

UNIVERSIDAD DE SONORA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS

**FLUJO GENÉTICO Y ESTRUCTURA POBLACIONAL MITOCONDRIAL DE LA
LAGARTIJA COLA DE CEBRA (*Callisaurus draconoides*) CON DISTRIBUCIÓN EN
LA COSTA CENTRAL DE SONORA**

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

CON OPCIÓN EN: INAN

RECURSOS NATURALES TERRESTRES

PRESENTA:

KARLA ELISA MARTÍNEZ COTA



Hermosillo, Sonora

Septiembre de 2019

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

FORMATO DE APROBACIÓN

Los miembros del Comité de Tesis designado para revisar la Tesis de Karla Elisa Martínez Cota la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito para obtener el Título de Licenciado en Biología con Opción en Recursos Naturales Terrestres.

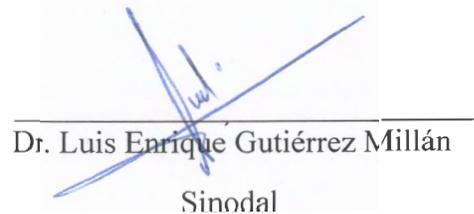


M.C. Nohelia Guadalupe Pacheco Hoyos

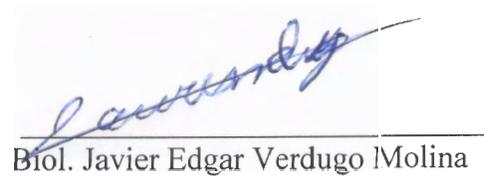
Director de Tesis



Dr. Alejandro Varela Romero
Sinodal Secretario



Dr. Luis Enrique Gutiérrez Millán
Sinodal



Biol. Javier Edgar Verdugo Molina

Suplente

DEDICATORIA

A mi tita, por toda su ayuda a lo largo de mi carrera universitaria, que, aunque no está físicamente para presenciar el término de este viaje, sé que está acompañándome en espíritu.

A mis padres Imelda Cota y Serafín Martínez, por siempre darme su apoyo, amor y confianza y por no dejar que me diera por vencida, gracias infinitas.

A mis hermanas por acompañarme durante este largo viaje y estar conmigo en las buenas y en las malas.

A mi novio, por toda su ayuda y sus valiosos consejos, pero sobre todo por estar ahí cuando parecía que todo estaba mal

A todas las personas que con su ayuda hicieron que esto fuera posible, que pusieron su granito de arena para que este proyecto finalizara

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Sonora y al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnologías, por mi formación en una carrera universitaria.

A mi compañera y amiga Samai Arce, por todos estos años de apoyo y superación juntas, es un honor haber cursado la carrera contigo.

A todos los integrantes del comité de tesis, por todas sus enseñanzas y consejos, a mi asesora de tesis M.C. Nohelia Pacheco, por incluirme en este proyecto y por inspirarme a amar la biología, también quiero agradecer al Dr. Alejandro Varela, por su paciencia y disposición continua de ayudar y compartir sus enseñanzas, al Biol. Javier Verdugo, por su valiosa ayuda en el muestreo de esta tesis, además de importantes consejos sobre la realización del proyecto, y al Dr. Luis Gutiérrez, por sus valiosas recomendaciones y por su disposición para despejar dudas.

Al Laboratorio de Conservación de Fauna silvestre del Instituto de Ecología de la UNAM, por su ayuda al extendernos el permiso de colecta para el proyecto de *Callisaurus draconoides*.

Al M.C. Apolinar Hernández, estudiante de doctorado en la Universidad Autónoma Metropolitana, por su gran ayuda en el desarrollo de esta tesis, sobre todo en el proceso de secuenciación.

A los miembros de la Red para la Conservación de los Anfibios y Reptiles de Sonora (RCARSON) por su valiosa ayuda en el desarrollo del proyecto entre ellos, Ximena Martínez, Jesús Encinas, María Rodríguez, Iván Barreras, Daniela Barajas, Azael Grijalva y Karina Camalich, por apoyarnos en los muestreos de las lagartijas, también a Gerardo Bojórquez, Jorge Jiménez y Juan Pablo Córdova, por permitirnos usar sus fotografías para esta tesis.

A mis compañeros de laboratorio, en especial al Biol. Román Rodríguez y a Ecol. Eduardo Sánchez, por su brindarme su experiencia y ayudar en mi aprendizaje, así como al Dr. Grijalva, por su disponibilidad para compartir sus conocimientos.

A los doctores integrantes del Laboratorio de Ecología de zonas áridas, de la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial a la Dra. Enriquena Bustamante, Dra. Angelina Martínez y al Dr. Alberto Burquez, por brindarme su disponibilidad, apoyo y conocimientos, en todo momento.

CONTENIDO

	Pagina
LISTA DE TABLAS	vii
LISTA DE FIGURAS	viii
RESUMEN	ix
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	4
II.1. Genética de poblaciones y su utilidad en el entendimiento de los procesos evolutivos de las poblaciones naturales	4
II.2. Variación genética en poblaciones naturales	5
II.3. Flujo genético y estructura de poblacional	6
II.4. mtADN como marcador molecular	10
II.5. <i>Callisaurus draconoides</i> como modelo de estudio	11
III. JUSTIFICACIÓN	17
IV. HIPÓTESIS CIENTÍFICA	18
V.OBJETIVOS	19
V.1. Objetivo general	19
V.2. Objetivos particulares	19
VI. METODOLOGÍA	20
VI.1. Descripción del área de estudio	20
VI.2. Colecta de individuos y tejido	22
VI.3. Trabajo de laboratorio	22
VI.3.1. Extracción de ADN	22
VI.3.2. Amplificación del gen mitocondrial.	23
VI.4. Análisis de datos.	23
VI.4.1. Visualización, edición de secuencias	23

VI.4.2. Flujo génico	24
VI.4.3. Estructura poblacional	25
VI.4.4. Aislamiento por distancia	26
VII. RESULTADOS	27
VII.1. Flujo génico y estructura poblacional	27
VII.2. Distancias de Nei	30
VIII. DISCUSIÓN	31
VIII.1. Flujo Genético	31
VIII.2. Estructura poblacional	33
VIII.3. Conservación	35
IX. CONCLUSIONES	37
X. LITERATURA CITADA	38
XI. APÉNDICES	46

LISTA DE TABLAS

Tabla I	Subespecies de <i>Callisaurus draconoides</i>	14
Tabla II	Ubicación de las áreas de estudio	21
Tabla III	Medidas de flujo genético y diferenciación génica	24
Tabla IV	Formulas estadísticas para el cálculo de flujo genético	27
Tabla V	Valores de Nm para las poblaciones pareadas a partir de distintos índices de diferenciación genética	28
Tabla VI	Valores totales de Fst y $NmFst$ (Hudson et al., 1992); Gst y $NmGst$ (Nei, 1973) para secuencias.	28
Tabla VII	Análisis de varianza molecular (AMOVA) de estructura poblacional de <i>C. draconoides</i> . Valores de P en negritas indican que el valor del estadístico F es significativamente diferente de 0.	29

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Morfología de <i>Callisaurus draconoides</i> , fotografías tomadas por Samai Arce Jiménez (1 y 3), Jorge Jiménez Canale (5) y Juan Pablo Córdova Castillo (2 y 4)	13
Figura 2	Mapa de distribución de las subespecies de <i>C. draconoides</i> , A) Arizona, B) Nevada, C) Arizona, D) Sonora, E) Sinaloa, F) Baja California, G) Baja California Sur	15
Figura 3	Ubicación del área de estudio, 1) Cerro Jonhson, 2) Cerro Bachoco, 3) Bahía Kino, 4) Playa Miramar	21
Figura 4	Árbol de distancias genéticas de Nei	30

RESUMEN

En la actualidad se está pasando por una crisis ambiental a nivel mundial provocada sobre todo por efecto antropogénico. El problema de la conservación de la biodiversidad lleva muchos años en discusión y se ha buscado encontrar soluciones utilizando las herramientas de la ecología molecular y la genética de poblaciones. México, se encuentra en los primeros lugares de biodiversidad en el mundo; entre los que destacan un segundo lugar en especies de reptiles. Dentro de México, el Estado de Sonora es uno de los que cuentan con mayor número de reptiles. Una de las especies más emblemáticas del Estado de Sonora es *Callisaurus draconoides* también conocida como lagartija cola de cebra. Esta especie se encuentra distribuida en gran parte del Estado de Sonora y está bajo la categoría de amenazada dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010. El objetivo del estudio es aportar información sobre esta lagartija analizando el flujo genético y la estructura poblacional en las poblaciones de *C. draconoides* en cuatro poblaciones en la costa de Sonora (Bahía de Kino, Cerro Bachoco, Cerro Johnson y Playa Miramar). Para ello, se utilizó el gen Citocromo b como marcador molecular. Las poblaciones estudiadas presentaron un nivel de diferenciación (F_{st}) mayor de (0.30) clasificado como alto, en donde las poblaciones de Cerro Johnson-Playa Miramar fueron las más diferenciadas genéticamente. Los resultados de la alta diferenciación entre las poblaciones, concuerdan con lo reportado para el flujo genético efectivo (Nm) entre estas, siendo en la mayoría de los casos inferior a 1. Las poblaciones del Cerro Bachoco-Cerro Johnson tienen el valor más alto de flujo genético. En cuanto a la evaluación de la estructura poblacional, no se encontraron resultados estadísticamente significativos. Por lo tanto, estas no pueden ser consideradas como poblaciones genéticas distintas para el gen Cyt b. Este trabajo aporta nueva información sobre las poblaciones Sonorenses de esta especie, que en un futuro podrían apoyar a planes de conservación.

I. INTRODUCCIÓN

En la actualidad se está pasando por una crisis en materia de la conservación de la biodiversidad, ya que muchas especies alrededor del mundo se encuentran amenazadas, en peligro o en el peor de los casos, algunas ya se han extinguido. Lo anterior se debe a múltiples causas entre las que destacan los efectos antropogénicos, como la destrucción y fragmentación del hábitat, el introducir especies exóticas, emisión de contaminantes y el cambio climático global, entre otras (Ceballos y Ortega, 2011).

El problema de la conservación de las especies es un tema que lleva muchos años en discusión. Los estudios se han orientado a encontrar una respuesta utilizando la ecología molecular y la genética de poblaciones para comprender los patrones de la evolución de las especies y los procesos por los que pasaron en la antigüedad, así como también los eventos por los que están pasando actualmente (Eguiarte et al., 1993). Los estudios más recientes señalan a la genómica de poblaciones como un elemento fundamental en la conservación de las especies, ya que esta nos permite evaluar los niveles de variación de las poblaciones, puesto que no solamente se utiliza un gen, sino todo el genoma completo. Lo anterior permite desarrollar programas de manejo que reduzcan la pérdida de variación genética y así ayudar a que las especies puedan adaptarse a las condiciones de su entorno (Eguiarte et al., 2013)

México, se encuentra entre los primeros lugares en diversidad de especies en el mundo, las aves, anfibios, mamíferos y plantas vasculares, son algunos grupos en los que México destaca, también cuenta un segundo lugar a nivel mundial en diversidad de reptiles (CONABIO, 2008). Dentro de México, Sonora es uno de los estados con mayor número de reptiles, ya que cuenta con 156 especies, lo que constituye una diversidad mayor que la que se ha encontrado en los estados circundantes (Rorabaugh y Lemos, 2016). Los factores que contribuyen principalmente a esta diversidad son la convergencia de la zona Neártica y la Neotropical y un gradiente altitudinal oeste-este. Su fisiografía está constituida principalmente por llanuras y sierras, con elevaciones que superan los 2,600 m de altitud, así como 860 kilómetros de litoral

(CONABIO, 2010). Sin embargo, a pesar de toda esta diversidad los estudios realizados con reptiles en Sonora son mínimos (Molina y Van Devender, 2010).

Con este trabajo se buscó ampliar la información de la herpetofauna de sonorenses, utilizando las herramientas y métodos de la genética de poblaciones, que emplean marcadores genéticos para estudiar las relaciones genéticas entre individuos, poblaciones y especies. En específico se estudió a la lagartija *Callisaurus draconoides* Blainville 1835, conocida comúnmente como perrita del desierto o lagartija cola de cebra. Esta especie se encuentra distribuida en gran parte del Estado de Sonora, ausentes solamente en lugares muy fríos. También se distribuye en los Estados de Baja California, Sinaloa y en el sur de Estados Unidos, específicamente en los estados de Arizona, Nuevo México, California y Nevada (Lemos et al., 2015). En la actualidad la especie se encuentra bajo la categoría de amenazada dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 y hasta ahora no existe ninguna medida o propuesta para su conservación.

El objetivo del estudio fue aportar información para *C. draconoides* analizando el flujo genético existente entre poblaciones de la costa de Sonora, utilizando el gen Cyt b como marcador molecular. El flujo genético se refiere a todos los mecanismos que generan movimiento de genes de una población a otra (Slatkin, 1994). Las poblaciones de una especie muchas veces pueden estar aisladas en subpoblaciones, conocidas en genética de poblaciones como “demes”. Este aislamiento puede ser provocado por diferencias geográficas o de comportamiento (Hedrick, 2011). Este aislamiento podría inducir diferencias genéticas entre las subpoblaciones, provocando divergencia, lo que puede contribuir al aislamiento reproductivo y al establecimiento de linajes evolutivamente independientes. Por lo contrario, si el flujo genético actúa entre estas poblaciones, provocaría un intercambio de genes y permitiría que todas ellas evolucionaran de manera conjunta (a menos que sea contrarrestado por selección o deriva génica) (Slatkin, 1994).

La biología de la conservación ha tratado de estimar el flujo genético buscando entender de qué manera se mueven los genes entre las poblaciones y cuál es el efecto que este movimiento causa en su estructura poblacional (Aguirre, 2007). Con este fin se han creado herramientas para su estimación, como es el caso del Modelo de Islas desarrollado por Sewall Wright (1943), que supone que los organismos están formando poblaciones discretas o demes que se diferencian por mutación y deriva génica. Dicho modelo considera condiciones en equilibrio entre un

número infinito de islas o subpoblaciones de igual tamaño que intercambian migrantes entre cualquiera de las islas con igual probabilidad, a una tasa constante (Wright, 1943).

II. ANTECEDENTES

II.1. Genética de Poblaciones y su Utilidad en el Entendimiento de los Procesos Evolutivos de las Poblaciones Naturales

La genética de poblaciones documenta la distribución de la variación genética dentro y entre las poblaciones naturales de una especie, así como el estudio y entendimiento de las principales fuerzas evolutivas (mutación, flujo genético, selección natural y deriva genética) (Hartl y Clark, 2007). El estudio de la evolución ha sido facilitado por la genética de poblaciones, una disciplina que ha desarrollado herramientas matemáticas que permiten predecir cómo evolucionan los genes en las poblaciones de individuos. Esto fue desarrollado en los años 30s por R.A. Fisher, S. Wright y J.B.S. Haldane y ha demostrado ser la herramienta más poderosa para el estudio de la evolución. La genética de poblaciones busca comprender los procesos de la evolución desde una perspectiva ecológica; es decir, en pocas generaciones. Además, tiene como objetivo estudiar de qué manera las fuerzas evolutivas afectan en las poblaciones (Eguiarte et al., 2007).

Uno de los preceptos básicos de la genética poblacional se basa en el modelo nulo de evolución, el cual indica que las frecuencias de los alelos dentro de las poblaciones se mantendrán estables de acuerdo al equilibrio de Hardy Weinberg. Lo anterior, bajo la condición de que dentro de las poblaciones los individuos se aparean aleatoriamente y el tamaño de las poblaciones permanece constante en el tiempo (Hedrick, 2011). Sin embargo, este equilibrio es usualmente alterado por la acción de las fuerzas evolutivas. Al generarse nuevas variantes de un gen, estos pueden fijarse o ser eliminados de forma aleatoria, con mayor efecto en las poblaciones pequeñas (deriva génica). De esta manera se favorece o elimina alguna de estas variantes relacionadas con la capacidad de supervivencia y reproducción (selección natural) o inclusive mediante la migración e intercambio genético entre individuos de diferentes poblaciones (flujo génico). De esta forma, las fuerzas evolutivas producen cambios dentro de

cada una de las poblaciones provocando que sean más similares o diferentes entre sí (Futuyma, 2009).

La genética de poblaciones utiliza 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. Esta disciplina parte del supuesto de que los cambios evolutivos a pequeña escala, (los que se dan dentro de las poblaciones) contienen todo lo necesario para explicar la evolución. Esto se debe a que la macroevolución, o evolución a gran escala, no sería más que la extrapolación en el espacio y en el tiempo de los procesos básicos que se dan en las poblaciones (Futuyma, 1998).

II.2. Variación Genética en Poblaciones Naturales

La diversidad genética, es el componente básico de la biodiversidad y se refiere a las variaciones heredables que ocurren en cada organismo, entre los individuos de una población y entre las poblaciones dentro de una especie. Si bien, son reconocibles como pertenecientes a la misma especie, existen muchas diferencias en su forma, función y comportamiento (Piñero et al., 2008; Futuyma, 2009). Dicho lo anterior, la variabilidad es la base de la habilidad de los organismos de adaptarse a cambios en su medio ambiente. Esto se debe a que las poblaciones en donde la variación genética es baja son más vulnerables al asedio de enfermedades, cambios de clima o destrucción de su hábitat de manera natural o por efectos antropogénicos. El conocimiento de estos datos ha provocado que la variación genética sea considerada elemental en cualquier estrategia de conservación (Allendorf, 1983; Bawa y O'Malley, 1987; Loveless y Hamrick, 1987; Bawa et al., 1990; Hahn y Grifo, 1996; Boshier y Henson, 1997; FAO, 2001).

Durante la primera parte del siglo XX se presentó el desarrollo teórico de la genética de poblaciones y ya se conocía que la variación genética en poblaciones naturales podría ser útil en estudios taxonómicos y ecológicos (Eguiarte et al., 2007). No obstante, fue hasta 1988, a

partir del desarrollo de una técnica conocida como reacción en cadena de la polimerasa o PCR (por sus siglas en inglés), que se logró conocer las secuencias de nucleótidos en el ADN y la verdadera variación genética en las poblaciones (Botello, 2008).

II.3. Flujo Genético y Estructura Poblacional

La estructuración genética de una población se puede explicar como la cantidad y distribución de la variación genética presente en la misma. La estructura genética de una población se expresa en términos de frecuencias de los alelos (frecuencias génicas) y consecuentemente genotípicas. La variabilidad está determinada por el número y la frecuencia de los distintos alelos del conjunto de genes de una población (Slatkin, 1994).

La estructura genética de las poblaciones puede ocurrir como una respuesta adaptativa a condiciones ambientales locales (King y Zimmerman, 1993) o por el surgimiento de una barrera geográfica. Alternativamente, la diferenciación genética entre las poblaciones ha sido explicada a través del modelo de aislamiento por distancia (Wright, 1943) donde ese aislamiento es definido por el número de individuos que migran o bien del flujo génico efectivo.

La estructura de poblaciones se divide en dos partes que están relacionadas: la estructura demográfica y la estructura genética. La estructura demográfica por su parte está asociada con procesos como nacimientos, muertes, distribución de la población entre otros. Por otro lado, la estructura genética está determinada por fuerzas evolutivas como la selección, recombinación y la mutación. Lo que distingue a estas dos partes de la estructura poblacional, son las herramientas que se utilizan para su estudio. La estructura demográfica utiliza los censos y observaciones directas de la población de interés como por ejemplo sus sistemas de apareamientos, tasas de dispersión, nacimiento y mortalidad, así como cualquier otro dato que no necesite conocimiento de la base genética (Slatkin, 1994).

En cuanto a la estructura genética, se le denomina así al patrón de distribución de la variación genética dentro y entre las poblaciones de las especies. Este es el resultado de los procesos evolutivos contemporáneos o recientes y de los eventos históricos (Hewitt y Butlin,

1997; Laikre et al., 2005). Para esto, se han utilizado datos moleculares que han permitido estudiar porciones del genoma utilizando electroforesis de proteínas, enzimas de restricción y secuenciación del ADN, para determinar la configuración de la estructura genética de una especie, debido a que proporcionan información sobre la distribución actual de la diversidad genética neutral y los procesos que actúan sobre ella (flujo genético, deriva, endogamia). Del mismo modo se pueden inferir aspectos históricos de la población, en particular sobre los patrones geográficos y la importancia del aislamiento histórico. El uso reciente de métodos estadísticos de la genética cuantitativa para estimar la heredabilidad y las correlaciones genéticas de caracteres fenotípicos, ha aportado información adicional acerca de la estructura genética de las poblaciones en la naturaleza (Slatkin, 1994; Moritz, 1999)

Uno de los problemas en el análisis de la estructura de las poblaciones es determinar la cantidad de flujo génico. Esto último, se refiere a todos los mecanismos que generan movimiento de genes de una población a otra. Las poblaciones de una especie muchas veces pueden estar aisladas en subpoblaciones, conocidas en genética de poblaciones como “demes”. Este aislamiento puede ser provocado por diferencias geográficas o de comportamiento (Hedrick, 2011). Este aislamiento podría inducir diferencias genéticas entre las subpoblaciones, por lo que el flujo genético es el mecanismo para que exista un intercambio de genes entre las subpoblaciones. Slatkin, (1994) proponía que, si el flujo génico entre poblaciones de una especie es alto, todas ellas evolucionan de manera conjunta (a menos que sea contrarrestado por selección o deriva génica), pero si es muy bajo, empiezan a divergir, lo que puede contribuir al aislamiento reproductivo y al establecimiento de linajes evolutivamente independientes.

En la década de los ochentas se pensaba que el flujo génico en general era muy restringido y de poca importancia evolutiva (Levin, 1981). Sin embargo, se ha observado en distintas especies que los niveles estimados de flujo génico generalmente son altos (Riesberg y Burke, 2001) y que pueden actuar como una fuerza que mantiene integrada a la especie. Además, el flujo de genes puede influir en procesos ecológicos como la adaptación de poblaciones locales, las tasas de extinción de las especies, la evolución de los rangos de distribución de las especies y otras propiedades ecológicas (Whitlock y McCauley, 1999).

En la actualidad la biología de la conservación ha tratado de estimar el flujo genético para comprender de qué manera se mueven los genes entre las poblaciones y cuál es el efecto

que este movimiento causa en su estructura poblacional. Con el objetivo de tratar de medir esta tasa de flujo, se han utilizado diferentes métodos nombrados directos e indirectos (Aguirre, 2007). En el presente trabajo se abordarán los métodos indirectos que son los que se basan en datos moleculares.

El desarrollo de técnicas modernas y análisis moleculares, hizo posible la estimación del flujo genético de una manera detallada y con métodos matemáticos. Estos están basados en la observación de la distribución espacial de los alelos, de esta manera poder hacer inferencias de los niveles o patrones de flujo génico en las poblaciones (Slatkin, 1985)

La mayoría de los modelos teóricos de flujo génico surgen de los conceptos desarrollados por Sewall Wright suponen que los organismos están formando poblaciones discretas que se diferencian por mutación y deriva génica; este modelo es conocido como “modelo de islas” (Wright, 1943). El modelo considera condiciones en equilibrio entre un número infinito de islas o subpoblaciones de igual tamaño, que intercambian migrantes entre cualquiera de las islas con igual probabilidad y a una tasa constante. Las poblaciones pueden ser tratadas como réplicas, y el modelo se puede caracterizar con sólo dos parámetros: tamaño poblacional (N) y tasa de migración (m). La importancia de la deriva génica es proporcional a $1/N$, mientras que la importancia del flujo génico es proporcional a m (Slatkin, 1985).

Wright (1951) introdujo un método para dividir el coeficiente de endogamia en una población subdividida en un componente debido a apareamientos no aleatorios dentro de poblaciones (F_{is}) y otro componente debido a la subdivisión entre poblaciones (F_{st}). La F_{st} mide la variación de las frecuencias alélicas entre poblaciones y por tanto la diferenciación genética entre ellas. Se relaciona con la migración de la siguiente manera: la tasa a la que un alelo se fija en una población es inversamente proporcional al tamaño efectivo de la población, N_e (N por simplicidad). Esta tasa de fijación puede ser contrarrestada por el flujo génico que llega de otras poblaciones a una tasa m . Estos factores llegan a un equilibrio en donde F_{st} es aproximadamente: $F_{st} \approx 1 / (4 Nm + 1)$ para genomas diploides. F_{st} se estima con datos moleculares de ADN y el flujo genético efectivo ósea Nm de manera teórica: $Nm \approx \frac{1}{2} (1/F_{st} - 1)$ para organismos haploides. Bajo este modelo, de acuerdo con Wright (1951), una tasa de migración > 1 en cada generación es suficiente para contrarrestar la diferenciación genética debida a deriva génica. Es importante mencionar que los niveles de flujo génico estimados con

F_{st} del genoma mitocondrial reflejan flujo génico histórico, no el flujo génico que está ocurriendo en el presente. (Aguirre, 2007).

Otro modelo relacionado con el flujo génico, es el de aislamiento por distancia, que examina la relación del flujo génico entre pares de poblaciones con la distancia geográfica (Slatkin, 1993). Bajo este modelo, los valores de flujo génico se estiman a partir de valores de θ entre pares de poblaciones (medida propuesta por poblaciones (Weir y Cockerham, 1984) para estimar la diferenciación entre las poblaciones) y se aplica una regresión de $\log_{10}M$ en $\log_{10}k$ (k = distancia geográfica). Para determinar si existe una relación lineal significativa entre el flujo génico y la distancia geográfica entre poblaciones se utiliza comúnmente una prueba de Mantel (1967), ya que los valores de flujo para los diferentes pares de poblaciones no son independientes.

En muchos aspectos F_{st} es un parámetro ideal ya que nos da una idea de la historia de las poblaciones estudiadas, dando información acerca de la importancia evolutiva del flujo génico y la deriva génica. Es relativamente fácil obtener los datos necesarios para calcular F_{st} y luego Nm (Aguirre, 2007). Por otro lado, Neigel (2002) criticó este método ya que se idealizaba un modelo que era poco probable en la naturaleza, como es el caso del modelo de islas, un número infinito de poblaciones donde no existe selección o mutación y que tienen un equilibrio entre flujo y deriva. Sin embargo, Slatkin, (1989) revisó la relación entre F_{st} y flujo génico, tanto teóricamente como mediante simulaciones y encontraron evidencia para apoyar el uso del modelo de islas. Concluyeron que en una población subdividida que está en equilibrio demográfico, el método de F_{st} provee estimados convenientemente correctos de flujo génico bajo una variedad de condiciones (Aguirre, 2007).

II.4. ADN Mitocondrial como Marcador Molecular

Los marcadores moleculares son una herramienta necesaria para ramas de la biología como evolución y ecología y estos se utilizan para localizar y aislar genes de interés. Actualmente se pueden encontrar técnicas moleculares que permiten conocer cómo se encuentran las proporciones de genes en las poblaciones de interés de manera directa con los estudios de ADN. Los marcadores se distinguen por su capacidad de detectar polimorfismos en loci únicos o múltiples y pueden ser de tipo dominante o co-dominante (Simpson, 1997).

Para la realización del siguiente estudio se utilizó un marcador de ADN mitocondrial (ADNmt) del tipo dominante. Este tipo de marcadores se han utilizado ampliamente en análisis filogenéticos, de diversidad genética, así como también en estudios de flujo genético. Esto se debe a que tiene importantes ventajas como su poliplasmia, dicho de otra manera, tiene un elevado número de copias de ADNmt en cada mitocondria y por lo tanto en la célula, esto la hace muy recomendable en los casos en los que el material genético de partida es muy escaso o está muy degradado (Giles et al., 1980; Malyarchuk et al., 2002).

Otra de las ventajas de la utilización del ADN mitocondrial es su tasa de mutación elevada, hasta 10 veces más rápida que la del genoma nuclear (Brown, 1980). Esto ocurre como consecuencia de que el ADNmt no está protegido por proteínas tipo histonas como el ADNn y se ve continuamente expuesto a la acción de los radicales libres generados por el metabolismo oxidativo. Además, tiene una elevada susceptibilidad a los efectos de la deriva genética, mecanismo mediante el cual las mutaciones que experimenta tienen elevada probabilidad de fijación (Wallace, 1994). Por último, el ADNmt es un ADN haploide, presentando un modo materno de transmisión, dando a este marcador una ventaja ya que los cambios en el ADN, serán únicamente por mutaciones y no por recombinaciones. Dichas características permiten a los biólogos reconstruir relaciones evolutivas dentro de una especie y entre distintas especies valorando las pautas de mutación del ADNmt (Simpson, 1997).

Para el caso del presente estudio se utilizó el gen mitocondrial citocromo b como marcador molecular. Este ha sido ampliamente utilizado en estudios genéticos de reptiles, como diversidad, filogenia y estructura genética (Johns et al., 1998; McCartney et al., 2010; Makowsky et al., 2012). La razón de que este gen sea utilizado es por su alta variabilidad, debida a la posición donde se encuentra ubicado en el genoma mitocondrial, justamente en el lugar donde inicia la replicación. Con este, el gen queda en un único estado de la hebra por aproximadamente dos horas que es la duración de la replicación, dejando al gen vulnerable a la oxidación y en consecuencia a la mutación (Faith et al., 2003).

II.5. *Callisaurus draconoides* como Modelo de Estudio

México, forma parte del selecto grupo de naciones poseedoras de la mayor cantidad y diversidad de animales y plantas, teniendo del 10 al 12 % de la biodiversidad mundial donde destaca la diversidad del grupo de los reptiles, ya que México se posiciona como el segundo lugar, solo por debajo de Australia (CONABIO, 2008). Dentro de México es importante destacar al Estado de Sonora que comprende una superficie territorial de 184,934 km², ocupando el segundo lugar en extensión territorial en la República Mexicana y representa aproximadamente el 9.2% del área total de nuestro país. Su fisiografía está constituida principalmente por llanuras y sierras, con elevaciones que superan los 2,600 m de altitud, así como 860 kilómetros de litoral (CONABIO, 2010). Según Brown y Lowe (1994) Sonora está conformado por al menos once comunidades bióticas que van desde las hiperáridas como el desierto, hasta los bosques mixtos de coníferas (Martin et al., 1998). La topografía del estado ha producido un mosaico de condiciones en donde se desarrolla una gran riqueza de flora y fauna silvestres, como es el caso de la herpetofauna de Sonora que refleja el contraste de diversos aspectos físicos, climáticos y bióticos del estado. Del total de la herpetofauna, 32% está asociada al Desierto Sonorense, 28% a las regiones tropicales del sur y 19% al clima templado de la Sierra Madre Occidental y su archipiélago norte de las islas montañosas. La herpetofauna en el Estado de Sonora comprende un total de 194 especies conocidas, de las cuales 38 son anfibios y 156 son reptiles lo que constituye una diversidad mayor que la que se ha encontrado en los estados circundantes. Los

factores que contribuyen principalmente a esta diversidad son la convergencia de la zona Neártica y la Neotropical y un gradiente altitudinal oeste-este (Rorabaugh y Lemos, 2016).

A pesar de toda esta diversidad, los estudios realizados con reptiles en Sonora son mínimos (Molina y Van Devender, 2010). Ante esto, se busca ampliar la información de la herpetofauna Sonorense, utilizando las herramientas y métodos de la genética de poblaciones, que emplean marcadores genéticos moleculares, para estudiar las relaciones genéticas entre individuos, poblaciones y especies. Para esto, se estudió el flujo genético y la estructura poblacional de la lagartija *Callisaurus draconoides* Blainville 1835 conocida comúnmente como perrita del desierto o lagartija cola de cebra.

Callisaurus draconoides, se encuentra distribuida en gran parte del estado, ausentes solamente en lugares muy fríos. También se distribuye en los estados de Baja California, Baja California Sur y Sinaloa. En Estados Unidos se encuentra en los estados de Nevada, Arizona y California (Lemos et al., 2015) (Figura 2). Es una lagartija de talla moderada; los machos tienen un Longitud hocico cloaca (LHC) de 6.7-9.9 cm y las hembras de 6.3 a 8.7 cm (Pianka y Parker, 1972). Esta especie está morfológicamente adaptada para vivir en la arena o en los desiertos. Las piernas son relativamente largas y el cuerpo delgado. El color de la región dorsal del cuerpo es terroso brillante a gris-café, manchado completamente con numerosos pero diminutos puntos en tonalidades color crema y amarillo. La superficie ventral de la cola es distintivamente barrada con negra y estas barras se fusionan lateralmente con los anillos dorsales de la cola (Figura 1) (Anexo 2). Esta especie utiliza una amplia variedad de hábitats de desierto, desde médanos de arena hasta cauces secos y rocosos de ríos. Son comunes en playas, planicies inundadas, y a mayores altitudes, sobre laderas rocosas con o sin hojarasca. Su distribución altitudinal se extiende desde el nivel del mar hasta 1,200 metros. (Lemos et al., 2015).

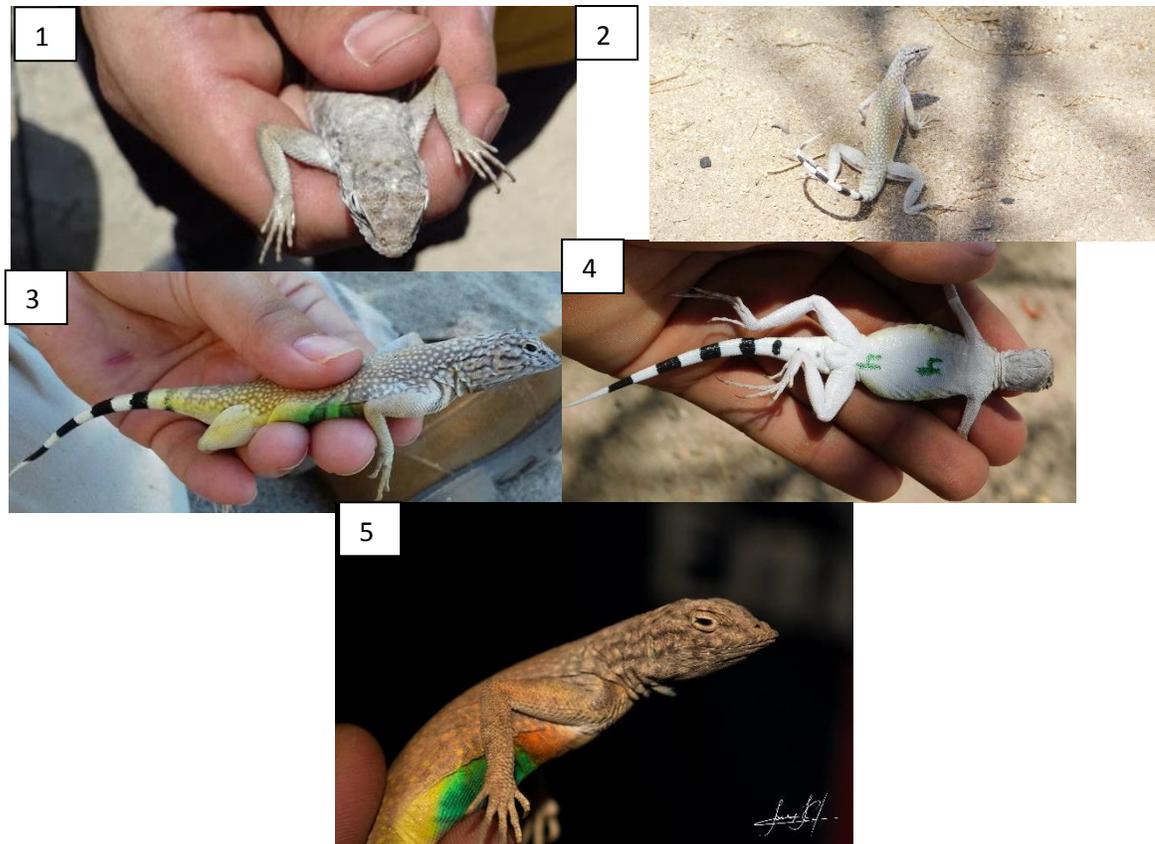


Figura 1. Morfología de *Callisaurus draconoides*, fotografías tomadas por Samai Arce Jiménez (1 y 3), Jorge Jiménez Canale (5) y Juan Pablo Córdova Castillo (2 y 4).

La taxonomía de la especie ha sufrido algunos cambios con el paso del tiempo, en 1926 Smith reconoció tres subespecies: *C. draconoides*, *C. gabbii* y *C. myurus*. Posteriormente en baja California, Grismer (2002) reconoció las seis subespecies propuestas por De Queiroz (1989), pero las consideró como diferentes clases de patrón de coloración (*C. carmenensis*, *C. crinitus*, *C. draconoides*, *C. inusitatus*, *C. rhodostictus* y *C. splendida*). En la actualidad, Uetz y Hošek, (2019) consideran nueve sub especies de *Callisaurus draconoides*. (Tabla 1.)

Tabla I. Sub especies de *Callisaurus draconoides*

Nombre	Descripción	Distribución	Estatus de conservación
<i>C. draconoides brevipes</i>	Bogert y Dorson, 1942	Sonora, Sinaloa	
<i>C. draconoides camenensis</i>	Dickerson, 1919	Isla Carmen	
<i>C. draconoides crinitus</i>	Cope, 1896	Baja California sur	
<i>C. draconoides draconoides</i>	Blainville, 1835	Baja California sur	Amenazada
<i>C. draconoides inusitanus</i>	Dickerson, 1919	Sonora	
<i>C. draconoides myurus</i>	Richardson, 1915	Nevada	
<i>C. draconoides rhodostictus</i>	Cope, 1896	Baja California, Arizona y California	
<i>C. draconoides ventralis</i>	Hallowell, 1852	Arizona, California y Nevada	
<i>C. draconoides bogerti</i>	Campo, 1943	Sinaloa	



Figura 2. Mapa de distribución de las subespecies de *C. draconoides*, 1) *C. draconoides brevipes*, 2) *C. draconoides camenensis*, 3) *C. draconoides crinitus*, 4) *C. draconoides draconoides*, 5) *C. draconoides inusitanus*, 6) *C. draconoides myurus*, 7) *C. draconoides rhodostictus*, 8) *C. draconoides ventralis*, 9) *C. draconoides bogerti*. A) Arizona, B) Nevada, C) Arizona, D) Sonora, E) Sinaloa, F) Baja California, G) Baja California Sur.

El interés por esta lagartija radica en su amplia distribución. Para los sonorenses, es una especie bastante común ya que puede ser vista constantemente en cerros dentro de la ciudad. La amenaza para esta lagartija son las actividades antropogénicas que reducen su hábitat y que la colocan en una situación de riesgo. Por esta razón *C. draconoides* se encuentra dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 como una especie amenazada y hasta ahora no existe ninguna medida para su conservación.

Existe poca información sobre la perrita del desierto, entre los temas que se han estudiado de ellas se encuentran algunos estudios sobre su termorregulación ya que viven en desiertos con altas temperaturas (Muth, 1977; Irschick et al., 1998). También se han realizado trabajos sobre la ecología de la especie, describiendo la especie y su hábitat, así como las interacciones con el medio y con otras especies (Murray, 1955; Pianka et al, 1972). Lindell, et al. (2005), realizaron un estudio sobre la biogeografía y distribución de la lagartija *Callisaurus draconoides*, utilizando genes mitocondriales, para mostrar la historia genealógica. Para la perrita del desierto se han realizado muy pocos estudios genéticos que aporten información sobre esta importante especie, Adest (1987), elaboró un estudio sobre la diferenciación genética

de las poblaciones de *C. draconoides*, aportando información filogeográfica de la especie entre las poblaciones de los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora y Sinaloa. De igual forma Schulte et al. (2008) realizaron estudios filogenéticos con *C. draconoides* comparándola con otras tres especies de lagartijas. El más reciente estudio fue realizado por Arce (2019) donde se estudió la variabilidad genética y principios filogeográficos de *Callisaurus draconoides* en Sonora.

En la actualidad sabemos que el comprender los procesos evolutivos por los que una especie está pasando es crucial para su conservación. Los avances científicos nos han dado todas las herramientas para estudiar a las especies de una manera más especializada, que nos brinde respuestas confiables, pero sobre todo cuantificables.

III. JUSTIFICACIÓN

El Estado de Sonora cuenta con una gran diversidad de anfibios y reptiles (Rorabaugh y Lemos, 2016). No obstante, son muy pocos los estudios que se han realizado con la herpetofauna sonorensis a pesar de que muchas de estas especies se encuentran amenazadas, sobre todo por el impacto antropogénico y la destrucción de su hábitat. Este es el caso de la lagartija *Callisaurus draconoides*, conocida como lagartija cola de cebra, la cual se encuentra en la NOM-059-SEMARNAT-2010 como una especie amenazada y hasta ahora no existe ninguna medida para su conservación. La mayoría de los estudios que se han realizado en esta especie han sido únicamente ecológicos, como descripción de la especie y su hábitat (Pianka et al., 1972) y termorregulación (Muth, 1977; Irschick et al., 1998). Sin embargo, los estudios genéticos realizados han sido muy pocos, entre ellos trabajos filogeográficos y filogenéticos. El más reciente de Arce 2019, estudia la variabilidad genética y principios filogeográficos de las poblaciones de *C. draconoides* en Sonora. Sin embargo, no existen estudios previos sobre el flujo genético y la estructura poblacional de *Callisaurus draconoides* en la costa central de Sonora. El presente trabajo, aporta los primeros registros sobre flujo genético y estructura poblacional para *Callisaurus*. La elección del marcador molecular Cyt b se hace considerando su amplia utilización en otros grupos de la biodiversidad de vertebrados y el amplio uso que ha tenido en reptiles.

IV. HIPÓTESIS CIENTÍFICA

Se espera que las poblaciones de *Callisaurus draconoides* se encuentren estructuradas como resultado de la diferenciación genética provocada por el escaso flujo genético entre las poblaciones.

V.OBJETIVOS

V.1. Objetivo General

Determinar la estructura poblacional y el flujo génico de cuatro poblaciones de *Callisaurus draconoides*, distribuidas en el estado de Sonora.

V.2. Objetivos Particulares

- 1) Evaluar el flujo genético entre las poblaciones de *Callisaurus draconoides* distribuidas en el Estado de Sonora, utilizando el gen mitocondrial Citocromo b.
- 2) Evaluar la estructura poblacional de las poblaciones de *Callisaurus draconoides* distribuidas en el Estado de Sonora, utilizando el gen mitocondrial Citocromo b.

VI. METODOLOGÍA

VI.1. Descripción del Área de Estudio

Se seleccionaron cuatro poblaciones de la especie *Callisaurus draconoides*, tres de ellas ubicadas en el municipio de Hermosillo, Sonora; dos de ellas de cerros situados en el norte de la ciudad: el Cerro Bachoco y el Cerro Johnson. La tercera población está ubicada en la playa de Bahía de Kino. La cuarta población se localiza en playa de Miramar en el municipio de Guaymas, Sonora. Es importante destacar que todas las áreas de estudio presentan impacto antropogénico (Figura 3).

Las poblaciones de estudio se encuentran ubicadas en el Desierto Sonorense que cuenta con un tipo de clima árido y una vegetación dominada por matorral desértico y espinoso. Las lluvias se presentan principalmente en el verano, entre los meses de julio y septiembre (Jáuregui, et al 1980). La precipitación oscila entre los 400 y 450 mm anuales, y las temperaturas máximas y mínimas promedio son de 38° y 5° C respectivamente, teniendo un promedio anual de 22° C (Dimmitt, 2000) (Tabla II).

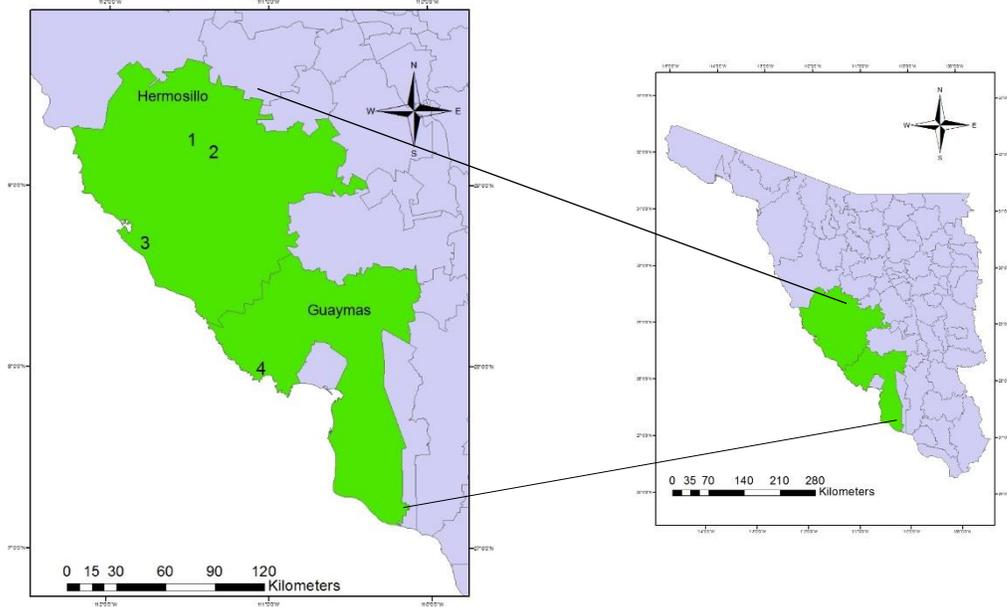


Figura 3. Ubicación del área de estudio, 1) Cerro Jonhson, 2) Cerro Bachoco, 3) Bahía Kino, 4) Playa Miramar.

Tabla II. Ubicación de las áreas de estudio.

Población	Ubicación	Posición geográfica	Altitud (msnm)
Cerro Bachoco	Hermosillo, Sonora	29°08'46.39"N 110°57'10.67"O	378
Cerro Johnson	Hermosillo, Sonora	29°09'13.13"N 110°57'40.11"O	340
Playa Miramar	Guaymas, Sonora	27°55'17"N 110°56'43"O	0
Bahía de Kino	Hermosillo, Sonora	28°49'06"N 111°57'13"O	0

VI.2. Colecta de Individuos y Tejido

Las lagartijas fueron colectadas con la ayuda de herramientas como la vara lazo y trampas de caída. Se tomaron muestras de 30 individuos de cada uno de los dos cerros ubicados en Hermosillo, así como 10 individuos de la playa de Miramar y 10 de Bahía Kino. A todos los ejemplares se les tomaron medidas morfológicas como longitud hocico-cloaca (LHC) y cloaca-cola (LCC), y se le tomó una fotografía al ejemplar en posición ventral y una dorsal. Posteriormente se les cortó aproximadamente 2cm de cola, con tijeras quirúrgicas previamente desinfectadas con alcohol al 96%. El tejido fue depositado en tubos eppendorf de 1.5 ml con alcohol al 96% y se almacenó a una temperatura de -4 °C para la posterior extracción de ácidos nucleicos (ADN).

VI.3. Trabajo de laboratorio

VI.3.1. Extracción de ADN.

La extracción de ADN se llevó a cabo con el método de extracción QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen). Para obtener mayor cantidad de material genético se realizaron algunas modificaciones al método (apéndice 1). La calidad y concentración del ADN se observó en geles de agarosa al 1%. Se utilizaron 2.5 µl de Bromuro de Etidio para teñirlos y estos se corrieron en un buffer TAE utilizando un marcador molecular de 100pb (Invitrogen). Las cuantificaciones de ADN se llevaron a cabo con un NanoDrop 1000.

VI.3.2. Amplificación del gen mitocondrial.

Las reacciones de PCR se prepararon con un volumen final de 25 µl. Las concentraciones de la reacción fueron: 2 µl de ADN genómico, 12.5 µl de Master Mix, 8.5 µl de agua libre de nucleasas y 1 µl de cada uno de los primers. Los primers que se utilizaron fueron diseñados por Kocher et al., (1989) y modificados por Varela-Romero, (2007). La secuencia de los primers fue: L15058-F: 5'-TGACTTGAAAAMCCACCGTTG-3' y H16249-R: 5'-TCAGTCTCCGGTTTACAAGACC-3'.

Los productos de PCR se visualizaron en geles de agarosa al 2% teñidos con 2.5 µl de bromuro de Etidio. Los geles se corrieron con buffer TAE, utilizando un marcador de peso molecular (Invitrogen). Los productos de PCR se analizaron en el secuenciador de la empresa Macrogen ubicada en Corea.

VI.4. Análisis de Datos.

VI.4.1. Visualización, edición de secuencias.

Las secuencias fueron visualizadas y editadas con el programa ChromasPro v.2.4 (Technelysium, 2012). Posteriormente para el alineamiento se utilizó el algoritmo MUSCLE (Edgar, 2004) en el programa MEGA 7.0.14 (Tamura et al., 2011). Se empleó el programa BioEdit v.7.2.5 (Hall,1999) para corroborar la edición y alineamiento de las secuencias.

VI.4.2. Flujo génico.

Para calcular el flujo genético se utilizó el programa DNAsp v.5.10.1 (Librado y Rozas, 2009) para calcular el grado de diferenciación entre poblaciones divididas por medio del estadístico *Fst* con la fórmula de (Hudson et al., 1992) que se utilizó en secuencias nucleotídicas. Basados en el resultado de la *Fst* se calculó el número de migrantes efectivos (*Nm*) para poblaciones haploides, asumiendo que las poblaciones se encuentran en equilibrio entre selección y deriva (Wright, 1951). También se calculó el coeficiente de diferenciación genética *Gst*, un estadístico equivalente a la *Fst* de Wright (1951). Este estimador se utiliza principalmente en secuencias nucleares y mitocondriales y se basa en las fórmulas propuestas por Nei (1987). *Gst* funciona de la misma manera que *Fst*, cuando la diversidad genética de la población es baja, la diferenciación entre poblaciones es muy alta, de igual manera se calculó la *Nst* (Lynch y Crease, 1990). Este representa otro estimador equivalente al *Fst* que se utiliza para secuencias. No obstante, *Nst* utiliza la corrección de Jukes y Cantor (1969) cuyo modelo asume una única tasa de sustitución para cada nucleótido de una secuencia. Con los valores de *Nst* se analizó la relación entre el promedio de la distancia genética entre distintas poblaciones con relación a la población total. Un valor de *Nst* de cero indica que no existe subdivisión poblacional. (Tabla III)

Tabla III. Formulas estadísticas para el cálculo de flujo genético

Formula	Donde:	Autor
$Fst = 1 - Hw/Hb$	Hw = diferencias pareadas promedio entre distintas secuencias para una misma población. Hb = diferencias pareadas promedio entre distintas secuencias de dos poblaciones.	(Hudson et al.,1992)
$Fst = 1/ (1 + 2 Nm)$	N = valor del tamaño poblacional. m = tasa de migrantes efectivos.	(Hudson et al., 1992)
$Nm \approx \frac{1}{4} (1/Fst - 1)$		(Hudson et al.,1992)
$Gst = Dst/ HT$	Dst = diversidad genética promedio entre subpoblaciones. HT = diversidad genética en la población total.	Nei (1987)
$Nst = vb/ vw + vb$	vb = número promedio de sustituciones por sitio nucleotídico entre todas las poblaciones. vw = grado de diferenciación de cada población representado por el número promedio de sustituciones por sitio nucleotídico.	Jukes y Cantor (1969)

VI.4.3. Estructura poblacional.

Con el programa Arlequín v.3.5.1.2 se realizó un AMOVA (Análisis de Varianza Molecular) que permite determinar el porcentaje de variación dentro y entre grupos. Así también para determinar si la variación está ligada de la distribución geográfica de las poblaciones, se realizó un AMOVA entre las poblaciones de los cerros y fueron comparadas con las

poblaciones de las playas, con el fin de observar las diferencias debido a la distancia geográfica existente entre ellas.

VI.4.4. Aislamiento por distancia.

Se calcularon las distancias genéticas de Nei (1987) con el programa Arlequin v.3.5.1.2 (Excoffier et al., 1992). Con las distancias obtenidas se calculó un árbol de distancias en el programa MEGA 7.0.14 (Tamura et al., 20011) utilizando el algoritmo Neighbour-Joining.

VII. RESULTADOS

VII.1. Flujo Génico y Estructura Poblacional

El cálculo del flujo genético se realizó por medio de los valores de F_{st} , estos valores muestran el grado de diferenciación existente entre las poblaciones y el número de migrantes efectivos de N_m . Las poblaciones de El Bachoco-Johnson mostraron el grado de diferenciación más bajo F_{st} con 0.18, mientras que los grados de diferenciación más altos fueron entre la población del Cerro Johnson y la playa de Miramar en Guaymas con un valor F_{st} y de N_{st} de 0.77 (Tabla IV)

Todas las poblaciones presentan valores elevados de H_s , siendo el más alto la población de Cerro Bachoco- Bahía de Kino con 0.93 y las más baja las poblaciones de Cerro Johnson-Guaymas. Los valores de H_s se atribuyen a la diversidad haplotípica, por lo cual todas las poblaciones pareadas con el Cerro Johnson tuvieron los valores más bajos de H_s .

Tabla IV. Medidas de flujo genético y diferenciación génica

Poblaciones	H_s	G_{st}	N_{st}	F_{st}
Cerro El Bachoco / Cerro_Johnson	0.82807	0.06607	0.18123	0.18007
Cerro El Bachoco / Guaymas	0.89624	0.05874	0.4489	0.44925
Cerro El Bachoco / Bahía de Kino	0.93445	0.02851	0.36316	0.36085
Cerro_Johnson / Guaymas	0.79302	0.0896	0.77631	0.77418
Cerro_Johnson / Bahía de Kino	0.81075	0.05932	0.7145	0.71006
Guaymas / Bahía de Kino	0.91429	0.03808	0.33739	0.33729

El flujo genético (N_m) entre las poblaciones de Cerro El Bachoco y Cerro Johnson es alto, resultando para todos los parámetros mayor a 1, dicho de otro modo, existe un flujo efectivo entre estas poblaciones debido a la cercanía entre estos dos cerros. La menor cantidad de flujo

génico se encuentra en las poblaciones de Cerro Johnson y Guaymas (0.07), seguido de Cerro Johnson y Bahía de Kino (0.10) (Tabla V).

Tabla V. Valores de Nm para las poblaciones pareadas a partir de distintos índices de diferenciación genética.

Poblaciones	NmFst	NmGst	NmNst
Cerro Bachoco / Cerro_Johnson	1.14	3.53	1.13
Cerro_Bachoco / Guaymas	0.31	4.01	0.31
Cerro_Bachoco / Bahía de Kino	0.45	8.52	0.44
Cerro_Johnson / Guaymas	0.07	2.54	0.07
Cerro_Johnson / Bahía de Kino	0.10	3.96	0.10
Guaymas / Bahía de Kino	0.49	6.32	0.49

El Fst total es de 0.53 lo cual indica que existe una alta diferenciación entre las poblaciones estudiadas. El Nm obtenido a partir del estimador Fst es de 0.22, indicando que la migración entre las poblaciones es nula (Tabla VI).

Tabla VI. Valores totales de *Fst* y *NmFst* (Hudson et al., 1992); *Gst* y *NmGst* (Nei, 1973) para secuencias.

<i>Fst</i>	<i>NmFst</i>	<i>Gst</i>	<i>NmGst</i>
0.53307	0.22	0.09337	2.43

Debido a que las poblaciones se encuentran aisladas geográficamente, se realizaron dos tipos distintos de análisis de varianza molecular (AMOVA) para conocer cuál de ellos explicaba la varianza entre los grupos. Una de ellas fue la agrupación de los dos cerros ubicados en Hermosillo (Cerro El Bachoco y Cerro Johnson), dejando a las dos playas (Bahía de Kino y Playa Miramar) como grupos diferentes. El segundo AMOVA se realizó agrupando las dos playas como un solo grupos y separando los dos cerros como grupos distintos (Tabla VII).

De acuerdo con los resultados de los análisis de AMOVA se obtuvo que para el primer conjunto el porcentaje de variación entre los grupos fue de 39.8 y para el segundo conjunto es de 45.6. La mayor parte de la varianza genética en los dos conjuntos probados se encontró dentro de las poblaciones, lo que indica una alta variación entre los individuos.

Tabla VII. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de estructura poblacional de *C. draconoides*. Valores de P en negritas indican que el valor del estadístico F es significativamente diferente de 0.

AMOVA	Fuente de variación	de g.l.	Suma de cuadrados	Varianza de los componentes	Porcentaje de variación	Fst	P
Total <i>Bachoco-Johnson/Playa Miramar/ Bahía de Kino</i>	Entre poblaciones	2	515.803	14.333	47.02		0
	Dentro de las poblaciones	49	791.543	16.153	52.98		0
	Total	51	1307.346	30.487		0.4701	
Total <i>Bachoco/Jonhson/ Bahía de Kino-Playa miramar</i>	Entre grupos	2	429.425	13.946	39.87		0.1633 +/- 0.0031
	Entre poblaciones dentro de los grupos	1	105.878	4.945	14.14		0.0164 +/- 0.0013
	Dentro de las poblaciones	48	772.043	16.084	45.99		0
	Total	51	1307.346	34.976		0.54014	
Total	Entre grupos	2	515.803	13.913	45.62		0.3275 +/- 0.0043
	Entre poblaciones dentro de los grupos	1	19.500	0.4981	1.63		0.0004 +/- 0.0001
	Dentro de las poblaciones	48	772.043	16.0842	52.74		0
Total		51	1307.346	30.4963		0.4725	

VII.2. Distancias de Nei

El árbol de distancias de Nei muestra la separación de dos grupos. En uno de los grupos se agrupan únicamente individuos de las poblaciones del Cerro El Bachoco y Cerro Jonhson (recuadro azul). En el segundo grupo se pueden encontrar individuos de las cuatro poblaciones (recuadro verde); aun así, este se divide en dos grupos separando las playas (línea azul) de los cerros (línea roja). Se puede observar que las poblaciones de los cerros presentan menos diferencias entre ellas, así como las poblaciones de las playas. (Figura 4).

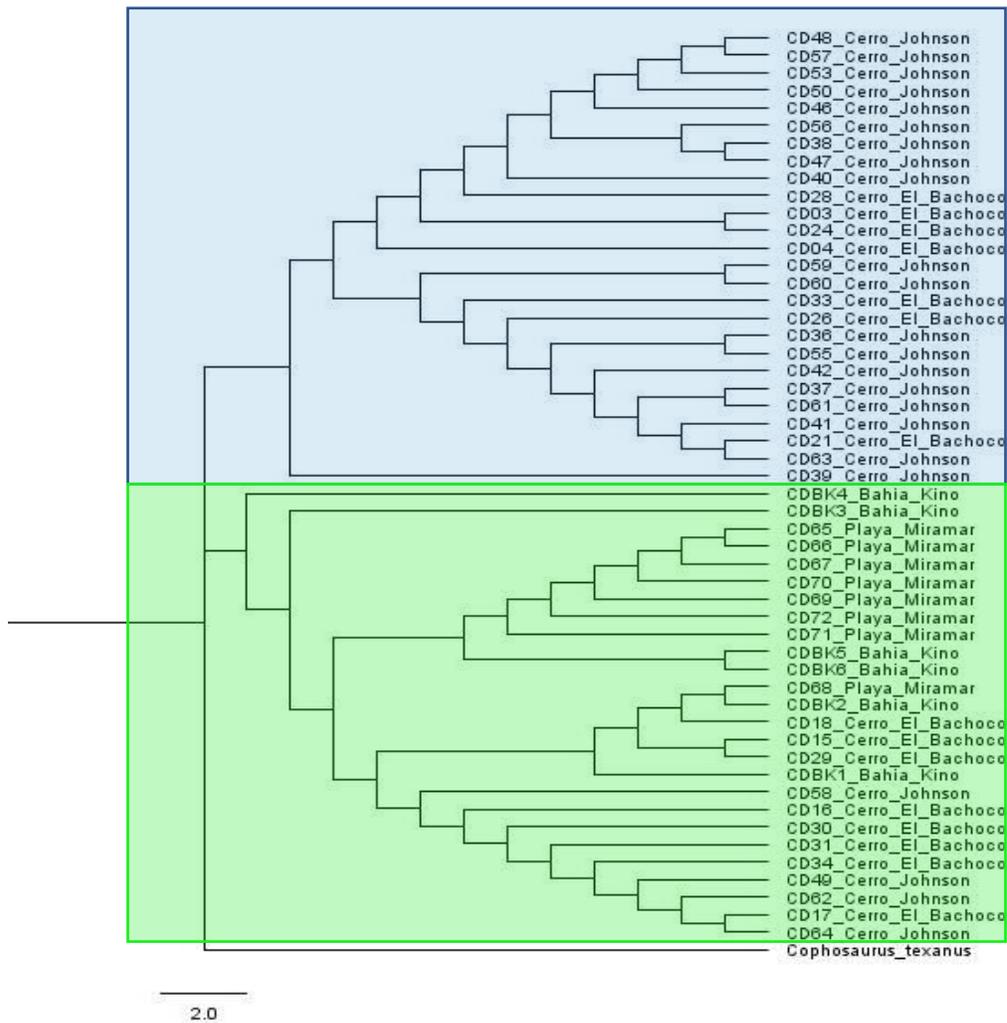


Figura 4. Árbol de distancias genéticas de Nei

VIII. DISCUSIÓN

VIII.1. Flujo Genético

El flujo genético entre poblaciones estimado con los estadísticos F_{st} y N_{st} indican que las poblaciones que presentaron mayor flujo genético fueron Cerro Bachoco-Cerro Johnson (0.18) y las poblaciones pareadas con grado de diferenciación mayor fueron Cerro Johnson-Playa Miramar (0.77) y Cerro Johnson- Bahía de Kino (0.71). Los resultados muestran que la mayoría de los valores pareados de F_{st} y N_{st} son superiores a 0.30. Es decir, se clasifican como una diferenciación alta, basándonos en los valores de F_{st} clasificados según Freeland (2005) donde se consideran bajos (< 0.05), medios (< 0.25) y altos (> 0.25). Dicha clasificación se ha utilizado también para el estudio del flujo genético en *Dipsosaurus dorsalis* (Valdivia, 2014). En lagartijas *Aspidoscelis hyperythra* (Esquer-Garrigós, 2008) y *Sceloporus woodi* (Tucker et al., 2014) (en donde se usaron marcadores microsatelitales y el gen mitocondrial Cyt b respectivamente), la diferenciación que existe entre las poblaciones (F_{st}) es considerablemente menor (0.073) y (0.034) para la F_{st} total, que la obtenida para *Callisaurus*. La baja diferenciación de estas poblaciones era esperada debido a que la distancia entre estas poblaciones es menor que la distancia entre las poblaciones de *Callisaurus*. De igual forma se sabe que el género *Aspidoscelis* presenta reproducción por partenogénesis (Grismer, 2002), mecanismo que podría estar disminuyendo su variación, provocando que la diferenciación entre las poblaciones sea menor. Sin embargo, la distancia entre algunas poblaciones de *Aspidoscelis hyperythra* fue de 2 km y la distancia entre el cerro El Bachoco y cerro Jonhson, que son las poblaciones más cercanas fue de 1 km, a pesar de esto la diferenciación entre los cerros fue mayor que la reportada para las poblaciones de *Callisaurus*. Esta diferencia puede deberse al comportamiento de las especies ya que *Callisaurus* es una especie que se desplaza poco (Pianka y Parker, 1972).

En este caso, los valores de G_{st} son menores, ya que no se encontraron múltiples alelos en las poblaciones. Además, este no presenta el mismo patrón de diferenciación que los estadísticos F_{st} y N_{st} . El estadístico G_{st} concordó con la F_{st} en que las localidades con mayor diferenciación son Cerro Johnson-Playa Miramar (0.77), de igual manera fue en estas localidades donde la N_m fue menor. Para el estadístico F_{st} la población con menor diferenciación es Cerro El Bachoco- Cerro Johnson (0.18), contrastando con G_{st} en donde la población con menor diferenciación es Cerro El Bachoco-Bahía de Kino (0.02). Con base en estos resultados se considera que se deben utilizar otros genes para realizar la comparación y conocer si estas diferencias se deben al gen utilizado, o a las poblaciones, ya que estudios anteriores realizados con iguanas (Pacheco, 2010) los estadísticos concordaban en el patrón de diferenciación. En cuanto a estudios de flujo génico y estructura poblacional en reptiles de la familia Phrynosomatidae, con *Sceloporus* (Tucker et al., 2014) y *Phrynosoma* (Leung et al., 2014) (utilizando genes Cyt b y ND1 respectivamente), no se utilizó el estadístico G_{st} , como apoyo de F_{st} , por lo que no se ha podido comparar si el patrón de diferenciación es concordante en estas especies. Por otra parte, Jost, (2008) criticó el estadístico G_{st} , indicando que este estadístico obligatoriamente se acerca al cero cuando la diversidad genética es alta, incluso si las subpoblaciones son completamente distintas y no comparten alelos. Por lo tanto, es difícil opinar sobre la comparabilidad de los resultados. Para las poblaciones de *Callisaurus draconoides* en estudios recientes realizados por Arce, (2019) sobre la variabilidad genética de las poblaciones de esta especie, estos mismos individuos registraron variabilidad genética baja para el Cyt b.

El cálculo de flujo génico efectivo resultó ser muy bajo para las poblaciones de *Callisaurus* teniendo una N_{st} total de 0.22. En teoría se espera que cuando $N_m < 1$, el efecto de la deriva genética sobrepasa el efecto del flujo génico y se desarrolla una fuerte diferenciación entre poblaciones (Kimura y Weiss 1964). Se debe tener en cuenta que existen debates a acerca de los problemas asociados con la estimación del nivel de flujo génico a partir de esta aproximación ya que en poblaciones silvestres muchos de los supuestos a este modelo no se cumplen (Whitlock y McCauley 1999). Estos valores deben ser tomados como una primera información sobre la especie, considerando que en general existe poco flujo génico entre estas poblaciones y podría existir un mayor número de migrantes por cada generación entre las poblaciones de cerro El Bachoco y Cerro Johnson debido a que la distancia que los separa es menor.

Teniendo en cuenta que la distancia entre los cerros es muy reducida, se espera encontrar mayor flujo génico entre estas poblaciones. Aunado a esto, se sabe que en general los reptiles no tienen movimientos muy largos, y en el caso específico de *Callisaurus draconoides* según estudios de su ecología como el de Pianka y Parker, (1972), esta lagartija no tiende a desplazarse mucho. En algunos experimentos de captura y recaptura la mayor distancia recorrida por las lagartijas fue de 32 metros en individuos adultos. De igual manera Venegas (2003), realizó un trabajo sobre la abundancia, distribución y nicho espacial de 10 especies de lagartijas diurnas, entre las que se encontraba *Callisaurus*. La lagartija cola de cebrera era la que se encontraba en una menor cantidad de microhábitats, asociada solamente a características ambientales muy específicas, esta se encuentra principalmente sobre suelo desnudo con bajos porcentajes de vegetación (Kay et al.,1970; Galina, 2002), ya que requiere de amplias áreas despejadas para su actividad locomotora, al presentar la longitud mínima de escape de 10 metros (Irschick y Jayne, 1999). Con esta información podríamos inferir que la migración de una población a otra podría ser especialmente poco usual en esta lagartija.

VIII.2. Estructura Poblacional

El AMOVA, es una prueba que se basa en el análisis de la varianza de las frecuencias alélicas, indicó que la mayor parte de la variación genética total observada fue atribuible a los individuos dentro de las poblaciones (52 % de la variación total). En cuanto a la variación entre grupos fue de (48 %); también se llevaron a cabo dos AMOVAS, uno en el que se agrupaban los dos cerros como un solo grupo y las dos playas se ubicaron como grupos distintos. En este se obtuvo una diferenciación entre los grupos de 39.8 % y el segundo AMOVA, se realizó separando los cerros en grupos distintos y agrupando las dos playas como un solo conjunto. En este se obtuvo una diferenciación de 45.6 % y a pesar de presentar valores altos los resultados no son estadísticamente significativos en ninguno de los casos ($p = 0.16$ y 0.32). Así también en los dos casos, la variación dentro de las poblaciones fue mayor que la variación entre las poblaciones.

Con base en el marcador molecular mitocondrial utilizado para el presente estudio, estas no pueden ser consideradas poblaciones genéticas distintas, a pesar de que se observaron diferencias genéticas (F_{st}) relativamente altas, en comparación con otros estudios realizados en reptiles como el de la lagartija *Aspidoscelis sp* (Esquer-Garrigós, 2008) en donde se utilizaron microsátélites. En dicho estudio se obtuvo como resultado que la diferenciación entre poblaciones (F_{st}) fue menor (0.073) que la obtenida para *Callisaurus draconoides* (0.30) y así también el flujo génico (Nm) entre las poblaciones de *Aspidoscelis sp* fue superior (8.43) al obtenido para *Callisaurus* (0.22), y a pesar de esto, las poblaciones de *Aspidoscelis* sí se diferenciaron genéticamente en este estudio. Al ser las dos lagartijas pequeñas con una distribución parecida, las dos distribuidas en norte América y con desplazamientos similares, no se pueden considerar diferencias físicas o de comportamiento muy evidentes. Por lo que se infiere que la razón de que la lagartija *Aspidoscelis* se haya podido diferenciar genéticamente, sea debido al uso de microsátélites, ya se puede lograr una resolución adicional a través del análisis de marcadores nucleares de mutación más rápida, como los datos de locus de microsátélites, que permiten evaluar mutaciones contemporáneas en los individuos, que no son evidentes con los marcadores de ADN mitocondrial (Matocq et al., 2012).

Para el árbol de distancias se calculó utilizando el método de Tamura - Nei, se involucraron las 52 secuencias de nucleótidos obtenidas para *Callisaurus draconoides*, así como 1 secuencia de *Cophosaurus texanus* como grupo externo. Las distancias de Nei (1973) pretende estimar el número de mutaciones que a nivel nucleotídico de han acumulado en las secuencias de dos linajes a partir del tiempo que ha transcurrido desde su divergencia original. Se puede observar en el árbol que se separa primero en dos grupos. En el primero se encuentran solamente individuos de El Bachoco y Jonhson, los cuales no muestran alguna diferenciación evidente. El segundo grupo se divide a su vez en dos sub grupos, el primero se encuentran la mayoría de los individuos de playa Miramar y Bahía de Kino y en el segundo se localizan individuos de todas las poblaciones. Este árbol no muestra los grupos claramente diferenciados, pero sí se pueden observar diferencias que apoyan a los estadísticos de distancia entre poblaciones como el F_{st} , uniendo a los dos cerros y a las dos playas en grupos distintos, como más cercanos.

VIII.3. Conservación

Los resultados del reciente estudio sobre las poblaciones de *Callisaurus draconoides* en los municipios de Hermosillo y Guaymas realizado por Arce (2019), arrojaron que estas poblaciones tienen una baja variabilidad genética. Esto tiene como consecuencia que las poblaciones puedan ser vulnerables a las enfermedades, cambios de clima o destrucción de su hábitat de manera natural o por efectos antropogénicos (FAO, 2001; Piñero 2008). Conocer la variabilidad genética en una población es muy importante para la conservación de una especie, ya que se sabe que es el componente básico de la biodiversidad.

Los resultados obtenidos del flujo genético en las poblaciones, nos indica que existe poco intercambio de individuos entre las poblaciones, lo que podría estar ocasionando que la deriva génica actúe en ellas disminuyendo su diversidad. Esta información apoya los resultados del estudio de variabilidad genética realizado por Arce (2019). Se considera importante considerar un muestreo mayor y tomar en cuenta todo el gradiente de distribución de la especie, así como con otros marcadores moleculares para poder tener un panorama completo para la especie y de esa forma realizar planes de conservación.

Analizar el flujo genético en planes de conservación es muy importante, ya que ofrece respuestas sobre la situación de una especie. Porras et al. (2008) estudió la variación genética y flujo de genes entre poblaciones de *Crocodylus acutus* en donde se encontró una baja variabilidad genética y el flujo genético efectivo era muy alto (13.54). Lo anterior ocasionó que se presentara un comportamiento de metapoblación y bajara los niveles de variación como consecuencia de la presencia de flujo que no permitía las adaptaciones locales. Con esto, los individuos de las poblaciones se vuelven más vulnerable a cambios en su ambiente.

Al ser *Callisaurus draconoides* una especie que se encuentra bajo la categoría de amenazada dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 es necesario realizar una mayor cantidad de estudios utilizando la genética de poblaciones para encontrar la mejor manera de conservar una especie tan emblemática como esta. De igual manera es importante crear conciencia en la

población sobre las principales amenazas que tiene esta lagartija que es sobre todo el impacto antropogénico y la destrucción de su hábitat.

IX. CONCLUSIONES

Las poblaciones de *Callisaurus draconoides* presentan una alta diferenciación, debido a que el flujo génico entre ellas es muy bajo, por lo que se infiere que la deriva genética está actuando de manera independiente en las poblaciones.

Los resultados del análisis de varianza molecular no presentan diferencias estadísticamente significativas al evaluar la estructura poblacional. Por lo tanto, las poblaciones no pueden ser consideradas como poblaciones genéticas distintas utilizando para el análisis el gen Cyt b.

X. LITERATURA CITADA

- Adest, G. A. 1987. Genetic differentiation among populations of the zebratail lizard, *Callisaurus draconoides* (Sauria: Iguanidae) Copeia 854–859.
- Aguirre, E. 2007. Flujo génico: métodos para estimarlo y marcadores moleculares, 49-61 p. En: Eguiarte, L., Souza, V. y X. Aguirre (Eds). 2007. Ecología molecular. Instituto de Ecología, SEMARNAT. México, D.F.
- Allendorf, F. 1983. Isolation, Gene Flow, and Genetic Differentiation Among Populations. 354 p. En: MacBryde; T. (Ed.), Genetics and Conservation: A Reference for Managing Wild Animal and Plant populations. Schenck; Chambers: The Benjamin/Cummings Publishing Co. Menlo Park, Estados Unidos.
- Arce, S. 2019. Variabilidad genética y principios filogeográficos de *Callisaurus draconoides* en el Estado de Sonora con base en el gen citocromo b (Cytb). Tesis de licenciatura. Universidad de Sonora. Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas. Hermosillo, Sonora, México.
- Bawa K. y O'Malley D. 1987. Estudios Genéticos y de sistemas de cruzamiento en algunas especies arbóreas de bosques tropicales. Revista de Biología Tropical 35(1): 177-188.
- Bawa K., Ashton P. y Mohd S. 1990. Reproductive Ecology of Tropical forest plants: Managements Issues. 15 p. En: Bawa y Hadley (Eds.) Reproductive Ecology of tropical Forest Plants. Man and The Biosphere Series vol 7. UNESCO. Estados Unidos
- Blainville, H. 1835. Description de quelques espèces de reptiles de la Californie précédée de l'analyse d'un système général d'herpétologie et d'amphibiologie. Nouv. Ann. Mus. Hist. Nat. Paris 4: 233-296.
- Bogert, C. y M.; Dorson, E. E. 1942. A new lizard of the genus *Callisaurus* from Sonora. Copeia 1942 (3): 173-175 –
- Boshier D., Henson M. 1997. Variación Genética. 522 p. En: *Cordia alliodora*, Genética y Mejoramiento de Árboles. Boshier & Lamb editors. Oxford Forestry Institute. UK.
- Botello, A, 2008. Estudios de variación genética en crustáceos de Mexico. 522 p. En: F. Alvarez y G. Rodríguez-Almaraz(eds.). Crustaceos de Mexico: estado actual de su conocimiento. Universidad autónoma de nuevo león.
- Brown D. E., y C. H. Lowe. 1994. Biotic Communities of the Southwest. 342 p. En: D.E Brown, ed., Biotic Communities Southwestern United States and Northwestern Mexico. University of Utah Press,
- Brown, W. M., 1980 Polymorphism in mitochondrial DNA of humans as revealed by restriction endonuclease analysis. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA 77: 3605-3609.
- Campo, M. 1943. Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, 14:619.
- Ceballos, G. y Ortega-Baés P. 2011. La sexta extinción: la pérdida de especies y poblaciones en el Neotrópico. 95-108 p. En: Conservación Biológica: Perspectivas de Latinoamérica. Simonetti J., R., Dirzo, eds. Editorial Universitaria. Chile.

- CONABIO. 2008. Cuarto Informe Nacional de México al Convenio sobre Diversidad Biológica (CDB).
- CONABIO. 2010. Estrategia Nacional sobre Biodiversidad de México (ENBIOMEX). CONABIO. México
- Cope, E.D. 1896. On the genus *Callisaurus*. American Naturalist 30: 1049-1050
- Dickerson, M. C. 1919. Diagnoses of twenty-three new species and a new genus of lizards from Lower California. Bulletin of the American Museum of Natural History. 41 (10): 461-477
- Dimmit, M.A. 2000. Biomes and communities of the Sonoran Desert region. 3-18 p. En: Phillips, S.J., Comus, P.W. (Eds.). A natural history of the Sonora Desert. Arizona-Sonora Desert Museum Press and University of California Press, Tucson and Berkeley.
- Eguiarte L. E., Souza, V. & Aguirre, X. 2007. Ecología molecular. Editorial de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales - Instituto Nacional de Ecología. México, DF.
- Eguiarte, L. E., A. Búrquez, J. Rodríguez, M. Martínez-Ramos, J. Sarukhán y D. Piñero. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. Evolution, 47: 75-87
- Eguiarte, L. E., J. A., Aguirre-Liguori, L., Jardón-Barbolla, E., Aguirre-Planter, y V. Souza, 2013. Genómica de poblaciones: nada en Evolución va a tener sentido si no es a la luz de la genómica, y nada en genómica tendrá sentido si no es a la luz de la evolución. TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 16(1), 42-56.
- Esquer-Garrigós, Y. S. 2008. Variación y estructura genética en la lagartija de cola rayada *Aspidoscelis hyperythra* (Sauria: Teiidae) mediante en el uso de marcadores microsatélites. Tesis de Mestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. La Paz, Baja California Sur.
- Excoffier, L. Smouse, P. y J. M. Quattro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. Genetics 131: 479-491.
- Faith, J. J., & Pollock, D. D. 2003. Likelihood analysis of asymmetrical mutation bias gradients in vertebrate mitochondrial genomes. *Genetics*, 165(2), 735-745.
- Freeland, J. R. 2005. Molecular Ecology. John Wiley and Sons, Inc. Gran Bretaña.
- Futuyma D. J. 2009. Evolution. Sinauer Associates. Inc. Estados Unidos de América.
- Futuyma, D. J. 1998. Evolutionary Biology. Sinauer Associates, Sunderland.
- Galina, P. 2002. Distribución y ecología de lacertilios: priorización de áreas para conservación y manejo en la reserva de la biosfera el Vizcaíno, Baja California Sur. Doctor en Ciencias en el Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales. CIBNOR. La Paz, Mexico
- Giles, R. E., H., Blanc, H. M., Cann, y D. C. Wallace, 1980. Maternal inheritance of human mitochondrial DNA. Proceedings of the National academy of Sciences 77(11):6715-6719.
- Grismer, L. L. 2002. Amphibians and reptiles of Baja California, including it pacific island and the islands in the Sea of Cortes. University of California Press, Berkeley, United States of America.
- Hahn W.y F. Grifo .1996. Molecular Markers in Plant Conservation Genetics.113-136 p. En: The Impact of plant Molecular Genetics. BWS Sobral editor. Boston, EU
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series 41: 95-98.

- Hallowell, E. 1852. Descriptions of new species of reptiles inhabiting North America. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Philadelphia 6: 177-182
- Hartl, D. L. y A. G. Clark. 2007. Principles of population genetics. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Hedrick, P. W. 2011. Genetics of populations. Jones and Bartlett publishers. Sudbury, Massachusetts, United States of America.
- Hedrick, P.W. 1995. Gene flow and genetic restoration: the Florida panther as a case study. Conservation Biology. 996-1007 p. En: Hedrick, P. W. 2000. Genetics of populations. Jones & Bartlett Publishers, Boston.
- Hewitt G. M. y R. K. Butlin. 1997. Causes and consequences of population structure. 350-372 p. En: Krebs J., Davies N (Eds.). Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Fourth edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Hudson, R. R. Boss, D. D. y N. L. Kaplan. 1992. A statistical Test for detecting geographic subdivision. Molecular Biology and Evolution 9(1): 138-151.
- Irschick, D. J., y B. C. Jayne. 1998. Effects of incline on speed, acceleration, body posture and hindlimb kinematics in two species of lizard *Callisaurus draconoides* and *Uma scoparia*. Journal of Experimental Biology 201(2), 273-287.
- Irschick, D. J., y Jayne, B. C. 1999. Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. Journal of Experimental Biology 202(9), 1047-1065.
- Jáuregui O., Ernesto, y Cruz Navarro, Francisco. 1980. Algunos aspectos del clima de Sonora y Baja California: Equipatas y surgencias de humedad. Investigaciones geográficas, (10), 143-180.
- Johns, G. C., y, J. C. Avise 1998. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene. Molecular Biology and Evolution, 15(11), 1481-1490.
- Jost L. 2008. GST and its relatives do not measure differentiation. Molecular Ecology 17: 4015–4026.
- Jukes, T. H. y C. R., Cantor. 1969. Evolution of protein molecules. 21-132 p. En Munro, H. N. (Eds) Mammalian Protein Metabolism, Academic Press, New York.
- Kay, F. R., B. W. Miller y C. L. Miller. 1970. Food habits reproduction of *Callisaurus draconoides*. Herpetologica. 26:431-436.
- Kimura, M., y G. H. Weiss, 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. Genetics, 49(4), 561.
- King, T. L., y Zimmerman, E. G. 1993. Clinal variation at aspartate aminotransferase-2 in spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus* (Cuvier), inhabiting the north-western Gulf of Mexico. Animal Genetics 24(1), 59-61.
- Kocher, T., Thomas, W., Meyer, A., Edwards, S., Pääbo, S., Villablanca, F. y A. Wilson. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. Proceedings of the National Academy of Sciences 86: 6196-6200.
- Krutovskii, K.V. y Neale, D.B. 2001. Forest Genomics for Conserving Adaptive Genetic Diversity. Forest Genetic Resources Working Papers, Working Paper, Forest Resources Development Service, Forest Resources Division. FAO, Rome.
- Laike L., S., Palm y N. Ryman. 2005. Genetic population structure of fishes: implications for coastal zone management. Ambio 34:111-119.

- Lemos, J., Smith, H., Dixon, J. y A. Cruz. 2015. Anfibios y reptiles de Sonora, Chihuahua y Coahuila, México. CONABIO. Ciudad de México, México.
- Leung, M. Y., Paszkowski, C. A., y Russell, A. P. 2014. Genetic structure of the endangered greater short-horned lizard (*Phrynosoma hernandesi*) in Canada: evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Canadian journal of zoology* 92(10), 875-883.
- Levin, D. A. 1981. Dispersal versus gene flow in plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 233 – 253.
- Librado, P. y J. Rozas. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25: 1451-1452.
- Lindell, J., F. R. Méndez-de la Cruz, y R. W. Murphy. 2005. Deep genealogical history without population differentiation: discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Molecular phylogenetics and Evolution*, 36(3), 682-694.
- Loveless M.D. y Hamrick J.L. 1987. Distribución de la variación en especies de árboles tropicales. *Revista de Biología Tropical* 35(1): 165-175.
- Lynch, M. y T. J. Crease. 1990. The analysis of population survey data on DNA sequence variation. *Molecular Biology and Evolution*, 7(4): 377-394.
- Makowsky, R., Marshall Jr, J. C., McVay, J., Chippindale, P. T., y Rissler, L. J. 2010. Phylogeographic analysis and environmental niche modeling of the plain-bellied watersnake (*Nerodia erythrogaster*) reveals low levels of genetic and ecological differentiation. *Molecular phylogenetics and evolution*, 55(3), 985-995.
- Malyarchuk B. A., T. Grzybowski M V, Derenko J., Czarny M., Wozniak D. y Miscicka-Sliwka. 2002. Mitochondrial DNA variability in Poles and Russians. *Ann Hum Genet* 66:261–283.
- Mantel, N. A. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27: 209–220.
- Martin, P.S., D. Yetman, M. Fishbein, P. Jenkins, T.R. Van Devender y R.K. Wilson. 1998. Gentry's Rio Mayo Plants: The Tropical Deciduous Forest and Environs of Northwest Mexico. The Southwest Center Series, University of Arizona Press, Tucson
- Matocq, M. D., Kelly, P. A., Phillips, S. E., & Maldonado, J. E. 2012. Reconstructing the evolutionary history of an endangered subspecies across the changing landscape of the Great Central Valley of California. *Molecular ecology*, 21(24), 5918-5933.
- McCartney-Melstad, E., Waller, T., Micucci, P. A., Barros, M., Draque, J., Amato, G., & Mendez, M. 2012. Population structure and gene flow of the yellow anaconda (*Eunectes notaeus*) in northern Argentina. *PloS one*, 7(5), e37473.
- Molina-Freaner, F. E., y Van Devender, T. R. 2010. Diversidad biológica de Sonora. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF Mexico.
- Moritz, C. 1999. Conservation units and translocations: strategies for conserving evolutionary processes. *Hereditas*. 130, 217-228
- Murray, K.F. 1955. Herpetological collections from Baja California. *Herpetologica*.
- Muth, A. 1977. Thermoregulatory postures and orientation to the sun: a mechanistic evaluation for the zebra-tailed lizard, *Callisaurus draconoides*. *Copeia*, 710-720.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 70: 3321-3323.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, USA.
- Neigel, J.E. 2002. Is *FST* obsolete? *Conservation Genetics* 3:167-173

- Pacheco, N. G. 2016. Flujo genético entre las poblaciones de iguanas insulares y continentales en el Golfo de California. Tesis de maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Pianka, E. R., y Parker, W. S. 1972. Ecology of the iguanid lizard *Callisaurus draconoides*. *Copeia*, 493-508.
- Piñero, D., Barahona, A., Eguiarte, L., Rocha, A. y R. Salas. 2008. La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México, 415-435 p. En: Soberón, J., Halffter, G. y J. Llorente-Bousquets (Eds). 2008. Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México, DF.
- Porras L., Bolaños J., Brady R. 2008. Variación genética y flujo de genes entre poblaciones de *Crocodylus acutus* (Crocodylia: Crocodylidae) en tres ríos del Pacífico Central, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 1471-1480.
- Richardson, C.H. 1915. Reptiles of northwestern Nevada and adjacent territory. *Proceedings of the United States National Museum*. 48: 403-435
- Riesberg LH, y Burke JM 2001 The biological reality of species: gene flow, selection and collective evolution. *Taxon*, 50,235-255
- Rorabaugh, J., & Lemos-Espinal. 2016. A Field Guide to the Amphibians and Reptiles of Sonora, Mexico. ECO Herpetological Publishing and Distribution
- Schulte II, J. A., y de Queiroz, K. 2008. Phylogenetic relationships and heterogeneous evolutionary processes among phrynosomatine sand lizards (Squamata, Iguanidae) revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(2), 700-716.
- SEMARNAT. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Publicada el 30 de diciembre de 2010 en el Diario Oficial de la Federación. Texto vigente.
- Simpson J. 1997. Amplified fragment length polymorphisms. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 60:73-76.
- Slatkin, M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*, 39: 53-65.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47: 264-279.
- Slatkin, M. 1994 Gene Flow and Population Structure. 3-17 p. En: Real, L., Ed., *Ecological Genetics*, Princeton University Press, Princeton.
- Slatkin, M. y N.H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43:1349-1368.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. y S. Kumar. 2011. MEGA 5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28:2731-2739.
- Tucker, D. B., McBrayer, L. D., y Harrison, J. S. 2014. Population structure of Florida scrub lizards (*Sceloporus woodi*) in an anthropogenically fragmented forest. *Herpetologica*, 70(3), 266-278.
- Uetz, P., Freed, P. & Hošek, J. 2019. The Reptile Database. Consultada 15 junio. <http://www.reptile-database.org>.
- Valdivia-Carrillo, T. 2014. Filogeografía y modelación de nicho ecológico en la iguana del desierto *Dipsosaurus dorsalis* (Baird y Girard, 1852) en la península de Baja California. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, Baja California Sur. México.

- 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.
- Venegas-Barrera, C. S. 2003. Abundancia, distribución y nicho espacial de las lagartijas diurnas de Isla Coronados, Baja California Sur, México.
- Wallace, D. C. 1994 Mitochondrial DNA sequence variation in human evolution and disease. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91: 8739-8746.
- Weir, B.S. y C.C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370.
- Whitlock MC, y, McCauley. 1999 Indirect measures of gene flow and migration: F_{ST} not equal to $1/(4Nm + 1)$. *Heredity*, 82, 117-25.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15: 323-354

APÉNDICE 1

Método de Extracción de ADN QIAamp DNA Mini Kit.

Día 1

1. Coloque 25mg de tejido (aproximadamente) en un tubo estéril de 1.5ml con 80 μ l de PBS y dejar reposar durante un tiempo de entre 20 a 40 minutos. Homogenice la muestra y agregue 100 μ l de buffer ATL.
2. Agregue 20 μ l de proteinasa K y mezcle por vórtex.
3. Incube la muestra a 56°C hasta que el tejido esté completamente lisado o deje durante toda la noche.

Día 2

4. Centrifugue brevemente los microtubos para concentrar las gotas de las paredes.
5. Agregue 200 μ l de buffer AL y mezcle por vórtex 15 segundos.
6. Incube a 70°C por 10 minutos.
7. Centrifugue brevemente.
8. Agregue 200 μ l de etanol (96-100%), mezcle por vórtex durante 15 segundos.
9. Centrifugue brevemente.
10. Cuidadosamente transfiera la mezcla del paso 8 (incluyendo el precipitado) a la columna 2IAamp Spin (en un tubo de colecta de 2ml) sin humedecer el borde. Tape bien.
11. Centrifugar a 6000xg por un minuto.
12. Colocar la columna 2IAamp Spin en un tubo limpio de colecta de 2ml y descartar el tubo que contiene el filtrado.
13. Abra cuidadosamente la columna 2IAamp Spin y agregue 500 μ l de buffer AW1 sin humedecer el borde. Tape bien.
14. Centrifugue a 6000xg por un minuto (8000rpm o 6000rcf).
15. Coloque la columna 2IAamp Spin en un tubo limpio de colecta de 2ml y descarte el tubo que contiene el filtrado.
16. Abra cuidadosamente la columna 2IAamp Spin y agregue 500 μ l de buffer AW2 sin humedecer el borde. Tape bien.

17. Centrifugue a máxima velocidad (20,000xg) por tres minutos.
18. Coloque la columna 2IAamp Spin en un microtubo limpio de 1.5ml y descarte el tubo colector que contiene el filtrado.
19. Abra cuidadosamente la columna y agregue 200µl de buffer AE.
20. Incube a temperatura ambiente por un minuto.
21. Centrifugue a 6000xg por un minuto.
22. Elimine la columna y almacene el filtrado con el ADN a -20°C.

APENDICE 2

Fotografías de *Callisaurus draconoides* tomadas de CONABIO (2016)

