genético que ha sobrellevado su biota (Riddle *et al.*, 2000). Al realizar comparaciones filogeográficas de mamíferos y reptiles de la península, se puede observar que estos grupos están compuestos en una gran proporción de especies monofiléticas. Esto comprueba que efectivamente la historia evolutiva de la península difiere de la del resto del continente (Zink, 2002).

Entre los principales acontecimientos evolutivos que se argumentan, es el de la vicarianza. El cual se piensa que fue ocasionado por los eventos geológicos ocurridos en el Mioceno tardío y Plioceno, que dieron como resultado su separación del desierto de Sonora (Murphy, 1983; Murphy y Aguirre-León, 2002; Riddle y Hafner, 2006). Las divergencias biológicas observadas entre las poblaciones de la Sierra La Laguna, han servido como base para describir los procesos evolutivos que les llevaron a su aislamiento. Así como para realizar hipótesis sobre el efecto de los eventos geomorfológicos en el intervalo de su diferenciación. Se ha planteado que el macizo de la Sierra La Laguna en un principio era parte de la placa continental y que con la actividad tectónica de las placas de Norteamérica y Pacífica, durante el Mioceno tardío sobreviene su separación, con la formación simultánea del Golfo de California (Murphy, 1983).

Los estudios genéticos han servido para respaldar, refutar ó para complementar tales hipótesis. Se considera que tanto la restricción espacial de las especies, como las condiciones ambientales de la Sierra La Laguna, se deben principalmente a dos eventos geomorfológicos: a) La formación de la península, mediante su separación del resto del continente con el

surgimiento del Golfo de California, y b) La formación del istmo de La Paz, que separa a la región del Cabo del norte de la península. En primera instancia los análisis filogenéticos de taxa que tienen distribución tanto peninsular como continental, estiman que el aislamiento genético de las especies de la península de Baja California ocurrió alrededor de hace 6.5 millones de años (Devitt, 2006). Mientras que el aislamiento de la región del Cabo se deduce que es un evento más reciente de alrededor de un millón de años (Lindell *et al.*, 2008). A diferencia de los métodos tradicionales, las estimaciones del tiempo de divergencia que se basan en análisis genéticos, proveen mayor exactitud. En contraparte, con el registro fósil de reptiles se calcula un margen muy amplio e impreciso (de 5.9 a 0.7 millones de años) en el tiempo en que ocurrió el aislamiento del sur de la península (Murphy, 1983). Los estudios genéticos más recientes asumen que el aislamiento de la región del Cabo es de aproximadamente un millón de años (Lindell *et al.*, 2008; Maldonado *et al.*, 2001).

Sin embargo, aún existen interrogantes sobre la historia evolutiva de muchas de sus especies. Por ejemplo la culebra listada *Thamnophis validus*, especie con distribución disyunta, con una población en la región del Cabo y otras aisladas de la parte continental de México (Rossman *et al.*, 1996). El estudio (*T. validus*) con diferentes genes de ADN mitocondrial: Citocromo b y nicotinamida adenina dinucleótido deshidrogenasa (I, II y IV), analiza la filogenética y compara los resultados con las diferentes teorías biogeografías, para explicar la posible causa de sus poblaciones disjuntas (Queiroz y Lawson, 2008). Con su análisis filogenético se estimó que las poblaciones continentales y las del Cabo de *T. validus* divergieron hace 0.5 Ma. Cifra que se aparta de la teoría de vicarianza tectónica. La cual estima que la separación de estas dos regiones ocurrió hace alrededor de 5.5-6.5 Ma (Ridde *et al.*, 2000). Así mismo, se cuestiona también que la teoría de la vicarianza por aridificación pueda explicar la historia evolutiva de *T. validus*. La teoría de la vicarianza por aridificación, argumenta que durante el Pleistoceno tardío algunas especies que se distribuían a lo largo de la península se separaron aislándose en las partes más húmedas al no tolerar el proceso de desertificación (Conant, 1969; Thompson y Anderson, 2000). Sin embargo, con el estudio genético se encontró evidencia que pone duda que la separación de las poblaciones de *T. validus* sea producto de éste proceso. Debido a que la diferencia entre los haplotipos de la región del Cabo y las poblaciones continentales tiende a incrementar conforme aumenta la latitud geográfica. Es decir que los ejemplares *T. validus* de la región del Cabo son más parecidas a las poblaciones del sur (Colima) que a las del norte (Sonora; Queiroz y Lawson, 2008). La tercer teoría con la que contrastaron los datos genéticos, es que la presencia de *T. validus* en la región del Cabo haya sido introducida por el humano hace 13 mil años atrás (Conant, 1969). Al respecto no

encontraron evidencia genética que la respaldara o la refutara. Casos como este nos sugieren que la historia evolutiva de la biota Sierra La Laguna, podría ser aún más compleja de lo imaginado.

Otros Grupos

También se ha incursionado en el estudio genético en otros grupos que tienen especies en Sierra La Laguna. Pero no con el mismo éxito en sus resultados. Como en las cianobacterias (en base a segmentos de genes que codifican Subunidad 16 del RNA ribosomal) que se ha realizado el estudio de cuatro especies del género *Microcoleus* en 10 localidades del sur de la Península. Dos de ellas en la Sierra La Laguna, en donde se encontraron tres especies (*M. paludosus*, *M. sociatus* y *M. vaginatus*). Las cuales presentaron un 48% de similitud entre sí (López-Cortés *et al.*, 2010). En el trabajo se propone la conclusión de que la historia geológica de la península junto con el aislamiento y las condiciones climáticas actuales de la Sierra La Laguna, favorecieron el desarrollo de procesos de especiación en las especies. Sin embargo, no presentan el análisis ni los datos de porcentaje de similitud, ni de otro tipo que permita la comparación de los especímenes del área con las otras localidades y dicha conclusión.

En cuanto a artrópodos, la limitante del conocimiento genético de las especies que se distribuyen en la Sierra La Laguna se debe a que son pocos los estudios. Uno de ellos es el análisis taxonómico del arácnido *Pardosa sierra*, que en base a marcadores moleculares, no cambia su taxonomía, sin embargo si presentan evidencia de que su distribución es más restringida de lo contemplado (Correa-Ramírez *et al.*, 2010). *P. sierra* anteriormente se consideraba una especie ampliamente distribuida en Norte América (Vogel, 2004). Sin embargo los estudios genéticos recientes sugieren que los sinónimos conocidos para la especie pueden tratarse de diferentes especies y que por lo tanto *P. sierra* es una especie endémica de la península (Correa-Ramírez *et al.*, 2010). Resultado que respalda el aislamiento biogeográfico observado anteriormente en el caso de los vertebrados.

Los análisis comparativos de filogenia y filogeografía han revelado una importante divergencia en las genealogías mitocondriales de varios taxa de vertebrados distribuidos en la península de Baja California. Es por esto que el estudio se extiende a los artrópodos, examinando patrones de divergencia filogenética en arañas del género *Homalomychus* (Crews y Hedín, 2006). Se analizaron secuencias de marcadores mitocondriales (Subunidad 16 del RNA ribosomal y subunidad I de nicotinamida adenina dinucleótido deshidrogenasa) y nucleares (Subunidad 28 del RNA ribosoma) de 88 localidades dentro del intervalo de

distribución del taxón, incluyendo cuatro localidades aledañas a la Sierra La Laguna. Se obtuvieron 157 haplotipos que se agrupan en tres clados bien diferenciados. Uno de ellos representa exclusivamente la porción sur de la península y es el que presenta mayor cantidad de ramas internas. Los resultados derivados representan una primera evidencia de profunda divergencia mitocondrial en artrópodos en parte central de la península. Lo que concuerda con resultados de otros estudios que proporcionan sustento a la hipótesis de un evento vicariante en la parte media de la península.

Discusión

Implicaciones en la conservación

Se ha observado que el aislamiento de las especies de la Sierra La Laguna está vinculado con el tamaño y capacidad de dispersión de las especies. Este fenómeno es evidente en las especies de hábitos terrestres. Su distribución geográfica se encuentra asociado a las cualidades del hábitat. En algunos casos las especies están restringidas, como el caso de la lagartija espinosa *X. gilberti*, especializada a uno de los ecosistemas más singulares del México. Ésta especie se encuentra estrechamente emparentada a un grupo de especies continentales (*X. bolsonae* y *X. sanchezii*) que presentan un patrón de dispersión similar y que también son endémicas. Debido a estas características se encuentran categorizadas en peligro de extinción (NOM-059-ECOL-2010). No obstante la especie endémica de la Sierra La Laguna no se contempla dentro de este amparo de protección jurídica, por lo que se considera que encabeza el grupo de especies con necesidad de estudios de abundancia, calidad del ambiente, diversidad genética intraespecífica, etc. que contribuyan a su debido conocimiento.

El estudio del Guaycan *Guaiacum unijugum*, arbusto endémico de la región del Cabo, basado en 17 loci microsatélites, se observó que esta especie presenta una baja diversidad genética (McCauley *et al.*, 2010). Esto lleva a concluir que las especies endémicas del área presentan aislamiento reproductivo, como resultado de pequeños intervalos de distribución y poca dispersión. Presentando así un efecto de deriva génica y depresión endogámica. Ésta situación conduce a revalorar qué especies están en declive y por lo tanto reconocer cuáles de ellas son más propensas a la extinción. Los marcadores moleculares en la biología de la conservación se han utilizado para cuantificar la variabilidad genética, describir la influencia de expresión de genes en la adaptación, en la genética de poblaciones así como para conocer los factores ecológicos que conducen a la selección (Crandall *et al.*, 2000; Primer, 2009). Conocer la variabilidad molecular de las poblaciones es un elemento acorde a la biología de la conservación actual, ya que es útil para estimar la probabilidad de extinción que tienen las

especies. Con ello se puede conocer la viabilidad genética y predecir que tan susceptible son al decaimiento ante las presiones ambientales e impactos de la actividad humana. En especial de aquellas especies que se consideran en riesgo, en donde este conocimiento se aplica para determinar el estado de conservación de sus poblaciones (Schwartz *et al.*, 2007).

Se han empleado diferentes medidas de diversidad para identificar áreas de importancia para la conservación para las especies de cactus de Baja California Sur. Una de ellas es la de la diversidad filogenética. Para lo cual se evaluaron a 85 especies de cactus y observaron que el 85.9 % de los grupos filogenéticos se encuentra dentro de las áreas protegidas ya establecidas. En la Sierra La Laguna se encontró el 26% de la diversidad filogenética total de cactus de la península. Sin embargo los autores proponen que es necesario complementar las Áreas Naturales Protegidas hasta que se incluya el 89% (Prado *et al.*, 2010).

Conclusión

Los estudios genéticos de las especies de la Sierra La Laguna son relativamente recientes. Antes de su declaratoria como Área Natural Protegida, sólo existía el trabajo de Murphy (1983). Por lo que no existe un parámetro de comparación genético de su biota antes del decreto. Cabe destacar que la importancia primordial de las áreas protegidas como la Sierra La Laguna, es la de preservar la diversidad biológica, inclusive a nivel genético. También se consideran reservorios de recursos genéticos potencialmente importantes (Soulé y Simberloff, 1986; Dixon y Sherman, 1991).

Los estudios moleculares realizados en el área se han enfocado en describir la estructura genética de las especies para poder hacer análisis filogeográficos que nos pueda llevar a entender su origen. Además han sido muy útiles en la taxonomía al definir las relaciones filogenéticas de las especies que se han estudiado. Aún con los estudios realizados no se ha logrado desentrañar la historia evolutiva de sus especies. Las estimaciones sobre tiempo de especiación en base a los marcadores moleculares han sido variadas para los diferentes taxones. Esto puede deberse principalmente a que estos estimados pueden estar sesgados ó a que la historia evolutiva de la biota de la Sierra La Laguna es más compleja de lo que se ha contemplado.

Es de esperarse que las poblaciones de la Sierra La Laguna presenten poca diversidad genética, debido al carácter insular del área. Cabe señalar que la selva baja caducifolia es considerada uno de los ecosistemas más amenazados (Trejo y Dirzo, 2002). Si a esta condición se le suman la características biogeográficas y filogeográficas, sobresale la necesidad de conservación del área. Hay algunos aspectos que no se han abordado, como lo es la viabilidad

genética de las poblaciones. Evaluar este aspecto de diversidad genética es de importancia debido a que la pérdida de diversidad genética esta relacionada con el decremento en la aptitud biológica a nivel individuo y poblacional (Saccheri y Hanski, 2006), así mismo con la disminución del potencial evolutivo de la especie (Bouzat, 2010). Aspecto interesante de determinar sobre todo en las especies endémicas, poco abundantes o que están en riesgo de extinción (Grueber *et al.*, 2008).

Estos estudios han mostrado que la alta incidencia de especies crípticas son el resultado de múltiples períodos de divergencia. Sin embargo, la mayoría de los estudios de la península se enfocan en las especies de las regiones áridas, por lo que hace falta desarrollar estudios en la zona de la Sierra La Laguna. Es necesario para muchas de las poblaciones asociadas a la región templada de la Sierra La Laguna la realización de análisis del estado de conservación, mediante el conocimiento de su estructura, diversidad genética y relaciones filogenéticas. También la aplicación de métodos para evaluar la vulnerabilidad a la extinción de las especies, como los de la IUCN (2001) y CITES (2003) a nivel internacional y el de la Método de Evaluación del Riesgo de extinción de las especies de México (MER; Sánchez *et al.*, 2007) a nivel nacional. Es posible de esta manera categorizar a las especies bajo un estatus de conservación y/o riesgo.

Recomendaciones

Como recomendaciones a llevarse en un futuro próximo en la Sierra La Laguna se sugiere: El realizar estudios enfocados en conocer la variabilidad genética intra-poblacional de las especies endémicas, raras ó que esté considerada bajo alguna categoría de riesgo. Debe de procurarse que la protección de la biota sea efectiva, especialmente de aquellas poblaciones que tienen su distribución circunscrita. No limitar el flujo genético natural entre las especies con amplia distribución que parte de sus poblaciones se encuentren dentro de la Sierra La Laguna. Que las autoridades permitan y fomenten la realización de una colección de tejidos de las especies de la Sierra La Laguna, para poder analizar y evaluar a las poblaciones de las especies que en esta área se encuentran. Esta colección servirá para la realización de estudios genéticos en la actualidad, y serán una reserva de material para futuras investigaciones.

Agradecimientos

Al D. G. Gerardo Hernández García por la maquetación y edición de este capítulo y a Lic. Tania Flores Azcárrega por la recopilación del material para la edición.

Literatura citada

- Allen, J. A. 1899. Descriptions of five new American rodents, Bulletin of the American Museum of Natural History, 12: 11-17.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 1994. Current status of the rice rat *Oryzomys conesi peninsulae*. Southwestern Naturalist, 39: 99-100.
- Álvarez-Castañeda, S. T., C. A. Salinas-Zavala y F. De La Chica. 1995. Análisis Biogeográfico del Noroeste de México con énfasis en la variación climática y Mastozoológica. Acta Zoológica Mexicana, n. s., 66: 59-86.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 1996. Anthropogenic extinction of the endemic deer mouse *Peromyscus maniculatus cineritius* on San Roque island, Baja California Sur, México. Southwestern Naturalist, 41: 459-461.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 1998. Analysis of the nomenclature and taxonomy of the species of mammals of the Baja California Peninsula. Journal of the Arizona-Nevada Academy of Sciences, 22: 57-70.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y M. Bogan. 1998. *Myotis peninsularis*. Mammalian species, 573: 1-2.
- Álvarez-Cárdenas, S., S. Gallina, P. Galina-Tessaro y R. Domínguez-Cadena. 1999. Habitat availability for the mule deer (Cervidae) population in a relictual oak-pine forest in Baja California Sur, Mexico. Tropical Zoology, 12: 67-78.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y J. L. Patton. 1999. Mamíferos del Noroeste Mexicano. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. México.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y J. L. Patton. 2000. Mamíferos del Noroeste Mexicano II. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. México.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 2002. Extirpation of bailey's pocket mouse, *Chaetodipus baileyi fornicatus* (Heteromyidae: Mammalia), from isla Montserrat, Baja California Sur, México. Western American Naturalist, 62: 496-497.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 2003. *Peromyscus eva*. Mammalian species, 738: 1-3.
- Álvarez-Castañeda, S. T. & P. Cortés-Calva. 2004. A new subspecies of sand pocket mouse, *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae), from Baja California Sur, Mexico. Pp. 33-40. En: A. Castro-Campillo y J. Ortega (Eds). Homenaje a la trayectoria Mastozoológica de José Ramírez Pulido Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa. México.
- Álvarez-Castañeda, S. T., N. Cárdenas y L. Méndez. 2004. Analysis of mammal remains from owl pellets (*Tyto alba*), in a suburban area in Baja California. Journal of Arid Environments, 59: 59-69.

- Álvarez-Castañeda, S. T. y J. L., Patton. 2004. Geographic genetic architecture of pocket gopher (*Thomomys bottae*) populations in Baja California. *México Molecular Ecology*, 13: 2287–2301.
- Álvarez-Castañeda, S. T., P. Cortés-Calva, L. Méndez y A. Ortega-Rubio. 2006. Sea of Cortes island development call for mitigation. *BioSciences*, 56: 825-829.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 2009. Phylogenetic structure of the *Thomomys bottae-umbrinus* complex in North America, *Molecular. Phylogenetics and Evolution*, 54: 671-679.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y N. González-Ruiz. 2008. Análisis preliminar de la relaciones filogenéticas entre los grupos de especies del género *Peromyscus*. Pp 5-26. En: C. E. Espinoza-Medinilla y J. Ortega (Eds). *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México II*. Asociación Mexicana de Mastozoología. México.
- Álvarez-Castañeda, S. T., W. Z. Lidicker Jr. y E. Ríos. 2009. Revision of the *Dipodomys merriami* Complex in the Baja California Peninsula, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 90: 992-1008.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 2010. Phylogenetic structure of the *Thomomys bottae-umbrinus* complex in North America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 671-679.
- Álvarez-Castañeda, S. T., P. Cortés-Calva, F. X. González-Cózatl, D. Rojas y I. Leyva. 2010. Assessment of distribution and habitat characteristics of cryptic species of *Peromyscus*: a RFLP's accurate identification achievement. *Western North American Naturalist*, 70: 323-333.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y E. Ríos. 2010. Revision of *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae). *The Zoological Journal of the Linnean Society*, 161: 213-128.
- Aguirre L. G., D. J. Morafka y Murphy R. W. 1999. The peninsular archipelago of Baja California: a thousand kilometers of tree lizard genetics. *Herpetologica*, 55: 369-381.
- Arnaud, G. 1992. Efectos potenciales del coyote en las prácticas cinegéticas, ganaderas y agrícolas. Pp. 251-264. En: A. Ortega (Ed) *Uso y Manejo de los Recursos Naturales en la Sierra La Laguna*, B.C.S. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. México.
- Arriaga, L. y A. Ortega. 1988. *La Sierra La Laguna de Baja California Sur*. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. México.
- Arriaga, L., R. Rodríguez-Estrella y A. Ortega-Rubio. 1990. Endemic hummingbirds and madrones of Baja: are they mutually dependent? *The Southwestern Naturalist*, 35: 76-79.

- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*, Harvard University Press. USA.
- Baker, R. J. y R. D. Bradley. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy*, 87: 643-662.
- Bezy, R. L., K. B. Bezy y K. Bolles. 2008. Two New Species of Night Lizards (*Xantusia*) from Mexico. *Journal of Herpetology*, 42: 680-688.
- Bouzat, J. L. 2010. Conservation genetics of population bottlenecks: the role of chance, selection, and history. *Conservation Genetic*, 11: 463-478.
- Brandege, T. S. 1892a. Additions to the flora of the Cape region of Baja California, *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 3: 108-182.
- Brandege, T. S. 1892b. The distribution of the Flora of the Cape Region of Baja California. *Zoe*, 3:223-231.
- Case, T. J., M. L. Cody y E. Ezcurra (Eds). 2002. *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press. USA.
- Castellanos, A., L. Arriaga y C. López. 2002. El Vizcaino biosphere reserve: a case study of conservation and development in a protected area in Mexico. *Natural Areas Journal*, 22: 331-339.
- Crandall, K. A., O. R. Bininda-Emonds, G.M. Mace y R.K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 290-295.
- Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES). 2003. Follow-up of CoP12 Decisions, *Guaiacum* spp. [Decision 11.114 (Rev. COP12)]. Report from the Thirteenth meeting of the Plants Committee, Geneva 12-15 August 2003, CITES PC13 Doc. 9.2. Switzerland.
- Clark-Tapia, R y F. Molina-Freaner. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity*, 90: 443-450.
- Clegg, S. M., J. F. Kelly, M. Kimura y T. B. Smith. 2003. Combining genetic markers and stable isotopes to reveal population connectivity and migration patterns in a Neotropical migrant, Wilson's warbler (*Wilsonia pusilla*). *Molecular Ecology*, 12: 819-830.
- Conant, R. 1969. A review of the water snakes of the genus *Natrix* in Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 142: 1-140.
- Correa-Ramírez, M. M., M. L. Jiménez y F. J. García-De León. 2010. Testing species boundaries in *Pardosa sierra* (Araneae: Lycosidae) using female morphology and COI mtDNA. *Journal of Arachnology*, 38: 538-554.

- Cortés-Calva, P. y S. T. Álvarez-Castañeda. 1996. Estimación y número de camada de *Chaetodipus arenarius subblucidus* (Rodentia: Heteromyidae) en Baja California Sur, México. *Biología tropical*, 44: 301-304.
- Cortés-Calva, P. y S. T. Álvarez-Castañeda. 1999. Tamaño gonadal de machos de *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae) durante un ciclo reproductivo en Baja California Sur, México. *Biología Tropical*, 47: 609-613.
- Cortés-Calva, P. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2003. Rodent density anomalies in scrub vegetation areas as a response to ENSO 1997-98 in Baja California Sur, Mexico. *Geofísica Internacional*, 42: 1-5.
- Crews, S. C. y M. Hedin. 2006. Studies of morphological and molecular phylogenetic divergence in spiders (Araneae: Homalonychus) from the American southwest, including divergence along the Baja California peninsula. *Molecular Phylogenetics Evolution*, 38: 470-487.
- Devitt, T. J. 2006. Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): testing arid land biogeographical hypotheses across the Nearctic–Neotropical transition. *Molecular Ecology*, 15: 4387-4407.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 1994. Decreto como área natural protegida con el carácter de reserva de la biosfera, la región conocida como Sierra La Laguna. México.
- Dixon, J. A. y P. B. Sherman. 1991. Economics of protected areas. *Environmental economics*, 20: 68-74.
- Douglas M. E., M. R. Douglas, G. W. Schuett y L. W. Porras. 2006. Evolution of rattlesnakes (Viperidae; *Crotalus*) in the warm deserts of western North America shaped by Neogene vicariance and Quaternary climate change. *Molecular Ecology*, 15: 3353–3374.
- Douglas M. E., M. R. Douglas, G. W. Schuett, L. W. Porras y B. L. Thomason. 2007. Genealogical Concordance between Mitochondrial and Nuclear DNAs Supports Species Recognition of the Panamint Rattlesnake (*Crotalus mitchellii stephensi*). *Copeia*, 4: 920-932.
- Ellstrand, N. C. y D. R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 217-242.
- Ezcurra, E. M. 1998. Conservation and sustainable use of natural resources in Baja California: An overview. Briefing paper for the San Diego Dialogue's Forum Fronterizo. San Diego. USA.

- Ezcurra, E. M. 2008. Ecoregions of Baja California: a new proposal. *Natural History*. USA.
- Gallina, T., A. González, G. Arnaud, S. Gallina y S. Álvarez. 1988. Mastofauna. En: L. Arriaga y A. Ortega (Eds). *La Sierra La Laguna de Baja California Sur*. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. México.
- Grismer, L. L. 1994. The origin and evolution of the peninsular herpetofauna of Baja California, México. *Herpetological Natural History*, 2: 51-106.
- Grismer, L. L. 1996. Geographic variation, taxonomy, and distribution of *Eumeces skiltonianus* and *E. lagunensis* (Squamata: Scincidae) in Baja California, Mexico. *Amphiba-Reptilia*, 17: 361-375.
- Grismer, L. L., H. Wong y P. Galina-Tessaro. 2002. Geographic variation and taxonomy of the sand snakes, *Chilomeniscus* (Squamata: Colubridae). *Herpetologica*, 55: 18–31.
- Grueber, C. E., G. P. Wallis y I. G. Jamieson. 2008. Heterozygosity-fitness correlations and their relevant to studies on inbreeding depression in threatened species. *Molecular Ecology*, 17: 3978-3984.
- González-Abraham, C. E., P. P. Garcillán y E. Ezcurra. 2010. Ecorregiones de la Península de Baja California: Una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 87: 69-82.
- Hare, M. P. 2001. Prospects for nuclear gene phylogeography. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 700–706.
- Hartmann, S., J. D. Nason y D. Bhattacharya. 2002. Phylogenetic origins of *Lophocereus* (Cactaceae) and the senita cactus–senita moth pollination mutualism. *American Journal of Botany*, 89: 1085-1092.
- Honey-Escandón, M., B. E. Hernández-Baños, A. G. Navarro-Sigüenza, H. Benítez-Díaz y A. Townsend-Peterson. 2008. Phylogeographic patterns of differentiation in the Acorn Woodpecker. *The Wilson Journal of Ornithology*, 120: 478-493.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2001. Categories and Criteria (version 3.1). IUCN, Gland, Switzerland. http://www.iucnredlist.org/info/categories_criteria2001.
- Jackson, H. H. 1928. A taxonomic revision of the American long-tailed shrews. *North American Fauna*, 51: 1-238.
- Lackey J. A. 1991. *Chaetodipus arenarius*. *Mammalian species*, 384: 1-4.
- Leaché, A. D. y D. G. Mulcahy. 2007. Phylogeny, divergence times and species limits of spiny lizards (*Sceloporus magister* species group) in western North American deserts and Baja California. *Molecular Ecology*, 16: 5216-5233.

- Leavitt, D. H., R. L. Bezy, K. A. Crandall y J. W. Sites JR. 2007. Multi-locus DNA sequence data reveal a history of deep cryptic vicariance and habitat-driven convergence in the Desert Night Lizard *Xantusia vigilis* species complex (Squamata: Xantusiidae). *Molecular Ecology*, 16: 4455-4481.
- Lindell, J., F. R. Méndez-de la Cruz y R. W. Murphy. 2008. Deep biogeographical history and cytonuclear discordance in the black-tailed brush lizard (*Urosaurus nigricaudus*) of Baja California. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94: 89-104.
- Lidicker, W. Z. JR. 1960. An analysis of intraspecific variation in the kangaroo rat *Dipodomys merriami*. University of California Publications in Zoology, 67: 125-218.
- Lloyd, B. D. 2003. Intraspecific phylogeny of the New Zealand short-tailed bat, *Mystacina tuberculata*, inferred from multiple mitochondrial gene sequences. *Systematic Biology*, 52: 460-476.
- López-Cortés, A., Y. Maya y J. Q. García-Maldonado. 2010. Diversidad filogenética de especies de *Microcoleus* de costras biológicas de suelo de la península de Baja California, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 1-7.
- León de la Luz, J. L. y R. Domínguez. 1989. Flora of the Sierra La Laguna, Baja California Sur, México. *Madroño*, 36: 61-83.
- León de la Luz, J. L. y A. Breceda. 2006. Using endemic plant species to establish critical habitats in the Sierra La Laguna Biosphere reserve, Baja California Sur, México. *Biodiversity and Conservation*, 15: 1043-1055.
- Maldonado, J. E., F. Hertel y C. Villa. 2004. Discordant patterns of morphological variation in genetically divergent populations of ornate shrews (*Sorex ornatus*). *Journal of Mammalogist*, 85: 886-896.
- Martínez-Morales, M. A., I. Zuria, L. Chapa-Vargas, I. MacGregor-Fors, R. Ortega-Álvarez, E. Romero-Águila y P. Carbó, 2010. Biodiversity research: Current distribution and predicted geographic expansion of the Rufous-backed Robin in Mexico: a fading endemism? *Diversity and Distributions*, 16: 786-797.
- Mayer, F. y O. von Helversen. 2001. Cryptic diversity in European bats. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, 268: 1825-1832.
- Mila, B., S. Clegg, M. Kimura, K. Ruegg y I. Lovette. 2005. Linking breeding and overwintering areas of five nearctic-neotropical migratory passerines using molecular genetic markers, USDA Forest Service General Technical Reports. USA.

- Morelos-Ochoa, S. 1988. La vegetación: una aproximación a través de la fotointerpretación, En: L. Arriaga y A. Ortega (Eds). La Sierra La Laguna de Baja California Sur. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. México.
- Morrison, M. L., P. A. Aigner, L. A. Nordstrom y L. S. Hall. 1999. Habitat characteristics of sympatric Gilbert's and western skinks. *Herpetological Review*, 30: 18-20.
- Murphy, R. W. 1983. Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California herpetofauna. *Occasional Papers California Academic of Sciences*, 137: 1-48.
- Murphy, R. W. y G. Aguirre-León. 2002. The nonavian reptiles: origins and evolution. Pp. 181-220. En: T.J. Case, M.L. Cody y E. Ezcurra (Eds). *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press. USA.
- Nason J. D., J. L. Hamrick y T. H. Fleming. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution* 56: 2214-2226.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press USA.
- Nogales M., A. Martin, B. R. Tershy, C. J. Donlan, D. Veitch, N. Puerta, B. Wood y J. Alonso. 2004. A review of feral cat eradication on islands. *Conservation Biology*, 18:10.
- Ortega-Rubio, A. y Laura Arriaga (Eds). 1991. La Reserva de la Biosfera El Vizcaíno en la Península de Baja California. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. México.
- Ortega-Rubio, A., R. Rodríguez-Estrella, P. Galina-Tessaro y S. Alvarez-Cardenas. 1992 The oak-pine forest without squirrels: La Sierra La Laguna, Baja California Sur. *Ecologica*, 2: 19-24.
- Patton J. L. 1993. Heteromyidae. En: D. E. Wilson y D. M. Reeder (Eds). *Mammals Species of the World. A taxonomic and Geographic reference*. Smithsonian Institution Press. USA.
- Patton, J. L. 2005. Family Heteromyidae. Pp. 859-871. En: D. E. Wilson y D. M. Reeder (Eds). *Mammals Species of the World. A taxonomic and Geographic reference*. The Jhon Hopkins University Press. USA.
- Patton, J. L., D. G. Huckaby & S. T. Álvarez-Castañeda. 2007. The systematic and evolutionary history of woodrats of the *Neotoma lepida* complex. University of California Press. USA.
- Patton, J. L. y S. T. Álvarez-Castañeda. 1999. Family Heteromyidae. Pp. 351-443. En: Álvarez-Castañeda, S. T. y J. L. Patton (Eds). *Mamíferos del Noroeste Mexicano*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. México.

- Patton, J. L. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2005. Phylogeography of the Desert woodrat, *Neotoma lepida*, with comments on systematics and biogeography. Pp. 375-388. En: V. Sánchez-Cordero y R. Medellín (Eds). Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Prado, A., J. A. Hawkins, C. Yesson y R. T. Barcenas. 2010. Multiple diversity measures to identify complementary conservation areas for the Baja California peninsular cacti. *Biological Conservation*, 143: 1510-1520.
- Primmer, C. R. 2009. From Conservation Genetics to Conservation Genomics. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162: 357-368.
- Richmond, J. Q. y T. W. Reeder. 2002. Evidence for parallel ecological speciation in Scincid lizards of the *Eumeces skiltonianus* species group (Squamata: Scincidae). *Evolution*, 56: 1498–1513.
- Riddle B. R., D. J. Hafner, L. F. Alexander y J. R. Jaeger. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97: 14438-14443.
- Riddle, B. R. y D. J. Hafner. 2006. Biogeografía histórica de los desiertos cálidos de Norteamérica. *New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin*, 32: 57-65.
- Riemann, H. y E. Ezcurra. 2007. Endemic regions of the vascular flora of the peninsula of Baja California, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 18: 327-336.
- Ríos, E. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2002. Mamíferos de la reserva del Valle de los Cirios, Baja California, México. *Acta Zoológica Mexicana*, n.s. 86: 51-86.
- Ríos, E. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2007. Environmental Responses to Altitudinal Gradients and Subspecific Validity in Pocket Gophers (*Thomomys bottae*) from Baja California Sur México. *Journal of Mammalogy*, 88: 926-934.
- Rodríguez-Estrella, R. 1988. Avifauna. Pp. 185-208. En: L. Arriaga y A. Ortega (Eds). *La Sierra La Laguna de Baja California Sur*. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. México.
- Rodríguez-Estrella, R. 2005. Terrestrial birds and conservation priorities in Baja California Peninsula. USDA Forest Service General Technical Report. USA.
- Romero-Schmidt, H., A. Ortega, C. Arguelles, R. Coria y F. Solis. 1994. The Effect of Two Years of Livestock Grazing Exclosure upon Abundance in a Lizard Community

- in Baja California Sur, México. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*, 29: 245-248.
- Rossman, D. A., N. B. Ford y R. A. Seigel. 1996. *The garter snakes: evolution and ecology*. Norman. University of Oklahoma Press. USA.
- Russell, A. L., R. Medellín y G. F. McCracken. 2005. Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*), *Molecular Ecology*, 14: 2207–2222.
- Saccheri, I. y I. Hanski. 2006. Natural selection and dynamics. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 341-346.
- Sánchez, O., R. Medellín, A. Aldama, B. Goettsch, J. Soberón, y M. Tambutti. 2007. *Método de Evaluación de Riesgo de extinción de las especies silvestres en México (MER)*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2010. *Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres—Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo*. México.
- Sinclair, E. A., R. L. Bezy, K. Bolles, J. L. Camarillo, A. Crandall y J. W. Sites Jr. 2004. Testing species boundaries in an ancient species complex with deep phylogeographic history: genus *Xantusia* (Squamata: Xantusiidae). *American Naturalist*, 163: 396-414.
- Shreve, G. 1951. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Carnegie Institute Washington Publications, 591: 1-192.
- Soulé, M. E. y M. E. Simberloff. 1986. What do genetics and Ecology tell us about the desing of nature reserves. *Biological conservation*, 35: 19-40.
- Spellman, G. M. y J. Klicka. 2007. Phylogeography of the white-breasted nuthatch (*Sitta carolinensis*): diversification in North American pine and oak woodlands. *Molecular Ecology*, 16: 1729-1740.
- Stebbins, L. y J. Major. 1965. *Endemism and Speciation in the California Flora*. *Ecological Monographs*, 35: 1-35.
- Suárez-Gracida, C. G. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2009. Physical and biological factors related to habitat preferences of rodents. *Biodiversity and Conservation*, 18: 2779- 2797.
- Schwartz, M. K., G. Luikart y R. S. Waples. 2007. Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in Ecology & Evolution*, 22: 25-33.
- Tershy, B. R., D. Breese y D.A. Croll. 1997. Human perturbations and conservation

- strategies for San Pedro Mártir Island, Islas del Golfo de California Reserve, México. *Environmental Conservation*, 24: 261-278.
- Tershry, B. R., L. Bourillon, L. Metzler y J. Barnes. 1999. A survey of ecotourism on islands in northwestern México. *Environmental Conservation*, 26: 212-217.
- Thompson, R. S. y K. H. Anderson. 2000. Biomes of western North America at 18,000, 6,000 and 014C yr BP reconstructed from pollen and packrat midden data. *Journal of Biogeography*, 27: 555-584.
- Thomson, R. C., I. J. Wang y J. R. Johnson. 2010. Genome-enabled development of DNA markers for ecology, evolution and conservation. *Molecular Ecology*, 19: 2184-2195.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2063-2048.
- Trujano-Álvarez, A. L. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2007. Taxonomic revision of *Thomomys bottae* in Baja California Sur lowlands. *Journal of Mammalogy*, 88: 343-350.
- Trujano-Álvarez, A. L., H. Santillana-Ortiz y S. T. Álvarez-Castañeda. 2008. Efecto del pastoreo en el área de actividad y uso del hábitat de una comunidad de heterómidos en el matorral sarcocaulé de Baja California Sur. Pp. 531-550. En: C.E. Espinoza-Medinilla y J. Ortega (Eds). *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México II*. Asociación Mexicana de Mastozoología. México.
- Vázquez-Domínguez, E., G. Ceballos y J. Cruzado. 2004. Devastating alien predators on islands: The case of the Mexican endemic deer mouse, *Peromyscus guardia*. *Oryx*, 38: 347-350.
- Vogel, B. R. 2004. A review of the spider genera *Pardosa* and *Acanthobolycosa* (Araneae, Lycosidae) of the 48 contiguous United States. *Journal of Arachnology*, 32: 55-108.
- Weyandt, S. E. y R. A. Van Den Bussche. 2007. Phylogeographic structuring and volant mammals: the case of the pallid bat (*Antrozous pallidus*). *Journal of Biogeography*, 34: 1233-1245.
- Whorley, J. R., S. T. Álvarez-Castañeda y G. J. Kenagy. 2004. Genetic structure of desert ground squirrels over a 20-degree-latitude transect from Oregon through the Baja California peninsula. *Molecular Ecology*, 13: 2709-2720.
- Williams, D. F., H. H. Genoways y J. K. Braun. 1993. Taxonomy and systematics. En: H. H. Genoways y J. H. Brown (Eds). *Biology of the Heteromyidae*. Special publications No. 10, American Society of Mammalogy, 38-197.
- Willmann, R. 1986. Reproductive isolation and the limits of the species in time. *Cladistics*, 2: 356-358.

Zink, R. M. 2002. Methods in comparative phylogeography, and their application to studying evolution in the North American aridlands. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 953-959.

Para citar esta obra:

Segura-Trujillo, C. A., E. F. Aguilera Miller, y S. T. Álvarez Castañeda. 2012. Diversidad genética en Sierra La Laguna, Baja California Sur, México. En: A. Ortega-Rubio., M. Lagunas-Vázquez y L. F. Beltrán-Morales (Editores). Evaluación de la Reserva de la Biosfera Sierra La Laguna, Baja California Sur: Avances y Retos. (pp. 221-248). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. La Paz, B.C.S., México. 422 pp.