

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS



**“FILOGENIA Y DIFERENCIACIÓN GENÉTICA DE LAS POBLACIONES DE
Oceanodroma cheimomnestes Y *O. socorroensis* EN ISLA GUADALUPE, BAJA
CALIFORNIA, MÉXICO”**

TESIS

**QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA
OBTENER EL GRADO DE**

MAESTRA EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA MOLECULAR Y BIOTECNOLOGÍA

PRESENTA

ANA GABRIEL CÁRDENAS TAPIA

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO

ENERO, 2018.

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN ECOLOGÍA MOLECULAR Y BIOTECNOLOGÍA

"FILOGENIA Y DIFERENCIACIÓN GENÉTICA DE LAS POBLACIONES
DE *Oceanodroma cheimomnestes* Y *O. socorroensis* EN ISLA
GUADALUPE, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO"

T E S I S

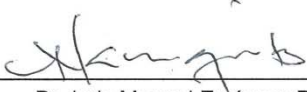
QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS
PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA

ANA GABRIEL CÁRDENAS TAPIA

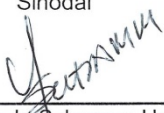
Aprobada por:


Dr. Luis Manuel Enríquez Paredes
Director de tesis


Dr. Faustino Camarena Rosales
Co-director de tesis


Dra. Raquel Muñiz Salazar
Sinodal


Cand. Dr. Yuliana Bedolla Guzmán
Sinodal


Dra. Yolanda Scharmm Urrutia
Sinodal

AGRADECIMIENTOS

Me considero una persona muy afortunada por tener a personas tan maravillosas acompañándome, viviendo la vida conmigo. Quiero agradecer especialmente a todos aquellos que se involucraron en mi trabajo de alguna manera, tanto directamente en la tesis o como apoyo moral.

A mi madre María Elena y mi hermana Jazmín, por estar ahí conmigo, dándome todo su amor y cariño. Siempre echándome porras y dándome la fuerza que necesito para continuar. Sus palabras de apoyo siempre fueron eso que arrancaba mi motor para no echarme de reversa nunca.

A mi director de tesis el Dr. Luis Manuel Enríquez Paredes y mi co-director, el Dr. Faustino Camarena Rosales, por todos sus consejos, recomendaciones y por ser mis guías. Tuvimos situaciones difíciles y nunca voy a olvidar sus palabras, me enseñaron a enfrentar nuevos obstáculos, cosas que a veces pasan en el ámbito de la ciencia. Gané experiencia, y parte de eso se lo debo a ellos. Siempre tendrán mi profunda admiración y respeto.

A mi querido amigo del alma, Fernando Rosas, por su amistad incondicional y ser mi escape del estrés y los malos ratos. Mi confidente desde hace más de 10 años y al que le agradezco sus consejos y su valioso tiempo. Detrás de estas líneas vienen grandes historias.

A Anais Meza, mi hermana de Ensenada, a quien agradezco que me haya tratado como un miembro más de su familia. Te debo mucho Nanis, gracias por estar siempre ahí.

A mis corazones santos, Rigel y Nuria por darme tanta felicidad, amor y hacerme reír con ese humor y esa forma de hablar que los caracteriza.

A mis queridas amigas del trabajo y de aventuras Yuliana Bedolla, Alejandra Fabila, Esmeralda Bravo, Zayra Peña, Ariana Duarte y Ángeles Milanés. Gracias por su ayuda en campo y en la oficina, pero más que nada, por su valiosa amistad. He aprendido tantas cosas de ellas, que ya son parte de mi currículum.

A mis amigos y compañeros de maestría, Ricardo, Aleyka, Maricela, Silvia, y en especial a Karina y Diana quienes fueron mis paños de lágrimas en momentos muy difíciles durante estos últimos dos años. Les agradezco esas reuniones de emergencia, sus consejos y que nos hayamos tenido unas a las otras para salir adelante y continuar con nuestras vidas. Siempre los llevaré en mi corazón.

A Federico Méndez, al Dr. Alfonso Aguirre y a Julio Montoya por creer en mí y darme todo el apoyo que necesité durante la maestría, tanto logística como financiera. Ustedes me incentivaron siempre, estoy eternamente agradecida por confiarme este proyecto.

A Oscar Juárez y a Leonardo de la Rosa, por ser mis asesores cuando no entendía conceptos o cuando los programas bioinformáticos me resultaban confusos. Les agradezco mucho el intercambio de conocimiento, no hubiera sido lo mismo sin ustedes.

A mi perro Benito, por acompañarme y darme su amor incondicional. Fue el amigo más comprensivo cuando no podía sacarlo a pasear porque estaba ocupada.

A todos los que me ayudaron durante mi estancia de investigación en Alemania; la Dra. Petra Quillfeldt, el Dr. Juan Masello, por ser mis asesores en el análisis de datos de isótopos estables. A Tamara y Diana por facilitarme la estancia en la ciudad de Giessen.

A mis sinodales, la Dra. Raquel Muñiz y la Dra. Yolanda Schramm por sus enseñanzas en cuestiones básicas e importantes para el desarrollo de esta tesis. A la Dra. Amelia Portillo por ayudarme con el diseño de cebadores.

Por su puesto a los pescadores David Padilla y Francisco Arellano, quienes nos transportaron a los islotes para conseguir nuestras muestras y anillar aves. Fueron pieza importante de este proyecto.

A mi familia por creer en mí, especialmente a mi papá, mi hermano Daniel, mi tía Adriana y a mi tío Ramón, gracias por todo su apoyo y sus palabras motivacionales.

También doy gracias a la vida por haberme cruzado con personas muy valiosas que me ayudaron a madurar como persona. Aunque algunas iniciaron conmigo y se quedaron en el camino, luego llegaron otras que lo iluminaron. Aprendí que la vida continúa y que los malos ratos son también parte de la misma.

Por último quiero agradecer a las instituciones y organizaciones que hicieron posible este proyecto de investigación:

A la Universidad Autónoma de Baja California, la Facultad de Ciencias Marinas, y su programa de posgrado. Agradezco a todas las personas que forman parte de esta universidad. Fue muy grato para mí regresar al lugar que me formó como profesionista.

Al CONACyT por la beca de estudios de maestría que me fue otorgada bajo el número 414850, y que sin ella, no hubiera sido fácil desarrollar este trabajo de investigación.

A todo el Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A.C. por el apoyo logístico, facilitación de muestras, financiamiento y permisos. Todas las actividades fueron cubiertas

por los siguientes permisos vigentes, todos de dependencias del gobierno federal: SEGOB, Oficio 211/0385/2015, SEMARNAT-DGVS. Oficio SGPA/DGVS/02918/15; SEMARNAT Oficio DFBC/SGPA/UGA/DIRA/2899/15; CONANP. Oficio DRPBCPN. RBIG.-0099/15; Convenios CONANP/RPBCPN/CONVENIOS/002/2013 y DAJ/SLC/CONV.CONCER /90/14, de fecha 29 de julio de 2014, con vigencia al 30 de noviembre de 2018; CONAFOR y CONANP Convenio de Concertación con GECI para la restauración ecológica de las comunidades vegetales de la RB Isla Guadalupe, de fecha 14 de octubre de 2014, con vigencia al 30 de noviembre de 2018.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	I
RESUMEN	X
ABSTRACT	XI
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MATERIALES Y MÉTODOS	5
2.1 Área de estudio	5
2.2 Muestreo	7
2.3 Análisis molecular	8
2.3.1 Extracción de ADN.....	8
2.3.2 Marcadores mitocondriales.....	9
2.4 Análisis de isótopos estables.....	10
2.5 Análisis de datos	11
2.5.1 Variación genética.....	11
2.5.2 Estructura genética poblacional	11
2.5.3 Reconstrucción filogenética	12
2.5.4 Nichos isotópicos.....	12
3. RESULTADOS.....	14
3.1 Temporadas reproductivas	14
3.2 Variación genética	17
3.3 Estructura genética poblacional	19
3.4 Reconstrucción filogenética.....	23
3.5 Nichos isotópicos.....	29
4. DISCUSIÓN	34
4.1 Temporadas reproductivas	34
4.2 Variación genética	35
4.3 Estructura genética poblacional	36
4.4 Reconstrucción filogenética.....	39
4.5 Nichos isotópicos.....	40
4.6 Manejo de las poblaciones de <i>O. socorroensis</i> y <i>O. cheimomnestes</i>	41
4.7 Estatus actual de conservación en México.....	43

5. CONCLUSIONES	46
6. RECOMENDACIONES	47
7. REFERENCIAS	49
8. ANEXOS.....	55

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Localidades de recolecta.....	8
Tabla 2. Sitios variables a través de 29 haplotipos de la región control de las dos poblaciones de petreles que anidan en los islotes en Isla Guadalupe México.....	18
Tabla 3. Índices de diversidad genética de la región control en las dos poblaciones de petreles que anidan en los islotes en Isla Guadalupe, México.....	19
Tabla 4. Estimaciones de F_{ST} y ϕ_{ST} para las secuencias de la región control de las dos poblaciones de petreles que anidan en los islotes en Isla Guadalupe, México.....	20
Tabla 5. Tiempo hasta el ancestro común más reciente estimado en MEGA (versión 7.0) para los clados del árbol filogenético de <i>Cyt b</i>	24
Tabla 6. Distancias genéticas entre pares de poblaciones para la región control.	28
Tabla 7. Distancias genéticas entre pares de poblaciones para el <i>Cyt b</i>	28
Tabla 8. Distancias genéticas entre pares de poblaciones para el COI.....	29
Tabla 9. Valores de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}C$) y nitrógeno ($\delta^{15}N$) en las poblaciones de petreles que anidan en los islotes de Isla Guadalupe, México durante la temporada reproductiva 2016.	30
Tabla 10. Métricas de nicho isotópico para <i>O. cheimomnestes</i> y <i>O. socorroensis</i> en los islotes de Isla Guadalupe, México, durante la temporada reproductiva del 2016.	31

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localización de las 6 islas donde se recolectaron las muestras para este estudio. 6
- Figura 2.** Morfos de cola presentes en las poblaciones de petreles de invierno (*O. cheimomnestes*) y verano (*O. socorroensis*) que anidan en los islotes de Isla Guadalupe, México..... 16
- Figura 3.** Cronología reproductiva de las poblaciones de petreles *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis* que anidan en los islotes de Isla Guadalupe, México durante las temporadas reproductivas 2015-2017. 17
- Figura 4.** Red de haplotipos de unión mediana para las dos poblaciones de petreles que anidan en los islotes en Isla Guadalupe, México, basada en 349 pb de la región control del ADN mitocondrial. 21
- Figura 5.** Red de haplotipos de unión mediana para el complejo de *O. leucorhoa* basada en un fragmento de 349 pb de la región control del ADN mitocondrial..... 22
- Figura 6.** Árbol de máxima verosimilitud derivado de la región control que representa las relaciones filogenéticas entre especies y subespecies de petreles de tormenta de la familia Hydrobatidae. 25
- Figura 7.** Árbol de máxima verosimilitud derivado del COI que representa las relaciones filogenéticas entre especies y subespecies de petreles de tormenta de la familia Hydrobatidae. 26
- Figura 8.** Árbol filogenético que representa la relación entre especies y subespecies de la familia Hydrobatidae y sus tiempos de divergencia estimados en millones de años (Ma) a partir de secuencias del *Cyt b*. 27

Figura 9. Espacio del nicho isotópico de las dos poblaciones de petreles en los islotes de Isla Guadalupe, México, durante la temporada reproductiva 2016.....	32
Figura 10. Medidas de incertidumbre y tendencia central de las áreas de las elipses estándar bayesianas	33
Figura 11. Número de grupos estimado por Bicknell (2012) con 18 loci de microsatélites en STRUCTURE para las poblaciones <i>O. l. leucorhoa</i> del Atlántico y del Pacífico.....	38
Figura 12. Grupos estimados por Taylor (2017) con 6 loci de microsatélites en STRUCTURE para las poblaciones de <i>O. l. leucorhoa</i> (incluidas Atlántico y Pacífico, del estudio de Bicknell, 2012), <i>O. socorroensis</i> , <i>O. cheimomnestes</i> (antes subespecies de <i>leucorhoa</i>) y <i>O. l. chapmani</i>	38

RESUMEN

El Petrel de Leach (*Oceanodroma leucorhoa*) anteriormente incluía cuatro subespecies. Sin embargo, las subespecies *O. l. cheimomnestes* y *O. l. socorroensis*, que anidan exclusivamente en Isla Guadalupe, México, fueron elevadas a categoría de especie por la American The American Ornithologist's Union en 2016. Esta nueva clasificación taxonómica fue basada en supuestas diferencias en su cronología reproductiva, medidas morfométricas, coloración y vocalizaciones. Sin embargo, este cambio fue establecido sin estudios filogenéticos previos. En orden de proveer elementos que corroboren esta asignación, se analizó la variación en tres genes mitocondriales (región control, COI y citocromo b) en individuos reproductivos del Petrel de Ainley (*O. cheimomnestes*) y el Petrel de Townsend (*O. socorroensis*) en los islotes de Isla Guadalupe. Adicionalmente, se utilizaron análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno para conocer el nicho isotópico durante la temporada reproductiva. Para esto, se recolectaron muestras de sangre de ambas especies entre el 2014 y el 2016. Las distancias genéticas revelaron que estas especies se encuentran dentro del rango de subespecie (0-3.9%). Aunque se encontró estructura genética significativa ($\phi_{ST} = 0.25$ and $F_{ST} = 0.08$ p < 0.005) y diferencias en el nicho isotópico entre ambas especies; los árboles filogenéticos y la red de haplotipos indican que son conspecíficas y existe evidencia de flujo génico. Con base a nuestros resultados, se sugiere que sean consideradas como subespecies.

ABSTRACT

The Leach's Storm-Petrel (*Oceanodroma leucorhoa*) previously included four subspecies. However, the subspecies *O. l. cheimomnestes* and *O. l. socorroensis*, that breed exclusively on Guadalupe Island, Mexico, were elevated to species level by The American Ornithologist's Union in 2016. This new taxonomic classification was based on differences in reproductive chronology, morphometric measures, coloration, and vocalizations. Nevertheless, this change was established without previous phylogenetic studies. In order to provide elements to corroborate this assignment, we analyzed the variation in three mitochondrial genes (control region, COI and cytochrome *b*) in breeding individuals of the Ainley's Storm-Petrel (*O. cheimomnestes*) and the Townsend's Storm-Petrel (*O. socorroensis*) on islets of Guadalupe Island. Additionally, we used stable isotopes analysis of carbon and nitrogen to evaluate the isotopic niche during the breeding season. For this, we collected blood samples from both species between 2014 and 2016. The genetic distances revealed that these species fell within the subspecies intervals (0-3.9%). Although we found significant genetic structure ($\Phi_{ST} = 0.25$ and $F_{ST} = 0.08$ $p < 0.005$) and differences in isotopic niche between both species; the phylogenetic trees and the haplotype network indicate they are conspecific and gene flow exists. Based on our results, we recommend considering them as subspecies.

1. INTRODUCCIÓN

El Petrel de Leach (*Oceanodroma leucorhoa*) es el miembro del orden Procellariiforme con una distribución más amplia en el hemisferio norte. Sus colonias de reproducción se localizan en islas del Océano Atlántico desde Noruega hasta Massachusetts, EUA, y en el Océano Pacífico desde Hokkaido, Japón hasta Estados Unidos (Castle Rock, Little River Rock, Trinidad Bay Rocks, Farallon islands, Fish Rocks, Prince y las Channel Islands; Harris, 1974, Sowers et al., 1980) y la península de Baja California, México (Islas Coronado, Archipiélago de San Benito e Isla Guadalupe; Rodewald, 2015). Esta especie es de hábitos pelágicos por lo que sólo visita las islas durante la temporada de reproducción (Rodewald, 2015), aunque se conoce que otras especies de petreles realizan visitas esporádicas a las islas durante las temporadas no reproductivas (Quillfeldt *et al.*, 2015). La visita a las colonias es estrictamente nocturna y los individuos no reproductivos, en su mayoría inmaduros, permanecen en el mar durante todo el año (Anker, 2000).

Anteriormente, para esta especie se reconocían cuatro subespecies: *Oceanodroma leucorhoa leucorhoa*, *O. l. chapmani*, *O. l. socorroensis* y *O. l. cheimomnestes*). No obstante, en 2016, las subespecies *O. l. socorroensis* y *O. l. cheimomnestes*, que anidan exclusivamente en Isla Guadalupe, México, fueron elevadas a categoría de especie por The American Ornithologist's Union (Chesser et al., 2016). Esta nueva clasificación taxonómica fue basada en las supuestas diferencias en su cronología reproductiva, vocalizaciones y caracteres morfométricos (Ainley, 1980; Power y Ainley, 1986). El Petrel de Ainley (*Oceanodroma socorroensis*) es considerado como la población anidante de verano, y el Petrel de Townsend (*Oceanodroma cheimomnestes*) como la población que anida

en invierno. Se cree que estas especies evolucionaron de manera simpátrica por alocronía (evolución por aislamiento reproductivo entre poblaciones sin una barrera geográfica). Sin embargo, esta clasificación ha sido descrita como controversial y confusa (Crossin, 1974; Ainley, 1980; Ainley, 1983; Bourne y Jehl, 2014).

La incertidumbre continúa, y las aparentes diferenciaciones las han catalogado a nivel de subespecie (Crossin, 1974; Ainley, 1980; Ainley, 1983; Bourne y Jehl, 2014) y a nivel de especie (Birt y Vicki, 2009; Del Hoyo y Elliot, 1992; Taylor et al., 2017; Wallace, et al., 2017). Incluso, estudios recientes con marcadores moleculares nucleares y mitocondriales no demuestran una separación a nivel de especie (Taylor et al., 2017).

El Petrel de Ainley y el Petrel de Townsend se reproducen exclusivamente en los islotes adyacentes a Isla Guadalupe (Islote Zapato e Islote Morro Prieto) donde se encuentran la mayor parte del año. Actualmente ambas poblaciones se encuentran vulnerables ante la amenaza de especies exóticas en Isla Guadalupe. Está claro que especies introducidas por el hombre como las cabras y los gatos han sido la principal causa de extinción de seis taxa endémicos (el petrel de Guadalupe *Oceanodroma macrodactyla*, el cara cara de Guadalupe *Caracara lutosus*, el carpintero de Guadalupe *Colaptes auratus rufipileus*, el saltapared de Bewick *Thryomanes bewickii brevicauda*, el reyezuelo sencillo de Guadalupe *Regulus calendula obscurus* y el raspador moteado de Guadalupe *Pipilo maculatus consobrinus*), y representa una amenaza para otros (Luna et al., 2005) entre los cuales se encuentran las poblaciones del petrel de Ainley y el petrel de Townsend. Los islotes, se encuentran libres de especies exóticas y por ahora, proveen un hábitat crítico para las poblaciones de petreles, los cuales fueron extirpados de sus sitios de anidación en la isla principal aparentemente por la depredación de gatos y pérdida de hábitat (Luna et al., 2005; Bourne y Jehl, 2014).

En términos de conservación El Petrel de Ainley se encuentra enlistado en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 como especie en peligro de extinción (SEMARNAT, 2010). Sin embargo, estas dos especies son muy parecidas morfológicamente y se encuentran bajo las mismas amenazas.

Debido a la incertidumbre que existe en la definición de su estatus taxonómico, poco conocimiento de su ecología y la vulnerabilidad de su hábitat, resulta imperativo realizar investigaciones que promuevan y refuercen su conservación. Es por ello que en este trabajo se han incorporado herramientas moleculares que permitan confirmar la diferenciación entre estas poblaciones. Comprender los mecanismos de diferenciación entre poblaciones es importante para entender sus mecanismos evolutivos y garantizar el éxito en su conservación (Friesen, et al. 2007).

Las herramientas moleculares proporcionan evidencias que permiten sugerir cambios en la taxonomía. La variación genética dentro y entre poblaciones de organismos altamente móviles como las aves marinas es necesaria para comprender su evolución y ecología, y es también una herramienta clave para la conservación (Taylor y Friesen, 2012). Los estudios sobre las relaciones filogenéticas entre especies de la familia Hydrobatidae han permitido conocer los mecanismos de especiación por alocronía, la cual ha desempeñado un papel importante en la divergencia entre especies, tal es el caso del Petrel de Madeira (*Oceanodroma castro*) (Smith y Friesen, 2007; Wallace et al., 2017). En particular, los marcadores mitocondriales se utilizan para trazar la historia evolutiva y estructura poblacional relacionada al linaje, ya que son de herencia uniparental y no recombinan. Asimismo, permiten conocer cambios demográficos y de dispersión entre especies (Di Rienzo y Wilson, 1991).

Los isótopos estables son otra herramienta que es utilizada para estudiar los movimientos y el nivel trófico en el que se alimentan las aves marinas (Quillfeldt et al., 2005; Quillfeldt et al., 2008; Cherel et al., 2016; Dehnhard, et al., 2016). Los valores isotópicos pueden reflejar la separación de nichos a través de los gradientes ecológicos que abarcan grandes escalas y sugieren el aislamiento evolutivo por el medio ambiente. La segregación en dieta y sitios de forrajeo entre especies hermanas sugiere que exhiben varias estrategias de forrajeo que permiten la segregación ecológica (Cherel et al., 2016). Esta segregación espacial y temporal podría conducir potencialmente a la diferenciación de poblaciones con consecuencias para la taxonomía y el estado de conservación (Moodley et al., 2015).

Con el objetivo de conocer la filogenia del Petrel de Ainley y el Petrel de Townsend se utilizaron marcadores mitocondriales; y para examinar sus diferencias en posición trófica y segregación espacial se usaron análisis isótopos estables de carbono y nitrógeno. Los objetivos específicos de este trabajo fueron: 1) examinar los patrones de variación genética (haplotípica y nucleotídica) de los petreles de Isla Guadalupe a partir del análisis de secuencias de la región control, el citocromo b (Cyt *b*) y el citocromo oxidasa subunidad I (COI) del ADN mitocondrial con el fin de delimitar sus poblaciones; 2) determinar las relaciones filogenéticas de las poblaciones de petreles del género *Oceanodroma* distribuidas en las islas del Pacífico de la península de Baja California; 3) examinar la diferenciación en nicho isotópico entre las poblaciones de *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis* durante la temporada reproductiva.

La hipótesis central de este trabajo fue que existen diferencias genéticas consistentes entre las poblaciones de verano (*O. socorroensis*) e invierno (*O. cheimomnestes*) que las

constituya como clados independientes y que pueda fundamentar su separación como especies evolutivas diferentes.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

Isla Guadalupe y sus islotes fueron declarados Reserva de la Biósfera por su relevancia biológica y ecológica el 5 de junio del 2003. Se localiza a 260 km frente a las costas de Baja California, esta isla es de origen volcánico oceánico, con dimensiones aproximadas de 37 km de largo y hasta 8.5 km de ancho, y una topografía que varía desde el nivel del mar hasta 1.3 km de altitud. Isla Guadalupe presenta características muy importantes debido a su aislamiento de continente (Castro et al., 2005). Es considerada como un área de importancia para la conservación de las aves (AICA) catalogada bajo la categoría G-1 que comprende a los sitios que contienen al menos una población de una especie considerada como globalmente amenazada, en peligro o vulnerable de acuerdo a la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés). Particularmente, Isla Guadalupe y sus islotes son sitio de anidación y descanso de al menos 133 especies de aves, entre los que destacan el Albatros de Laysan (*Phoebastria immutabilis*), la Pardela mexicana (*Puffinus opisthomelas*), el Cormorán de Brandt (*Phalacrocorax penicillatus*) y dos especies de petreles (*O. socorroensis* y *O. cheimomnestes*). Del total de aves registradas para la reserva, 26 se encuentran bajo alguna categoría de riesgo de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010.

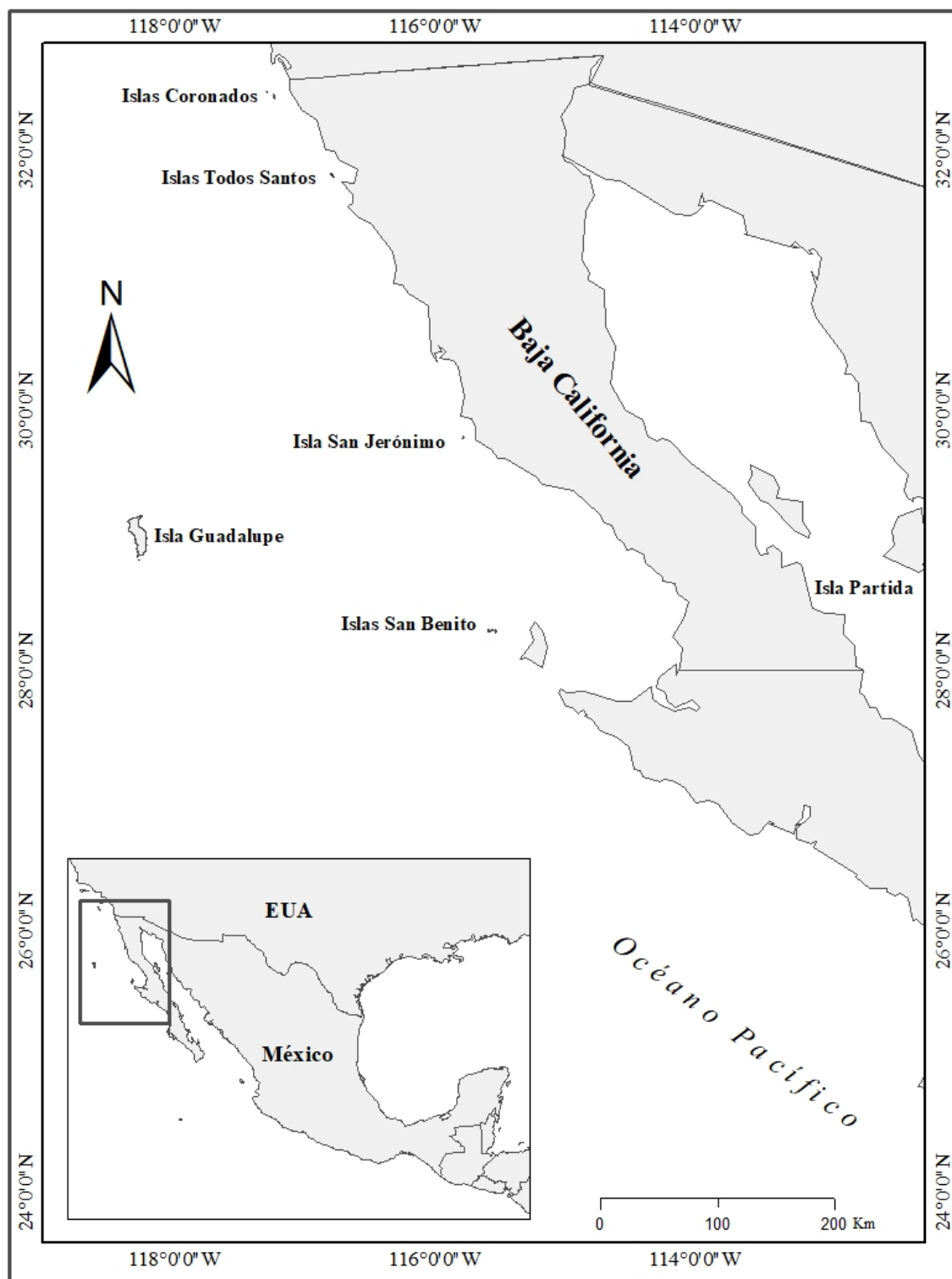


Figura 1. Localización de las 6 islas donde se recolectaron las muestras para este estudio.

2.2 Muestreo

Se realizaron varias expediciones a Isla Guadalupe durante las temporadas reproductivas de *O. socorroensis* y *O. cheimomnestes* de 2014 a 2016. Los islotes Morro Prieto y Zapato se visitaron a lo largo de la mayoría del ciclo anual para definir y corroborar las temporadas reproductivas descritas por Ainley (1980). Los individuos se capturaron con redes de niebla durante la noche, se anillaron con un anillo de acero inoxidable con una clave alfanumérica para la identificación individual; y se tomaron medidas morfométricas estándar y datos de la forma de la cola, esto último con el fin de saber si existen diferencias genéticas o de nicho isotópico entre grupos de distintos morfos. Su estatus reproductor fue confirmado mediante la revisión del parche de incubación y la presencia de polluelos en madrigueras.

Para determinar una separación de las temporadas reproductivas, se registró el número de nidos activos (con huevos, padres incubando o presencia de polluelos). Se tomó una pequeña muestra de sangre de individuos de cada especie (tabla 1) mediante la punción de la vena branquial con una aguja y utilizando un capilar. Una parte de la muestra fue transferida a papel FTA (~30 μ L) para llevar a cabo los análisis genéticos; y otra parte fue colocada inmediatamente en un tubo eppendorf y secada a 40°C, para el análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$). El mayor esfuerzo de captura se llevó a cabo en el islote Morro Prieto de donde se recolectaron la mayoría de las muestras.

Tabla 1. Localidades de recolecta.

Especie	Spp	Localidad de recolecta	Temporada de captura	Año	Origen	n
<i>O. leucorhoa</i>	<i>chapmani</i>	Islas San Benito, islas Coronados	Junio-octubre	2014	Sangre	1
<i>O. socorroensis</i>	-	Isla Guadalupe	Junio-agosto	2014-2016	Sangre	8
<i>O. cheimomnestes</i>	-	Isla Guadalupe	Enero-marzo	2014-2016	Sangre	3
<i>Oceanodroma sp.</i>	-	Isla Guadalupe	Octubre, abril y mayo	2014-2016	Sangre	1
<i>O. microsoma</i>	-	Isla Partida, islas San Benito	Mayo, julio y octubre	2014	Sangre	3
<i>O. melania</i>	-	Islas San Benito, islas Coronados	Junio-julio	2014 y 2016	Sangre	5
<i>O. homchroa</i>	-	Islas Todos Santos	Junio-julio	2016	Sangre	2
						4

Adicionalmente, se colectaron muestras de especies y subespecies del género *Oceanodroma* que anidan en 6 islas del Pacífico mexicano (Tabla 1, figura 1). También, se obtuvo información de secuencias de otras especies depositadas en GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank) para construir la filogenia del grupo (Anexo I).

2.3 Análisis molecular

2.3.1 Extracción de ADN

Las extracciones de ADN se realizaron a partir de sangre en papel FTA, siguiendo la metodología de sales (Aljanabi y Martinez, 1997). El ADN se obtuvo de 176 muestras de

individuos del género *Oceanodroma* en seis islas ubicadas en el Pacífico y Golfo de Baja California, México (Fig 1). Las reacciones en cadena de la polimerasa (PCR) se realizaron en volúmenes de 25 µl utilizando GoTaq® Green Master Mix (Promega), cada reacción se realizó junto con un control negativo y un control positivo.

2.3.2 Marcadores mitocondriales

Un fragmento de la región control del ADN mitocondrial (349 pb) se amplificó por PCR con los cebadores OcL61 (5'-CAGTAGCGGGGCGGCTYTATGTAT-3') (Smith y Friesen, 2007) y H521 (5'-GCCCTGACCGAGGAACCAGA-3') (Quinn y Wilson, 1993) bajo las siguientes condiciones: temperatura inicial de 94°C por 4 min. Después de la primera fase, los siguientes 35 ciclos de 94°C por 45 s, 62°C por 45 s, y una extensión a 72°C por 1 min. Finalmente, una extensión terminal a 72°C por 8 min. Un fragmento de Cyt b (478 pb) se amplificó con los cebadores sp-cytb-23L (5'-ATGGCCCCCAACCCYCGAAAATC-3') y sp-cytb-838H (5'-GGGATTGAGCGKAGGATGGC-3') (Wallace *et al.*, 2017) bajo las siguientes condiciones: temperatura inicial de 94°C por 4 min, después 35 ciclos de 94°C durante 45 s, 50°C por 1 min., y una extensión a 72°C por 1:30 min. Finalmente, una extensión terminal a 72°C por 8 min. Se amplificó un fragmento del COI (514 pb) con los cebadores R1 (5'-ACGTGGGAGATAATTCCAAT CCTG-3') y el FalcoFA (5'-TCAACAAACCACAAAGACATCGGCAC-3') (Kerr *et al.*, 2007; Johnsen *et al.*, 2010), este último no funcionó para algunas especies, por lo que se optó por diseñar un cebador más específico: OLEF1 (5'-AATCTACAATGTAATCGTCACT GCC C- 3'). Las condiciones fueron: temperatura inicial de 94°C por 1min. Después, los siguientes 35 ciclos de 94°C por 1 min., 58°C por 1:30 min., y una extensión a 72°C por 1:30 min. Finalmente

una extensión terminal a 72°C por 8 min. Los productos de PCR fueron confirmados mediante electroforesis en geles de agarosa al 1.5%, posteriormente fueron enviados a SeqXcel, Inc., San Diego, California, para su secuenciación. Las secuencias fueron revisadas y alineadas con el programa CLC MainWorkbench (Versión 6.7.1). Las secuencias limpias y revisadas se compararon con las secuencias de Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>, Anexo I).

2.4 Análisis de isótopos estables

En el laboratorio, las muestras de sangre seca se liofilizaron y trituraron, y se prepararon en alícuotas de 0.7-1.1 mg de polvo homogenizado para ser pesados en vasos de estaño. Posteriormente fueron enviadas a la Universidad de California en Davis, EUA (UC Davis Stable Isotope Facility) para ser procesadas. Las proporciones de isótopos estables de carbono (^{13}C) y nitrógeno (^{15}N) fueron medidas en un espectrómetro de masas de razones isotópicas (20-20 espectrómetro de masas, PDZEuropa, Scientific Sandbach, United Kingdom). Se realizó la combustión de las masas a CO_2 (bióxido de carbono) y N_2 (nitrógeno) a 1000°C en un analizador elemental en línea (PDZEuropa ANCA-GSL). Los gases fueron separados en una columna Carbosieve G (Supelco, Bellefonte, PA, USA) antes de introducirlo al espectrómetro de masas. Las razones de isótopos fueron comparadas con gases estándares (1.1237×10^{-2} para ^{13}C y 3.677×10^{-3} para ^{15}N) inyectados directamente dentro del espectrómetro de masas, antes y después de que se calcularan los valores promedios de las muestras. Los resultados de las abundancias isotópicas se expresan en notación δ como partes por mil (‰) de acuerdo a las normas internacionales V

Peedee belemnite (carbono) y AIR (nitrógeno). Los valores de δ se calcularon mediante la fórmula $\delta X(\text{‰}) = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] \times 1000$.

2.5 Análisis de datos

2.5.1 Variación genética

Los análisis estadísticos poblacionales fueron realizados en Arlequin (Excoffier y Schneider, 2005). La diversidad haplotípica H_s (Nei, 1987) y la diversidad nucleotídica π (Tajima, 1983) se calcularon para evaluar el nivel de variación intraespecífica.

2.5.2 Estructura genética poblacional

La estructura genética se determinó para las secuencias de la región control del ADN mitocondrial. Se indexó para Φ_{ST} y F_{ST} calculado por un análisis de varianza molecular (AMOVA) utilizando el programa Arlequin (Excoffier y Schneider, 2005). F_{ST} y Φ_{ST} fueron comparados mediante interacciones pareadas entre los individuos de invierno, los individuos de verano y los individuos que no fueron asignados a alguna temporada reproductiva. El modelo de sustitución que se utilizó fue Kimura 2-parámetros (Kimura, 1980). Se definió el parámetro de la forma de distribución gamma (α) a 0.27 establecido previamente en jModelTest (Posada y Crandall, 1998).

Para evaluar las relaciones evolutivas entre los haplotipos de las dos poblaciones de Isla Guadalupe y entre las diferentes especies de petreles del género *Oceanodroma*, se

construyó una red de haplotipos de red mediana (Bandelt, et al., 1999) en PopArt (<http://popart.otago.ac.nz/index.shtml>).

2.5.3 *Reconstrucción filogenética*

El modelo de evolución molecular fue seleccionado con jModelTest (Posada y Crandall, 1998). Para realizar el análisis filogenético, se incluyeron secuencias adicionales de otras especies del género *Oceanodroma* disponibles en la base de datos pública *GenBank* (Anexo I) para ser utilizadas como grupos externos. Para construir el árbol y estimar los tiempos de divergencia se utilizó el programa MEGA (Kumar, et al., 2016). Para calibrar el reloj molecular, se utilizaron los tiempos estimados por Wallace (2017) para la familia Hydrobatidae.

El porcentaje de divergencia genética entre poblaciones y dentro de poblaciones fue calculado mediante el modelo Kimura 2-parámetros en MEGA (Kimura, 1980; Kumar, et al., 2016) con una prueba estadística de soporte de 1,000 réplicas por bootstrap. Para este análisis, la separación de las poblaciones de Isla Guadalupe se realizó en tres grupos; en dos grupos se incluyeron a los individuos que se encontraban dentro de los picos de actividad en las temporadas reproductivas de invierno y verano, el tercer grupo fue de los individuos que se encontraban en los traslapes de temporadas reproductivas.

2.5.4 *Nichos isotópicos*

Los valores obtenidos de carbono (^{13}C) y nitrógeno (^{15}N) fueron analizados en el Departamento de Ecología Animal y Sistemática de la Universidad de Giessen, en

Alemania (Justus Liebig-Universität Gießen). Se utilizaron métricas cuantitativas de población derivadas de datos de isótopos estables para revelar aspectos clave de la estructura del nicho. Las métricas se adaptaron a partir de métricas a nivel de la comunidad desarrolladas originalmente por Layman (Layman et al., 2015) basado en la media de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis*.

La distancia media métrica al centroide (CD) se utilizó como medida de la diversidad trófica de la población. CD se calcula como la distancia media euclídea de cada individuo de una población al centroide $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ para esa población. El rango de nitrógeno (NR) y el rango de carbono (CR) de la población corresponden a la distancia entre los dos individuos con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ más altos y más bajos dentro de una población y proporcionan una indicación del rango total de nitrógeno y carbono explotado por una población. La media métrica de la distancia vecina más cercana (MNND) se puede utilizar para inferir la uniformidad trófica de la población. MNND se calcula como la media de las distancias euclidianas de cada individuo a su vecino más cercano en el espacio isotópico estable.

Todas las métricas fueron remuestreadas por bootstrap (10000 interacciones) basadas en el tamaño mínimo de la muestra en el conjunto de datos ($n = 22$) para permitir la comparación entre las poblaciones.

Se utilizó las Elipses Bayesianas de Isótopos Estables en R (SIBER por sus siglas en inglés, Jackson et al. 2011, 2012) para analizar la repartición de recursos (nicho espacial) y la especialización en los recursos (área del nicho) entre las especies. Se usó el área de la elipse

estándar (SEA) como una medida del nicho isotópico promedio de la población central que es robusto a la variación en el tamaño de la muestra (Jackson et al. 2011).

La elipse estándar se calcula a partir de la media de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del conjunto de datos de cada grupo. Los datos se simularon de tal manera que cada uno conforma un miembro de la comunidad a partir de su propia distribución normal multivariante independiente (Jackson, et al., 2011). Las elipses contienen aproximadamente el 40% de los datos y, por tanto, revela el nicho núcleo esperando que sea insensible al tamaño de la muestra. La versión corregida de la elipse de área estándar, denominado SEAc, se emplea para eludir el sesgo cuando el tamaño de las muestras son pequeñas (Jackson, et al., 2011).

3. RESULTADOS

3.1 Temporadas reproductivas

Petrel de Townsend *Oceanodroma socorroensis*. De acuerdo a la fenología reproductiva conocida para *Oceanodroma leucorhoa* (Rodewald, 2015), se estimaron los intervalos de los periodos de puesta, eclosión, y crianza. En esta especie la actividad inicia en promedio tres semanas antes de la puesta, donde los sitios de anidación son visitados por adultos para ocupar los nidos; el periodo de puesta dura un promedio de 69 días, la eclosión 66 días y el periodo de cría tiene una duración de 67 días (Rodewald, 2015). Con base en lo anterior, la temporada de reproducción de *O. socorroensis* inició la última semana de abril y terminó la primera semana de noviembre. La puesta comenzó a finales de mayo o principios de junio, la eclosión tuvo lugar entre finales de junio y finales de agosto; y el periodo de crianza de

finales de agosto a principios de noviembre (Figura 3). De acuerdo a las observaciones en campo, el pico de actividad fue de junio a octubre, con un mayor registro de nidos en octubre, donde se encontraban polluelos en etapa avanzada, con porcentajes de cobertura de plumas que iban del 60 al 80%, incluso algunos con rectrices y plumas de vuelo completas (Figura 3).

Petrel de Ainley *Oceanodroma cheimomnestes*. Para esta especie, se estimó que la temporada reproductiva comienza en la segunda semana de noviembre con el arribo de los adultos a los islotes. La puesta inicia en las últimas dos semanas de diciembre terminando a mediados y finales de febrero; la eclosión tiene lugar desde finales de enero hasta la tercera semana de marzo; y la temporada de cría abarca entre finales de marzo y mediados de junio (Figura 3). En campo, se registró actividad desde finales de diciembre, donde se encontraron algunos huevos en los islotes, prolongándose hasta marzo, en este último mes hubo registro de polluelos con plumón y algunos con rectrices y plumas de vuelo completas; en abril se encontraron pocos polluelos en los nidos. La mayor actividad se registró de enero a marzo.

Se registró la recaptura de 3 individuos, lo cual es evidencia de que algunas aves visitan los sitios de anidación durante ambas temporadas reproductivas. Con relación a las variantes de la cola, se registró el morfo de 32 individuos; en invierno 82% de las aves presentó forma bifurcada y 18% la forma de abanico, en verano la proporción fue de 80% con cola bifurcada y 20% con forma de abanico (Figura 2). Los individuos que presentan esta última forma son menos abundantes, pero ambas variantes se encuentran tanto en la temporada de invierno como en la de verano. En el estudio filogenético y de diferenciación genética entre los morfos no pudo llevarse a cabo al no obtener muestras suficientes de cada grupo.

En el mes de septiembre y noviembre no fue posible subir a los islotes debido a las condiciones poco favorables en el mar, por lo que no puede descartarse la presencia de individuos de estas especies y de actividad reproductiva.



Figura 2. Morfos de cola presentes en las poblaciones de petreles de invierno (*O. cheimomnestes*) y verano (*O. socorroensis*) que anidan en los islotes de Isla Guadalupe, México. Se observa la forma bifurcada (izq.) y la forma de abanico (der.).

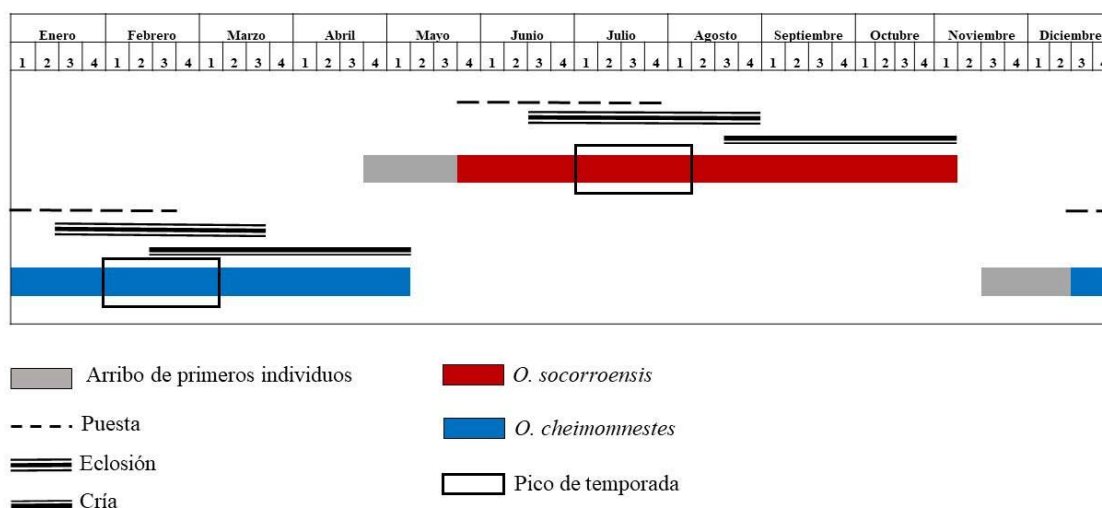


Figura 3. Cronología reproductiva de las poblaciones de petreles *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis* que anidan en los islotes de Isla Guadalupe, México durante las temporadas reproductivas 2015-2017.

3.2 Variación genética

Para la región control se identificaron 29 haplotipos, en 76 individuos que comprenden a las dos poblaciones de petreles de Isla Guadalupe. Los 12 sitios polimórficos fueron encontrados en un fragmento de 349 pb, el cual presentó 15 transiciones y cero transversiones. La composición nucleotídica para *O. cheimomnestes* fue de: C=29.14%, T=25.41%, A=28.20% y G=17.26% y para *O. socorroensis* fue de: C=29.34%, T=25.20%, A=28.35% y G=17.10%. El haplotipo más común y compartido en ambas temporadas fue el GPE01 seguido de GPE02. Se encontraron un total de 17 haplotipos únicos, de los cuales nueve se presentaron en verano y ocho en invierno (Tabla 2). Los índices de diversidad fueron similares entre ambas poblaciones (Tabla 3).

Tabla 2. Sitios variables a través de 29 haplotipos de la región control de las dos poblaciones de petreles que anidan en los islotes en Isla Guadalupe México. El sitio variable se refiere a la posición del nucleótido en la secuencia. Los puntos indican identidad con el haplotipo AA. La frecuencia de cada haplotipo se presenta por mes.

Haplotipo	Sitios variables												Frecuencia por mes							
													Feb	Mar	Abr	May	Jul	Ago	Oct	Total
	8	7	3	8	2	1	3	6	3	4	0	4								
GPE01	G	G	T	C	C	A	C	A	C	C	A	G	4	6	1			2	1	14
GPE02	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.				2	1	7	3	13
GPE03	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.				2	1	2		5
GPE04	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	2	4					1	7
GPE05	.	.	C	T	.	.	.	.	.	.	.	.	3	1					1	5
GPE06	.	A	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.				1	1			2
GPE07	.	.	.	T	.	.	.	.	T	.	.	.	3	1						4
GPE08	.	.	.	T	.	.	.	.	.	T	.	.	1							1
GPE09	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	A	2							2
GPE10	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A				1		1		2
GPE11	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.				1				1
GPE12	.	A	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.				1				1
GPE13	A	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.				1				1
GPE14	.	A	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.					1			1
GPE15	.	.	.	T	.	.	.	G	.	.	.	.		1						1
GPE16	.	A	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	1							1
GPE17	.	.	C	T	.	.	.	.	.	.	.	A	1						1	2
GPE18	.	A	.	.	.	.	.	G	T	.	.	.					1			1
GPE19	.	A	C	T	.	.	.	.	.	.	.	.							1	1
GPE20	A	.	.	T	.	.	.	G	.	.	.	.		2						2
GPE21	A	.	C	T	.	.	.	.	.	.	.	.							1	1
GPE22	.	A	C	.	T	.	.	.	.	.	.	.					1			1
GPE23	.	A	.	.	.	G	.	.	.	.	.	A							1	1
GPE24	.	A	C	.	.	G	.	.	.	.	.	.					1			1
GPE25	.	A	C	.	.	.	.	.	.	.	.	A				1				1
GPE26	A	A	C	T	.	.	.	.	.	.	.	.		1						1
GPE27	.	A	C	T	.	.	.	G	.	.	.	.	1							1
GPE28	.	A	.	.	.	G	T	.	.	.	.	A					1			1
GPE29	.	A	.	.	.	.	.	G	.	.	.	A					1			1

Tabla 3. Índices de diversidad genética de la región control en las dos poblaciones de petreles que anidan en los islotes en Isla Guadalupe, México. El número de haplotipos son los presentes en cada temporada reproductiva. H_s y π indican la diversidad haplotípica y nucleotídica respectivamente. El tercer grupo de la columna de especie, corresponde a los individuos que se capturaron en los traslapes de temporadas y que no fueron asignados a ningún grupo.

Este estudio					Taylor et al., 2017			
Especie	n	# Hap	HS	π	n	# Hap	HS	π
<i>O. cheimomnestes</i>	34	12	0.86 ± 0.037	0.005 ± 0.003	24	14	0.91 ± 0.05	0.005 ± 0.003
<i>O. socorroensis</i>	31	18	0.89 ± 0.048	0.006 ± 0.004	18	13	0.95 ± 0.04	0.012 ± 0.007
No asignados	11	9	0.96 ± 0.051	0.006 ± 0.004	-	-	-	-

3.3 Estructura genética poblacional

La estimación de ϕ_{ST} fue significativa entre *O. socorroensis* y *O. cheimomnestes* (0.25 $p < 0.005$), pero no entre los individuos sin asignar y *O. socorroensis*. La estimación global de ϕ_{ST} fue significativa (0.20 $p < 0.005$). Los valores de F_{ST} fueron bajos pero significativos (0.08 $p < 0.005$) entre *O. socorroensis* y *O. cheimomnestes* pero al igual que la anterior, no fue significativo entre *O. socorroensis* y los individuos sin asignar (Tabla 3).

Tabla 4. Estimaciones de F_{ST} (arriba de la diagonal) y ϕ_{ST} (debajo de la diagonal) para las secuencias de la región control de las dos poblaciones de petreles que anidan en los islotes en Isla Guadalupe, México.

	n	<i>O. cheimomnestes</i>	<i>O. socorroensis</i>	Sin asignar
<i>O. cheimomnestes</i>	34		0.085	0.063
<i>O. socorroensis</i>	31	0.25		-0.017
Sin asignar	11	0.26	-0.048	

Una red de haplotipos de unión mediana (Figura 4) ilustra que la mayoría de los haplotipos de ambas poblaciones de Isla Guadalupe se encuentran dentro de una sola sustitución de nucleótidos de otro haplotipo. El patrón que se percibe es una separación incipiente, más no una polarización que indique la separación de especies completas. La red de haplotipos entre las especies de Isla Guadalupe y las subespecies *O. leucorhoa chapmani* y *O. leucorhoa leucorhoa*, se observa una separación entre las dos poblaciones de Isla Guadalupe de las subespecies, aunque tampoco se aprecia una polarización completa (Figura 5).

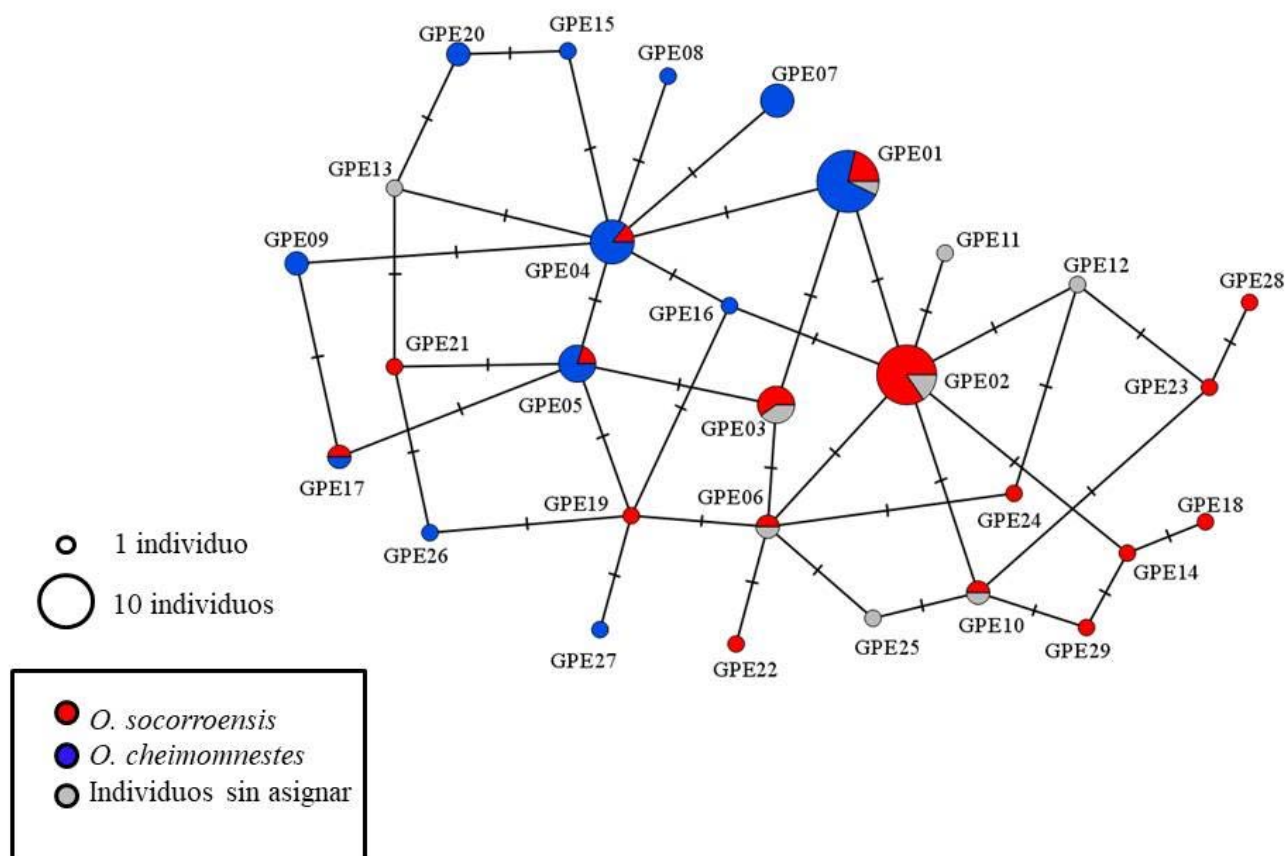


Figura 4. Red de haplotipos de união mediana para las dos poblaciones de petreles que anidan en los islotes en Isla Guadalupe, México, basada en 349 pb de la región control del ADN mitocondrial.

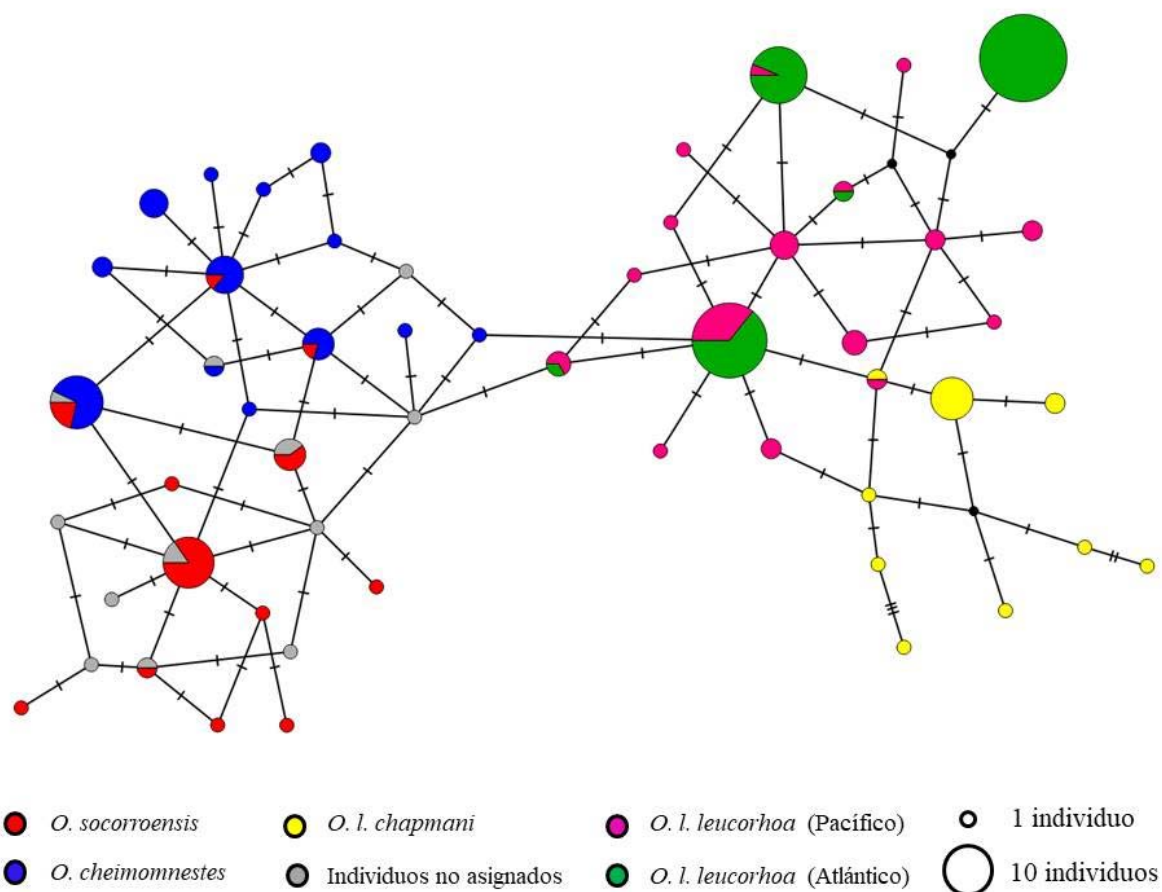


Figura 5. Red de haplotipos de unión mediana para el complejo de *O. leucorhoa* basada en un fragmento de 349 pb de la región control del ADN mitocondrial.

3.4 Reconstrucción filogenética

El modelo de tiempo general reversible (GTR+G+I) fue determinado bajo el criterio de Akaike para los tres genes que se utilizaron. Los análisis de Máxima Verosimilitud y filogenética Bayesiana basado en el fragmento de la región control conforman un clado monofilético que incluye a las subespecies de *O. leucorhoa* (*O. l. chapmani* y *O. l. leucorhoa*) y las dos especies reconocidas para Isla Guadalupe (*O. cheimomnestes* y *O. socorroensis*), con un soporte del 96% (Figura 6). De acuerdo al COI, todas las subespecies de *O. leucorhoa* se separan de *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis*, quedando estas dos últimas en un clado como conspecíficas (Figura 7). En el caso del *Cyt b*, se obtuvo una topología similar al COI: las dos poblaciones de Guadalupe se agruparon juntas, mientras que las subespecies *O. l. chapmani* y *O. l. leucorhoa* se posicionaron juntas en otro clado (Figura 8). En los tres árboles filogenéticos, los clados a nivel de especie tienen un soporte mayor al 90%. La referencia de las muestras se encuentra detallada en el Anexo I.

Se estimaron los tiempos de divergencia con el *Cyt b* y se compararon con los estimados por Wallace, et al., 2017. El grupo que contiene a las especies y subespecies de *O. leucorhoa* comenzó su divergencia hace 1.92 millones de años, en cuanto a las especies de Guadalupe, tienen una reciente separación estimada en 0.08 millones de años (Tabla 5).

Para el estudio filogenético, no se realizó una separación considerando la diferencia en la morfología de la cola debido a que no se obtuvieron muestras suficientes de sangre para efectuar esta prueba.

Tabla 5. Tiempo hasta el ancestro común más reciente estimado en MEGA (versión 7.0) para los clados del árbol filogenético de *Cyt b*.

Clado	Especies	Tiempo de divergencia	Referencia
A	Familia Hydrobatidae	7.56-16.44 Ma	Wallace et al., 2017
A	Familia Hydrobatidae	8.41 Ma	Este estudio
B	<i>O. leucorhoa</i> , <i>O. cheimomnestes</i> , <i>O. socorroensis</i>	1.92 Ma	Este estudio

Las comparaciones entre pares revelan que para la región control las distancias genéticas van de un intervalo del 0.7 al 19%. Las distancias entre especies varían de 8.4 a 19% y entre subespecies de 0.7 a 1.6%. Dentro de cada especie o subespecie, las distancias varían de 0.1 a 0.8% (Tabla 6). De acuerdo al *Cyt b*, las distancias entre especies varían de 8.2 a 14.2% y entre subespecies de 0.2 a 3.9% (Tabla 7). Las distancias genéticas en el COI están entre 0.8 a 15.3% entre especies y entre subespecies de 0 a 2.1%; para este gen, las distancias entre las especies que anidan en Isla Guadalupe fueron nulas (Tabla 8).

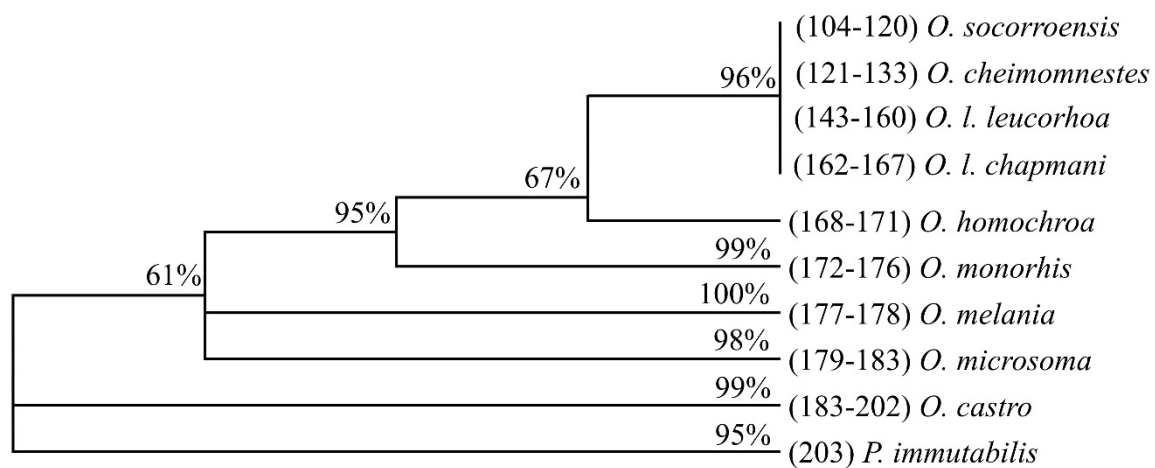


Figura 6. Árbol de máxima verosimilitud derivado de la región control que representa las relaciones filogenéticas entre especies y subespecies de petreles de tormenta de la familia Hydrobatidae.

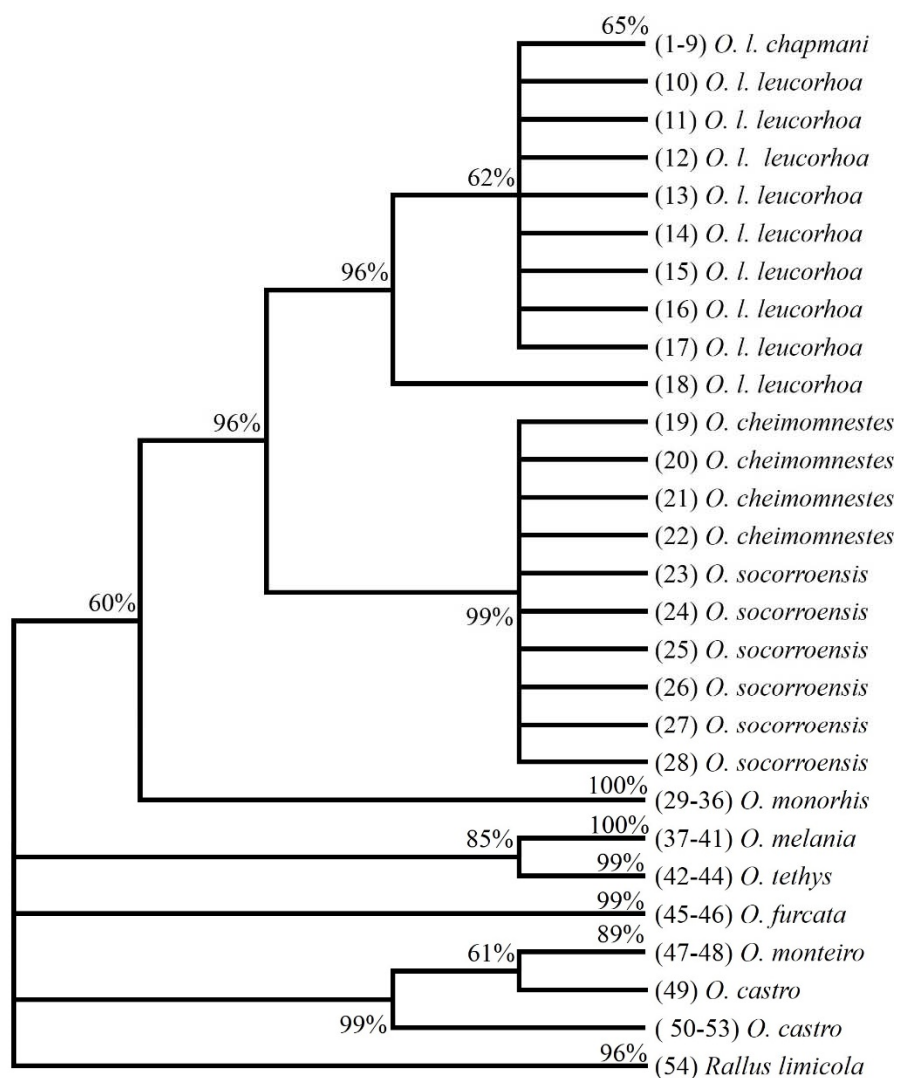


Figura 7. Árbol de máxima verosimilitud derivado del COI que representa las relaciones filogenéticas entre especies y subespecies de petreles de tormenta de la familia Hydrobatidae.

Tabla 6. Distancias genéticas entre pares de poblaciones para la región control.

Región control	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1 <i>O. socorroensis</i>									
2 <i>O. cheimomnestes</i>	0.007								
Individuos sin									
3 asignar	0.006	0.008							
4 <i>O. l. chapmani</i>	0.016	0.016	0.016						
5 <i>O. l. leucorhoa</i>	0.016	0.015	0.016	0.011					
6 <i>O. homochroa</i>	0.100	0.100	0.100	0.109	0.100				
7 <i>O. monorhis</i>	0.091	0.087	0.091	0.092	0.088	0.145			
8 <i>O. melania</i>	0.095	0.095	0.095	0.099	0.100	0.154	0.142		
9 <i>O. microsoma</i>	0.119	0.119	0.119	0.134	0.128	0.176	0.163	0.084	
10 <i>O. castro</i>	0.147	0.148	0.146	0.144	0.139	0.190	0.149	0.124	0.135

Tabla 7. Distancias genéticas entre pares de poblaciones para el Cyt b.

Cyt b	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 <i>O. socorroensis</i>												
2 <i>O. cheimomnestes</i>	0.002											
3 <i>O. l. chapmani</i>	0.036	0.036										
4 <i>O. l. leucorhoa</i>	0.039	0.038	0.009									
5 <i>O. t. kelsalli</i>	0.117	0.118	0.134	0.124								
6 <i>O. t. thetys</i>	0.120	0.120	0.136	0.126	0.003							
7 <i>O. homochroa</i>	0.114	0.114	0.123	0.125	0.138	0.139						
8 <i>O. monorhis</i>	0.085	0.085	0.083	0.088	0.118	0.121	0.106					
9 <i>O. melania</i>	0.112	0.111	0.117	0.115	0.105	0.109	0.135	0.120				
10 <i>O. microsoma</i>	0.112	0.113	0.120	0.119	0.068	0.072	0.130	0.113	0.085			
11 <i>O. castro</i>	0.125	0.125	0.127	0.133	0.127	0.130	0.133	0.130	0.142	0.127		
12 <i>O. furcata</i>	0.106	0.105	0.113	0.111	0.119	0.122	0.131	0.119	0.110	0.105	0.123	
13 <i>O. tristrami</i>	0.086	0.087	0.083	0.088	0.125	0.128	0.091	0.082	0.116	0.118	0.128	0.119

Tabla 8. Distancias genéticas entre pares de poblaciones para el COI.

COI	1	2	3	4	5	6	7	8
1 <i>O. socorroensis</i>								
2 <i>O. cheimomnestes</i>	0.000							
3 <i>O. l. chapmani</i>	0.021	0.021						
4 <i>O. tethys</i>	0.102	0.101	0.106					
5 <i>O. monorhis</i>	0.112	0.112	0.108	0.124				
6 <i>O. melania</i>	0.139	0.138	0.138	0.088	0.133			
7 <i>O. castro</i>	0.127	0.127	0.125	0.129	0.144	0.148		
8 <i>O. monteiroi</i>	0.132	0.132	0.130	0.129	0.144	0.149	0.008	
9 <i>O. furcata</i>	0.119	0.119	0.117	0.106	0.153	0.131	0.125	0.125

3.5 Nichos isotópicos

Los valores de isótopos estables indican que los individuos de la población de invierno (*O. cheimomnestes*) tienen una mayor amplitud en el rango de $\delta^{13}\text{C}$, lo cual sugiere una distribución tanto en aguas pelágicas como costeras, utilizando un mayor intervalo de condiciones oceanográficas. Mientras que los individuos de la población de verano (*O. socorroensis*) presentaron una mayor amplitud en el nivel trófico indicado por los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 9 y figura 9).

El espacio del nicho isotópico varió entre las dos poblaciones, la probabilidad de traslape entre los nichos isotópicos fue muy baja (0.4%). Asimismo, el área del nicho isotópico fue similar entre las poblaciones (0.6236).

En relación a las métricas de nicho isotópico, la especie de *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis* tienen los mismos valores de MNND lo que significa que se encuentran en las mismas posiciones tróficas de la cadena alimentaria. El valor de NR para *O. socorroensis* nos dice que esta población agrega nuevas especies en su dieta que aumentan la diversidad

trófica. Los valores de CR reflejan que la especie de invierno tiene múltiples recursos basales, lo que nos dice que esta especie se alimenta tanto cerca de la costa como en sitios pelágicos (tabla 9). El valor de SEA nos muestra el área total del nicho ocupado por *O. socorroensis* es mayor que *O. cheimomnestes* lo que se relaciona con su distribución en aguas tanto pelágicas como costeras (Tabla 10, figura 11).

Tabla 9. Valores de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en las poblaciones de petreles que anidan en los islotes de Isla Guadalupe, México durante la temporada reproductiva 2016.

Especie	Temporada	n	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
			Media +- error estándar	Máx.	Min.	Media +- error estándar	Máx.	Min.
<i>O. cheimomnestes</i>	Invierno	13	-19.98 ± 0.75	-21.46	-19.17	16.13 ± 0.53	17.39	15.62
<i>O. socorroensis</i>	Verano	9	-20.42 ± 0.32	-20.99	-20.03	15.39 ± 0.79	16.11	13.75

Tabla 10. Métricas de nicho isotópico para *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis* en los islotes de Isla Guadalupe, México, durante la temporada reproductiva del 2016.

Siglas	Descripción	<i>Oceanodroma cheimomnestes</i>	<i>Oceanodroma socorroensis</i>
LOC	Ubicación del centroide	-19.88, 16.13	-20.42, 15.39
SEA	Área de la elipse estándar (ancho del nicho isotópico)	0.72	0.47
SEAc	Corrección para el tamaño de muestra	0.78	0.54
NR	Longitud trófica (rango $\delta^{15}\text{N}$)	1.77	2.36
CR	Diversidad de los recursos basales ($\delta^{13}\text{C}$)	2.29	0.96
CD	Distancia promedio del centroide	0.74	0.68
MNND	Distancia promedio del vecino más cercano	0.30	0.30

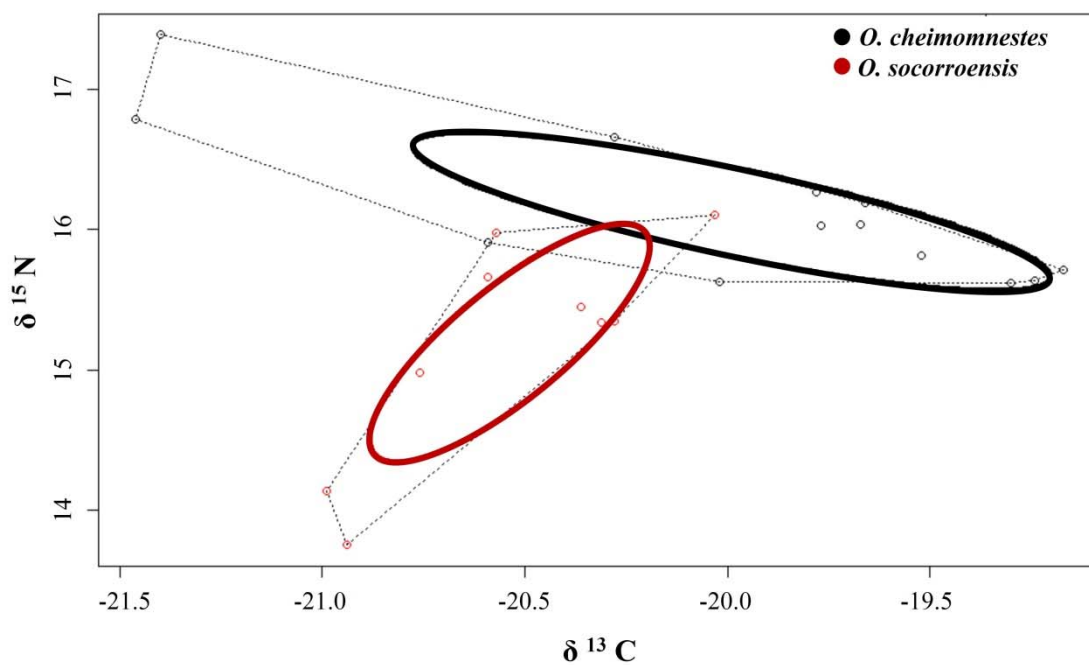


Figura 9. Espacio del nicho isotópico de las dos poblaciones de petreles en los islotes de Isla Guadalupe, México, durante la temporada reproductiva 2016. Se muestran los valores de los isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y las áreas de las elipses corregidas por tamaños de muestra pequeños (SEAc).

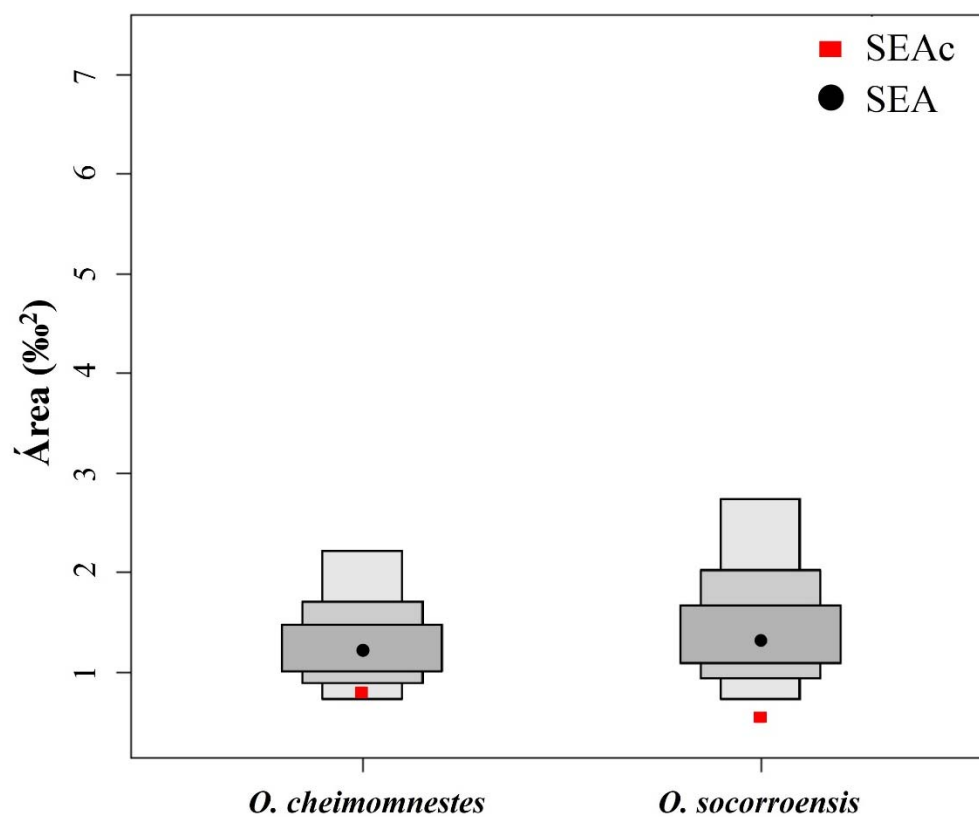


Figura 10. Medidas de incertidumbre y tendencia central de las áreas de las elipses estándar bayesianas (SEAc corregido para muestras pequeñas) basadas en 100 000 interacciones. Se muestran los intervalos de credibilidad de 95, 75 y 50% desde el gris más claro al gris más oscuro, respectivamente.

4. DISCUSIÓN

4.1 Temporadas reproductivas

En este trabajo se determinó que la temporada reproductiva de *O. cheimomnestes* comprende de diciembre a mayo, mientras que *O. socorroensis* de mayo a noviembre. Estos resultados discrepan con las temporadas establecidas por Ainley (1980), ya que durante sus estudios, él clasificó a los individuos capturados de octubre a abril como la población de invierno (*O. cheimomnestes*) y a los individuos que colectó de mayo a septiembre como la población de verano (*O. socorroensis*). Aunque su muestra también contenía individuos de cada mes del año, es muy probable que en su trabajo haya considerado aves de verano como unas de invierno y viceversa, dados los tiempos de las temporadas reproductivas establecidos en este trabajo. Por ejemplo, Ainley reportó que la eclosión de *O. socorroensis* ocurría de finales de mayo a finales de junio, lo que difiere con nuestros resultados donde se registró la etapa de eclosión de finales de junio hasta agosto. Sin embargo, se tiene que considerar que existen anomalías en las condiciones oceánicas que afectan la fenología reproductiva en aves marinas que pudieran provocar que se adelanten o atrasen las temporadas (Bedolla, et al., 2017). Es por eso, que se tomó en cuenta sólo los registros de este estudio para la división de las temporadas reproductivas entre ambas poblaciones, siendo el primer paso a definir antes de comenzar a hacer los análisis.

Durante el muestreo en campo, uno de los obstáculos fue la identificación de los individuos ya que no existe gran variación de los caracteres morfométricos entre las poblaciones de *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis*. Incluso, al principio del estudio, de acuerdo a los

resultados genéticos preliminares y recapturas de petreles con presencia en ambas temporadas, se planteó un escenario hipotético con la presencia de una sola población, que estuviera reproductiva todo el año. Sin embargo, la fenología de cada especie sigue un orden muy claro durante cada temporada (puesta, eclosión y crianza) y las recapturas fueron un indicador muy ambiguo. Esto evidencia que efectivamente hay una segregación en los tiempos reproductivos de cada población. En estudios realizados en priones (*Pachyptila belcheri*, *Pachyptila desolata*) y petreles (*Halobaena caerulea*) que han evolucionado de manera simpátrica, se demuestra que las aves marinas utilizan estrategias que les permiten coexistir y compartir hábitats tan pequeños como las islas, esto mediante la segregación en los tiempos de muda, las zonas de forrajeo y la época reproductiva (Quillfeldt, et al., 2015).

En cuanto a las recapturas, las aves no presentaron parches de incubación por lo que pudieron haber sido visitantes ocasionales. Se sabe que algunos petreles visitan las islas durante las temporadas no reproductivas, especialmente los más jóvenes (Quillfeldt, et al., 2015).

4.2 Variación genética

De acuerdo con los índices de diversidad global, ambas poblaciones de Isla Guadalupe muestran una alta diversidad haplotípica y una baja diversidad nucleotídica, lo cual puede indicar un escenario demográfico de un cuello de botella seguido por una expansión demográfica. Por otro lado, la red de haplotipos no refleja ese patrón. La red muestra una temprana separación dada por la cronología reproductiva y evidencia de flujo de genes

entre *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis*. Estos resultados son similares a los de Bicknell (2012) donde encontró que existe evidencia de flujo de genes entre poblaciones de *O. l. leucorhoa* del Atlántico y el Pacífico, estos patrones evidencian que los linajes no se han separado por completo para el complejo *O. leucorhoa*. En el caso del *Cyt b* se encontraron 3 haplotipos de los cuales sólo 1 fue previamente identificado para *O. cheimomnestes* (Wallace et al., 2017). De los haplotipos encontrados para la región control, no se sabe cuántos de estos están reportados en Taylor, et al., 2017 ya que no han sido publicados en Genbank. Taylor muestra una muy alta diversidad nucleotídica para la población de *O. socorroensis* con un numero de muestra mucho menor que en este estudio, esto puede deberse a que incluyeron secuencias utilizadas por Wallace, et al., 2017, el cual tenía un individuo mal identificado. Para esto, se procedió a revisar las secuencias utilizadas por Wallace, et al., 2017 y se encontró que se trataba de una identificación errónea de la especie y que el haplotipo de dicho individuo pertenecía a la subespecie *O. leucorhoa leucorhoa*.

4.3 Estructura genética poblacional

Los análisis de estructura genética poblacional a partir de la región control mostraron una diferenciación entre *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis* ($\Phi_{ST}=0.25$ y $F_{ST}= 0.08$ $p<0.005$). Los resultados son consistentes con Taylor (2017) donde también encontró una fuerte estructura genética entre poblaciones de *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis* ($\Phi_{ST}=0.27$ y $F_{ST}= 0.06$ $p<0.001$). Taylor infirió que las diferencias eran congruentes con las observadas en la morfología y comportamiento de cada población, por lo tanto sugirió que fueran manejadas como dos unidades distintas.

En otros resultados obtenidos mediante marcadores moleculares, Bicknell (2012), encontró una débil estructura genética entre las poblaciones de *O. l. leucorhoa* del Atlántico y del Pacífico, con dieciocho loci de microsatélites (figura 11). Por otro lado, Taylor (2017) quién incluyó los datos de Bicknell (2012), más muestras de *O. chapmani* y las dos especies de Isla Guadalupe (antes consideradas subespecies de *O. leucorhoa*), encontró que el número más probable de poblaciones genéticas inferidas es de sólo dos; uno correspondía a las dos poblaciones de Guadalupe y el otro al resto de las especies que conformaban el complejo *O. leucorhoa* (figura 12). Esto no es comparable con el estudio de Bicknell ya que fue inferido por un menor loci de microsatélites (6 loci), si se hubiera considerado el mismo número (18 loci), esperaríamos tener al menos 3 grupos. Sin embargo, los análisis realizados por estos Taylor (2017) en el programa STRUCTURE utilizando marcadores nucleares tampoco separan a las poblaciones de Guadalupe en dos grupos. Por lo tanto, de acuerdo a lo analizado aquí, se considera que las diferencias observadas son dadas por las frecuencias de los haplotipos, ya que los más comunes GPE01 y GPE02 se distribuyen en invierno y verano respectivamente. En otros estudios con marcadores mitocondriales, también se ha encontrado estructura genética entre poblaciones de subespecies de petreles aun cuando se tiene evidencia de flujo génico (Bicknell et al., 2012; Cagnon et al., 2004).

Una de las ventajas que se tiene, es que los marcadores moleculares que se han empleado para el estudio de estas especies han sido tanto nucleares como mitocondriales; diferentes genes acumulan mutaciones a diferentes tasas. Por una parte tenemos el ADN mitocondrial que cuenta con genes muy conservados que nos permiten seguir el linaje a una escala de tiempo mayor y por otro lado los microsatélites que con su naturaleza son altamente polimórficos ideales para estudios de diversidad y parentesco entre grupos en una escala de

tiempo más reciente. Sin embargo, tienen la desventaja de que tienen una reproductibilidad comprometida entre estudios debido a sus complejos mecanismos de mutación.

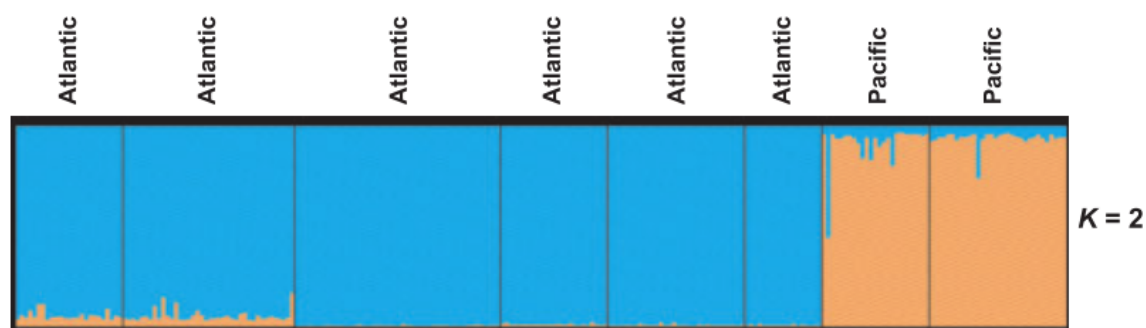


Figura 11. Número de grupos estimado por Bicknell (2012) con 18 loci de microsatélites en STRUCTURE para las poblaciones *O. l. leucorhoa* del Atlántico y del Pacífico.

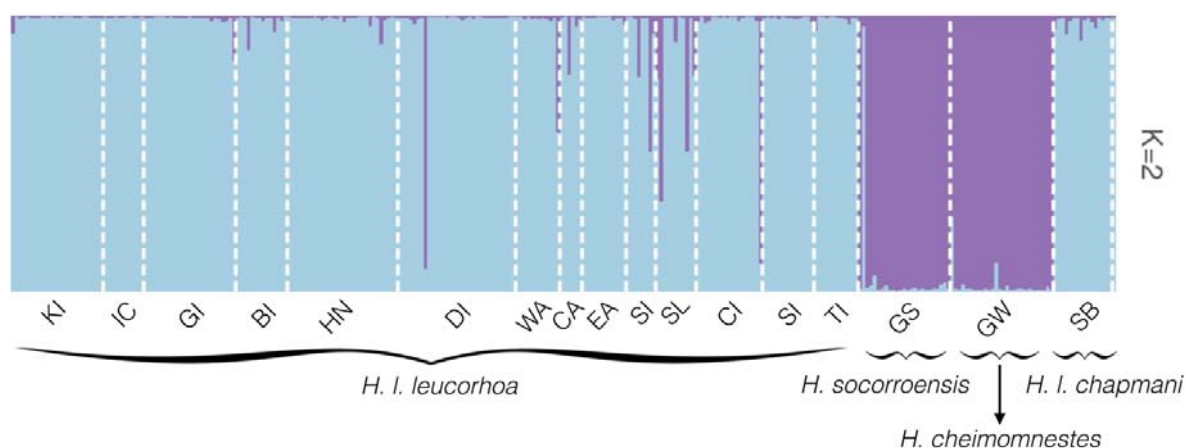


Figura 12. Grupos estimados por Taylor (2017) con 6 loci de microsatélites en STRUCTURE para las poblaciones de *O. l. leucorhoa* (incluidas Atlántico y Pacífico, del estudio de Bicknell, 2012), *O. socorroensis*, *O. cheimomnestes* (antes subespecies de *leucorhoa*) y *O. l. chapmani*.

4.4 Reconstrucción filogenética

Los árboles filogenéticos indican que los linajes del complejo *O. leucorhoa* no se han segregado completamente dejando a las especies *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis* en un mismo clado para los tres genes analizados. Al comparar las distancias genéticas entre las poblaciones de Isla Guadalupe para la región control, éstas no se encuentran dentro del rango que existe entre especies de petreles reconocidas (8.4-19%). Para el COI y el *Cyt b* las distancias genéticas que se obtuvieron entre especies fueron en promedio de 12.2% y 11.7% respectivamente. Sin embargo, las distancia entre estas dos poblaciones fueron de 0% para el *Cyt b* y de 0.2% para el COI. Wood (2016) propuso elevar a categoría de especie a *Pterodroma macroptera gouldi* donde estimó que las distancias genéticas en promedio entre especies de Petreles fue del 7.1% para COI y el 6.24% para el *Cyt b*. En este estudio, *P. m. gouldi* mostró una distancia del 1.65% con respecto a otros grupos de subespecies. Por otro lado, Wallace et al., (2017) también encontró que el complejo *O. leucorhoa* (*O. l. leucorhoa*, *O. l. chapmani*, *O. socorroensis* y *O. cheimomnestes*) es monofilético, aunque un individuo de verano no se agrupaba con el resto. Para esto, se procedió a revisar la secuencia que estaba fuera del grupo y se encontró que se trataba de una identificación errónea de la especie y que el haplotipo de dicho individuo pertenecía a la subespecie de *O. leucorhoa leucorhoa*. Además, Wallace et al., (2017) sólo incluyó dos secuencias de cada especie (*O. socorroensis* y *O. cheimomnestes*) para reconstruir el árbol filogenético. Nuestros datos genéticos demuestran que *O. socorroensis* y *O. cheimomnestes* no cuentan con una distancia genética suficiente que las posicione a nivel de especie y que los árboles las agrupan en un mismo clado monofilético. Este estudio resulta contener información más confiable por tener un mayor número de muestras y realizar las

observaciones en campo que nos permitieron asegurar una separación de las temporadas reproductivas de *O. l. socorroensis* y *O. l. cheimomnestes*.

4.5 Nichos isotópicos

Los radios isotópicos se compararon entre las poblaciones de verano e invierno respectivamente, con el fin de obtener una visión de la distribución de cada especie durante los viajes de alimentación. Para evaluar los radios isotópicos, se utilizó la sangre de las aves y las muestras fueron tomadas durante el periodo de puesta y eclosión lo que nos da una ventana de información del inicio de la temporada reproductiva. Aunque estas especies son difíciles de diferenciar en campo, nuestros resultados demuestran que existe una segregación en el nicho isotópico y sugiere un grado de especialización en las regiones correspondientes a cada especie. Los valores isotópicos del Petrel de Ainley nos dicen que esta especie se mueve a través de un mayor gradiente de temperaturas y que el Petrel de Townsend quien anida en verano tiene una distribución más restringida. La distancia de la costa y la profundidad influyen en ambos valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, aumentando con la distancia de la costa y disminuyendo en la profundidad de una manera no lineal (Quillfeldt et al., 2015). Dado que la temperatura juega un papel importante en la distribución de los recursos del mar, este se puede reflejar en la separación de nichos sugiriendo el aislamiento reproductivo por el ambiente (Quillfeldt et al., 2015). En este caso, la población de verano se tiene que desplazar a distancias mayores en sus viajes de alimentación durante la temporada reproductiva, hacia aguas más frías y por ende, mayor productividad.

En especies de aves marinas estrechamente relacionadas, se sabe que modifican su ecología de forrajeo como una estrategia que permite su segregación ecológica (Cherel et al., 2016). En el caso de la segregación de las poblaciones de Guadalupe, surge la hipótesis de que esta separación pudiera deberse a una estrategia que les permite al grupo de invierno reproducirse, mientras el grupo de verano está migrando para reponer energías de la reproducción y para la muda de plumas que también requiere un gasto energético considerable para las aves. Se necesita hacer estudios futuros para conocer qué factores pudieran estar ocasionando esta segregación, como por ejemplo la reducción de su hábitat a consecuencia de los gatos introducidos, y la competencia interespecífica por los sitios de anidación ya que estos se encuentran reducidos a los islotes y en ocasiones, las madrigueras son utilizadas por otras especies como alcuelas, pardelas y mérgulos.

4.6 Manejo de las poblaciones de *O. socorroensis* y *O. cheimomnestes*

Existen muchos conceptos de especie, desde el tipológico, el biológico, nominalista, el concepto evolutivo entre otros, donde varios autores han buscado la manera de explicar el significado de una especie. Sin embargo, la definición de Wiley (Wiley, 1978, 1981) probablemente es la más completa, la cual indica que “*una especie evolutiva es un linaje simple de poblaciones ancestrales-descendientes que mantienen su identidad de otros linajes y que tienen sus propias tendencias evolutivas y destinos históricos*”. En primer lugar, alude a la diagnosticabilidad de las especies para que estas tengan existencia. El segundo aspecto, considera el destino histórico, el cual hace referencia al futuro de la especie. El destino histórico obedece a una entidad real de las especies cuya principal aplicabilidad se encuentra en los inicios de la cladogénesis (Haro, 1999). El destino de una

población en proceso de especiación puede seguir dos caminos; (1) debilitar sus relaciones reproductivas hasta producir una ruptura permanente entre la población y el resto de la especie siguiendo una tendencia evolutiva que conlleve a la separación y diferenciación completa que forme nuevas especies. (2) La población puede disminuir sus relaciones reproductivas pero posteriormente es absorbida por el resto de la especie, con lo que la separación es temporal. El destino en este último, es ese en que una subespecie no formará una nueva especie. Haro menciona que cuando no se puede distinguir entre estos dos casos, no hay elementos de juicio para inferir el curso futuro de la evolución de un grupo de organismos. En el caso de las poblaciones de petreles de Ainley y Townsend, estas presentan una separación temprana que no garantiza la formación de nuevas especies, sobre todo si existe evidencia de flujo génico.

Algunos procesos selectivos o de comportamiento como la alocronía, sitios de forrajeo o la filopatría pueden limitar el flujo de genes entre poblaciones hasta llevarlas a una separación inminente (Friesen, et al 2007). Sin embargo, en base a nuestros resultados podemos suponer que aunque estos escenarios se comienzan a reflejar entre las poblaciones de verano e invierno, los tiempos de divergencia estimados y las distancias genéticas nos indican que no ha transcurrido el tiempo suficiente para llegar al equilibrio de diferenciación genética.

4.7 Estatus actual de conservación en México

Actualmente, *O. socorroensis* se encuentra en la lista de la NOM-059-SEMARNAT-2010 de protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna es bajo la categoría de “Peligro de extinción”. Esta se encuentra como subespecie de *O. leucorhoa* con el nombre común de Paño de Socorro. Por otra parte, la especie de invierno *O. cheimomnestes* no se encuentra listada en la NOM.

La Ley General de Vida Silvestre establece en su artículo 56 que “*la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, identificará a través de listas, las especies o poblaciones en riesgo, de conformidad con lo establecido en la norma oficial mexicana correspondiente, asimismo establece que, las listas respectivas serán revisadas y, de ser necesario, actualizadas cada 3 años o antes si se presenta información suficiente para la inclusión, exclusión o cambio de categoría de alguna especie o población*”. La norma no se ha actualizado para estas dos especies —cambio taxonómico, estatus de protección e inclusión de *O. cheimomnestes*—. Sin embargo, la citada Ley determina en su artículo 57 que cualquier persona, de conformidad con lo establecido en el reglamento y en las normas oficiales mexicanas, podrá presentar a la Secretaría propuestas de inclusión, exclusión o cambio de categoría de riesgo para especies silvestres o poblaciones. En dicha ley hace énfasis en que las características de las poblaciones deben ser importantes en la consideración del riesgo, así como los criterios de inclusión, exclusión o cambio de categoría de riesgo para las especies o poblaciones, mediante un método de evaluación de su riesgo. En Isla Guadalupe el gato feral representa una grave amenaza para estas especies siendo una de las especies exóticas invasoras más dañinas en el mundo (Lowe, 2014). Los

gatos depredan desde invertebrados hasta aves marinas de gran tamaño, y se estima que han contribuido a la extinción del 8% de todas las aves, mamíferos y reptiles considerados como en amenaza crítica (Bonnaud, et al. 2011; Medina et al. 2011). En México, los gatos son responsables de la extinción de 16 especies insulares de aves y mamíferos (Aguirre, et al. 2011), así como de la extirpación de un gran número de aves (Luna, et al. 2011). De hecho, particularmente en Isla Guadalupe, la primera extinción documentada debido a gatos ferales fue una especie terrestre, el chivirín cola oscura de Guadalupe (*Thryomanes bewickii brevicauda*), visto por última vez en 1892 (Anthony, 1901). A éste le siguió el toquí pinto de Guadalupe (*Pipilo maculatus consobrinus*) también endémico, observado por última vez en 1897 (Jehl y Everett, 1985). Otros dos endemismos, el carpintero de pechera de Guadalupe (*Colaptes auratus rufipileus*) y el reyezuelo rojo de Guadalupe (*Regulus calendula obscurus*) persistieron durante un período un poco más largo; en 1906 el carpintero tenía una población de <40 individuos, y el reyezuelo fue visto por última vez en 1953 (Jehl y Everett, 1985). Entre las aves marinas hay una especie extinta, el Petrel de Guadalupe (*Oceanodroma macrodactyla*) y cinco posibles extirpaciones de la isla principal de las cuales incluye a *O. cheimomnestes* y *O. socorroensis*. Es por eso que resulta urgente su protección debido a la gran amenaza que representa el gato feral para sus poblaciones. Hasta el momento se cuenta con la línea base de las investigaciones realizadas en las dos poblaciones de Petreles de Isla Guadalupe, así como su reciente cambio de estatus taxonómico (AOU, 2016) por lo que en este caso se necesita hacer la inclusión de *O. cheimomnestes* bajo la misma categoría que *O. socorroensis* esto basándonos en que ambas especies viven bajo las mismas condiciones, se encuentran en el mismo hábitat y están expuestas a los mismos riesgos, como son la reducción de su hábitat, y las especies invasoras presentes en Isla. Este trabajo de investigación contiene la justificación técnica

científica de la propuesta de inclusión de una especie bajo la categoría de riesgo “peligro de extinción”, además de que la norma establece que si ocurre un cambio taxonómico donde subespecies sean elevadas a categoría de especie, las nuevas entidades deberán conservar la categoría de riesgo mayor para sus componentes. Referente a lo anterior, las dos poblaciones de Isla Guadalupe subieron a categoría de especie sin información genética que los respaldara, sin embargo, los datos presentados en este estudio no respaldan este cambio de estatus, no obstante se demuestra que existe una marcada separación de las poblaciones reflejada en las temporadas reproductivas por lo que deben manejarse como dos unidades independientes y se recomienda se sigan manejando como subespecies. Resulta de suma importancia continuar con el trabajo y seguir el camino hacia la inclusión de *O. cheimomnestes* a la NOM-059 presentando como justificación este estudio y el método de evaluación de riesgo de extinción de las especies silvestres en México (MER). La determinación de la inclusión de las especies propuestas, queda a cargo de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.

5. CONCLUSIONES

Las dos poblaciones de Petreles de Guadalupe se encuentran en un proceso de diferenciación temprana. Aunque existe una estructura, no ha transcurrido tiempo suficiente para llegar a un equilibrio de diferenciación genética. Los filogramas demuestran que los linajes del complejo *Oceanodroma leucorhoa* no se han segregado por lo que son conspecíficas y descarta la idea de una separación a nivel de especie. Aunque la temporalidad de la reproducción es muy marcada, aún existe evidencia de flujo génico entre ambas poblaciones. Se cree que la productividad del océano y el medio ambiente pudieran estar influenciando los mecanismos de diferenciación segregando sus sitios de alimentación y debilitando así sus relaciones reproductoras entre la población de invierno y la de verano. En base a la evidencia encontrada en este trabajo, se sugiere que ambas poblaciones sigan siendo manejadas como subespecies.

6. RECOMENDACIONES

Indudablemente en cualquier estudio es conveniente complementar los muestreos con más información, por ejemplo en nuestro caso, obtener el registro de los parches de incubación y morfología de la cola, esto nos permitirá conocer qué proporción de los Petreles que llegan a la isla están reproductivos así como también hacer comparaciones genéticas y de nicho entre individuos con morfos de cola en forma de abanico y de cola bifurcada. Adicionalmente recolectar muestras para isótopos de sangre y plumas para inferir la composición dietética y sus zonas de forrajeo durante la temporada no reproductiva y hacer comparaciones de la variabilidad espacial y temporal de ambas poblaciones. El enfoque de los Isótopos estables es especialmente útil para los estudios fuera de las zonas de alimentación y forraje fuera de la temporada de cría, cuando las aves pelágicas no suelen ser accesibles para el muestreo, utilizando métodos tradicionales (Barret *et al.*, 2007). El uso de geolocalizadores de inmersión salada para contrastar las actividades de muda y forrajeo de ambas especies con el fin de encontrar nueva evidencia sobre su segregación ecológica. Aunque estamos hablando de una diferenciación temprana vale la pena utilizar marcadores nucleares para conocer su estructura poblacional a otra resolución.

Aunque los islotes de Isla Guadalupe proveen de refugio contra la depredación de gato feral, su reducido tamaño y competencia con otras especies por las madrigueras probablemente ofrecen un hábitat insuficiente para sostener a las poblaciones de petreles. Se tiene registro de algunas madrigueras activas en la Isla principal de la reserva (GECI, datos no publicados) pero en muy bajas densidades, la única evidencia encontrada son vocalizaciones y restos de alas y plumas señal de depredación por el gato feral. Es necesario actuar de forma rápida para evitar que se pierda esta avifauna única y en peligro.

Las poblaciones remanentes siguen amenazadas por la presencia de especies exóticas (Luna *et al.*, 2005) y aunque los esfuerzos de conservación de control poblacional y erradicación de gatos se encuentre activa, es importante promover la protección de estas poblaciones. En cuanto a su conservación se recomienda se manejen como subespecie y se incluya a la población de invierno *O. cheimomnestes* a como subespecie de *O. leucorhoa* en la Norma Oficial Mexicana 059 bajo la misma categoría de protección especial que *O. l. socorroensis*, la que esta categorizada en peligro de extinción.

7. REFERENCIAS

- Aguirre-Muñoz, A., A. Samaniego-Herrera, L. Luna-Mendoza, A. Ortiz-Alcaraz, M. Rodríguez-Malagón, F. Méndez-Sánchez, M. Félix-Lizárraga, J. C. Hernández-Montoya, R. González-Gómez, F. Torres-García, J. M. Barredo-Barberena, y M. Latofski-Robles. (2011). Island restoration in Mexico: ecological outcomes after systematic eradications of invasive mammals. En: C. R. Veitch, M. N. Clout y D. R. Towns (Eds.), *Island Invasives: Eradication and Management. Proceedings of the International Conference on Island Invasives*, 250-258.
- Ainley, D. (1983) 'Further Notes on Variation in Leach's Storm-Petrel', *The Auk*, 100(1), pp. 230–233.
- Ainley, D. G. (1980) 'Geographic variation in Leach's Storm-Petrel', *The Auk*, pp. 837–853.
- Aljanabi, S. and Martinez, I. (1997) 'Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques', *Nucleic Acids Research. Oxford University Press*, 25(22), pp. 4692–4693.
- Anker, N. (2000) 'Leach's storm-petrel *Oceanodroma leucorhoa*', in.
- Bandelt, H., Foster, P. and Röhl, A. (1999) 'Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies', *Molecular biology and evolution*, 16(1), pp. 37–48.
- Barret, R. et al. (2007) 'Diet studies of seabirds: a review and recommendations', *ICES Journal of Marine Science*, 64(9), pp. 1675–1691.

- Bedolla, Y. et al. (2017) 'Breeding biology, chick growth, and diet of Least Storm-Petrel *Oceanodroma microsoma* on Islas San Benito, Mexico', *Marine Ornithology*, 45, pp. 129–138.
- Bicknell, A. et al. (2012) 'Population genetic structure and long-distance dispersal among seabird populations: Implications for colony persistence', *Molecular Ecology*, 21. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05558.x.
- Birt, T. and Vicki, F. (2009) Conservation genetics of Leach's Storm-Petrel throughout its range, Environmental Canada. Canadá.
- Bourne, W. and Jehl, J. (2014) 'Variation and nomenclature of Leach's Storm-Petrels', *The Auk*, 99(4), pp. 793–797.
- Cagnon, C. et al. (2004) 'Phylogeographic differentiation of storm petrels (*Hydrobates pelagicus*) based on cytochrome b mitochondrial DNA variation', *Marine Biology*, 145(6), pp. 1257–1264. doi: 10.1007/s00227-004-1407-6.
- Castro, R. et al. (2005) 'Condiciones meteorológicas en el sur de Isla Guadalupe', in Santos del Prado, K. and Peters, E. (eds) *Isla Guadalupe*. Primera ed. México, p. 322.
- Cherel, Y. et al. (2016) 'Combination of At-Sea Activity, Geolocation and Feather Stable Isotopes Documents Where and When Seabirds Molt', *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4(February), p. 3. doi: 10.3389/fevo.2016.00003.
- Chesser, T. et al. (2016) 'Fifty-seventh Supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds', *The Auk*, 133, pp. 544–560. doi: 10.1642/AUK-16-77.1.

- Crossin, R. (1974) 'The Storm-Petrels (Hydrobatidae)', in Kind, W. B. (ed.) Pelagic studies of seabirds in the Central and Eastern Pacific Ocean. Smithsonian Contrib. Zool., pp. 154–205.
- Dehnhard, N. et al. (2016) 'Plasticity in foraging behaviour and diet buffers effects of inter-annual environmental differences on chick growth and survival in southern rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome*', Polar Biology. Springer Berlin Heidelberg, 39(9), pp. 1627–1641. doi: 10.1007/s00300-015-1887-5.
- Excoffier, L. and Schneider, S. (2005) 'Arlequin'. Available at: <http://cmpg.unibe.ch/software/arlequin3/>.
- Friesen, V., Burg, T. and McCoy, K. (2007) 'Mechanisms of population differentiation in seabirds', Molecular Ecology, 16, pp. 1765–1785. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03197.x.
- Haro, J. (1999) '¿Qué es una especie?', Sociedad Entomológica Aragonesa, pp. 105–112.
- Del Hoyo, J. and Elliot, A. (1992) Handbook of the Birds of the World. Lynx Editi. Barcelona.
- Jackson, A. L. et al. (2011) 'Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R', Journal of Animal Ecology, 80(3), pp. 595–602. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x.
- Johnsen, A. et al. (2010) 'DNA barcoding of Scandinavian birds reveals divergent lineages in trans-Atlantic species', Journal of Ornithology. doi: 10.1007/s10336-009-0490-3.
- Kerr, K. et al. (2007) 'Comprehensive DNA barcode coverage of North American birds', Molecular Ecology Notes, 7(4), pp. 535–543. doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.01670.x.

- Kimura, M. (1980) 'A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences', *Journal of molecular evolution*, 16(2), pp. 111–120.
- Kumar, S., Stecher, G. and Tamura, K. (2016) 'MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets', *Molecular biology and evolution*, 33(7), pp. 1870–1874. doi: 10.1093/molbev/msw054.
- Layman, C. A. et al. (2015) 'Can Stable Isotope Ratios Provide for Community-Wide Measures of Trophic Structure?', *Ecology*, 88(1), pp. 42–48.
- Luna, L. et al. (2005) 'Historia de la avifauna anidante de Isla Guadalupe y las oportunidades actuales de conservación', in Santos del Prado, K. and Peters, E. (eds) *Isla Guadalupe*. México. S y G Editores, pp. 115–133.
- Moodley, Y. et al. (2015) 'Evolutionary factors affecting the cross-species utility of newly developed microsatellite markers in seabirds', *Molecular Ecology Resources*, 15(5), pp. 1046–1058. doi: 10.1111/1755-0998.12372.
- Nei, M. (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*, Columbia University Press. New York.
- Posada, D. and Crandall, K. (1998) 'MODELTEST: testing the model of DNA substitution', *Bioinformatics (Oxford, England)*, 14(9), pp. 817–818.
- Power, D. and Ainley, D. (1986) 'Seabird geographic variation: similarity among populations of Leach's Storm-Petrel', *The Auk*, pp. 575–585.
- Quillfeldt, P. et al. (2008) 'Differences in stable isotopes in blood and feathers of seabirds are consistent across species, age and latitude: Implications for food web studies', *Marine Biology*, 155(6), pp. 593–598. doi: 10.1007/s00227-008-1048-2.

- Quillfeldt, P. et al. (2015) 'Cool, cold or colder? Spatial segregation of prions and blue petrels is explained by differences in preferred sea surface temperatures', *Biology Letters*, 11(4), pp. 20141090–20141090. doi: 10.1098/rsbl.2014.1090.
- Quillfeldt, P., McGill, R. A. R. and Furness, R. W. (2005) 'Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: Review and case study of Wilson's storm-petrel', *Marine Ecology Progress Series*, 295(June 2017), pp. 295–304. doi: 10.3354/meps295295.
- Quinn, T. y Wilson, A. (1993) 'Sequence evolution in and around the mitochondrial control region in birds', *Journal of molecular evolution*, 37(4), pp. 417–425.
- Di Rienzo, A. y Wilson, A. (1991) 'Branching pattern in the evolutionary tree for human mitochondrial DNA', in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, pp. 1597–1601.
- Rodewald, P. (2015) *Birds of North America Online*, Cornell Laboratory of Ornithology. Available at: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/home> (Accessed: 1 May 2015).
- Smith, A. L. y Friesen, V. L. (2007) 'Differentiation of sympatric populations of the band-rumped storm-petrel in the Galapagos Islands: An examination of genetics, morphology, and vocalizations', *Molecular Ecology*, 16, pp. 1593–1603. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03154.x.
- Tajima, F. (1983) 'Evolutionary relationships of DNA sequences in finite populations', *Genetics*, 105(2), pp. 437–460.
- Taylor, R. et al. (2017) 'Sympatric population divergence within a highly pelagic seabird species complex (*Hydrobates* spp.)', *Avian Biology*, pp. 0–22. doi: 10.13140/RG.2.1.3702.8566.

- Taylor, S. A. y Friesen, V. L. (2012) 'Use of molecular genetics for understanding seabird evolution, ecology and conservation', Marine Ecology Progress Series. doi: 10.3354/meps09694.
- Wallace, S. J. et al. (2017) 'Aphylogenetic test of sympatric speciation in the Hydrobatinae (Aves: Procelariiformes)', Molecular Phylogenetics and Evolution. Elsevier Inc., 107, pp. 39–47. doi: 10.1016/j.ympev.2016.09.025.
- Wiley, E. (1978) 'The evolutionary species concept reconsidered', Syst. Zool., 27, pp. 17–26.
- Wiley, E. (1981) 'Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetics'.

8. ANEXOS

Anexo I. Tabla de muestras y secuencias utilizadas para construir la filogenia de los petreles de Leach en este estudio. El número de cada individuo alude a los que integran la topología de los árboles filogenéticos. También se muestra la localidad de recolecta, números de acceso del Genbank y las referencias bibliográficas.

No.	Especie	Gen	No. Acceso GenBank	Clave muestra	Isla/Localidad/ Población	Referencia
1	<i>O. l. chapmani</i>	COI		P140	Islas San Benito	Este estudio
2	<i>O. l. chapmani</i>	COI		P141	Islas San Benito	Este estudio
3	<i>O. l. chapmani</i>	COI		P176	Islas Coronados	Este estudio
4	<i>O. l. chapmani</i>	COI		P139	Islas San Benito	Este estudio
5	<i>O. l. chapmani</i>	COI		P138	Islas San Benito	Este estudio
6	<i>O. l. chapmani</i>	COI		P181	Isla San Jerónimo	Este estudio
7	<i>O. l. chapmani</i>	COI		P180	Isla San Jerónimo	Este estudio
8	<i>O. l. chapmani</i>	COI		P177	Islas Coronados	Este estudio
9	<i>O. l. chapmani</i>	COI		P175	Islas Coronados	Este estudio
10	<i>O. l. leucorhoa</i>	COI	DQ434685			Kerr et al. (2007)
11	<i>O. l. leucorhoa</i>	COI	AB843627			Saitoh et al. (2015)
12	<i>O. l. leucorhoa</i>	COI	AB843626			Saitoh et al. (2015)
13	<i>O. l. leucorhoa</i>	COI	AB842974			Saitoh et al. (2015)
14	<i>O. l. leucorhoa</i>	COI	AB842973			Saitoh et al. (2015)
15	<i>O. l. leucorhoa</i>	COI	GU571507			Johnsen et al. (2010)
16	<i>O. l. leucorhoa</i>	COI	GU571506			Johnsen et al. (2010)
17	<i>O. l. leucorhoa</i>	COI	AY666284			Hebert et al. (2004)
18	<i>O. l. leucorhoa</i>	COI	DQ433853			Kerr et al. (2007)
19	<i>O. cheimomnestes</i>	COI		P83	Isla Guadalupe	Este estudio
20	<i>O. cheimomnestes</i>	COI		P90	Isla Guadalupe	Este estudio

No.	Especie	Gen	No. Acceso GenBank	Clave muestra	Isla/Localidad/ Población	Referencia
21	<i>O. cheimomnestes</i>	COI		P91	Isla Guadalupe	Este estudio
22	<i>O. cheimomnestes</i>	COI		P92	Isla Guadalupe	Este estudio
23	<i>O. socorroensis</i>	COI		P192	Isla Guadalupe	Este estudio
24	<i>O. socorroensis</i>	COI		P193	Isla Guadalupe	Este estudio
25	<i>O. socorroensis</i>	COI		P182	Isla Guadalupe	Este estudio
26	<i>O. socorroensis</i>	COI		P183	Isla Guadalupe	Este estudio
27	<i>O. socorroensis</i>	COI		P184	Isla Guadalupe	Este estudio
28	<i>O. socorroensis</i>	COI		P185	Isla Guadalupe	Este estudio
29	<i>O. monorhis</i>	COI	KR873338		Atlántico	Silva et al. (2016)
30	<i>O. monorhis</i>	COI	KR873344		Atlántico	Silva et al. (2016)
31	<i>O. monorhis</i>	COI	KR873342		Atlántico	Silva et al. (2016)
32	<i>O. monorhis</i>	COI	KR873345		Atlántico	Silva et al. (2016)
33	<i>O. monorhis</i>	COI	GU571508			Johnsen et al. (2010)
34	<i>O. monorhis</i>	COI	KR873343		Atlántico	Silva et al. (2016)
35	<i>O. monorhis</i>	COI	KR873341		Atlántico	Silva et al. (2016)
36	<i>O. monorhis</i>	COI	KR873340		Atlántico	Silva et al. (2016)
37	<i>O. melania</i>	COI		P131	Isla Partida	Este estudio
38	<i>O. melania</i>	COI		P134	Islas San Benito	Este estudio
39	<i>O. melania</i>	COI		P129	Isla Partida	Este estudio
40	<i>O. melania</i>	COI		P170	Islas Coronados	Este estudio
41	<i>O. melania</i>	COI		P128	Isla Partida	Este estudio
42	<i>O. tethys</i>	COI	JQ175599			Schindel et al. (2011)
43	<i>O. tethys</i>	COI	JQ175598			Schindel et al. (2011)
44	<i>O. tethys</i>	COI	JQ175597			Schindel et al. (2011)
45	<i>O. furcata</i>	COI	AY666306			Hebert et al. (2004)
46	<i>O. furcata</i>	COI	AY666312			Hebert et al. (2004)
47	<i>O. monteiro</i>	COI	KR873348		Atlántico	Silva et al. (2016)
48	<i>O. monteiro</i>	COI	KR873347		Atlántico	Silva et al. (2016)
49	<i>O. castro</i>	COI	AB843625			Saitoh et al. (2015)
50	<i>O. castro</i>	COI	AY666400			Hebert et al. (2004)
51	<i>O. castro</i>	COI	KR873336		Atlántico	Silva et al. (2016)
52	<i>O. castro</i>	COI	KR873335		Atlántico	Silva et al. (2016)
53	<i>O. castro</i>	COI	KR873334		Atlántico	Silva et al. (2016)
54	<i>Rallus limicola</i>	COI	GU097266			Tavares et al. (2010)
55	<i>O. socorroensis</i>	Cyt b		P192	Isla Guadalupe	Este estudio

No.	Especie	Gen	No. Acceso GenBank	Clave muestra	Isla/Localidad/ Población	Referencia
56	<i>O. socorroensis</i>	Cyt b		P193	Isla Guadalupe	Este estudio
57	<i>O. socorroensis</i>	Cyt b		P183	Isla Guadalupe	Este estudio
58	<i>O. socorroensis</i>	Cyt b		P182	Isla Guadalupe	Este estudio
59	<i>O. cheimomnestes</i>	Cyt b		P83	Isla Guadalupe	Este estudio
60	<i>O. cheimomnestes</i>	Cyt b		P90	Isla Guadalupe	Este estudio
61	<i>O. socorroensis</i>	Cyt b		P188	Isla Guadalupe	Este estudio
62	<i>O. cheimomnestes</i>	Cyt b		P179	Isla Guadalupe	Este estudio
63	<i>O. socorroensis</i>	Cyt b		P184	Isla Guadalupe	Este estudio
64	<i>O. cheimomnestes</i>	Cyt b		P79	Isla Guadalupe	Este estudio
65	<i>O. cheimomnestes</i>	Cyt b		P92	Isla Guadalupe	Este estudio
66	<i>O. socorroensis</i>	Cyt b		P185	Isla Guadalupe	Este estudio
67	<i>O. cheimomnestes</i>	Cyt b		P91	Isla Guadalupe	Este estudio
68	<i>O. l. chapmani</i>	Cyt b		P141	Islas San Benito	Este estudio
69	<i>O. l. chapmani</i>	Cyt b		Pele47	Islas San Benito	Este estudio
70	<i>O. l. chapmani</i>	Cyt b		pele66	Islas San Benito	Este estudio
71	<i>O. l. leucorhoa</i>	Cyt b	KU217346		Pacífico	Wallace et al. (2017)
72	<i>O. l. leucorhoa</i>	Cyt b	AF076064			Nunn et al. (1998)
73	<i>O. l. leucorhoa</i>	Cyt b	KU217345		Pacífico	Wallace et al. (2017)
74	<i>O. monorhis</i>	Cyt b	KU217341		Japón	Wallace et al. (2017)
75	<i>O. monorhis</i>	Cyt b	HG975293		Atlántico	Miles et al. (2014)
76	<i>O. monorhis</i>	Cyt b	HG975294		Atlántico	Miles et al. (2014)
77	<i>O. monorhis</i>	Cyt b	KU217340		Japón	Wallace et al. (2017)
78	<i>O. tristrami</i>	Cyt b	KU217338		Hawaii	Wallace et al. (2017)
79	<i>O. tristrami</i>	Cyt b	KU217339		Hawaii	Wallace et al. (2017)
80	<i>O. tristrami</i>	Cyt b	AF076067			Nunn et al. (1998)
81	<i>O. homochroa</i>	Cyt b		P151	Islas Todos Santos	Este estudio
82	<i>O. homochroa</i>	Cyt b		P152	Islas Todos Santos	Este estudio
83	<i>O. homochroa</i>	Cyt b		P167	Islas Todos Santos	Este estudio
84	<i>O. castro</i>	Cyt b	KU217329		Pacífico	Wallace et al. (2017)
85	<i>O. castro</i>	Cyt b	KU217328		Pacífico	Wallace et al. (2017)
86	<i>O. castro</i>	Cyt b	KU217330		Pacífico	Wallace et al. (2017)

No.	Especie	Gen	No. Acceso GenBank	Clave muestra	Isla/Localidad/ Población	Referencia
87	<i>O. castro</i>	Cyt b	AJ004204			Heidrich et al. (1998)
88	<i>O. castro</i>	Cyt b	AJ004203			Heidrich et al. (1998)
89	<i>O. castro</i>	Cyt b	KU217334		Pacífico	Wallace et al. (2017)
90	<i>O. furcata</i>	Cyt b	AF076063			Nunn et al. (1998)
91	<i>O. furcata</i>	Cyt b	KU217365		Alaska	Wallace et al. (2017)
92	<i>O. furcata</i>	Cyt b	KU217366		Alaska	Wallace et al. (2017)
93	<i>O. furcata</i>	Cyt b	KU217367		Alaska	Wallace et al. (2017)
94	<i>O. microsoma</i>	Cyt b	KU217360		Alaska	Wallace et al. (2017)
95	<i>O. tethys</i>	Cyt b	AF076066		Galápagos	Nunn et al. (1998)
96	<i>O. t. kelsalli</i>	Cyt b	KU217364		Parú	Wallace et al. (2017)
97	<i>O. t. tethys</i>	Cyt b	KU217363		Galápagos	Wallace et al. (2017)
98	<i>O. t. tethys</i>	Cyt b	KU217362		Galápagos	Wallace et al. (2017)
99	<i>O. melania</i>	Cyt b		P172	Islas Coronados	Este estudio
100	<i>O. melania</i>	Cyt b		P128	Isla Partida	Este estudio
101	<i>O. melania</i>	Cyt b		P171	Islas Coronados	Este estudio
102	<i>O. melania Oceanites</i>	Cyt b		P129	Isla Partida	Este estudio
103	<i>oceanicus</i>	Cyt b	KU217327		Antártica	Wallace et al. (2017)
104	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P20	Isla Guadalupe	Este estudio
105	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P21	Isla Guadalupe	Este estudio
106	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P11	Isla Guadalupe	Este estudio
107	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P17	Isla Guadalupe	Este estudio
108	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P114	Isla Guadalupe	Este estudio
109	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P183	Isla Guadalupe	Este estudio
110	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P46	Isla Guadalupe	Este estudio
111	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P23	Isla Guadalupe	Este estudio
112	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P31	Isla Guadalupe	Este estudio
113	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P30	Isla Guadalupe	Este estudio
114	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P182	Isla Guadalupe	Este estudio

No.	Especie	Gen	No. Acceso GenBank	Clave muestra	Isla/Localidad/ Población	Referencia
115	<i>O. socorroensis</i>	Región Control		P36	Isla Guadalupe	Este estudio
116	<i>O. socorroensis</i>	Región Control		P40	Isla Guadalupe	Este estudio
117	<i>O. socorroensis</i>	Región Control		P39	Isla Guadalupe	Este estudio
118	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P184	Isla Guadalupe	Este estudio
119	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P185	Isla Guadalupe	Este estudio
120	<i>O. socorroensis</i>	Región control		P10	Isla Guadalupe	Este estudio
121	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P65	Isla Guadalupe	Este estudio
122	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P102	Isla Guadalupe	Este estudio
123	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P104	Isla Guadalupe	Este estudio
124	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P103	Isla Guadalupe	Este estudio
125	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P78	Isla Guadalupe	Este estudio
126	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P54	Isla Guadalupe	Este estudio
127	<i>O. cheimomnestes</i>	Región Control		P53	Isla Guadalupe	Este estudio
128	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P90	Isla Guadalupe	Este estudio
129	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P76	Isla Guadalupe	Este estudio
130	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P90	Isla Guadalupe	Este estudio
131	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P91	Isla Guadalupe	Este estudio
132	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P83	Isla Guadalupe	Este estudio
133	<i>O. cheimomnestes</i>	Región control		P76	Isla Guadalupe	Este estudio
134	<i>Oceanodroma sp.</i>	Región control		P19	Isla Guadalupe	Este estudio
135	<i>Oceanodroma sp.</i>	Región control		P120	Isla Guadalupe	Este estudio
136	<i>Oceanodroma sp.</i>	Región control		P117	Isla Guadalupe	Este estudio
137	<i>Oceanodroma sp.</i>	Región control		P123	Isla Guadalupe	Este estudio

No.	Especie	Gen	No. Acceso GenBank	Clave muestra	Isla/Localidad/ Población	Referencia
138	<i>Oceanodroma sp.</i>	Región control		P119	Isla Guadalupe	Este estudio
139	<i>Oceanodroma sp.</i>	Región control		P126	Isla Guadalupe	Este estudio
140	<i>Oceanodroma sp.</i>	Región control		P121	Isla Guadalupe	Este estudio
141	<i>Oceanodroma sp.</i>	Región control		P115	Isla Guadalupe	Este estudio
142	<i>Oceanodroma sp.</i>	Región control		P66	Isla Guadalupe	Este estudio
143	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513959		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
144	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513949		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
145	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513953		Atlántico y Pacífico	Bicknell et al. (2012)
146	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513961		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
147	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513961		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
148	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513956		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
149	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513958		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
150	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513954		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
151	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513948		Atlántico y Pacífico	Bicknell et al. (2012)
152	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513960		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
153	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513957		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
154	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513950		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
155	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513951		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
156	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513946		Atlántico	Bicknell et al. (2012)
157	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513947		Atlántico y Pacífico	Bicknell et al. (2012)
158	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513945		Atlántico	Bicknell et al. (2012)

No.	Especie	Gen	No. Acceso GenBank	Clave muestra	Isla/Localidad/ Población	Referencia
159	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513952		Atlántico y Pacífico	Bicknell et al. (2012)
160	<i>O. l. leucorhoa</i>	Región control	JQ513955		Pacífico	Bicknell et al. (2012)
161	<i>O. l. chapmani</i>	Región control		pele137	Islas San Benito	Este estudio
162	<i>O. l. chapmani</i>	Región control		pele150	Islas San Benito	Este estudio
163	<i>O. l. chapmani</i>	Región control		pele132	Islas San Benito	Este estudio
164	<i>O. l. chapmani</i>	Región control		pele149	Islas San Benito	Este estudio
165	<i>O. l. chapmani</i>	Región control		pele127	Islas San Benito	Este estudio
166	<i>O. l. chapmani</i>	Región control		pele80	Islas San Benito	Este estudio
167	<i>O. l. chapmani</i>	Región control		pele131	Islas San Benito	Este estudio
168	<i>O. homochroa</i>	Región control		P146	Todos Santos	Este estudio
169	<i>O. homochroa</i>	Región control		P143	Todos Santos	Este estudio
170	<i>O. homochroa</i>	Región control		P144	Todos Santos	Este estudio
171	<i>O. homochroa</i>	Región control		P161	Todos Santos	Este estudio
172	<i>O. monorhis</i>	Región control	KR873333		Atlántico	Silva et al. (2016)
173	<i>O. monorhis</i>	Región control	KR873332		Atlántico	Silva et al. (2016)
174	<i>O. monorhis</i>	Región control	KR873327		Atlántico	Silva et al. (2016)
175	<i>O. monorhis</i>	Región control	KR873330		Atlántico	Silva et al. (2016)
176	<i>O. monorhis</i>	Región control	KR873325		Atlántico	Silva et al. (2016)
177	<i>O. melania</i>	Región control		P171	Islas Coronados	Este estudio
178	<i>O. melania</i>	Región control		P172	Islas Coronados	Este estudio
179	<i>O. microsoma</i>	Región control		PemiIPA40	Isla Partida	Este estudio

No.	Especie	Gen	No. Acceso GenBank	Clave muestra	Isla/Localidad/ Población	Referencia
180	<i>O. microsoma</i>	Región control		PemiSBO52	Islas San Benito	Este estudio
181	<i>O. microsoma</i>	Región control		PemiSBO36	Islas San Benito	Este estudio
182	<i>O. microsoma</i>	Región control		PemiIPA37	Isla Partida	Este estudio
183	<i>O. microsoma</i>	Región control		PemiSBO141	Islas San Benito	Este estudio
184	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178867		Japón	Smith et al. (2007)
185	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178864		Japón	Smith et al. (2007)
186	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178868		Japón	Smith et al. (2007)
187	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178862		Japón	Smith et al. (2007)
188	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178855		Islas Galápagos	Smith et al. (2007)
189	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178850		Islas Galápagos	Smith et al. (2007)
190	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178851		Islas Galápagos	Smith et al. (2007)
191	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178853		Islas Galápagos	Smith et al. (2007)
192	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178854		Islas Galápagos	Smith et al. (2007)
193	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178852		Islas Galápagos	Smith et al. (2007)
194	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178863		Japón	Smith et al. (2007)
195	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178857		Japón	Smith et al. (2007)
196	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178859		Japón	Smith et al. (2007)
197	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178858		Japón	Smith et al. (2007)
198	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178869		Japón	Smith et al. (2007)
199	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178860		Japón	Smith et al. (2007)
200	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178866		Japón	Smith et al. (2007)
201	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178856		Japón	Smith et al. (2007)
202	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178865		Japón	Smith et al. (2007)
203	<i>O. castro</i>	Región control	DQ178861		Japón	Smith et al. (2007)
204	<i>Phoebastria immutabilis</i>	Región control	GU395489			Young et al. (2010)