

## DIVERSIDAD GENÉTICA DE LA BIOTA

FRANCISCO E. MOLINA-FREANER,<sup>1</sup> THERESE A. MARKOW,<sup>2</sup> EDWARD J. PFEILER,<sup>3</sup> OCTAVIO R. ROJAS-SOTO,<sup>4</sup>  
ALEJANDRO VARELA-ROMERO,<sup>5</sup> ADRIÁN QUIJADA-MASCAREÑAS,<sup>6</sup> MARTÍN ESQUEDA<sup>3</sup>  
Y GLORIA YÉPÍZ-PLASCENCIA<sup>3</sup>

**RESUMEN.** En este capítulo se hace una revisión de los estudios sobre genética de poblaciones y filogeografía de la biota del estado de Sonora y se presenta un resumen del conocimiento actual. Se recopilan trabajos sobre aproximadamente cien especies que incluyen organismos patógenos, plantas, invertebrados, peces dulceacuáticos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos y se describen algunos de los patrones generales que se han detectado en la región. Para el caso de plantas, varios estudios han detectado que la diversidad genética disminuye con la latitud. Para el caso de varias especies de anfibios, reptiles, mamíferos y aves, la estructura filogeográfica muestra divisiones creadas por el Golfo de California y la Sierra Madre Occidental.

**ABSTRACT.** In this chapter, we review studies on the population genetics and phylogeography of the biota from the state of Sonora and provide a summary about our current knowledge. Studies about one hundred species that include pathogenic microorganisms, plants, invertebrates, freshwater fishes, amphibian, reptiles, birds and mammals are compiled and some of the general patterns that have emerged in the region are summarized. For plants, several studies have detected that genetic diversity declines with latitude. For several amphibian, reptilian, mammalian and bird species, the phylogeographic structure exhibit clear divisions created by the Gulf of California and the Sierra Madre Occidental.

<sup>1</sup> Universidad Nacional Autónoma de México.

<sup>2</sup> University of California, San Diego.

<sup>3</sup> Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo.

<sup>4</sup> Instituto de Ecología.

<sup>5</sup> Universidad de Sonora. Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo.

<sup>6</sup> University of Arizona.

## INTRODUCCIÓN

En este capítulo elaboramos una síntesis del conocimiento sobre la diversidad genética de la biota del estado de Sonora. Hemos dividido el capítulo en secciones correspondientes a los diferentes grupos de organismos que han sido estudiados en la entidad. Sin embargo, antes de presentar los datos sobre los patrones que se han detectado para plantas, invertebrados y vertebrados, queremos tratar dos aspectos como preámbulo a este capítulo. El primero es entender por qué el estudio de la diversidad genética es relevante para la comprensión de la diversidad biológica. El segundo aspecto es una breve introducción a la genética de poblaciones y la filogeografía, ya que estas áreas de la biología evolutiva son las que intentan entender y explicar los patrones de diversidad genética detectados en la naturaleza.

La diversidad biológica o biodiversidad comúnmente se define como la variedad y variabilidad de los seres vivos y de los complejos ecológicos donde viven (Noss, 1990). Sin embargo, los intentos por medirla o cuantificarla a menudo se enfrentan con problemas debido a que es fundamentalmente un concepto multidimensional que no puede reducirse a un solo número (Purvis y Hector, 2000). La biodiversidad incluye al menos tres niveles de organización biológica. Estos niveles son: 1) la diversidad o variabilidad genética de las poblaciones a nivel intraespecífico; 2) la diversidad de especies, que incluye tanto la cantidad de especies como sus frecuencias relativas y, 3) la diversidad ecosistémica, que se refiere a la variabilidad ecológica de los

complejos que forman los organismos con su ambiente. La diversidad de especies ha sido el componente de la diversidad biológica que más atención ha recibido debido a la importancia de las especies como unidad biológica y a la relativa facilidad con la que puede medirse (Gaston, 2000). Sin embargo, hay muchos aspectos de los patrones globales de la biodiversidad para los cuales se desconocen los mecanismos causales y que demandan explicaciones del nivel genético y ecológico (Gaston, 2000).

Uno de los problemas con las definiciones de biodiversidad es que no hacen mención explícita de los mecanismos que generan y mantienen la diversidad, ni existe un marco teórico que integre los diferentes niveles de organización de la diversidad biológica (Noss, 1990; Vellend, 2003 y 2005). Por ejemplo, la diversidad genética ha sido dominio casi exclusivo de la genética de poblaciones y la diversidad de especies ha sido un problema central de la ecología de comunidades. Sin embargo, está claro que ambos campos comparten el mismo interés por explicar los números y las frecuencias relativas de las variantes biológicas en la naturaleza. En el caso de la genética de poblaciones estas variantes son genotipos o alelos y, en el caso de la ecología de comunidades, se denominan especies (Vellend, 2005). Las aproximaciones teóricas también tienen una similitud sorprendente. Por ejemplo, el modelo de islas de Sewal Wright (1940) propone que el balance entre el flujo y la deriva génica determina la diversidad genética, mientras que el modelo de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967) propone que el balance entre la colonización y extinción determina la diversidad de especies (Vellend, 2003). Los niveles de diversidad en los diferentes componentes de la diversidad biológica (genética, ecosistémica y de especies) son afectados por una multitud de procesos que actúan en diferentes escalas espaciales y temporales. Sin embargo, no existe un marco teórico que prediga bajo qué condiciones se espera que exista integración entre los diferentes niveles de la diversidad biológica. Por ejemplo, para el caso de la biota de islas, se han detectado correlaciones significati-

vas entre la diversidad genética de las especies constituyentes y la diversidad de especies (Vellend, 2003). Los modelos que pretenden ligar los mecanismos que operan entre estos niveles de la diversidad biológica se están empezando a construir (Vellend, 2005) y se espera que aporten explicaciones sobre las causas que generan las correlaciones que se han observado entre niveles.

### GENÉTICA DE POBLACIONES Y FILOGEOGRAFÍA

A pesar de estas limitaciones sobre la integración entre niveles, es importante señalar que la diversidad genética es uno de los niveles más básicos de la diversidad biológica. Es en este nivel de organización (genes) donde se genera la variación que permite a las poblaciones evolucionar y adaptarse a su ambiente. Existe una larga tradición científica que ha estudiado los patrones de diversidad genética y los mecanismos que la generan y mantienen. Estos problemas son del dominio de la genética de poblaciones, la cual constituye la rama de la biología evolutiva que estudia los procesos microevolutivos (Futuyma, 1998). La genética de poblaciones usa los modelos teóricos en conjunto con los estudios empíricos y experimentales para entender los mecanismos que determinan la diversidad genética y los cambios que ocurren a nivel genético dentro y entre poblaciones, incluyendo aquellos que llevan a la adaptación y la especiación. La genética de poblaciones pretende abordar el estudio de las causas de la evolución y por ello tiene una posición importante dentro de la biología evolutiva (Futuyma, 1998).

Las causas de la evolución son multifactoriales y, por lo tanto, es necesario adoptar una serie de enfoques (teóricos, empíricos y experimentales) para entenderlas. Los modelos teóricos juegan un papel muy importante, ya que sirven para identificar los parámetros más importantes que afectan el sistema de estudio. También sirven como guía en la colecta, organización e interpretación de observaciones y experimentos, aportan predicciones cuantitativas importantes sobre el comportamien-

to del sistema y sugieren observaciones y experimentos críticos. La genética de poblaciones parte de que las mutaciones y la recombinación son las fuentes originales de la variación genética y define a la evolución como el cambio en las frecuencias alélicas en las poblaciones a través del tiempo. Por lo tanto, las fuerzas evolutivas se consideran como los procesos que causan cambios en las frecuencias alélicas. Las fuerzas evolutivas son la mutación, el flujo génico, la deriva génica y la selección natural. Estas fuerzas evolutivas, en conjunto con otros factores tales como el sistema reproductivo, afectan los niveles de variación y la estructura genética de las poblaciones. La genética de poblaciones posee un robusto cuerpo de modelos teóricos que explora el efecto de cada una de estas fuerzas evolutivas actuando independientemente o en combinación sobre un gen o conjunto de genes. Estos modelos constituyen la base conceptual para entender el efecto de las fuerzas evolutivas en los niveles y los patrones de variación genética dentro y entre poblaciones (Hedrick, 2000).

La genética de poblaciones tiene como una de sus tareas más importantes el documentar qué tanta diversidad genética existe en las poblaciones naturales y explicar su origen, mantenimiento e importancia evolutiva (Hart y Clark, 1989). Dado que los modelos usan al gen y sus variantes (alelos) como la unidad básica de análisis, el enfoque empírico de la genética de poblaciones ha consistido en la recopilación de datos sobre los patrones de variación genética (genes) en poblaciones y su asociación con factores del medio ambiente. Los primeros marcadores genéticos que se emplearon en estos estudios fueron los polimorfismos morfológicos, los tipos sanguíneos, las inversiones cromosómicas y las aloenzimas y, a partir de los años ochenta, se observó un enorme desarrollo de los marcadores basados en ADN y en las secuencias de nucleótidos. La electroforesis de proteínas permitió detectar sustituciones de aminoácidos en extractos provenientes de diferentes individuos e inferir el genotipo para genes particulares (Lewontin, 1991), mientras que las aloenzimas (variantes alélicas de las enzimas) permitieron por primera

vez evaluar los niveles de variación de prácticamente cualquier organismo y conocer la distribución de frecuencias de los variantes electroforéticos (Lewontin, 1991). Esta técnica tuvo un gran impacto en los estudios empíricos, toda vez que era fácil de aplicar a cualquier organismo e hizo posible estimar los niveles de polimorfismo, la heterocigosidad y los niveles de diferenciación de plantas y animales. Sin embargo, la electroforesis de proteínas no detecta toda la variación genética, en virtud de que muchas sustituciones de nucleótidos no producen cambios en las secuencias de aminoácidos.

La revolución de la biología molecular introdujo nuevas técnicas y marcadores a la genética de poblaciones, como los marcadores con base en ADN que evalúan la variación que ocurre a nivel de las secuencias de nucleótidos y que, en consecuencia, se consideran más precisos que las aloenzimas. Asimismo, el descubrimiento de las enzimas de restricción introdujo a los RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) y la reacción en cadena de la polimerasa permitió el desarrollo de los RAPD (Randomly Amplified Polymorphic DNA), los AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism), los ISSR (Inter Simple Sequence Repeat) y los microsátélites como marcadores (Schlötterer, 2004). Finalmente, las técnicas para secuenciar directamente el ADN permitieron obtener información precisa y completa sobre la variación en regiones específicas del genoma de prácticamente cualquier organismo, de tal forma que, aunque inicialmente la obtención de secuencias era un proceso laborioso y caro, hoy en día los avances en la tecnología de secuenciación permiten el análisis de secuencias de muchos fragmentos de ADN de un número razonable de individuos (Schlötterer, 2004).

Por su parte, la filogeografía es el campo de la biogeografía que estudia los principios y procesos que determinan la distribución geográfica de linajes genealógicos a nivel intraespecífico. Este campo intenta formar un puente entre la genética de poblaciones y la sistemática, ya que usa un enfoque filogenético a un nivel intraespecífico (Avice *et al.*, 1987). Su gestación se produjo a partir de la introducción del análisis de ADN mitocondrial a la

genética de poblaciones y al desarrollo de modelos sobre procesos genealógicos conocidos como coalescencia (Avise, 1998).

El análisis filogeográfico estudia la distribución espacial dentro y entre poblaciones de variantes o alelos de los que se conocen o deducen sus relaciones filogenéticas. Aunque en su mayoría los estudios empíricos emplean ADN mitocondrial, hoy en día los que exploran aspectos filogenéticos de la distribución espacial de cualquier carácter genético califican como filogeográficos. Estos estudios enfatizan la influencia de factores históricos (dispersión o vicarianza) en la distribución geográfica de linajes.

Los diversos marcadores genéticos que se han empleado en genética de poblaciones y filogeografía han permitido recopilar una enorme base empírica sobre los patrones generales de variación en prácticamente todos los grupos de organismos. Debido a la relevancia que tiene la diversidad genética en la evolución, en los procesos adaptativos, en la diferenciación y formación de ecotipos regionales y en la especiación, creemos que se justifica incluir un capítulo sobre este nivel en un libro sobre la diversidad biológica de una región como el estado de Sonora.

### PATRONES DE DIVERSIDAD GENÉTICA Y FILOGEOGRÁFICA EN LA BIOTA DE SONORA

En esta sección recopilamos los estudios que han abordado diversos aspectos de la genética poblacional y la filogeografía de los diferentes organismos del estado de Sonora. Presentamos una tabla que resume los trabajos por grupo taxonómico y posteriormente discutimos varios estudios de caso que muestran los patrones más importantes que se han detectado tanto en estudios genético-poblacionales como en estudios filogeográficos. Terminamos cada sección con algunas ideas sobre problemas importantes que requieren de estudio para cada grupo en el estado. El criterio para incluir trabajos en este resumen es que el estudio haya analizado al menos una población o muestra del estado de Sonora.

### Organismos patógenos

Históricamente la biología de poblaciones ha visto a los organismos patógenos como agentes selectivos de diversos grupos de vertebrados y plantas y no como sujetos de estudio *per se* (Levin *et al.*, 1999). Sin embargo, la importancia de problemas como la resistencia a antibióticos o fungicidas ha cambiado esta percepción y actualmente el estudio de la genética de poblaciones de los organismos infecciosos ofrece oportunidades únicas de entender a la evolución «en acción» (Maynard-Smith *et al.*, 2000). El enfoque genético poblacional en el estudio de virus (García-Arenal *et al.*, 2001; Moya *et al.*, 2004), bacterias y hongos (Spratt y Maiden, 1999; Pérez-Lozada *et al.*, 2006) y hongos (McDonald y Linde, 2002) causantes de enfermedades de vertebrados y plantas ha aportado conocimiento fundamental sobre su historia epidemiológica y para el diseño de medidas efectivas de control. En el caso del estado de Sonora los estudios sobre la diversidad genética de organismos patógenos son recientes e incluyen a cinco «especies» de virus, dos bacterias y dos hongos (tabla 1).

Los estudios realizados sobre la diversidad y estructura genética de virus que inducen enfermedades han producido evidencia sobre su origen y dispersión en las poblaciones de hospederos y sobre las fuerzas que promueven su emergencia (Moya *et al.*, 2004). Por ejemplo, se sabe que el virus de la fiebre del Nilo, que afecta a seres humanos, llegó a Norteamérica a través de Nueva York en 1999 y que posteriormente se ha dispersado por Estados Unidos y México usando mosquitos como vectores (Elizondo-Quiroga *et al.*, 2005). Uno de los primeros casos de infección por fiebre del Nilo en México se detectó en el estado de Sonora (Elizondo-Quiroga *et al.*, 2005) y, por lo tanto, resulta relevante conocer su origen y dispersión. Los datos de la secuencia completa del genoma de este virus, obtenidos de muestras aisladas de diversas aves de México, muestran que al menos ha habido dos eventos de introducción a México (Deardoff *et al.*, 2006). Las cepas detectadas en Sonora y Baja California parecen provenir del suroeste de Esta-

Tabla 1. Estudios sobre la diversidad genética de organismos patógenos del estado de Sonora

Especie	Marcador molecular	Referencia
Virus estomatitis vesicular del ganado	Secuencias de nucleótidos (Proteína P y N)	Nichol, 1987; Bilsel <i>et al.</i> , 1990
Virus de la rabia	Secuencias de nucleótidos (Nucleoproteína), antígenos	De Mattos <i>et al.</i> , 1999; Velasco-Villa <i>et al.</i> , 2002
Geminivirus de cultivos	Secuencias de nucleótidos (AV1)	Brown, 1998; Brown <i>et al.</i> , 1999
Virus del síndrome reproductivo y respiratorio porcino	Secuencias de nucleótidos (ORF5)	Macías <i>et al.</i> , 2006
Virus de la fiebre del Nilo	Secuencias de nucleótidos (pr-ME) y de todo el genoma	Elizondo-Quiroga <i>et al.</i> , 2005; Dearnold <i>et al.</i> , 2006
<i>Bacillus thuringiensis</i>	Patrones de amplificación del gen <i>cry</i>	Bravo <i>et al.</i> , 1998
<i>Vibrio cholerae</i>	Aloenzimas	Beltrán <i>et al.</i> , 1999
<i>Puccinia coronata</i>	Virulencia	Leonard, K.J. <i>et al.</i> , 2005
<i>Rhizoctonia solani</i>	AFLP	Meza-Moller, 2006

dos Unidos, mientras que las cepas del sureste de México al parecer provienen de la costa este de Estados Unidos (Dearnold *et al.*, 2006).

Dependiendo de la importancia de la recombinación, la estructura genética de las bacterias patógenas muestra todo un espectro de variación que va desde poblaciones compuestas por clones estables que sólo cambian por mutación, a una población «panmictica» donde la recombinación es tan frecuente que no permite la permanencia de clones estables (Spratt y Maiden, 1999). En la mayoría de las especies la estructura genética es intermedia, es decir, la recombinación es importante pero no lo suficiente para prevenir la emergencia de linajes clonales (Spratt y Maiden, 1999). Por ejemplo, algunas cepas (O1 y O139) de la bacteria *Vibrio cholerae* que habitan en ambientes acuáticos son causantes de una enfermedad gastrointestinal en humanos conocida como cólera. Beltrán *et al.* (1999) estudiaron, con base en aloenzimas, 397 muestras de México (incluyendo varias de Sonora) y otras regiones del mundo. En algunas muestras se encontró una asociación aleatoria de alelos en diferentes loci, lo que indica que la recombinación es relativamente frecuente (Beltrán *et al.* 1999). Sin embargo, en otras muestras se detectaron linajes clonales que persisten por largos períodos y que tuvieron una distribución muy amplia. Por ejemplo, el clon ET 196 fue detectado en humanos infecta-

dos en la India entre 1968 y 1974 y también se encontró en agua de pozo en Campeche en 1992 y en un pez colectado en Sonora en 1993 (Beltrán *et al.*, 1999). La evidencia obtenida con esta bacteria indica que estos clones pueden persistir por al menos 24 años y tener una distribución intercontinental.

El conocimiento sobre la estructura genética de hongos fitopatógenos puede aportar información útil para el manejo de enfermedades y la prevención de epidemias. En el estado de Sonora los hongos pueden convertirse en verdaderas epidemias para la agricultura cuando se siembran grandes extensiones con pocas variedades, ya que existe una alta humedad asociada a huracanes y una alta diversidad genética de patógenos (Dubin y Torres, 1981). *Rhizoctonia solani* es un fitopatógeno de distribución cosmopolita, presente en la mayoría de los suelos agrícolas, que ataca una amplia variedad de cultivos. Meza-Moller (2006) analizó la variabilidad genética de 41 aislados de *R. solani* obtenidos de la rizósfera de *Vitis vinifera* var. Perlette de un campo agrícola de Sonora mediante el uso de AFLP. De los 41 aislados se identificaron 36 patrones de AFLP y cinco clones. Estos resultados indican que este hongo mantiene niveles moderados de diversidad genética en la escala espacial de un campo agrícola.

Nuestro conocimiento sobre los patrones de diversidad genética de la gran mayoría de los orga-



nismos patógenos del estado de Sonora y de México en general es aún muy pobre. Es evidente que requerimos de estudios sobre la diversidad genética de los organismos patógenos que afectan la salud humana y las actividades agrícolas de la entidad. Por ejemplo, nuestro conocimiento sobre la diversidad de las cepas del virus responsable de la fiebre del dengue es pobre y su estudio puede aportar herramientas útiles para el control de esta enfermedad. Lo mismo puede decirse sobre la mayoría de los patógenos que afectan a la agricultura y la ganadería de la entidad.

### Plantas

Se estima que existen alrededor de 3 483 especies de plantas vasculares en Sonora (Van Devender *et al.*, en este vol.). Los primeros trabajos que estudiaron la diversidad genética de plantas del estado se realizaron durante la década de los años setenta y emplearon aloenzimas. Hasta la fecha, estos es-

tudios han incluido sólo 19 taxones (tabla 2), la gran mayoría especies perennes pertenecientes a dos familias (Cactaceae y Agavaceae), y es evidente que nuestro conocimiento es todavía muy limitado.

El estudio de la diversidad genética de cactus columnares de la región ha permitido elucidar el papel de diferentes tipos de polinizadores y dispersores en su estructura genética. Se espera que los polinizadores y dispersores de gran movilidad sean capaces de mover el polen y las semillas a grandes distancias y, por lo tanto, generen menores niveles de diferenciación que aquellas especies polinizadas y dispersadas por agentes bióticos de menor capacidad de movimiento. Los estudios sobre los patrones de diversidad y estructura genética de cactus columnares de la región parecen apoyar esta hipótesis (Hamrick *et al.*, 2002). Por ejemplo, los valores de *Fst* para las especies de cactus columnares polinizados por murciélagos generalmente son menores de 0.1 (Hamrick *et al.*, 2002), mientras que los valores para aquellas especies polinizadas

Tabla 2. Estudios sobre la diversidad y estructura genética de plantas de Sonora

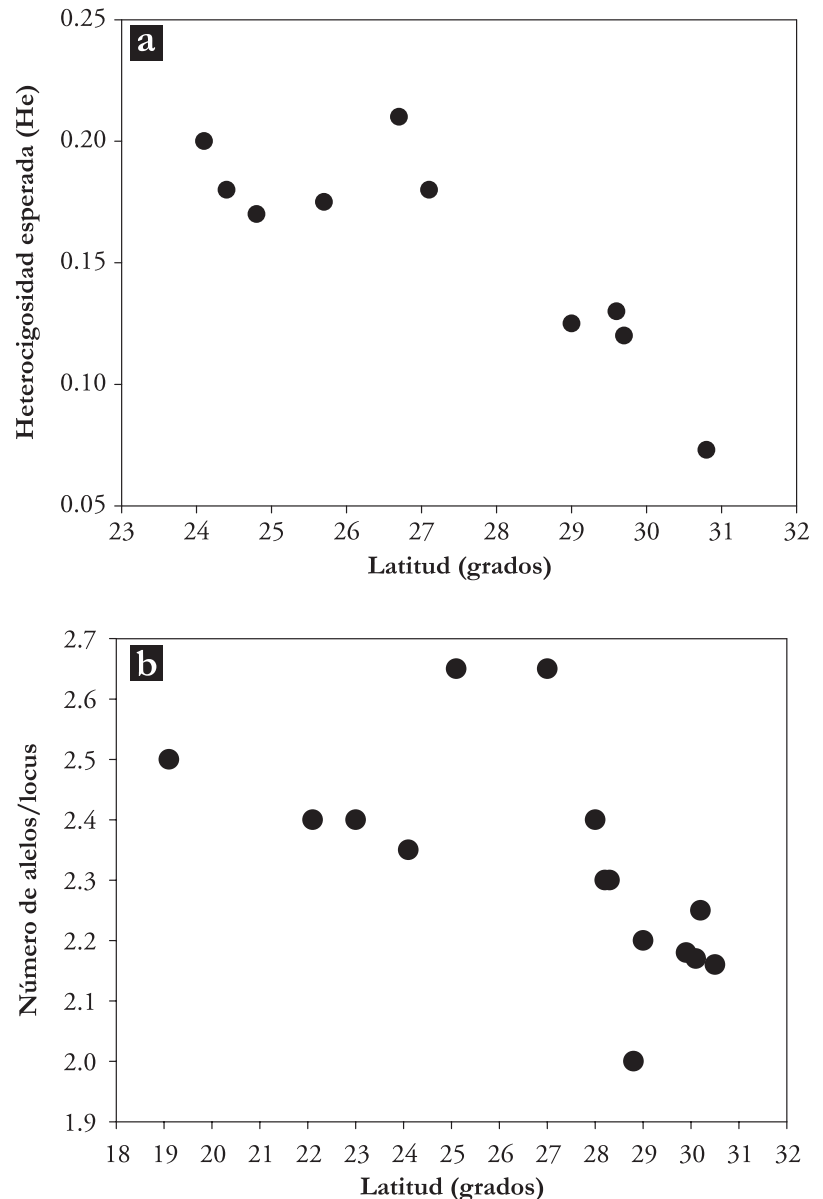
Familia	Especie	Marcador molecular	Referencia
Fouquieriaceae	<i>Fouquieria columnaris</i>	Aloenzimas AFLP	Hall, 1973; Gutiérrez-Ruacho, 2002
Scrophulariaceae	<i>Mabrya geniculata</i>	Aloenzimas	Elisens y Crawford, 1988
Solanaceae	<i>Capsicum annum</i>	Aloenzimas RAPD	Loaiza-Figueroa <i>et al.</i> , 1989; Votava <i>et al.</i> , 2002
Burseraceae	<i>Bursera microphylla</i>	Aloenzimas	Hernández, 1999
Burseraceae	<i>Bursera hindsiana</i>	Aloenzimas	Vargas, 2000
Cactaceae	<i>Carnegiea gigantea</i>	Aloenzimas	Jurgenson, 1979; Hamrick <i>et al.</i> , 2002
Cactaceae	<i>Lophocereus schottii</i>	Aloenzimas	Nason <i>et al.</i> , 2002
Cactaceae	<i>Stenocereus thurberi</i>	Aloenzimas	Hamrick <i>et al.</i> , 2002
Cactaceae	<i>Pachycereus pringlei</i>	Aloenzimas	Hamrick <i>et al.</i> , 2002
Cactaceae	<i>Stenocereus gummosus</i>	Aloenzimas	Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i>	Aloenzimas	Nuñez-Farfan <i>et al.</i> , 2002
Agavaceae	<i>Agave subsimplex</i>	RAPD	Navarro-Quesada <i>et al.</i> , 2003
Agavaceae	<i>Agave deserti</i>	RAPD	Navarro-Quesada <i>et al.</i> , 2003
Agavaceae	<i>Agave angustifolia</i>	AFLP	Barraza-Morales <i>et al.</i> , 2006; Moreno-Salazar, 2006
Zygophyllaceae	<i>Kallstroemia grandiflora</i>	Aloenzimas	Cuevas-García <i>et al.</i> , 2006
Poaceae	<i>Pennisetum ciliare</i>	ISSR	Gutiérrez-Ozuna, 2006
Poaceae	<i>Bouteloua curtipendula</i>	AFLP	Morales-Nieto <i>et al.</i> , 2006
Asteraceae	<i>Encelia farinosa</i>	Secuencias del cloroplasto	Fehlberg y Ranker, 2009
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia lomelii</i>	Secuencias del cloroplasto y RFLP	Garrick <i>et al.</i> , 2009

por palomillas nocturnas son superiores a 0.1 (Nason *et al.*, 2002).

Otro patrón recurrente en estudios sobre la diversidad genética de las plantas de la región es la asociación con la latitud. Es bien conocido que las glaciaciones del cuaternario modificaron la distribución geográfica de plantas y animales y produjeron contracciones y expansiones de la distribución en respuesta a los períodos de enfriamiento y calentamiento regional (Comes y Kadereit, 1998). Si estos ciclos se asocian con reducciones significativas (*i.e.*, cuellos de botella) en el tamaño poblacional, y la recolonización ocurre a partir de las poblaciones más sureñas (refugios), se espera una relación inversamente proporcional entre la diversidad genética y la latitud (Hewitt, 1996). Muchos estudios realizados en diferentes regiones del planeta han mostrado los efectos latitudinales de las glaciaciones en la diversidad genética de muchos organismos (Hewitt, 2000). Los estudios sobre la reconstrucción de la vegetación durante el cuaternario muestran evidencia de que la distribución de muchas especies fue afectada por los cambios climáticos del pleistoceno (Van Devender, 1990). Por ejemplo, para un cacto columnar de Baja California (*Lophocereus schottii*), la diversidad genética disminuye con la latitud (figura 1a). Este patrón ha sido interpretado como evidencia de que la recolonización a partir de refugios del sur estuvo acompañada por cuellos de botella poblacionales (Nason *et al.*, 2002; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003). La diversidad genética de la hierba anual *Kallstroemia grandiflora* también disminuye de las poblaciones sureñas, localizadas en las costas de Jalisco, a las norteñas en el estado de Sonora (figura 1b; Cuevas-García *et al.*, 2006). Este conjunto de

datos sugiere que las glaciaciones del cuaternario dejaron una huella en la estructura genética de las especies de la región.

Los estudios filogeográficos indican que la separación, hace aproximadamente cinco millones de años, de la península de Baja California y la formación del Golfo de California tuvo una enorme influencia en la estructura genética de las plantas de la región (Nason *et al.*, 2002). Los datos sobre la



**Figura 1.** Diversidad genética de (a) *Lophocereus schottii* y (b) *Kallstroemia grandiflora* como función de la latitud. Nótese como la heterocigosidad esperada (He) en *L. schottii* y el número de alelos por loci en *K. grandiflora* disminuye significativamente con la latitud (datos de Nason *et al.*, 2002, y Cuevas-García *et al.*, 2006; reproducido con permiso de Blackwell Publishing Ltd.).

distribución de grupos filéticos de *Lophocereus schottii* sugieren dos eventos de vicarianza histórica. Por un lado, la separación de la península de Baja California de la masa continental se ve reflejada en la topología filogenética de la especie y, por otro, un evento de transgresión marina a la mitad de la península se ve reflejado en la distribución filética de los grupos de Baja California (Nason *et al.*, 2002). Este estudio sugiere que los eventos de vicarianza han tenido una influencia muy importante en la estructura filogeográfica de las plantas de la región. Sin embargo, los datos de ésta y otras especies (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003) indican que, además de los efectos de la vicarianza histórica, las plantas del desierto sonoreense han experimentado ciclos de contracción y expansión (migraciones) debidos a las glaciaciones.

Es evidente que nuestro conocimiento sobre los patrones de diversidad genética de las plantas del estado de Sonora es todavía limitado. A pesar de que empiezan a emerger algunos patrones generales, está claro que existe una gran cantidad de problemas que no han sido abordados. Casi todos los estudios se han concentrado en especies del desierto y se ha puesto poca atención en las especies de las selvas bajas y las de los bosques de pino-encino del estado. Tampoco se ha explorado el papel que jugó la formación y emergencia de la Sierra Madre Occidental en la estructura filogeográfica de plantas con amplia distribución en el norte de México. En particular, el uso de secuencias de ADN, ya sea del cloroplasto o del núcleo, puede aportar evidencia muy valiosa sobre los procesos que determinan la estructura genética y filogeográfica de las plantas del estado.

### Invertebrados

No tenemos una idea precisa del número total de especies de invertebrados terrestres que existen en el estado. Sin embargo, para algunos grupos como los helmintos (Pérez-Ponce de León *et al.*, en este vol.), moluscos (Mead *et al.*, en este vol.), artrópodos no hexápodos (Castrezana, en este vol.) e insectos (Bailowitz y Palting, en este vol.), tenemos

una idea aproximada. Con respecto a los estudios sobre la diversidad genética, la mayoría de los trabajos con invertebrados de Sonora también se han concentrado en organismos de la región desértica. De los 13 taxones que han sido examinados a la fecha con aloenzimas y marcadores moleculares (tabla 3), el grupo mejor estudiado es el de las cinco especies de *Drosophila* que utilizan a varias cactáceas como hospederas. El enfoque genético-poblacional también se ha empleado en el estudio de dos insectos que son vectores de enfermedades, la chinche *Triatoma* (transmisora de la enfermedad de Chagas) y el mosquito *Aedes aegypti* (transmisor del dengue).

### *Drosophilas* cactófilas

Los tejidos necróticos de varias especies de cactus columnares del desierto sonoreense proveen de un ambiente ideal para el desarrollo, alimentación y reproducción de un grupo de artrópodos (Castrezana y Markow, 2001), entre los que destacan varias especies de dípteros del género *Drosophila*. Este grupo de *Drosophilas* cactófilas incluye a cuatro especies endémicas del desierto sonoreense: *D. mojavensis*, *D. nigrospiracula*, *D. pachea* y *D. mettleri*. Cada especie está asociada a una particular de cacto, excepto *D. mettleri*, la cual se reproduce en el suelo impregnado del líquido proveniente de los tejidos en descomposición de varias especies de cactus (tabla 4). Tanto la especificidad del hospedero, como las diferencias en abundancia de las diversas especies de hospedero (Breitmeyer y Markow, 1998), hacen de este grupo de especies desérticas de *Drosophila* un sistema ideal para abordar hipótesis sobre flujo génico y especiación incipiente.

Los primeros estudios con aloenzimas de estas especies de *Drosophila* se llevaron a cabo en la década de los años setenta (Zouros, 1973; Rockwood-Sluss *et al.*, 1973; Sluss, 1975). En su hoy estudio clásico, Zouros (1973) encontró diferencias en las frecuencias alélicas del locus *Adh-2* (alcohol deshidrogenasa) entre las poblaciones de *D. mojavensis* de Baja California y las islas del Golfo con respecto a las poblaciones de Sonora. El alelo de mayor movilidad (*Adh-2<sup>f</sup>*) predomina en las po-



Tabla 3. Estudios sobre la diversidad y estructura genética de invertebrados del estado de Sonora

Clase	Orden	Especie	Marcador molecular	Referencia	
Insecta	Diptera	<i>Drosophila mojavensis</i>	Aloenzimas	Zouros, 1973; Heed, 1982; Hocutt, 2000; Pfeiler <i>et al.</i> , 2005	
		<i>D. mojavensis</i>	ADN mitocondrial	Reed <i>et al.</i> , 2007	
		<i>D. mojavensis</i>	Microsatélites	Ross y Markow, 2006	
		<i>D. mojavensis</i>	Secuencias de ADN nuclear	Machado <i>et al.</i> , 2007	
		<i>D. pachea</i>	Aloenzimas	Rockwood-Sluss <i>et al.</i> , 1973; Pfeiler y Markow, 2001; Markow <i>et al.</i> , 2002	
		<i>D. pachea</i>	ADN mitocondrial	Hurtado <i>et al.</i> , 2004	
		<i>D. nigrospiracula</i>	Aloenzimas	Pfeiler y Markow, 2001; Markow <i>et al.</i> , 2002; Sluss, 1975	
		<i>D. nigrospiracula</i>	ADN mitocondrial	Hurtado <i>et al.</i> , 2004	
		<i>D. mettleri</i>	Aloenzimas	Pfeiler y Markow, 2001; Markow <i>et al.</i> , 2002	
		<i>D. mettleri</i>	ADN mitocondrial	Hurtado <i>et al.</i> , 2004	
		<i>D. arizonae</i>	Aloenzimas	Zouros, 1973; Hocutt, 2000	
		<i>D. arizonae</i>	ADN mitocondrial	Reed <i>et al.</i> , 2007	
		<i>D. arizonae</i>	Secuencias de ADN nuclear	Machado <i>et al.</i> , 2007	
		<i>Aedes aegypti</i>	Microsatélites; AFLP	Ravel <i>et al.</i> , 2001	
		<i>A. aegypti</i>	AFLP	Merrill <i>et al.</i> , 2005	
		Hemiptera	<i>Triatoma rubida</i>	ADN mitocondrial	Pfeiler <i>et al.</i> , 2006
			<i>T. rubida</i>	ADN mitocondrial; ADN nuclear	Martínez <i>et al.</i> , 2006
			<i>T. rubida</i>	Aloenzimas	Martínez <i>et al.</i> , 2005
<i>T. recurva</i>	ADN mitocondrial		Pfeiler <i>et al.</i> , 2006		
Coleoptera	<i>Moneilema gigas</i>	ADN mitocondrial	Smith y Farrell, 2005		
	<i>Spodoptera frugiperda</i>	AFLP	Clark <i>et al.</i> , 2006		
Arachnida	Araneae	<i>Homalonychus selenopoides</i>	ADN mitocondrial; ADN nuclear	Crews y Hedin, 2006	
		<i>Habronattus pugillis</i>	ADN mitocondrial	Masta, 2000	
Gastropoda	Neotaenioglossa	<i>Tryonia porrecta</i>	ADN mitocondrial	Hershler <i>et al.</i> , 2005	

blaciones de Baja California, mientras que el alelo de menor movilidad (*Adh-2<sup>S</sup>*) predomina en las poblaciones de Sonora. Los estudios posteriores (Richardson *et al.*, 1977; Heed, 1978; Cleland *et al.*, 1996; Hocutt, 2000; Matzkin y Eanes, 2003; Matzkin, 2004) han confirmado las diferencias en frecuencias alélicas del locus *Adh-2* entre las dos regiones geográficas de *D. mojavensis*, lo cual indica que el polimorfismo ha permanecido estable por al menos treinta años. Aunque hay un cambio de hospedero entre Baja California (*Stenocereus gum-*

*mosus*) y Sonora (*S. thurberi*, excepto en la región costera del Desemboque en Sonora, donde se distribuye *S. gummosus*; tabla 4), el o los factores involucrados en el mantenimiento de este sorprendente polimorfismo genético todavía no se conocen (Pfeiler *et al.*, 2005).

Los trabajos de Rockwood-Sluss *et al.* (1973) y Sluss (1975) fueron los primeros en estudiar la variabilidad y la estructura genética de *D. nigrospiracula* y *D. pachea* en gran parte de su distribución en el desierto sonoreño. Las dos especies difieren

Tabla 4. Resumen de las asociaciones de hospederos para cuatro especies endémicas de *Drosophila* del desierto sonorense

<i>Drosophila</i>	Hospedero
<i>D. mojavensis</i>	<i>Stenocereus thurberi</i> en Sonora y Sinaloa <i>Stenocereus gummosus</i> en Baja California y en una pequeña área de Sonora <i>Ferocactus cylindraceus</i> en el desierto de Mojave <i>Opuntia</i> en la isla Catalina de California
<i>D. nigrospiracula</i>	<i>Pachycereus pringlei</i> en Baja California <i>Carnegiea gigantea</i> en Sonora
<i>D. pachea</i>	<i>Lophocereus schottii</i>
<i>D. mettleri</i>	Fango formado por el líquido que cae debajo del tejido necrótico de varias especies de cactus

en el hospedero (tabla 4), la disponibilidad de recursos (Breitmeyer y Markow, 1998) y la capacidad de dispersión (Markow y Castrezana, 2000). En estos primeros trabajos no se detectó evidencia de estructura poblacional en ninguna de las especies, lo cual ha sido confirmado en un estudio realizado casi treinta años después (Pfeiler y Markow, 2001). Sin embargo, en el caso de *D. pachea*, la existencia de un patrón clinal en los polimorfismos de inversiones cromosómicas en las poblaciones de Sonora (Ward *et al.*, 1974) sugiere adaptación local. En *D. mettleri* tampoco se ha detectado evidencia de estructura poblacional en el desierto sonorense (Pfeiler y Markow, 2001). Curiosamente, las frecuencias alélicas de dos loci polimórficos, *Mdh-1* (malato deshidrogenasa) y *Est-2* (esterasa), detectadas en *D. nigrospiracula* y *D. pachea* (Pfeiler y Markow, 2001), fueron similares a las obtenidas en la década de los años setenta (Rockwood-Sluss *et al.*, 1973; Sluss, 1975). De nuevo, los factores responsables del mantenimiento de la estabilidad temporal de las frecuencias alélicas en estas especies que experimentan grandes fluctuaciones de su tamaño poblacional (Breitmeyer y Markow, 1998) no se conocen.

Los estudios de las poblaciones de *D. mojavensis* y *D. arizonae* de Sonora también concluyeron que no existe estructura poblacional en estas especies (Hocutt, 2000); un hallazgo consistente con los resultados de *D. nigrospiracula*, *D. pachea* y *D.*

*mettleri*. Sin embargo, en el caso de *D. mojavensis* se encontraron niveles significativos de diferenciación genética entre poblaciones de Baja California y Sonora (Hocutt, 2000). Este resultado es consistente con la diferencia en las frecuencias alélicas en el locus *Adh-2* observada por Zouros (1973) e indica que el Golfo de California representa una barrera para el flujo génico de esta especie (y muchas otras). En contraste, los estudios con aloenzimas no detectaron evidencia de estructura poblacional entre poblaciones alopátricas de *D. nigrospiracula* y *D. mettleri* del desierto sonorense continental y de la península de Baja California (Markow *et al.*, 2002).

En resumen, los estudios con aloenzimas indican que a pesar de las diferencias en hospedero y en atributos de historia de vida, las cinco especies de *Drosophila* cactófilas de Sonora tienen pocas restricciones para el flujo génico en la región. Asimismo, el Golfo de California parece representar una barrera importante para el flujo génico en *D. mojavensis* pero no en *D. nigrospiracula* y *D. mettleri*.

El análisis de secuencias de ADN mitocondrial [(subunidad I del gen de la citocromo oxidasa (*coi*)] de poblaciones de *D. nigrospiracula*, *D. pachea* y *D. mettleri* del noroeste de México y el suroeste de Estados Unidos mostró que las poblaciones no están estructuradas (Hurtado *et al.*, 2004). Tampoco se detectaron diferencias entre las poblaciones de *D. nigrospiracula* y *D. mettleri* de Baja California y Sonora. Sin embargo, en el caso de *D. pachea*, la evidencia indica niveles significativos de diferenciación entre las dos regiones, lo que sugiere que el Golfo representa una barrera importante para el flujo génico de esta especie (Hurtado *et al.*, 2004). El análisis de las diferencias entre haplotipos sugiere que cada una de las tres especies ha estado sujeta a eventos de expansión poblacional.

Reed *et al.* (2007) usaron datos de secuencias de ADN mitocondrial del gen *coi* para examinar poblaciones de *D. mojavensis* y *D. arizonae* de Sonora y regiones adyacentes. Sus resultados mostraron que las poblaciones de *D. arizonae* de Sonora y Baja California no están estructuradas. En el caso de *D. mojavensis*, y en concordancia con los estu-

dios basados en aloenzimas, se encontró que las poblaciones de Sonora no están diferenciadas entre sí. En contraste, hubo una marcada diferenciación genética entre las poblaciones de Baja California y Sonora. Sin embargo, el hecho de compartir algunos haplotipos entre las dos regiones sugiere que la barrera al flujo génico impuesta por el Golfo de California podría ser incompleta.

El análisis de microsatélites de *D. mojavensis* también mostró que las poblaciones de Sonora y el sur de Arizona no están diferenciadas unas de otras, aunque difieren significativamente de las de Baja California (Ross y Markow, 2006). Un análisis filogenético reciente de 8 052 pares de bases de nueve loci nucleares concatenados de *D. mojavensis* y *D. arizonae* (Machado *et al.*, 2007) también mostró una falta de estructura poblacional entre las muestras de Sonora en las dos especies. Sin embargo, tanto los datos nucleares (Machado *et al.*, 2007) como los de ADN mitocondrial (Reed *et al.*, 2007) mostraron que una población de *D. arizonae* de Arizona difiere significativamente de las poblaciones de Sonora, hecho que no se había detectado con aloenzimas (Hocutt, 2000).

En resumen, los estudios de genética de poblaciones de las cinco especies de *Drosophila* cactófilas sugieren que existe flujo génico a través de Sonora, el Golfo de California y otras áreas desérticas e indican que, con algunas excepciones, las poblaciones de todas las especies se comportan de manera panmíctica en la región y muestran evidencias de que todas las poblaciones están expandiéndose.

#### **Insectos vectores de enfermedades**

El mosquito *Aedes aegypti* transmite el virus causante de la fiebre del dengue, el cual es un serio problema de salud que ha resurgido recientemente en Sonora. Dado que no hay vacuna disponible, la eliminación del vector es la única medida efectiva de control. Por esta razón, la información sobre la diversidad genética y la capacidad de dispersión del vector es esencial para diseñar medidas de control e inferir las fuentes de recolonización. Ravel *et al.* (2001) estudiaron la diversidad genética de poblaciones de Hermosillo y Guaymas de este mos-

quito usando microsatélites y AFLP como marcadores moleculares. Los microsatélites mostraron poca diversidad genética, aunque se pudieron distinguir poblaciones del norte y sur de Hermosillo. Los AFLP fueron más informativos y el análisis de la diferenciación genética sugirió que la fuente de invasión de este vector hacia Hermosillo fue de las poblaciones de Guaymas. Este mismo marcador fue empleado por Merrill *et al.* (2005) para estudiar la diversidad y la estructura genética y las tasas de migración entre poblaciones de *A. aegypti*. Aunque el estudio estuvo centrado en Arizona, incluyó poblaciones de Nogales y de Hermosillo en Sonora. Los resultados mostraron que las poblaciones se agrupan en tres clados separados con migración infrecuente entre poblaciones. Las poblaciones de Sonora se agruparon con el clado de Arizona que incluye las poblaciones de Tucson y Tempe. Tanto el estudio de Ravel *et al.* (2001) como el de Merrill *et al.* (2005) sugieren que la migración del vector ocurre principalmente por transporte humano a través de carreteras.

Las chinches *Triatoma rubida* y *T. recurva* son comunes en áreas habitadas por humanos en Sonora y ambas son vectores conocidos del protozooario parásito *Trypanosoma cruzi*, causante de la enfermedad de Chagas (Paredes *et al.*, 2001). Sin embargo, en contraste con el problema de salud que representa esta enfermedad en el sureste de México, la enfermedad de Chagas no es un problema serio de salud en Sonora. Igual que en el caso de la fiebre del dengue, no hay una vacuna contra el Chagas y por lo tanto el control depende de la eliminación del vector. Pfeiler *et al.* (2006) estudiaron las relaciones filogenéticas y la diversidad genética de estas dos especies de chinches y encontraron que ambas muestran niveles significativos de diferenciación entre poblaciones de Sonora y Arizona, lo cual sugiere poco flujo génico entre estas dos regiones. En una población de *T. rubida* de La Paz, Baja California Sur, fue posible analizar secuencias génicas para calibrar provisionalmente el reloj molecular del ADN mitocondrial (Pfeiler *et al.*, 2006). Basado en las estimaciones geológicas sobre la fecha de separación de la pe-

nínsula de Baja California de la placa de México (hace ~5-8 millones de años), se estimó que la divergencia de secuencias para los genes *Cytb* y *COI* fue de 1.1-1.8% y 0.6-1.0% por millón de años, respectivamente.

Es evidente que nuestro conocimiento sobre la diversidad genética de invertebrados es todavía muy limitado. Los pocos estudios se concentran en insectos de la parte desértica del estado y aún existen muy pocos estudios sobre invertebrados de agua dulce, así como de las selvas bajas y los bosques de clima templado del estado. También es evidente que existen muy pocos estudios sobre la diversidad genética de invertebrados que representan problemas para la salud humana y para la agricultura del estado. El estudio de estos invertebrados puede aportar información útil sobre las rutas de migración que puede ser usada en el diseño de medidas de control efectivas.

### Peces dulceacuícolas

La ictiofauna dulceacuícola de Sonora incluye a 54 especies nativas y al menos 26 especies introducidas (Varela-Romero y Hendrickson, en este vol.). El conocimiento de la diversidad genética de este grupo es heterogéneo y su mayor contribución es sobre la familia Poeciliidae. Este interés se inició con el descubrimiento de un pez partenogénico del género *Poeciliopsis*, unisexual, que habita el sur de Sonora (Miller y Schultz, 1959). El término partenogénesis es usado para designar la forma de reproducción mediante la cual se desarrollan individuos de un solo sexo, generalmente hembras, a partir de un óvulo sin la participación de las células sexuales masculinas. Desde entonces a la fecha se han registrado más de una decena de formas unisexuales que habitan en las cuencas de los ríos Mayo y Fuerte en el sur de Sonora (Vrijenhoek, 1978; Quattro *et al.*, 1991). Por más de treinta años, el doctor Robert C. Vrijenhoek ha desarrollado una línea de investigación sobre estos peces unisexuales. Los primeros estudios se basaron en rasgos morfológicos y posteriormente fueron confirmados a nivel molecular. Esta información

ha sido publicada en cerca de cincuenta artículos donde se describe el papel de la reproducción sexual y asexual en esta singular fauna íctica del noroeste de México (Vrijenhoek, s.f.). Estos estudios han tenido como objetivo entender el origen de clones unisexuales (Quattro *et al.*, 1991 y 1992), las relaciones que presentan con las especies sexuales con las que coexiste y la función ecológica de estas generaciones de peces unisexuales en ambientes naturales, así como los procesos evolutivos involucrados en los tipos de reproducción sexual y asexual observados durante largos años (Leslie y Vrijenhoek, 1977; Vrijenhoek *et al.*, 1978; Mateos y Vrijenhoek, 2002). También se ha estudiado la ecología de híbridos (Schenck y Vrijenhoek, 1989), el papel del ambiente en la ventaja de las especies sexuales con respecto a los clones unisexuales (Vrijenhoek, 1978 y 1979) y las aplicaciones de esta información para la conservación (Vrijenhoek, 1994) y el manejo de estas especies tropicales (Vrijenhoek, 1998a y 1998b; Vrijenhoek *et al.*, 1985; Meffe y Vrijenhoek, 1988).

Más que una descripción de los patrones de variación genética de los peces de Sonora proporcionados por los distintos marcadores moleculares utilizados (tabla 5), se muestran aquí las principales aportaciones de la información publicada hasta el momento. Los marcadores moleculares han probado su utilidad al detectar la estructura geográfica de la diversidad genética en *P. occidentales*, *P. lucida*, *P. monacha* y *P. latidens* (Vrijenhoek, 1998a). Un importante aporte ha sido el reconocimiento de los eventos de hibridogénesis, variante reproductiva partenogénica en la que se aportan rasgos parciales del genoma paterno en la formación de hemiclones de *P. mocha-occidentalis* con *P. occidentales* desde el río Mayo y al norte hasta la cuenca del río de la Concepción, además de la formación de hemiclones de *P. monacha-lucida* con *P. lucida* hacia el sur en el arroyo Cuchujaqui en la cuenca del río Fuerte en el sur de Sonora, originados por procesos de hibridización iniciales entre las especies sexuales *P. monacha* y *P. occidentales* y entre las de *P. monacha* y *P. lucida* (Vrijenhoek, 1995). Las estimaciones de la variabilidad genética con aloenzi-



Tabla 5. Estudios sobre la diversidad y estructura genética de peces dulceacuícolas del estado de Sonora

Familia	Especie	Marcador molecular	Referencia
Salmonidae	<i>Oncorhynchus sp</i> (trucha yaqui)	ADN mitocondrial (microsatélites, D-loop)	Nielsen <i>et al.</i> , 1998; Nielsen y Sage, 2001; Mayden <i>et al.</i> , 2006; Camarena-Rosales <i>et al.</i> , 2008
Poeciliidae	<i>Poeciliopsis occidentalis</i>	Aloenzimas, ADN mitocondrial (cytb, ND2)	Vrijenhoek <i>et al.</i> , 1978 y 1985; Meffe y Vrijenhoek, 1981 y 1988; Quattro <i>et al.</i> , 1991; Vrijenhoek, 1994 y 1995; Quattro <i>et al.</i> , 1996; Vrijenhoek (1998a y 1998b); Mateos <i>et al.</i> , 2002
Poeciliidae	<i>Poeciliopsis monacha</i>	Aloenzimas, ADN mitocondrial (cytb, ND2)	Vrijenhoek, 1979; Schenk <i>et al.</i> , 1989; Quattro <i>et al.</i> , 1991; Quattro <i>et al.</i> , 1992; Vrijenhoek, 1994; Vrijenhoek, 1995; Mateos y Vrijenhoek, 2002; Mateos <i>et al.</i> , 2002
Poeciliidae	<i>Poeciliopsis prolifica</i>	ADN mitocondrial (cytb, ND2)	Mateos <i>et al.</i> , 2002
Poeciliidae	<i>Poeciliopsis lucida</i>	ADN mitocondrial (cytb, ND2)	Vrijenhoek, 1979 y 1994; Mateos y Vrijenhoek, 2002; Mateos <i>et al.</i> , 2002
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon macularius</i>	Aloenzimas, AND mitocondrial (ND2, D-loop)	Turner, 1983; Echelle <i>et al.</i> , 2000
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon eremus</i>	ADN mitocondrial (ND2, D-loop)	Echelle <i>et al.</i> , 2000
Ictaluridae	<i>Ictalurus pricei</i>	ADN mitocondrial (cytb, 12SrRNA)	Varela-Romero, 2007

mas ha permitido entender los procesos de extinción y recolonización de demes locales de *P. monacha* y del unisexual *P. monacha-lucida* en el arroyo Jaguari en el sur de Sonora y las oscilaciones de la heterocigosis promedio de acuerdo a la dominancia de la población sexual o asexual existente en el curso natural del arroyo (Vrijenhoek, 1994).

Los estudios sobre la filogeografía y filogenia de peces dulceacuícolas de Sonora son escasos. La filogenia de *Poeciliopsis* de Sonora revela el origen sureño de estos peces tropicales y agrupa a las especies norteñas de *Poeciliopsis* en dos clados, uno para las especies hermanas *P. occidentales* y *P. lucida* junto con *P. prolifica* y otro donde se incluye a *P. monacha* con *P. viriosa*, especie que no tiene distribución en Sonora; todas ellas dentro del subgénero *Poeciliopsis* (Quattro *et al.*, 1992 y 1996; Mateos *et al.*, 2002). Aparentemente un evento geológico es el responsable de la distribución norteña de estas especies tropicales del género *Poeciliopsis* (Mateos *et al.*, 2002). La información filogeográfica de otros grupos de peces también es muy escasa. La filogenia conocida de la familia Cyprino-

odontidae se limita, utilizando aloenzimas, al esclarecimiento de las relaciones del complejo de formas de *Cyprinodon macularius* en el noroeste de México (Turner, 1983), así como al reconocimiento a nivel mitocondrial de *C. eremus* y *C. macularius* como únicas especies del género en el noroeste de México (Echelle *et al.*, 2000). Para las truchas del género *Oncorhynchus* se ha reconocido su origen a través de transferencia entre las cuencas contiguas (Yaqui-Casas Grandes) a la división continental en el noroeste de México y la singularidad de los mecanismos de transcripción del ADN mitocondrial sugiere un estatus evolutivo único para este grupo (Nielsen, 1996 y 1997; Nielsen *et al.*, 1997 y 1998). Finalmente, un estudio basado en genes de la mitocondria mostró que el complejo de formas similares del bagre yaqui (*Ictalurus pricei*), que se extiende a lo largo de la vertiente Pacífico de la Sierra Madre Occidental, está constituido por unidades evolutivas independientes. Asimismo, estos estudios demostraron que *I. pricei* está restringido a los ríos Yaqui, Mayo y Fuerte (Varela-Romero, 2007), por lo que es posible que el resto de las formas na-



tivas de bagre que se encuentran al sur constituyan más de una especie y pertenezcan a un clado único y determinante dentro de la filogenia del género en México (Varela-Romero, 2007).

La mayoría de los estudios han utilizado marcadores moleculares para reconstruir la filogenia de grupos particulares y muy pocos han descrito los patrones geográficos de distribución de la diversidad genética dentro y entre las especies, de tal forma que, aunque sabemos que la colonización de Sonora por los principales grupos de peces neotropicales ocurrió como consecuencia de eventos de vicarianza en la región volcánica del centro del país (Mateos *et al.*, 2002), los eventos que promovieron la invasión de los peces neárticos aún no están claros. Por lo que se refiere a la divergencia entre las poblaciones del Desierto Sonorense y las del Desierto Chihuahuense ésta ha sido atribuida a la fragmentación causada por la emergencia de la Sierra Madre Occidental. En todo caso, el variado mosaico ambiental sonorense representa un excelente sistema para estudiar problemas de genética de poblaciones y filogeografía al interior de las cuencas hidrológicas y su variación altitudinal. Como parte de ello, el avance en el conocimiento del origen y evolución de los peces nativos del estado de Sonora será determinante para explicar el papel de la formación y emergencia de la Sierra Madre Occidental en la estructura filogeográfica de la ictiofauna Sonorense. En el mismo sentido, diversos aspectos de genética y ecología de los peces nativos de origen neotropical han sido estudiados como sistema modelo; sin embargo, para los peces neárticos como para los ciprínidos, catostómidos, ictalúridos y salmónidos no se han estudiado. El estado del conocimiento ofrece, entonces, un panorama alentador para la utilización de marcadores mitocondriales y nucleares como herramientas en el estudio de su especiación y variación genética.

No obstante, las crecientes amenazas que se cierren sobre la ictiofauna nativa de Sonora (véase Varela-Romero y Hendrickson, en este vol.) indican la apremiante necesidad de establecer una colección de especímenes que permita la extracción

de ADN y que sirva como base para el conocimiento de la diversidad genética de los peces nativos del estado. Los peces son un grupo muy vulnerable y algunas de las especies que habitan en Sonora se encuentran seriamente amenazadas. Por esta razón, es urgente que emprendamos el estudio de los patrones de diversidad genética con el objetivo de aportar conocimientos básicos para desarrollar estrategias de conservación.

### Anfibios y reptiles

La herpetofauna de Sonora incluye a 35 especies de anfibios y 140 de reptiles de ambientes terrestres y dulceacuícolas (Enderson *et al.*, en este vol.). En este caso, el auge y la combinación de marcadores moleculares con el enfoque filogeográfico ha contribuido significativamente al aumento de estudios a escala nacional y en la región del noroeste (28 especies; tabla 6). En un principio, la mayoría de los estudios se centraron en la resolución de los problemas en sistemática y taxonomía (*v.g.*, Shaffer, 1983; Upton y Murphy, 1997; Frost *et al.*, 2006). Recientemente, una explosión de estudios en filogeografía de diversos taxones ha incluido poblaciones de Sonora. El impacto de las nuevas técnicas y enfoques ha alcanzado incluso problemas de la conservación genética de especies (*v.g.*, Edwards *et al.*, 2004). La mayor parte de los estudios genéticos donde se ha incluido poblaciones de Sonora se han basado en ADN mitocondrial (véase tabla 6).

El patrón biogeográfico general derivado de los estudios genéticos indica que la región del noroeste de México representa un mosaico de los efectos de eventos históricos que conformaron el paisaje y la evolución de la biota de la región. Las huellas de dichos eventos se han podido seguir gracias a la incorporación y desarrollo de la demografía histórica y la filogeografía estadística (Templeton, 2004). Estos métodos de análisis han sido aplicados a anfibios y reptiles muy diversos (*v.g.*, Quijada-Mascareñas *et al.*, 2007). En particular, para la región del noroeste de México y suroeste de Estados Unidos, muchos taxa presentan historias complejas.

Tabla 6. Estudios sobre la diversidad y estructura genética de anfibios y reptiles del estado de Sonora

Familia	Especie	Marcador molecular	Referencia
Ambystomidae	<i>Ambystoma rosaceum</i>	Aloenzimas	Schaffer, 1983
Ambystomidae	<i>Ambystoma tigrinum</i>	Microsatelites	Storfer <i>et al.</i> , 2004
Bufo	<i>Bufo mazatlanensis</i>	ADN mitocondrial	Pauly <i>et al.</i> , 2004
Bufo	<i>Bufo punctatus</i>	ADN mitocondrial	Riddle <i>et al.</i> , 2000c; Jaeger <i>et al.</i> , 2005
Hylidae	<i>Hyla arenicolor</i>	ADN mitocondrial	Barber, 1999a y 1999b
Hylidae	<i>Hyla wrightorum</i>	Aloenzimas, ADN mitocondrial	Gergus <i>et al.</i> , 2004
Leptodactylidae	<i>Eleutherodactylus augusti</i>	ADN mitocondrial, ADN nuclear	Goldberg <i>et al.</i> , 2004; Frost <i>et al.</i> , 2006
Ranidae	<i>Rana forreri</i>	ADN mitocondrial	Zaldívar-Riverón <i>et al.</i> , 2004
Testudinidae	<i>Gopherus agassizii</i>	Microsatelites, ADN mitocondrial	Edwards <i>et al.</i> , 2004; Lamb <i>et al.</i> , 1989
Iguanidae	<i>Sauromalus varius</i>	Microsatelites, ADN mitocondrial	Petren y Case, 1997 y 2002; McAliley <i>et al.</i> , 2006
Iguanidae	<i>Sauromalus ater</i>	ADN mitocondrial	Petren y Case, 1997
Phrynosomatidae	<i>Callisaurus draconoides</i>	Aloenzimas, ADN mitocondrial, ADN nuclear	Adest, 1987; Wilgenbusch y De Queiroz, 2000; Lindell <i>et al.</i> , 2005
Phrynosomatidae	<i>Phrynosoma ditmarsii</i>	ADN mitocondrial	Reeder y Montanucci, 2001
Phrynosomatidae	<i>Phrynosoma goodei</i>	ADN mitocondrial	Mulcahy <i>et al.</i> , 2006
Phrynosomatidae	<i>Phrynosoma mcallii</i>	ADN mitocondrial	Mulcahy <i>et al.</i> , 2006
Phrynosomatidae	<i>Phrynosoma platyrhinus</i>	ADN mitocondrial	Mulcahy <i>et al.</i> , 2006
Phrynosomatidae	<i>Phrynosoma solare</i>	ADN mitocondrial	Reeder y Montanucci, 2001
Phrynosomatidae	<i>Sceloporus magister</i>	ADN mitocondrial	Schulte <i>et al.</i> , 2006
Phrynosomatidae	<i>Uma rufopunctata</i>	ADN mitocondrial	Trepanier y Murphy, 2001
Phrynosomatidae	<i>Uta stansburiana</i>	ADN mitocondrial	Upton y Murphy, 1997
Teiidae	<i>Aspidocelis tigris</i>	ADN mitocondrial	Radtkey <i>et al.</i> , 1997
Xantusiidae	<i>Xantusia vigilis</i>	ADN mitocondrial	Sinclair <i>et al.</i> , 2004
Colubridae	<i>Trimorphodon biscutatus</i>	ADN mitocondrial	Devitt, 2006
Viperidae	<i>Crotalus atrox</i>	ADN mitocondrial	Castoe <i>et al.</i> , 2007
Viperidae	<i>Crotalus cerastes</i>	ADN mitocondrial	Douglas <i>et al.</i> , 2006
Viperidae	<i>Crotalus mitchellii</i>	ADN mitocondrial	Douglas <i>et al.</i> , 2006
Viperidae	<i>Crotalus molossus</i>	ADN mitocondrial	Wüster <i>et al.</i> , 2005
Viperidae	<i>Crotalus tigris</i>	ADN mitocondrial	Douglas <i>et al.</i> , 2006

Muchos linajes son muy antiguos y datan desde el Mioceno, donde las divergencias corresponden a procesos de vicarianza orogénica. Otros linajes están asociados con oscilaciones climáticas ocurridas durante el Cuaternario y reciente (*v.g.*, Jaeger *et al.*, 2005; Douglas *et al.*, 2006).

En los anfibios, los estudios más recientes muestran una gama compleja de procesos que derivaron en la dispersión, vicarianza y diferenciación de diversos linajes. El patrón filogeográfico general del sapo punteado, *Bufo punctatus*, concuerda con la distribución de los desiertos Sonorense, Mojave, Chihuahuense y de la Baja California (Jaeger *et al.*,

2005). Los linajes de *B. punctatus* están distribuidos en tres clados altamente divergentes que reflejan eventos de vicarianza regional. Éstos están asociados con el origen de la península de Baja California, el de la meseta del Colorado y el de la Sierra Madre Occidental. Desafortunadamente, el análisis de las poblaciones de Sonora fue ignorado. Basándonos en las conclusiones derivadas del análisis de las otras poblaciones, las de Sonora probablemente son producto de una invasión y expansión de su distribución durante el período Pleistoceno-Holoceno (*i.e.*, 2 Ma). Patrones similares han sido reportados en otros anfibios, pero nuevamente la

información directa sobre poblaciones en Sonora ha sido marginal.

Los organismos modelo más estudiados para entender los patrones genéticos y biogeográficos de la región del noroeste de México y suroeste de Estados Unidos han sido las lagartijas. La región más estudiada ha sido la de las islas del Golfo de California (Murphy y Aguirre-León, 2002). En estos estudios se han incluido las especies continentales de la costa del Pacífico mexicano, así como los taxones hermanos de la península de Baja California. Por consiguiente, muchos de los patrones genéticos de las lagartijas de Sonora han servido de base comparativa para los patrones asociados al Golfo. Un punto importante es que los recientes estudios filogeográficos y genéticos en las lagartijas del Golfo de California han sido utilizados para someter a prueba hipótesis ecológicas, como la de exclusión competitiva y desplazamiento de carácter en lagartijas (Radtkey *et al.*, 1997). Estas hipótesis ecológicas se habían utilizado para explicar patrones biogeográficos en el Golfo de California, generando gran controversia en el pasado (Murphy y Aguirre-León, 2002).

Uno de los fenómenos más interesantes detectados en esta región es el de la evolución del gigantismo en iguanas herbívoras del género *Sauromalus* (Murphy y Aguirre-León, 2002; Petren y Case, 1997). Estas iguanas ocurren tanto en el continente como en las islas y la península de Baja California. Las poblaciones continentales (Sonora y Arizona) y de la península presentan un tamaño más o menos uniforme a lo largo de su distribución, pero las poblaciones que ocurren en las islas Ángel de la Guarda (Baja California) y San Esteban (Sonora) representan casos de gigantismo y llegan a ser cinco veces más grandes que sus congéneres en otros lugares. Antes del uso de análisis filogenéticos, la hipótesis prevaleciente era que el gigantismo era un carácter ancestral derivado de las especies de iguanas más cercanas a *Sauromalus*. Sin embargo, la filogenia molecular indica que el gigantismo es un carácter derivado que obedece al aislamiento insular, libre de competidores por recursos y de depredadores (Petren y Case, 1997 y 2002).

Recientemente se estudió la filogeografía de la serpiente de lira (*Trimorphodon biscutatus*) con el propósito de evaluar hipótesis biogeográficas relacionadas con la transición entre las regiones Neártica y Neotropical de México (Remington, 1968; Devitt, 2006). El patrón filogeográfico mostró que las poblaciones de esta especie provienen de linajes muy divergentes relacionados con el origen de las principales barreras orogénicas de México (*v.g.*, Península de Baja California, Sierra Madre Occidental, Altiplanicie Mexicana). Las poblaciones de Sonora se asocian con el linaje de los desiertos Chihuahuense y Sonorense. Este linaje presenta escasa divergencia genética entre las poblaciones de ambos desiertos, lo cual contrasta con las diferencias morfológicas entre ambas áreas.

Las serpientes de cascabel han sido un icono de los desiertos, en particular del Desierto Sonorense. Recientemente han aparecido estudios filogeográficos que abordan la evolución de estos reptiles en los desiertos de Norteamérica (Castoe *et al.*, 2007; Douglas *et al.*, 2006; Wüster *et al.*, 2005). Algunas especies como la cascabel de cola negra (*Crotalus molossus*) se derivan de linajes muy antiguos que representan un complejo de especies no descritas (Wüster *et al.*, 2005). Por otro lado, estudios filogeográficos comparativos indican que la diversidad actual de muchas especies de serpientes de cascabel de los desiertos de Norteamérica es el resultado de una compleja interacción de los factores orogénicos y paleoclimáticos (Castoe *et al.*, 2007; Douglas *et al.*, 2006).

Finalmente, el uso de marcadores moleculares en la conservación biológica ha resaltado la magnitud del efecto antropogénico sobre la estructura y diversidad genética de muchas especies de reptiles. Por ejemplo, un estudio basado en microsátelites ha mostrado que la transformación del paisaje producida por las actividades humanas afecta el flujo génico entre las poblaciones de Arizona de la tortuga del desierto *Gopherus agassizii* (Edwards *et al.*, 2004) y las expone a serios cuellos de botella demográficos y genéticos. Dado que el Desierto Sonorense está experimentando un fuerte proceso de transformación del paisaje, y que la tortuga del

desierto es perseguida intensamente en Sonora, los patrones observados en Arizona podrían estar presentes en las poblaciones del estado.

### Aves

La avifauna de Sonora consta de 543 especies (Villaseñor *et al.*, en este vol.); de éstas, sólo en diez especies se conocen algunos aspectos de su diversidad genética. La historia de los estudios genéticos y filogeográficos de las aves de Sonora es reciente y se remonta a escasos diez años. En la actualidad estos estudios siguen siendo relativamente pocos, aunque se han incrementado considerablemente a partir de los últimos dos años (tabla 7).

Los trabajos formales sobre la genética y la filogeografía de las aves de Sonora comenzaron a partir del trabajo de Zink *et al.* (1997). Basados en análisis filogeográficos de la variación en el ADN mitocondrial, ellos estudiaron los límites de especie en el complejo *Toxostoma lecontei* o Cuitlacoche pálido. Las poblaciones norteñas de esta ave, que incluyen a California, el noroeste de Baja California y el noroeste de Sonora, fueron propuestas como una especie independiente de la población endémica del desierto del Vizcaíno (*Toxostoma arenicola*) que habita en el centro de la península de Baja California. Esta propuesta se basó en el hallazgo de diferencias significativas en los patrones de variación genética y la coloración de las aves.

Una de las especies de aves mejor estudiada genéticamente en la entidad es el complejo del Cuitlacoche Pico-Curvo (*Toxostoma curvirostre*), ya que desde hace algunos años se han llevado a cabo estudios encaminados al entendimiento de los patrones de diferenciación. Zink y Blackwell-Rago (2000) analizaron el ADN mitocondrial de estas aves y encontraron que las poblaciones de la planicie costera del Pacífico y del Desierto Sonorense, incluyendo a todo el estado de Sonora, corresponden a una forma genéticamente independiente de *curvirostre* (formalmente reconocida como *T. palmeri*). Estos resultados fueron apoyados posteriormente por un estudio sobre la variación morfológica en este mismo grupo (Rojas-Soto, 2003). Dentro del complejo *curvirostre* existe además una subespecie endémica de la Isla del Tiburón (*T. c. insularum*), pero su análisis genético quedó pendiente en el estudio de Zink y Blackwell-Rago (2000) debido a la falta de muestras. Recientemente Rojas-Soto *et al.* (2007) utilizaron los mismos marcadores y realizaron un nuevo análisis sobre la filogeografía y los patrones de diferenciación genética e incluyeron a cuatro individuos provenientes de la Isla del Tiburón. Sus resultados sugieren que esta población tiene haplotipos compartidos con las poblaciones continentales, por lo que no se justifica el uso de la categoría subespecífica (*insularum*) para la población de la Isla.

Sin duda, uno de los trabajos que permitió la

Tabla 7. Estudios sobre la diversidad y estructura genética de aves del estado de Sonora

Orden	Especie	Marcador molecular	Referencia
Passeriformes	<i>Toxostoma lecontei</i>	ADN mitocondrial	Zink <i>et al.</i> , 1997
Passeriformes	<i>Toxostoma</i> sps.	ADN mitocondrial	Zink <i>et al.</i> , 1999
Passeriformes	<i>Toxostoma curvirostre</i>	ADN mitocondrial	Zink y Blackwell-Rago, 2000; Rojas-Soto <i>et al.</i> , 2007
Passeriformes	<i>Pipilo fuscus</i>	ADN mitocondrial	Zink <i>et al.</i> , 2001
Passeriformes	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	ADN mitocondrial	Zink <i>et al.</i> , 2001
Passeriformes	<i>Poliophtila melanura</i>	ADN mitocondrial	Zink <i>et al.</i> , 2001
Passeriformes	<i>Auriparus flaviceps</i>	ADN mitocondrial	Zink <i>et al.</i> , 2001
Galliformes	<i>Meleagris gallopavo</i>	AFLP, ADN mitocondrial y microsátelites	Mock <i>et al.</i> , 2002
Passeriformes	<i>Passerculus sandwichensis</i> , <i>P. rostratus</i>	ADN mitocondrial	Zink <i>et al.</i> , 2005
Strigiformes	<i>Glaucidium brasilianum</i>	ADN mitocondrial	Proudfoot <i>et al.</i> , 2006

elaboración de nuevas hipótesis biogeográficas sobre la región fue el realizado por Zink *et al.* (2001). Ellos compararon secuencias de ADN mitocondrial de seis especies distribuidas a través de las zonas áridas de Norteamérica. Sus resultados demostraron que las poblaciones de los desiertos Sonorense y Chihuahuense del cuitlacoche pico-curvo (*Toxostoma curvirostre*) y del rascador arroyero (*Pipilo fuscus*) tienen una clara división filogeográfica. En contraste, la matraca desértica (*Campylorhynchus brunneicapillus*), la perlita colinegra (*Poliophtila melanura*) y el baloncillo (*Auriparus flaviceps*) no presentaron esta división. Ellos sugieren que la carencia de una estructura filogeográfica congruente entre ambos desiertos de estas tres últimas especies habla de que éstas podrían haber colonizado recientemente su área actual de distribución. De igual forma, señalan que a pesar de que estas especies actualmente forman parte de una avifauna ampliamente distribuida, su distribución fue históricamente diferente a la actual.

Zink *et al.* (2005) compararon secuencias de dos genes mitocondriales (ND2 y ND3) entre individuos del gorrión sabanero (*Passerculus sandwichensis*) provenientes de Baja California, la costa de Sonora y el intervalo de distribución al norte del continente, que incluyó localidades como Alaska, Washington, Ontario, Nueva Escocia y Newfoundland. Encontraron que las poblaciones de Baja California y Sonora formaron un clado, al que proponen como una especie independiente (*Passerculus rostratus*); por el contrario, sugieren que el otro clado, conformado por individuos fenotípicamente «típicos», debe clasificarse como *P. sandwichensis*.

Proudfoot *et al.* (2006) examinaron los patrones de variación genética de ADN mitocondrial (citocromo b) dentro y entre poblaciones del tecolote bajoño (*Glaucidium brasilianum*). Ellos incluyeron tanto a las poblaciones de Sudamérica (Argentina, Brasil y Bolivia) como a las de Norteamérica (del oeste, Arizona, Sonora y Sinaloa, así como del este y sureste, incluyendo Texas, Tamaulipas y los estados del sureste de México). Sus resultados sugieren que hay dos grupos genéticos evidentes,

el de Norteamérica (al cual proponen como *G. ridgwayi*) y el sudamericano, *G. brasilianum*. Encontraron además que las poblaciones del oeste de Norteamérica (Arizona, Sonora y Sinaloa) son genéticamente distintas a las del este y sureste de México, sin haplotipos compartidos y con un flujo génico muy bajo entre ellas, por lo que sugieren que esto fue producto de una fragmentación coincidente con la formación del Desierto Sonorense y la Sierra Madre Occidental. Sin embargo, no proponen cambios a un nivel específico, sino subespecífico, dentro de las poblaciones norteamericanas.

Los escasos trabajos realizados a la fecha en Sonora han tenido un fuerte impacto particularmente en la sistemática de las aves, ya que se propone el reconocimiento de nuevas especies y cambio o sinonimización de nombre en otras. Esto, además de modificar el número total de especies para la entidad, podría tener implicaciones en conservación de la biodiversidad, debido a que la alteración en la taxonomía de los grupos tiene repercusiones en la identificación de áreas de acumulación de riqueza y del endemismo (Peterson y Navarro, 1999). Por otro lado, los estudios sobre la variación genética y la filogeografía permiten poner a prueba hipótesis biogeográficas que, para el caso de la avifauna de Sonora, han permitido el reconocimiento de algunos patrones generales. Tal es el caso de aquellas especies que han tenido una fuerte asociación con la reciente expansión de las zonas áridas del Desierto Sonorense, en contraste con otras que presentan una clara diferenciación genética que coincide con la división entre los desiertos Chihuahuense y Sonorense.

Ciertamente aún quedan muchas preguntas sin responder; por ejemplo, aquéllas relacionadas con la separación de la península de Baja California y su influencia en la diversidad genética y en la especiación de los grupos de amplia distribución o sobre la variación genética de la avifauna de las zonas montañosas, en especial de la Sierra Madre Occidental.

## Mamíferos

La fauna de mamíferos terrestres en el estado de So-



nora comprende 124 especies (Castillo-Gómez *et al.*, en este vol.), de las cuales sólo un porcentaje pequeño ha sido estudiada desde una perspectiva genética. Los estudios sobre la diversidad genética de mamíferos iniciaron con los estudios sobre el cariotipo y la variación cromosómica de roedores del estado (Patton, 1969). Estos primeros trabajos identificaron poblaciones con diferente cariotipo y los mecanismos (fusiones e inversiones) que generan la diversidad en el número y morfología de los cromosomas. Más recientemente, los estudios han usado secuencias de nucleótidos para abordar problemas filogeográficos (Riddle *et al.*, 2000c). A la fecha se tienen registrados estudios sobre 13 especies, la gran mayoría de ellos con roedores y sólo una especie del orden Chiroptera y dos de los ordenes Artiodactyla y Carnívora (tabla 8).

La evolución de la pigmentación críptica en mamíferos es un proceso de adaptación al ambiente local en el que la selección natural juega un papel muy importante (Hoekstra, 2006). *Chaetodipus intermedius* es un roedor que se distribuye en hábitats rocosos de los desiertos Sonorenses y Chihua-

huense que muestra una gran variación en la pigmentación del pelaje dorsal. En los lugares donde las rocas son claras (*v.g.*, granito) el color del pelo es claro, mientras que en hábitats donde las rocas son de origen volcánico, como en el escudo volcánico del Pinacate en el noroeste de Sonora, el color del pelo es oscuro (Hoekstra *et al.*, 2005). Los estudios sobre la base genética de la pigmentación del pelo de este roedor han permitido identificar las sustituciones de aminoácidos responsables de este polimorfismo (Nachman *et al.*, 2003). Los datos sobre la distribución de la variación fenotípica muestran una correlación sorprendente entre la pigmentación del pelo de la región dorsal y el color de la roca donde habita este roedor y esta relación es independiente de su historia filogenética (Hoekstra *et al.*, 2005). La evidencia disponible indica que la selección natural juega un papel muy importante en el proceso de adaptación al tipo de roca, ya que los colores crípticos reducen el riesgo de depredación (Hoekstra *et al.*, 2005). A pesar de que la migración reduce la divergencia entre poblaciones que habitan en sitios con diferente color

Tabla 8. Estudios sobre la diversidad y estructura genética de mamíferos del estado de Sonora

Orden	Especie	Marcador molecular	Referencia
Rodentia	<i>Perognathus goldmani</i>	Cariotipo	Patton, 1969
Rodentia	<i>Thomomys bottae</i>	Cariotipo, Aloenzimas	Patton, 1972; Patton y Yang, 1977
Rodentia	<i>Peromyscus eremicus</i>	Aloenzimas, secuencias de ADN mitocondrial (COIII)	Avise <i>et al.</i> , 1974; Riddle <i>et al.</i> , 2000a
Rodentia	<i>Peromyscus merriami</i>	Aloenzimas, secuencias de ADN mitocondrial (COIII)	Avise <i>et al.</i> , 1974; Riddle <i>et al.</i> , 2000a
Rodentia	<i>Onychomys torridus</i>	ADN mitocondrial (enzimas de restricción)	Riddle y Honeycutt, 1990
Rodentia	<i>Chaetodipus penicillatus</i>	ADN mitocondrial (enzimas de restricción)	Lee <i>et al.</i> , 1996
Rodentia	<i>Chaetodipus baileyi</i>	Secuencias de ADN mitocondrial (COIII, citocromo b)	Riddle <i>et al.</i> , 2000b
Rodentia	<i>Chaetodipus intermedius</i>	Color de pelo, secuencias de ADN mitocondrial (COIII, ND3)	Hoekstra <i>et al.</i> , 2005
Chiroptera	<i>Leptonycteris curasoae</i>	Secuencias de ADN mitocondrial	Wilkinson y Fleming, 1996
Artiodactyla	<i>Ovis canadensis</i>	Aloenzimas, microsatélites, complejo de histocompatibilidad (MHC)	Jessup y Ramey II, 1995; Hedrick <i>et al.</i> , 2001; Gutiérrez-Espeleta <i>et al.</i> , 2000 y 2001
Artiodactyla	<i>Antilocapra americana</i>	ADN mitocondrial, microsatélites	Stephen <i>et al.</i> , 2005
Carnívora	<i>Canis lupus</i>	Microsatélites, complejo de histocompatibilidad (MHC).	García-Moreno <i>et al.</i> , 1996; Hedrick <i>et al.</i> , 2000
Carnívora	<i>Ursus arctos</i>	Secuencias de ADN mitocondrial.	Miller <i>et al.</i> , 2006

de substrato, los coeficientes de selección son tan grandes que permiten mantener la divergencia fenotípica (Hoekstra *et al.*, 2004). Es así que este roedor representa uno de los ejemplos más sorprendentes de variación en la pigmentación del pelaje y de adaptación de las formas melánicas a las rocas volcánicas.

La deriva genética puede disminuir la variación genética de las poblaciones como consecuencia de eventos de fundador durante la colonización de nuevos hábitats y por la reducción del tamaño efectivo de las poblaciones. La abundancia y el rango de distribución de muchas especies de mamíferos del estado de Sonora se han reducido como consecuencia de diversos factores entre los cuales los antropocéntricos han sido los más importantes. Por ejemplo, el borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) tenía una distribución muy amplia en México y Norteamérica a la llegada de los europeos (Medellín *et al.*, 2005). Sin embargo, su abundancia y distribución se redujo considerablemente durante el siglo XX (Medellín *et al.*, 2005). En este contexto, los estudios sobre la estructura genética del borrego cimarrón pueden aportar evidencia útil en al menos dos aspectos. Por un lado, estos estudios pueden explorar si la fragmentación de las poblaciones y la reducción de su abundancia se reflejan en niveles bajos de diversidad genética. Por otra parte, si existen patrones geográficos de variación genética, éstos deben de tomarse en cuenta en los programas de introducción a hábitats donde esta especie ha sido extirpada para maximizar el éxito en la adaptación local. Los primeros trabajos que evaluaron los niveles de variación genética, incluyendo individuos de Sonora y otras regiones de su distribución natural, mostraron niveles muy bajos de diversidad, consistente con la hipótesis de que la contracción tuvo un efecto en la variación genética (Jessup y Ramey II, 1995). Sin embargo, el uso de marcadores basados en ADN, como los microsatélites (Gutiérrez-Espeleta *et al.*, 2000) y las secuencias del complejo MHC (Gutiérrez-Espeleta *et al.*, 2001), mostraron que las poblaciones poseen niveles substanciales de variación genética, lo que indica que durante su historia evolutiva reciente

han estado bien conectadas o han mantenido poblaciones grandes (Gutiérrez-Espeleta *et al.*, 2000). Así, los cambios drásticos en su abundancia y distribución aparentemente no han llegado a afectar los niveles de variación genética. Por otra parte, la introducción de individuos a nuevos hábitats puede tener consecuencias en la diversidad genética de las nuevas poblaciones a través de efectos de fundador. En enero de 1975 se capturaron borregos de la sierra Pico de Johnson de la costa de Sonora y se introdujeron cuatro machos y 16 hembras ( $n = 20$ ) a la Isla del Tiburón, donde no existían registros previos de esta especie (Montoya y Gates 1975). Los individuos pudieron reproducirse y la población transplantada a la Isla del Tiburón ha crecido satisfactoriamente y ha sido fuente de individuos para nuevas introducciones a otras localidades de México (Medellín *et al.*, 2005). Dado que estos individuos se están usando para repoblar lugares donde esta especie ha sido extirpada, resulta importante conocer los niveles de variación en la Isla para conocer los posibles efectos de la endogamia. Lo ideal sería comparar los niveles de variación de la Isla (y de los individuos introducidos, ya que se tomaron muestras de sangre; Montoya y Gates, 1975) con las poblaciones de la costa de Sonora para evaluar si la variación genética se ha reducido significativamente. Hedrick *et al.* (2001) usaron muestras de sangre de 14 borregos capturados en la Isla para comparar los niveles de variación en microsatélites y secuencias del gen MHC con los de tres poblaciones de Arizona. Los resultados mostraron una reducción significativa en la diversidad y el número de alelos en la población de la Isla con respecto a los niveles observados en Arizona (Hedrick *et al.*, 2001). Estos datos han sido interpretados como evidencia de que la deriva genética ha afectado a la población de la Isla del Tiburón. De ahí que la recomendación de Hedrick *et al.* (2001) sea usar otros individuos no emparentados en los programas de introducción que usan borregos de la Isla para reducir los riesgos de introducir individuos endogámicos.

El enfoque genético-poblacional aporta elementos importantes para el manejo de especies que han

sido extirpadas de la naturaleza y que se reproducen en cautiverio para programas de reintroducción. El lobo mexicano fue extirpado de México y Estados Unidos durante el siglo XX (Brown, 2002) y no se tienen registros confiables de que todavía existan individuos silvestres en México. Sin embargo, en ambos países existen programas de reproducción en cautiverio que pretenden salvar a esta especie de la extinción. Existen tres linajes de lobos en cautiverio y el análisis del pedigrí ha permitido determinar los coeficientes de consanguinidad de cada linaje y establecer que provienen de sólo siete individuos fundadores (Hedrick *et al.*, 1997). Uno de estos individuos fundadores proviene de la región de Yécora, Sonora, y representa la base del linaje del Museo del Desierto de Arizona (Hedrick *et al.*, 1997). Los estudios con microsatélites (García-Moreno *et al.*, 1996; Hedrick *et al.*, 1997) y el complejo MHC (Hedrick *et al.*, 2000) han permitido establecer la pureza de estos linajes (no hay evidencias de hibridización con coyotes o perros), así como determinar los niveles de variación genética. Estos estudios han permitido sugerir cómo y en qué proporción se deben incorporar individuos de diferente linaje para minimizar las cruza consanguíneas y el riesgo de depresión por endogamia (Hedrick *et al.*, 1997). El desempeño de los lobos en cautiverio no muestra evidencia de depresión por endogamia (Kalinowski *et al.*, 1999). Los tres linajes mantenidos en cautiverio se han empleado en el programa de liberación de lobos en Arizona y Nuevo México (Hedrick *et al.*, 2000 y 2003). Aunque los cachorros que han nacido en estos sitios muestran susceptibilidad a varias enfermedades, no parece existir evidencia de que se deba a la baja variabilidad genética en genes involucrados con el sistema inmune (Hedrick *et al.*, 2003). Es evidente que la extirpación eliminó una porción considerable de la variabilidad genética existente en la región (Leonard, J.A *et al.*, 2005); sin embargo, se tiene esperanza de que la diversidad existente en cautiverio pueda ser suficiente para reintroducir con éxito esta especie a México.

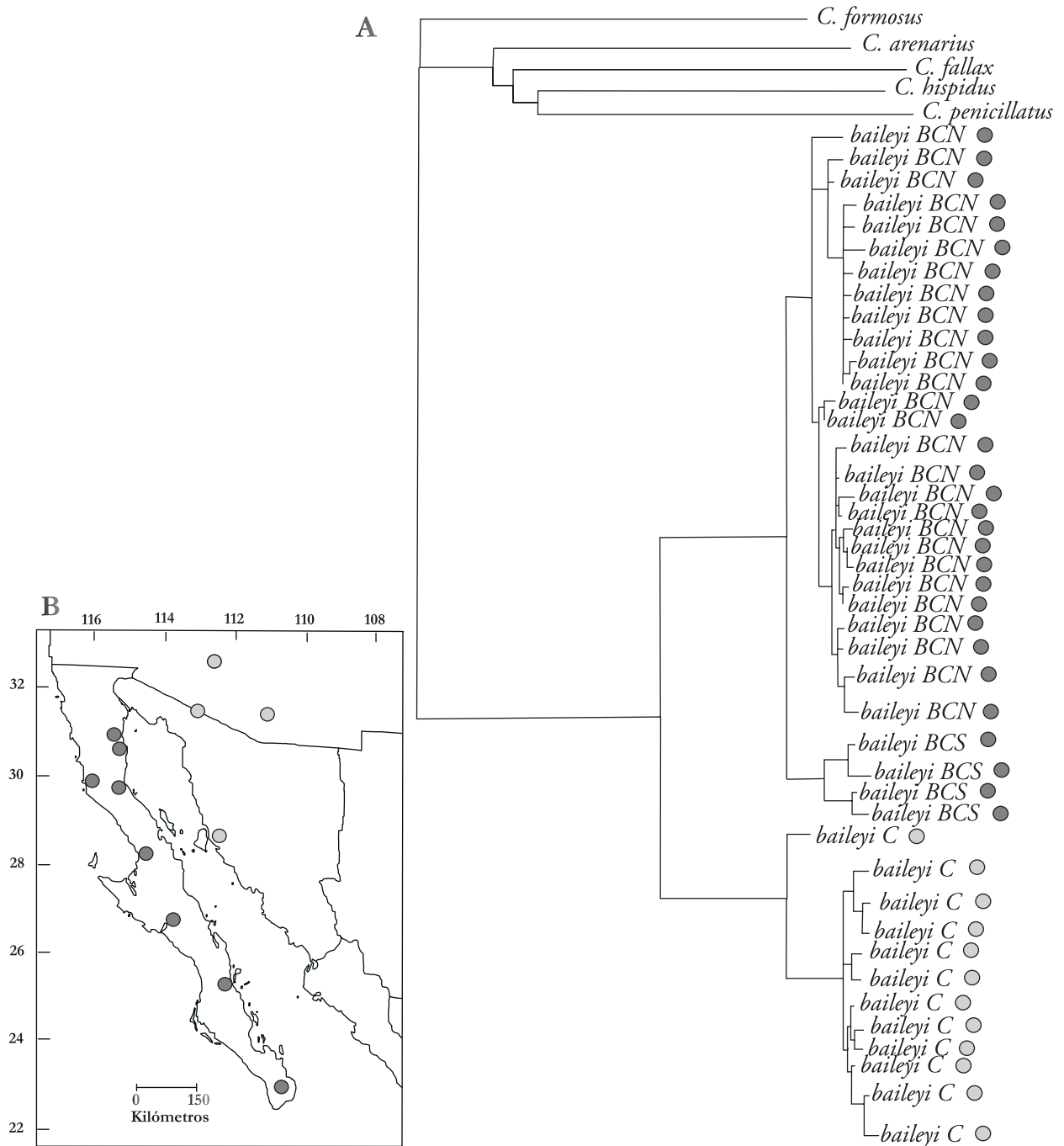
Los estudios filogeográficos realizados en roedores del norte de México han mostrado eviden-

cias de discontinuidades en los grupos filéticos que probablemente reflejan varios eventos de vicarianza en la región. El análisis de secuencias de genes de la mitocondria en *Peromyscus eremicus* y *Chaetodipus baileyi* (Riddle *et al.*, 2000a y 2000b) mostró diferentes linajes separados geográficamente y éstos fueron interpretados como evidencia de eventos de vicarianza en el pasado reciente. Estos datos sugieren que la divergencia entre las poblaciones de Sonora y las de Baja California se debió a la formación del Golfo de California y a la separación de la península hace aproximadamente cinco millones de años (figura 2). De igual forma, bajo esta interpretación, la divergencia entre las poblaciones del Desierto Sonorense y del Desierto Chihuahuense se debe a la fragmentación causada por la emergencia de la Sierra Madre Occidental. Estos mismos patrones de divergencia y estructura filogeográfica se han detectado en otras especies de aves, reptiles y anfibios y parecen indicar que estos eventos de vicarianza histórica afectaron a la mayoría de las especies de la región (Riddle *et al.*, 2000c; Riddle y Hafner, 2006).

Es evidente que nuestro conocimiento sobre la diversidad genética de los mamíferos terrestres es todavía muy limitado. En particular, es necesario el estudio de especies amenazadas o en peligro de extinción como la de los perritos de las praderas o la de felinos como el jaguar. Estos estudios pudieran aportar evidencia útil sobre la migración de felinos o los posibles efectos de la deriva genética en mamíferos cuyas poblaciones se han reducido significativamente, como en el caso de los perritos de las praderas.

## CONSIDERACIONES FINALES

En este capítulo hemos recopilado evidencia sobre la diversidad genética de aproximadamente cien especies, lo cual es un número bajo si consideramos la riqueza biológica que se conoce para el estado de Sonora. La evidencia disponible no permite tener conclusiones generales ni inferir un patrón general de variación genética para todas las especies que



**Figura 2.** Patrón de variación filogeográfica en el roedor *Chaetodipus baileyi*. A) Arbol filogenético construido usando el método de "Neighbor-joining" de 43 haplotipos de *C. baileyi* y cinco especies de *Chaetodipus* usadas como grupo externo. Los haplotipos de *C. baileyi* se identifican como miembros de los linajes del continente (C, Arizona y Sonora), la región norte de Baja California (BCN) y Baja California Sur (BCS). Nótese la división filogeográfica entre la península de Baja California y el continente. B) Localidades de colectas de *C. baileyi* en el noroeste de México y el suroeste de Estados Unidos. Datos de Riddle *et al.* (2000b; reproducido con permiso de Brett Riddle y Elsevier).

han sido estudiadas. Sin embargo, es evidente que fenómenos como la formación del Golfo de California o la emergencia de la Sierra Madre Occidental han tenido una fuerte influencia sobre la estructura filogeográfica de muchas especies. Los escasos estudios que han explorado la diversidad genética en especies de plantas de amplia distribución han detectado que existe una asociación entre la variación y la latitud, lo cual se ha interpretado como evidencia de eventos de expansión y contracción de la distribución en respuesta a las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno.

Con respecto a las necesidades de investigación, se requiere el desarrollo de proyectos que consideren la diversidad genética, tanto como la riqueza de especies, en el conocimiento de la biota de Sonora. Los ecosistemas del estado reflejan su carácter transicional y ecotonal entre diversas regiones biogeográficas. Sin embargo, un entendimiento más claro de los patrones evolutivos y biogeográficos podrían obtenerse incorporando la filogeografía y la genética de poblaciones. Se requiere diversificar el uso de marcadores moleculares con el fin de captar la mayor información posible sobre los fenómenos que afectan la estructura genética. En particular, el uso de secuencias permite hacer inferencias más robustas. La incorporación de información genética en sistemas de información geográfica es un campo en pleno desarrollo. En el futuro se podría incorporar a las bases de datos de distribución de especies en el estado información genética que hiciera factible mapear la distribución precisa de haplotipos. Asimismo, se podría visualizar la distribución de las amenazas más serias para la diversidad genética con base en la cartografía existente de las actividades humanas.

La mayor parte de los estudios realizados se han restringido al desierto y es necesario estudiar a las especies de los bosques de pino-encino y de las selvas bajas del sur del estado. Los estudios sobre la diversidad genética de la biota del estado de Sonora sin duda pueden aportar evidencia sobre procesos de adaptación a la heterogeneidad ambiental de la región, así como herramientas útiles para la conservación de las especies amenazadas y en peli-

gro de extinción. Esperamos que en un futuro estos estudios constituyan la base de un mejor entendimiento de los procesos de evolución en esta región de México.

## LITERATURA CITADA

- ADEST G.A. 1987. Genetic Differentiation among Populations of the Zebra Tail Lizard, *Callisaurus draconoides* (Sauria: Iguanidae) *Copeia* 1987: 854-859.
- AVISE, J.C. 1998. The History and Purview of Phylogeography: A Personal Reflection. *Molecular Ecology* 7: 371-379.
- AVISE, J.C., J. ARNOLD, R.M. BALL, E. BERMINGHAM, T. LAMB, J.E. NEIGEL, C.A. REEB y N.C. SAUNDERS. 1987. Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522.
- AVISE, J.C., M.H. SMITH, R.K. SELANDER, T.E. LAWLOR y P.R. RAMSEY. 1974. Biochemical Polymorphism and Systematics in the Genus *Peromyscus*. v. Insular and Mainland Species of the Subgenus *Haplomylos*. *Systematic Zoology* 23: 226-238.
- BARBER, P.H. 1999a. Patterns of Gene Flow and Population Genetic Structure in the Canyon Treefrog, *Hyla arenicolor* (Cope) *Molecular Ecology* 8: 563-576.
- BARBER P.H. 1999b. Phylogeography of the Canyon Treefrog, *Hyla arenicolor* (Cope) Based on Mitochondrial DNA Sequence Data. *Molecular Ecology* 8: 547-562.
- BARRAZA-MORALES, A., F.L. SÁNCHEZ-TEYER, M. ROBERT, M. ESQUEDA y A. GARDEA. 2006. Variabilidad genética en *Agave angustifolia* Haw. de la sierra sonorense, México, determinada con marcadores AFLP. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29: 1-8.
- BELTRÁN, P., G. DELGADO, A. NAVARRO, F. TRUJILLO, R.K. SELANDER y A. CRAVIOTO. 1999. Genetic Diversity and Population Structure of *Vibrio cholerae*. *Journal of Clinical Microbiology* 37: 581-590.
- BILSEL, P.A., J.E. ROWE, W.M. FITCH y S.T. NICHOL. 1990. Phosphoprotein and Nucleocapsid Protein Evolution of Vesicular Stomatitis Virus New Jersey. *Journal of Virology* 64: 2498-2504.
- BRAVO, A., S. SARABIA, L. LÓPEZ, H. ONTIVEROS, C. ABARCA, A. ORTIZ, M. ORTIZ, L. LINA, F.J. VILLALOBOS, G. PEÑA, M.E. NÚÑEZ-VALDEZ, M. SOBERÓN y



- R. QUINTERO. 1998. Characterization of *Cry* Genes in a Mexican *Bacillus thuringiensis* Strain Collection. *Applied and Environmental Microbiology* 64: 4965-4972.
- BREITMEYER, C.M. y T.A. MARKOW. 1998. Resource Availability and Population Size in Cactophilic *Drosophila*. *Functional Ecology* 12: 14-21.
- BROWN, D.E. 2002. *The Wolf in the Southwest: the Making of an Endangered Species*. High-Lonesome Books, Nuevo México.
- BROWN, J.K. 1998. Diversity and Global Distribution of Whitefly-Transmitted Geminiviruses of Cotton (<http://cals.arizona.edu/pubs/crops/az1006/az100610g.html>) consultada en diciembre de 2006.
- BROWN, J.K., K.M. OSTROW, A.M. IDRIS y D.C. STENGER. 1999. Biotic, Molecular and Phylogenetic Characterization of Bean Calico Mosaic Virus, a Distinct *Begomovirus* Species with Affiliation in the Squash Leaf Curl Virus Cluster. *Phytopathology* 89: 273-280.
- CAMARENA-ROSALES, F., G. RUIZ-CAMPOS, J. DE LA ROSA-VÉLEZ, R. MANDEN, D.A. HENDRICKSON, A. VARELA-ROMERO y F. GARCÍA DE LEÓN. 2008. Mitochondrial Haplotype Variation in Wild Trout Populations (Teleostei: Salmonidae) from Northwest Mexico. *Review in Fish Biology and Fisheries* 18: 33-45.
- CASTOE, T.A., C.L. SPENCER y C.L. PARKINSON. 2007. Phylogeographic Structure and Historical Demography of the Western Diamondback Rattlesnake (*Crotalus atrox*): A Perspective on North American Desert Biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 193-212.
- CASTREZANA, S. y T.A. MARKOW. 2001. Arthropod Diversity in Necrotic Tissue of Three Species of Columnar Cacti (Cactaceae) *Canadian Entomologist* 133: 301-309.
- CLARK, P.L., J. MOLINA-OCHOA, S. MARTINELLI, S.R. SKODA, D.J. ISENHOUR, D.J. LEE, J.F. KRUMM y J.E. FOSTER. 2006. Population Variation of the Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in the Western Hemisphere. *Journal of Insect Science* 7: 1-10.
- 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.
- CLELAND, S., G.D. HOCUTT, C.M. BREITMEYER, T.A. MARKOW y E. PFEILER. 1996. Alcohol Dehydrogenase Polymorphism in Barrel Cactus Populations of *Drosophila mojavensis*. *Genetica* 98: 115-117.
- COMES, H.P. y J.W. KADEREIT. 1998. The Effect of Quaternary Climatic Change on Plant Distribution and Evolution. *Trends in Plant Science* 3: 432-438.
- CREWS, S.C. y HEDIN, M. 2006. Studies of Morphological and Molecular Divergence in Spiders (Araneae: Homalonychus) from the American Southwest, Including Divergence along the Baja California Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 470-487.
- CUBETA, M.A. y R. VILGALYS. 1997. Population Biology of the *Rhizoctonia solani* Complex. *Phytopathology* 87: 480-484.
- CUEVAS-GARCÍA, E., D.M. ARIAS, C.A. DOMÍNGUEZ, R.A. CASTILLO y F.E. MOLINA-FREANER. 2006. The Genetic Structure of the Gynodioecious *Kallstroemia grandiflora* (Zygophyllaceae): The Role of Male Sterility and Colonization History. *Heredity* 97: 269-274.
- DEARDOFF, E., J.G. ESTRADA-FRANCO, A.C. BRAULT, R. NAVARRO-LÓPEZ, A. CAMPOMANES-CORTÉS, P. PAZ-RAMÍREZ, M. SOLÍS-HERNÁNDEZ, W.N. RAMEY, C.T. DAVIS, D.W.C. BEASLEY, R.B. TESH, A.D.T. BARRETT y S.C. WEAVER. 2006. Introductions of West Nile Virus Strains to Mexico. *Emerging Infectious Diseases* 12: 314-318.
- DE MATTOS, C.C., C.A. DE MATTOS, E. LOZA-RUBIO, A. AGUILAR-SETIÉN, L.A. ORCIARI y J.S. SMITH. 1999. Molecular Characterization of Rabies Virus Isolates from Mexico: Implications for Transmission Dynamics and Human Risk. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 61: 587-597.
- DEVITT, T.J. 2006. Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): Testing Aridland Biogeographical Hypotheses across the Nearctic-Neotropical Transition. *Molecular Ecology* 15: 4387-4407.
- 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.
- DUBIN, H.J. y E. TORRES. 1981. Causes and Consequences of the 1976-1977 Wheat Leaf Rust Epidemic in Northwest Mexico. *Annual Review of Phytopathology* 19: 41-49.
- ECHELLE, R.A. VAN DEN BUSSCHE, T.P. MALLOY JR., M.L. HAYNIE y C.O. MINCKLEY. 2000. Mitochondrial DNA Variation in Pupfishes Assigned to the Species *Cyprinodon macularius* (Atherinomorpha: Cyprinodon-

- tidae): Taxonomic Implications and Conservation Genetics. *Copeia* 2000: 353-364.
- EDWARDS T., C.R. SCHWALBE, D.E. SWANN y C.S. GOLDBERG. 2004. Implications of Anthropogenic Landscape Change on Inter-Population Movements of the Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*) *Conservation Genetics* 5: 485-499.
- EDWARDS, T., C.S. GOLDBERG, M.E. KAPLAN, C.R. SCHWALBE y D.E. SWANN. 2006. PCR Primers for Microsatellite Loci in the Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*, Testudinidae). *Molecular Ecology Notes* 3: 589-591.
- ELIZONDO-QUIROGA, D., C.T. DAVIS, I. FERNÁNDEZ-SALAS, R. ESCOBAR-LÓPEZ, D. VELASCO O., L.C. SOTO G., M. AVILÉS A., A. ELIZONDO-QUIROGA, J.I. GONZÁLEZ-ROJAS, J.F. CONTRERAS C., H. GUZMÁN, A. TRAVASSOS DA ROSA, B.J. BLITVICH, A.D.T. BARRETT, B.J. BEATY y R.B. TESH. 2005. West Nile Virus Isolation in Human and Mosquitoes, Mexico. *Emerging Infectious Diseases* 11: 1449-1452.
- ELLISEN, W.J. y D.J. CRAWFORD. 1988. Genetic Variation and Differentiation in the Genus *Mabrya* (Scrophulariaceae-Antirrhineae): Systematic and Evolutionary Inferences. *American Journal of Botany* 75: 85-96.
- FEHLBERG, S.D. y T.A. RANKER. 2009. Evolutionary History and Phylogeography of *Encelia farinosa* (Asteraceae) from the Sonoran, Mojave and Peninsular Deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50: 326-335.
- FROST, D., T. GRANT, J. FAIVOVICH, R. BAIN, A. HAAS, C. HADDAD, R. DE SA, A. CHANNING, M. WILKINSON, S. DONNELLAN, C. RAXWORTHY, J. CAMPBELL, B. BLOTTO, P. MOLER, R.C. DREWES, R. NUSSBAUM, J. LYNCH, D. GREEN y W. WHEELER. 2006. The Amphibian Tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1-370.
- FUTUYMA, D.J. 1998. *Evolutionary Biology*. 3a. ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- GARCÍA-ARENAL, F., A. FRAILE y J.M. MALPICA. 2001. Variability and Genetic Structure of Plant Virus Populations. *Annual Review of Phytopathology* 39: 157-186.
- GARCÍA-MORENO, J., M.D. MATOCQ, M.S. ROY, E. GEFFEN y R.K. WAYNE. 1996. Relationships and Genetic Purity of the Endangered Mexican Wolf Based on Analysis of Microsatellite loci. *Conservation Biology* 10: 376-389.
- GARRICK, R.C., J.D. NASON, C.A. MEADOWS y R.J. DYER. 2009. Not Just Vicariance: Phylogeography of a Sonoran Desert Euphorb Indicates a Major Role of Range Expansion along the Baja Peninsula. *Molecular Ecology* 18: 1916-1931.
- GASTON, K. J. 2000. Global Patterns in Biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- GERGUS E.W.A, T.W. REEDER y B.K. SULLIVAN. 2004. Geographic Variation in *Hyla wrightorum*: Advertisement Calls, Allozymes, mtDNA, and Morphology. *Copeia* 2000: 758-769.
- GOLDBERG, C.S., B.K. SULLIVAN, J.H. MALONE y C.R. SCHWALBE. 2004. Divergence among Barking Frogs (*Eleutherodactylus augusti*) in the Southwestern United States. *Herpetologica* 60: 312-320.
- GUTIÉRREZ-ESPELETA, G.A., P.W. HEDRICK, S.T. KALINOWSKI, D. GARRIGAN y W.M. BOYCE. 2001. Is the Decline of Desert Bighorn Sheep from Infectious Disease the Result of Low MHC Variation? *Heredity* 86: 439-450.
- GUTIÉRREZ-ESPELETA, G.A., S.T. KALINOWSKI, W.M. BOYCE y P.W. HEDRICK. 2000. Genetic Variation and Population Structure in Desert Bighorn Sheep: Implications for Conservation. *Conservation Genetics* 1: 3-15.
- GUTIÉRREZ-OZUNA, R. 2006. Estructura clonal del zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) en el Noroeste de México. Tesis de maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, UNAM. México, 53 p.
- GUTIÉRREZ-RUACHO, O. 2002. Hábitat, microorganismos asociados y variabilidad genética de la población de *Fouquieria columnaris* presente en Punta de Cirio, Sonora. Tesis de maestría, Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo. Hermosillo, Sonora, México, 76 p.
- HALL, R. L. 1973. A Physiological Genetic Study of the Populations of *Idria columnaris* Kellogg of Baja California and Sonora, Mexico. PhD Dissertation, University of Arizona, Tucson, Arizona, 81 p.
- HAMRICK, J.L., J.D. NASON, T.H. FLEMING y J.F. NASSAR. 2002. Genetic Diversity in Columnar Cacti. En: T.H. Fleming y A. Valiente-Banuet, eds. *Columnar Cacti and their Mutualists: Evolution, Ecology and Conservation*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, pp. 122-133.
- HART, D.L. y A.G. CLARK. 1989. *Principles of Population Genetics*. 2a. ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- HEDRICK, P.W. 2000. *Genetics of Populations*. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury.
- HEDRICK, P.W., G.A. GUTIÉRREZ-ESPELETA y R.N. LEE.

2001. Founder Effect on an Island Population of Bighorn Sheep. *Molecular Ecology* 10: 851-857.
- HEDRICK, P.W., P.S. MILLER, E. GEFFEN y R. WAYNE. 1997. Genetic Evaluation of the Three Captive Mexican Wolf Lineages. *Zoo Biology* 16: 47-69.
- HEDRICK, P.W., R.N. LEE y C. BUCHANAN. 2003. Canine Parvovirus Enteritis, Canine Distemper, and Major Histocompatibility Complex Genetic Variation in Mexican Wolves. *Journal of Wildlife Diseases* 39: 909-913.
- HEDRICK, P.W., R.N. LEE y K.M. PARKER. 2000. Major Histocompatibility Complex (MHC) Variation in the Endangered Mexican Wolf and Related Canids. *Heredity* 85: 617-624.
- HEED, W.B. 1978. Ecology and Genetics of Sonoran Desert *Drosophila*. En: P.F. Brussard, ed. *Ecological Genetics: The Interface*. Springer-Verlag, Nueva York, pp. 109-126.
- HEED, W.B. 1982. The Origin of *Drosophila* in the Sonoran Desert. En: J.S.F. Barker y W.T. Starmer, eds. *Ecological Genetics and Evolution: The Cactus-Yeast-Drosophila Model System*. Academic Press, Sydney, pp. 65-80.
- HERNÁNDEZ, A. 1999. Consecuencias genéticas y evolutivas del surgimiento del Golfo de California en poblaciones de *Bursera microphylla* (Burseraceae) en el Desierto Sonorense. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- HERSHLER, R., M. MULVEY y H.P. LIU. 2005. Genetic Variation in the Desert Springsnail (*Tryonia porrecta*): Implications for Reproductive Mode and Dispersal. *Molecular Ecology* 14: 1755-1765.
- HEWITT, G.M. 1996. Some Genetic Consequences of Ice Ages, and their Role in Divergence and Speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.
- HEWITT, G.M. 2000. The Genetic Legacy of the Quaternary Ice Ages. *Nature* 405: 907-913.
- HOCUTT, G.D. 2000. Reinforcement of Premating Barriers to Reproduction between *Drosophila arizonae* and *Drosophila mojavensis*. Ph.D. Dissertation, Arizona State University, Tempe, Arizona.
- HOEKSTRA, H.E. 2006. Genetics, Development and Evolution of Adaptive Pigmentation in Vertebrates. *Heredity* 97: 222-234.
- HOEKSTRA, H.E., J.G. KRENZ y M.W. NACHMAN. 2005. Local Adaptation in the Rock Pocket Mouse (*Chaetodipus intermedius*): Natural Selection and Phylogenetic History of Populations. *Heredity* 94: 217-228.
- HOEKSTRA, H.E., K.E. DRUMM y N.W. NACHMAN. 2004. Ecological Genetics of Adaptive Color Polymorphism in Pocket Mice: Geographic Variation in Selected and Neutral Genes. *Evolution* 58: 1329-1341.
- HURTADO, L., T. EREZ, S. CASTREZANA y T.A. MARKOW. 2004. Contrasting Population Genetic Patterns and Evolutionary Histories among Sympatric Sonoran Desert Cactophilic *Drosophila*. *Molecular Ecology* 13: 1365-1375.
- JAEGER J.R., B.R. RIDDLE y D.F. BRADFORD. 2005. Cryptic Neogene Vicariance and Quaternary Dispersal of the Red-Spotted Toad (*Bufo punctatus*): Insights on the Evolution of North American Warm Desert Biotas. *Molecular Ecology* 14: 3033-3048.
- JESSUP, D.A. y R.R. RAMEY II. 1995. Genetic Variation of Bighorn Sheep as Measured by Blood Protein Electrophoresis. *Transactions of the Desert Bighorn Council* 39: 17-25.
- JURGENSON, D.E. 1979. A Starch Gel Electrophoresis Study of Several Populations of the Saguaro Cactus (*Carnegiea gigantea*) Master of Science Thesis, University of Arizona, Tucson, Arizona, 84 p.
- KALINOWSKI, S. T., P. W. HEDRICK y P. S. MILLER. 1999. No Inbreeding Depression Observed in Mexican and Red Wolf Captive Breeding Programs. *Conservation Biology* 13: 1371-1377.
- LAMB, T., J.C. AVISE y J.W. GIBBONS. 1989. Phylogeographic Patterns in Mitochondrial DNA of the Desert Tortoise (*Xerobates agassizii*), and Evolutionary Relationships among the North American Gopher Tortoises. *Evolution* 43: 76-87.
- LEE, T.E., B.R. RIDDLE y P.L. LEE. 1996. Speciation in the Desert Pocket Mouse (*Chaetodipus penicillatus* Woodhouse) *Journal of Mammalogy* 77: 58-68.
- LEONARD, J.A., C. VILA y R.K. WAYNE. 2005. Legacy Lost: Genetic Variability and Population Size of Extirpated US Gray Wolves (*Canis lupus*) *Molecular Ecology* 14: 9-17.
- LEONARD, K.J., J. HUERTA-ESPINO y J.J. SALMERÓN. 2005. Virulence of Oat Crown Rust in Mexico. *Plant Disease* 89: 941-948.
- LESLIE J.F. y R.C. Vrijenhoek. 1977. Genetic Analysis of Natural Populations of *Poeciliopsis monacha*: Allozyme Inheritance and Pattern of Mating. *Journal of Heredity* 68: 301-6.
- LEVIN, B.R., M. LIPSITCH y S. BONHOEFFER. 1999. Population Biology, Evolution and Infectious Disease: Convergence and Synthesis. *Science* 283: 806-809.
- LEWONTIN, R.C. 1991. Twenty-Five Years Ago in Genetics: Electrophoresis in the Development of Evo-



- lutionary Genetics, Milestone or Millstone? *Genetics* 128: 657-662.
- LINDELL, J.S., F. MÉNDEZ DE LA CRUZ y R.W. MURPHY. 2005. Deep Genealogical History without Population Differentiation: Discrepancy between mtDNA and Allozyme Divergence in the Zebra-Tailed Lizard (*Callisaurus draconoides*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 682-694.
- LOAIZA-FIGUEROA, F., K. RITLAND, J.A. LABORDE-CANCINO y S.D. TANKSLEY. 1989. Patterns of Genetic Variation of the Genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 165: 159-188.
- MACHADO, C.A., L.M. MATZKIN, L.K. REED y T.A. MARKOW. 2007. Multilocus Nuclear Sequences Reveal Intra and Interspecific Relationships among Chromosomally Polymorphic Species of cactophilic *Drosophila*. *Molecular Ecology* 16: 3009-3024.
- MACÍAS, M.J., G. YÉPIZ-PLASCENCIA, F. OSORIO, A. PINELLI-SAAVEDRA, J. REYES-LEYVA y J. HERNÁNDEZ. 2006. Aislamiento y caracterización del gen ORF5 del virus del síndrome reproductivo y respiratorio porcino (PRRS) en México. *Veterinaria México* 37: 197-208.
- MARKOW, T.A., S. CASTREZANA y E. PFEILER. 2002. Flies across the Water: Genetic Differentiation and Reproductive Isolation in Allopatric Desert *Drosophila*. *Evolution* 56: 546-552.
- MARKOW, T.A. y S. CASTREZANA. 2000. Dispersal in cactophilic *Drosophila*. *Oikos* 89: 378-386.
- MARTÍNEZ, F.H., G.C. VILLALOBOS, A.M. CEVALLOS, P. DE LA TORRE, J.P. LACLETTE, R. ALEJANDRE-AGUILAR y B. ESPINOZA. 2006. Taxonomic Study of the *Phyllosoma* complex and other Triatomine (Insecta: Hemiptera: Reduviidae) Species of Epidemiological Importance in the Transmission of Chagas Disease: Using ITS-2 and mtCytB Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 279-287.
- MARTÍNEZ, F.H., R. ALEJANDRE-AGUILAR, Y.H. MONCADA y B. ESPINOZA. 2005. Molecular Taxonomic Study of Chagas Disease Vectors from the *phyllosoma*, *lecticularia*, and *rubrofasciata* complexes. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 73: 321-325.
- MASTA, S.E. 2000. Phylogeography of the Jumping Spider *Habronattus pugillis* (Araneae: Salticidae): Recent Vicariance of Sky Island Populations? *Evolution* 54: 1699-1711.
- MATEOS, M., O.I. SANJUR y R.C. VRIJENHOEK. 2002. Historical Biogeography of the Fish Genus *Poeciliopsis* (Cyprinodontiformes) *Evolution* 56: 972-984.
- MATEOS, M. y R.C. VRIJENHOEK. 2002. Ancient versus Reticulate Origin of Hemiclinal Lineage. *Evolution* 56: 972-984.
- MATZKIN, L.M. 2004. Population Genetics and Geographic Variation of Alcoholdehydrogenase (*Adh*) Paralogs and Glucose-6-Phosphate Dehydrogenase (*G6pd*) in *Drosophila mojavensis*. *Molecular Biology and Evolution* 21: 276-285.
- MATZKIN, L.M. y W.F. EANES. 2003. Sequence Variation of Alcohol Dehydrogenase (*Adh*) Paralogs in Cactophilic *Drosophila*. *Genetics* 163: 181-194.
- MCALILEY, L.R., R.E. WILLIS, M.R.J. FORSTNER, T. GUERRA y L.D. DENSMORE. 2006. Eight Microsatellite Markers for the San Esteban Chuckwalla, *Sauromalus varius*. *Molecular Ecology Notes* 6: 759-761.
- MACARTHUR, R.H. y E.O. WILSON. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- MCDONALD, B.A. y C. LINDE. 2002. Pathogen Population Genetics, Evolutionary Potential, and Durable Resistance. *Annual Review of Phytopathology* 40: 349-379.
- MAYNARD-SMITH, J., E.J. FEIL y N.H. SMITH. 2000. Population Structure and Evolutionary Dynamics of Pathogenic Bacteria. *BioEssays* 22: 1115-1122.
- MEDELLÍN, R.A., C. MANTEROLA, M. VALDEZ, D.G. HEWITT, D. DOAN-CRIDER y T.E. FULLBRIGHT. 2005. History, Ecology, and Conservation of the Pronghorn Antelope, Bighorn Sheep, and Black Bear in Mexico. En: J.-L.E. Cartron, G. Ceballos y R.S. Felger, eds. *Biodiversity, Ecosystems and Conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 387-404.
- MEFFE, G.K. y R.C. VRIJENHOEK. 1988. Conservation Genetics in the Management of Desert Fishes. *Conservation Biology* 2: 157-169.
- MEFFE, G.K. y VRIJENHOEK, R.C. 1981. Starvation Stress and Intraovarian Cannibalism in Livebearers (Atheriniformes: Peciliidae) *Copeia* 1981: 702-705.
- MERRILL, S.A., F.B. RAMBERG y H.H. HAGEDORN. 2005. Phylogeography and Population Structure of *Aedes aegypti* in Arizona. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 72: 304-310.
- MEZA-MOLLER, A. 2006. Variabilidad morfológica, fisiológica y genética de *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn, aislado de viñedos de Sonora. Tesis de doctorado, Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, Hermosillo, Sonora, México, 76 p.

- MILLER, C.R., L.P. WAITS y P. JOYCE. 2006. Phylogeography and Mitochondrial Diversity of Extirpated Brown Bear (*Ursus arctos*) Populations in the Contiguous United States and Mexico. *Molecular Ecology* 15: 4477-4485.
- MILLER, R.R. y R.J. SCHULTZ. 1959. All-Female Strains of the Teleost Fishes of the Genus *Poeciliopsis*. *Science* 130: 1656-1657.
- MOCK, K.E., T.C. THEIMER, O.E. RHODES JR., D.L. GREENBERG y P. KEIM. 2002. Genetic Variation across the Historical Range of the Wild Turkey (*Meleagris gallopavo*) *Molecular Ecology* 11: 643-657.
- MONTOYA, B. y G. GATES. 1975. Bighorn Capture and Transplant in Mexico. *Transaction of the Desert Bighorn Council* 19: 28-32.
- MORALES-NIETO, C., A. QUERO-CARRILLO, O. LEBLANC, A. HERNÁNDEZ-GARAY, J. PÉREZ-PÉREZ y S. GONZÁLEZ-MUÑOZ. 2006. Caracterización de la diversidad del pasto nativo *Bouteloua curtipendula* Michx. Torr. mediante marcadores de AFLP. *Agrociencia* 40: 711-720.
- MORENO-SALAZAR, S. 2006. Variabilidad citogenética, molecular, morfológica y contenido de azúcares reductores totales en poblaciones silvestres de *Agave angustifolia*. Tesis de doctorado, Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo. Hermosillo, Sonora, México, 66 p.
- MOYA, A., E.C. HOLMES y F. GONZÁLEZ-CANDELAS. 2004. The Population Genetics and Evolutionary Epidemiology of RNA Viruses. *Nature Reviews Microbiology* 2: 279-288.
- MULCAHY D.G., A.W. SPAULDING, J.R. MENDELSON y E.D. BRODIE. 2006. Phylogeography of the Flat-Tailed Horned Lizard (*Phrynosoma mcallii*) and Systematics of the *P. mcallii-platyrrhinus* mtDNA complex. *Molecular Ecology* 15: 1807-1826.
- MURPHY, R.W. y G. AGUIRRE-LEÓN. 2002. The Non-Avian Reptiles: Origins and Evolution. En: T.J. Case, M.L. Cody y E. Ezcurra, eds. *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, cap. 8., pp. 181-220.
- NACHMAN, M.W., H.E. HOEKSTRA y S.D'AGOSTINO. 2003. The Genetic Basis of Adaptive Melanism in Pocket Mice. *Proceedings of the National Academy of Science* 100: 5268-5273.
- NASON, J.D., J.L. HAMRICK y T.H. FLEMING. 2002. Historical Vicariance and Postglacial Colonization Effects on the Evolution of the Genetic Structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar Cactus. *Evolution* 56: 2214-2226.
- NAVARRO-QUESADA, A., R. GONZÁLEZ-CHAUVET, F.E. MOLINA-FREANER y L.E. EGUIARTE. 2003. Genetic Differentiation in the *Agave deserti* (Agavaceae) complex of the Sonoran Desert. *Heredity* 90: 220-227.
- NICHOL, S.T. 1987. Molecular Epizootiology and Evolution of Vesicular Stomatitis Virus New Jersey. *Journal of Virology* 61: 1029-1036.
- NIENSEN, J.L. 1996. Using Mitochondrial and Nuclear DNA to Separate Hatchery and Wild Stocks of Rainbow Trout in California and Mexico. En: E.M. Donaldson y D.D. MacKinlay, eds. *Aquaculture Biodiversity Symposium Proceedings, International Congress on the Biology of Fishes*, July 14-18. San Francisco, California, pp. 139-147.
- NIENSEN, J.L. 1997. Molecular Genetics and Evolutionary Status of the Trout of the Sierra Madre. En: R.E. Gresswell, P. Dwyer y R.H. Hamre, eds. *Wild Trout VI: Putting the Native Back in Wild Trout*. Montana State University, Bozeman, Montana, pp. 103-109.
- NIENSEN, J.L., M.C. FOUNTAIN, J. CAMPOY-FAVELA, K. COBBLE y B.L. JENSEN. 1998. *Oncorhynchus* at the Southern Extent of their Range: A Study of mtDNA Control-Region Sequence with Special Reference to an Undescribed Subspecies of *O. mykiss* from Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 51: 7-23.
- NIENSEN, J.L., M.C. FOUNTAIN y J.M. WRIGHT. 1997. Biogeographic Analysis of Pacific Trout (*Oncorhynchus mykiss*) in California and Mexico Based on Mitochondrial DNA and Nuclear Microsatellites. En: T.D. Kocher y C.A. Stepien, eds. *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press, San Diego, California, pp. 53-73.
- NIENSEN, J. L. y K. SAGE. 2001. Microsatellite Analyses of the Trout of Northwest Mexico. *Genetica* 111: 269-278.
- NOSS, R.F. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- NÚÑEZ-FARFÁN, J., C.A. DOMÍNGUEZ, L.E. EGUIARTE, A. CORNEJO, M. QUIJANO, J. VARGAS y R. DIRZO. 2002. Genetic Divergence among Mexican Populations of Red Mangrove (*Rhizophora mangle*): Geographic and Historic Effects. *Evolutionary Ecology Research* 4: 1049-1064.
- PAREDES G., E.A., J. VALDEZ-MIRANDA, B. NOGUEDA-TORRES, R. ALEJANDRE-AGUILAR y R. CANETT-ROMERO. 2001. Vectorial Importance of Triatominae bugs (Hemiptera: Reduviidae) in Guaymas, Mexico.



- Revista Latinoamericana de Microbiología* 43: 119-122.
- PATTON, J.L. 1969. Chromosome Evolution in the Pocket Mouse, *Perognathus goldmani* Osgood. *Evolution* 23: 645-662.
- PATTON, J.L. 1972. Patterns of Geographic Variation in Karyotype in the Pocket Gopher, *Thomomys bottae* (Eyedoux and Gervais) *Evolution* 26: 574-586.
- PATTON, J.L. y S.Y. YANG. 1977. Genetic Variation in *Thomomys bottae* Pocket Gophers: Macrogeographical Patterns. *Evolution* 31: 697-720.
- PAULY, G.B., D.M. HILLIS y D.C. CANNATELLA. 2004. The History of a Nearctic Colonization: Molecular Phylogenetics and Biogeography of the Nearctic Toads (*Bufo*). *Evolution* 11: 2517-2535.
- PÉREZ-LOSADA, M., E.B. BROWNE, A. MADSEN, T. WHIRTH, R.P. VISCIDI y K.A. CRANDALL. 2006. Population Genetics of Microbial Pathogens Estimated from Multilocus Sequence Typing (MLST) Data. *Infection, Genetics and Evolution* 6: 97-112.
- PETERSON, A.T. y A.G. NAVARRO. 1999. Alternate Species Concepts as Bases for Determining Priority Conservation Areas. *Conservation Biology* 13: 427-431.
- PETREN, K. y T.J. CASE. 1997. A Phylogenetic Analysis of Body Size Evolution in Chuckwallas (*Sauromalus*) and Other Iguanines. *Evolution* 51: 206-219.
- PETREN, K. y T.J. CASE. 2002. An Updated mtDNA Phylogeny for *Sauromalus* and Implications for the Evolution of Gigantism. En: T.J. Case, M.L. Cody y E. Ezcurra eds. *Island Biogeography in the Sea of Cortés*. 2a. ed. University California Press, Berkeley.
- PFEILER, E., B.G. BITLER, J.M. RAMSEY, C. PALACIOS-CARDIEL y T.A. MARKOW. 2006. Genetic Variation, Population Structure and Phylogenetic Relationships of *Triatoma rubida* and *T. recurva* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) from the Sonoran Desert, Insect Vectors of the Chagas' Disease Parasite *Trypanosoma cruzi*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 209-221.
- PFEILER, E., L.K. REED y T.A. MARKOW. 2005. Inhibition of Alcohol Dehydrogenase after 2-Propanol Exposure in Different Geographic Races of *Drosophila mojavensis*: Lack of Evidence for Selection at the *Adh-2* Locus. *Journal of Experimental Zoology* 304B: 159-168.
- PFEILER, E. y T.A. MARKOW. 2001. Ecology and Population Genetics of Sonoran Desert *Drosophila*. *Molecular Ecology* 10: 1787-1791.
- PROUDFOOT, G.A., R.L. HONEYCUTT y R.D. SLACK. 2006. Mitochondrial DNA Variation and Phylogeography of the Ferruginous Pygmy-Owl (*Glaucidium brasilianum*) *Conservation Genetics* 7: 1-12.
- PURVIS, A. y A. HECTOR. 2000. Getting the Measure of Biodiversity. *Nature* 405: 212-219.
- QUATTRO, J.M., J.C. AVISE y R.C. VRIJENHOEK. 1991. Molecular Evidence for Multiple Origins of Hybridogenetic Fish Clones (Poeciliidae: *Poeciliopsis*) *Genetics* 127: 391-398.
- QUATTRO, J.M., J.C. AVISE y R.C. VRIJENHOEK. 1992. Mode of Origin and Sources of Genotypic Diversity in Triploid Gynogenetic Fish Clones (*Poeciliopsis*: Poeciliidae) *Genetics* 130: 621-628.
- QUATTRO, J.M., P.L. LEBERG, M.E. DOUGLAS y R.C. VRIJENHOEK. 1996. Molecular Evidence for a Unique Evolutionary Lineage of Endangered Sonoran Desert Fish (Genus *Poeciliopsis*) *Conservation Biology* 10: 128-135.
- QUIJADA-MASCAREÑAS, A., J.E. FERGUSON, C.E. POOK, M.G. SALOMÁO, R.S. THORPE y W. WÜSTER. 2007. Phylogeographic Patterns of Trans-Amazonian Vicariants and Amazonian Biogeography: The Neotropical Rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an Example. *Journal of Biogeography* 34.
- RADTKEY, R.R., S.M. FALLON y T.J. CASE. 1997. Character Displacement in Some *Cnemidophorus* lizards revisited: A Phylogenetic Analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 9740-9745.
- RAVEL, S., N. MONTENY, D. VELASCO OLMOS, J. ESCALANTE VERDUGO y G. CUNY. 2001. A Preliminary Study of the Population genetics of *Aedes aegypti* (Diptera; Culicidae) from Mexico Using Microsatellite and ALFP Markers. *Acta Tropica* 78: 241-250.
- REED, L.K., M. NYBOER y T.A. MARKOW. 2007. Evolutionary Relationships of *Drosophila mojavensis* Geographic Host races and their Sister Species *Drosophila arizonae*. *Molecular Ecology* 16: 1007-1022.
- REEDER, T.W. y R.R. MONTANUCCI. 2001. Phylogenetic Analysis of the Horned Lizards (Phrynosomatidae: *Phrynosoma*): Evidence from Mitochondrial DNA and Morphology. *Copeia* 2001: 309-323.
- REMINGTON, C.L. 1968. Suture-Zones of Hybrid Interaction between Recently Joined Biotas. En: T. Dobzhansky, M.K. Hecht y W.C. Steere, eds. *Evolutionary Biology*. Appleton-Century-Crofts, Nueva York, pp. 321-428.
- RICHARDSON, R.H., P.E. SMOUSE y M.E. RICHARDSON. 1977. Patterns of Molecular Variation. II. Association of Electrophoretic Mobility and Larval Substrate within Species of the *Drosophila mulleri* com-

- plex. *Genetics* 85: 141-154.
- RIDDLE, B.R., D.J. HAFNER y L.F. ALEXANDER. 2000a. Phylogeography and Systematics of the *Peromyscus eremicus* Species Group and the Historical Biogeography of North American Warm Regional Deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 145-160.
- RIDDLE, B.R., D.J. HAFNER y L.F. ALEXANDER. 2000b. Comparative Phylogeography of Baileys' Pocket Mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* Species Group: Historical Vicariance of the Baja California Peninsular Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 161-172.
- RIDDLE, B.R., D.J. HAFNER, L.F. ALEXANDER y J.R. JAEGER. 2000c. Cryptic Vicariance in the Historical Assembly of a Baja California Peninsular Desert Biota. *Proceedings of the National Academy of Science* 97: 14438-14443.
- RIDDLE, B.R. y D.J. HAFNER. 2006. A Step-Wise Approach to Integrating Phylogeographic and Phylogenetic Biogeographic Perspectives on the History of a Core North American Warm Desert Biota. *Journal of Arid Environments* 66: 435-461.
- RIDDLE, B.R. y R.L. HONEYCUTT. 1990. Historical Biogeography in North American Arid Regions: An Approach Using Mitochondrial-DNA Phylogeny in Grasshopper Mice (genus *Onychomys*). *Evolution* 44: 1-15.
- ROCKWOOD-SLUSS, E.S., J.S. JOHNSTON y W.B. HEED. 1973. Allozyme Genotype-Environment Relationships. I. Variation in Natural Populations of *Drosophila pachea*. *Genetics* 73: 135-146.
- ROJAS-SOTO, O. 2003. Geographic Variation of the Curve-Billed Thrasher (*Toxostoma curvirostre*) complex. *Auk* 120: 311-322.
- ROJAS-SOTO, O., A. ESPINOSA DE LOS MONTEROS y R.M. ZINK. 2007. Phylogeography and Patterns of Differentiation in the Curve-Billed Thrasher. *Condor* 109: 456-463.
- ROSS, C.L. y T.A. MARKOW. 2006. Microsatellite Variation among Diverging Populations of *Drosophila mojavensis*. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 1691-1700.
- SCHENCK, R.A. y R.C. VRIJENHOEK. 1989. Coexistence among Sexual and Asexual *Poeciliopsis*: Foraging Behaviour and Microhabitat Selection. En: R.M. Dawley y J.P.L. Bogart, eds. *Evolution and Ecology of Unisexual Fishes. Bulletin 466*. New York State Museum, Albany, Nueva York, pp. 39-48.
- SCHLÖTTERER, C. 2004. The Evolution of Molecular Markers. Just a Matter of Fashion? *Nature Reviews Genetics* 5: 63-69.
- SCHULTE, J.A., J.R. MACEY y T.J. PAPPENFUSS. 2006. A Genetic Perspective on the Geographic Association of Taxa among Arid North American Lizards of the *Sceloporus magister* complex (Squamata: Iguanidae: Phrynosomatinae) *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 873-880.
- SHAFFER, H.B. 1983. Biosystematics of *Ambystoma rosaceum* and *A. tigrinum* in Northwestern Mexico. *Copeia* 1983: 67-78.
- SINCLAIR, E.A., R.L. BEZY, K. BOLLES, J.L. CAMARILLO, K.A. CRANDALL y J.W. SITES. 2004. Testing Species Boundaries in an Ancient Species Complex with Deep Phylogeographic History: Genus *Xantusia* (Squamata: Xantusiidae) *The American Naturalist* 164: 396-414.
- SLUSS, E.S. 1975. Enzyme Variability in Natural Populations of Two Species of Cactophilic *Drosophila*. Ph.D. dissertation, University of Arizona, Tucson, Arizona.
- SMITH, C.I. y B.D. FARRELL. 2005. Range Expansions in the Flightless Longhorn Cactus Beetles, *Moneilema gigas* and *Moneilema armatum*, in Response to Pleistocene Climate Changes. *Molecular Ecology* 14: 1025-1044.
- SPRATT, B.G. y M.C.J. MAIDEN. 1999. Bacterial Population Genetics, Evolution and Epidemiology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 354: 701-710.
- STEPHEN, C.L., J.C. DEVOS JR., T.E. LEE JR., J.W. BICKHAM, J.R. HEFFELFINGER y O.E. RHODES JR. 2005. Population Genetic Analysis of Sonoran Pronghorn (*Antilocapra americana sonoriensis*) *Journal of Mammalogy* 86: 782-792.
- STORFER, A., S.G. MECH, M.W. REUDINK, R.E. ZIEMBA, J. WARREN y J.P. COLLINS. 2004. Evidence for introgression in the endangered Sonora tiger salamander, *Ambystoma tigrinum stebbinsi* (Lowe) *Copeia*: 783-796.
- SWENSON, N.G. y D.J. HOWARD. 2005. Clustering of Contact Zones, Hybrid Zones, and Phylogeographic Breaks in North America. *The American Naturalist* 166: 581-591.
- TEMPLETON, A.R. 2004. Statistical Phylogeography: Methods for Evaluating and Minimizing Inference Errors. *Molecular Ecology* 13: 789-809.
- TREPANIER, T.L. y R.W. MURPHY. 2001. The Coachella Valley Fringetoe Lizard (*Uma inornata*): Genetic Diversity and Phylogenetic Relationships of an Endangered Species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*

- lution 18: 327-334.
- TURNER, B.J. 1983. Genic Variation and Differentiation of Remnant Natural Populations of the Desert Pupfish, *C. macularius*. *Evolution* 37: 690-700.
- UPTON, D.E. y R.W. MURPHY. 1997. Phylogeny of the Side-Blotched Lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) Based on mtDNA Sequences: support for a Midpeninsular Seaway in Baja California. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 8: 104-113.
- VAN DEVENDER, T.R. 1990. Late Quaternary Vegetation and Climate of the Sonoran Desert, United States and Mexico. En: J.L. Betancourt, T.R. Van Devender y P.S. Martin, eds. *Packrat middens. The Last 40 000 Years of Biotic Change*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, pp. 134-165.
- VARELA-ROMERO, A. 2007. Variación genética mitocondrial en bagres del género *Ictalurus* (*Pisces: Ictaluridae*) en el noroeste de México. Tesis de doctorado. Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, Hermosillo, Sonora, México.
- VARELA-ROMERO, A., D.A. HENDRICKSON, G. YÉPIZ-PLASCENCIA, J.E. BROOKS, D.A. NELLY s.f. Current Conservation Status of the Yaqui Catfish (*Ictalurus pricei*) in the United States en Northwest Mexico. *The Southwestern Naturalist* (en prensa).
- VARGAS, J. 2000. Impacto de la formación de la península de Baja California sobre la estructura genética de *Bursera hindsiana*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- VELASCO-VILLA, A., M. GÓMEZ-SIERRA, G. HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, V. JUÁREZ-ISLAS, A. MELÉNDEZ-FÉLIX, F. VARGAS-PINTO, O. VELÁSQUEZ-MONROY y A. FLISSER. 2002. Antigenic Diversity and Distribution of Rabies Virus in México. *Journal of Clinical Microbiology* 40: 951-958.
- VELLEND, M. 2003. Island Biogeography of Genes and Species. *The American Naturalist* 162: 358-365.
- VELLEND, M. 2005. Species Diversity and Genetic Diversity: Parallel Processes and Correlated Patterns. *The American Naturalist* 166: 199-215.
- VOTAVA, E.J., G.P. NABHAN y P.W. BOSLAND. 2002. Genetic Diversity and Similarity Revealed via Molecular Analysis among and within an *in situ* Population and *ex situ* Accessions of Chiltepin (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) *Conservation Genetics* 3: 123-129.
- VRIJENHOEK, C.R. s/f. Unisexual Fish Bibliography (<http://www.mbari.org/staff/vrijen/unibib.htm>) consultada en marzo de 2007.
- VRIJENHOEK, R.C. 1978. Coexistence of Clones in Heterogeneous Environment. *Science* 199: 549-552.
- VRIJENHOEK, R.C. 1979. Factors Affecting Clonal Diversity and Coexistence. *American Zoologist* 19: 787-797.
- VRIJENHOEK, R.C. 1994. Unisexual Fish: Model Systems for Studying Ecology and Evolution. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 25: 71-96.
- VRIJENHOEK, R.C. 1995. Conservation Genetics of North American Desert Fishes. En: J.C. Avise y J.L. Hamrick, eds. *Population Genetics of Rare and Endangered Species*. Chapman and Hall, Nueva York, pp. 69-80.
- VRIJENHOEK, R.C. 1998a. Conservation Genetics of Freshwater Fish. *Journal of Fish Biology* 53: 394-412.
- VRIJENHOEK, R.C. 1998b. Animal Clones and Diversity. *BioScience* 48: 614-628.
- VRIJENHOEK, R.C., M.E DOUGLAS y G.K. MEFFE. 1985. Conservation Genetics of Endangered Fish Populations in Arizona. *Science* 229: 400-402.
- VRIJENHOEK, R.C., R.A. ANGUS y R. JACK SCHULTZ. 1978. Variation and Clonal Structure in a Unisexual Fish. *The American Naturalist* 112: 41-55.
- WARD, B.L., W.T. STARMER, J.S. RUSSELL y W.B. HEED. 1974. The Correlation of Climate and Host Plant Morphology with a Geographic Gradient of an Inversion Polymorphism in *Drosophila packea*. *Evolution* 28: 565-575.
- WIENS, J.J. y T.A. PENKROT. 2002. Delimiting Species Using DNA and Morphological Variation and Discordant Species Limits in Spiny Lizards (*Sceloporus*) *Systematic Biology* 51: 69-91.
- WILGENBUSCH, J. y K. DE QUEIROZ. 2000. Phylogenetic Relationships among the Phrynosomatid Sand Lizards Inferred from Mitochondrial DNA Sequences Generated by Heterogeneous Evolutionary Processes. *Systematic Biology* 49: 592-612.
- WILKINSON, G.S. y T.H. FLEMING. 1996. Migration and Evolution of Lesser Long-Nosed Bats *Leptonycteris curasoae*, Inferred from Mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 5: 329-339.
- WRIGHT, S. 1940. Breeding Structure of Populations in Relation to Speciation. *American Naturalist* 74: 232-248.
- WÜSTER, W., J.E. FERGUSON, A. QUIJADA-MASCAREÑAS, C.E. POOK, M.G. SALOMÃO y R.S. THORPE. 2005. Tracing an Invasion: Landbridges, Refugia and the Phylogeography of the Neotropical Rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*) *Molecular Ecology* 14: 1095-1108.

- ZALDÍVAR-RIVERÓN A, V. LEÓN-REGAGNON y A. NIETO-MONTES DE OCA. 2004. Phylogeny of the Mexican Coastal Leopard Frogs of the *Rana berlandieri* Group Based on mtDNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 38-49.
- ZINK, R.M., A.E. KESSEN, T.V. LINE y R. BLACKWELL-RAGO. 2001. Comparative Phylogeography of Some Aridland Bird Species. *Condor* 103: 1-10.
- ZINK, R.M., D.L. DITTMANN, J. KLIČKA y R.C. BLACKWELL. 1999. Evolutionary Patterns of Morphometrics, Allozymes and Mitochondrial DNA in Thrashers (Genus *Toxostoma*) *Auk* 116: 1021-1038.
- ZINK, R.M., J.D. RISING, S. MOCKFORD, A.G. HORN, J.M. WRIGHT, M. LEONARD y M.C. WESTBERG. 2005. Mitochondrial DNA variation, Species Limits, and Rapid Evolution of Plumage Coloration and Size in the Savannah Sparrow. *Condor* 107: 21-28.
- ZINK, R.M., R. BLACKWELL-RAGO y O. ROJAS-SOTO. 1997. Species Limits in the Le Conte's Thrasher. *Condor* 99: 132-138.
- ZINK, R.M. y R.C. BLACKWELL-RAGO. 2000. Species Limits and Population History in the Curve-Billed Thrasher. *Condor* 102: 881-886.
- ZOUROS, E. 1973. Genic Differentiation Associated with the Early Stages of Speciation in the *mulleri* Subgroup of *Drosophila*. *Evolution* 27: 601-621.