



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

DIVERSIDAD GENÉTICA Y ESTADO DE CONSERVACIÓN DE
REITHRODONTOMYS MICRODON

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

TANIA MARINES MACÍAS

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ZENÓN CANO SANTANA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.
SEPTIEMBRE, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

DIVERSIDAD GENÉTICA Y ESTADO DE CONSERVACIÓN DE
REITHRODONTOMYS MICRODON

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

TANIA MARINES MACÍAS

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ZENÓN CANO SANTANA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.
SEPTIEMBRE, 2017

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/548/2017

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **29 de mayo de 2017** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno(a) **MARINES MACIAS TANIA** con número de cuenta **305292504** con la tesis titulada "**Diversidad genética y estado de conservación de *Reithrodontomys microdon***", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA**:

Presidente: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Vocal: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
Secretario: DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
Suplente: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA
Suplente: DR. ZENÓN CANO SANTANA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 29 de agosto de 2017


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Coordinador del Programa



AGNS/MJFM/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme realizar mi trabajo de investigación en una institución de gran renombre.

A la Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por el apoyo económico brindado mediante la beca de maestría y las becas mixtas otorgadas.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la Universidad Nacional Autónoma de México por su ayuda financiera otorgada mediante el proyecto “Revisión del estado sistemático y biogeográfico de los roedores peromycinos del grupo *P. megalops* y de *Osgoodomys banderanus*” (PAPIIT DGAPA No. 216713), del cual es responsable la Dra. Livia León Paniagua.

A mi tutora, la Dra. Livia León Paniagua, por todo su apoyo desde mis inicios en la mastozoología y hasta la conclusión de mis estudios de maestría, por las enseñanzas, tanto académicas como de vida y por toda la comprensión y cariño durante tantos años.

Al Dr. Daniel Piñero Dalmau y el Dr. Zenón Cano Santana por compartir sus conocimientos durante todo el progreso de mi tesis y por sus valiosos aportes a la misma.

Al Dr. Jaime Zúñiga Vega, porque desde la licenciatura ha tenido la mejor disposición para disipar cualquier duda de índole ecológico y estadístico y por haber aportado tanto esta tesis.

Al Dr. Adolfo Navarro Sigüenza y el Dr. Hibrain Pérez Mendoza por tomarse el tiempo de revisar mi tesis y por sus comentarios siempre positivos a la misma.

A la Universidad de Cornell y al Dr. Jeremy B. Searle, ya que sin su apoyo y confianza, este trabajo no hubiera sido posible.

A la Dra. Ella Vázquez Domínguez y al laboratorio de Genética y Ecología y su entonces técnico, la Dra. Susette Castañeda Rico, del Instituto de Ecología de la UNAM, por brindarme muestras para las primeras pruebas para este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

El mayor agradecimiento de todos es para mis papás, ya que sin ellos nunca hubiera llegado tan lejos. Por todo su amor, sus enseñanzas, su paciencia y, sobre todo, por confiar en mí y apoyarme siempre para llegar a hacer lo que me apasiona... Esto es por y para ustedes. ¡Los amo!

A mis hermanos porque siempre han estado y estarán para mí, así como yo para ustedes. Gracias por su apoyo y cariño. ¡Los quiero muchísimo!

A Pablo, porque iniciaste este viaje conmigo hace ya muchos años. Gracias por seguir aquí y por tu apoyo durante todo este tiempo. ¡Te adoro!

A Giovani, Yire, Martín, Lucy y Darcy; ustedes se han vuelto mi segunda familia. Muchísimas gracias por las risas, los viajes, las salidas y por hacer la vida académica mucho más amena. ¡Los quiero a todos!

A mis compañeros del cubil en general, desde los que estuvieron y ya no están, hasta los que siguen ahí, ya que de todos he aprendido algo en mi vida académica y personal.

A Omar y Aida... gracias por estar aquí sin importar el paso del tiempo. Gracias por el apoyo, las risas, los consejos y hasta los regaños. No tengo suficientes palabras para decirles cuanto los quiero.

A Claudia y Mitzi, porque nuestra amistad sigue intacta después de tantos años y siempre han estado para mí y sé que seguirá siendo así.

A Cassandra y Soraia, por su ayuda y enseñanzas, ya que gracias a ello pude realizar este trabajo y, más aún, por su amistad durante el tiempo que pasé en Ithaca; gracias por esas tardes y noches de plática y risas que hicieron mucho más amena mi estancia.

A toda mi familia y amigos por formar parte de mi vida.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Antecedentes	4
Diversidad genética	4
Ámbito hogareño	9
Justificación	11
Objetivos	11
Método	12
Trabajo de campo	12
Diversidad genética	12
Ámbito hogareño	14
Resultados	16
Diversidad genética	16
Equilibrio de Hardy-Weinberg	16
Estructura genética	17
Ámbito hogareño	18
Discusión	19
Literatura citada	25

Marines-Macías, T. (2017). Diversidad genética y estado de conservación de *Reithrodontomys microdon*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 32 pp.

RESUMEN

La supervivencia de las especies está influenciada por factores tanto genéticos como ecológicos y las interacciones de ambos deben ser tomadas en cuenta para su conocimiento integral y conservación. *Reithrodontomys microdon* es una especie amenazada de roedor arborícola, asociada a fragmentos remanentes de bosque mesófilo de montaña, un ecosistema que se encuentra bajo riesgo, en el centro de México. Mediante el método de genotipificación por secuenciación (GBS) realizado a partir de diez individuos de *R. microdon* provenientes de Taxco, Guerrero y once de Zacualpan, Estado de México, se obtuvieron 1871 SNPs. Con el uso de dichos marcadores, se encontró que, a pesar de tener baja diversidad genética, ambas poblaciones están bajo equilibrio de Hardy-Weinberg, presentan un tamaño poblacional efectivo y un coeficiente de endogamia bajos, además de mantener baja distancia genética entre poblaciones y un bajo índice de migración. Ambas poblaciones fueron asignadas a un mismo *cluster*, con la excepción de algunos individuos de Zacualpan. Se calculó también el ámbito hogareño de la especie, por medio de telemetría. El tamaño promedio del ámbito obtenido en Zacualpan es de 4737.2 m² y no difiere del área registrada en un estudio previo para la población de Taxco. *Reithrodontomys microdon* no se encuentra en un estado de riesgo crítico, pero, con base en los resultados obtenidos, podría estar en camino a ello. Es por esto que deben realizarse acciones para su conservación, ya que con ello, a su vez, se estarían llevando a cabo acciones para la conservación del ambiente en que habita. El estado de *R. microdon* podría estar reflejando la situación de otras especies habitantes de ecosistemas similares.

ABSTRACT

Biodiversity is currently passing through a crisis state, with many threatened species, owing mainly to anthropogenic pressures. Since species survival is influenced by genetic and ecological factors, their relationships must be taken into account in order to ensure their integral knowledge and conservation. *Reithrodontomys microdon* is a threatened species of arboreal rodent, associated to some remaining fragments of an equally threatened ecosystem, the cloud forest, at central Mexico. Using the *Genotyping-by-Sequencing* technique, a total of 1871 SNPs were obtained from ten *R. microdon* individuals from Taxco, Guerrero, and eleven from Zacualpan, Estado de Mexico. With the use of those markers, a low genetic diversity was found, but both populations are under Hardy-Weinberg equilibrium. They also have a low effective population size and inbreeding coefficient, besides of having low genetic distance and migration rate between populations. Both populations were assigned to the same cluster, except for some individuals from Zacualpan. The home range of the species was calculated too, by the use of telemetry. Home range size from Zacualpan is 4737.2 m² and no significant differences were found with the previously known area for Taxco's population. *Reithrodontomys microdon* is not under critical danger, but, based on the results, it is maybe on the way to it. Actions must be done for the species' conservation, and with that, actions for the conservation of the environment in which *R. microdon* lives will be performed. Likewise, the situation of *Reithrodontomys microdon* could be reflecting the situation of some other species that inhabit similar ecosystems.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad, la biodiversidad está en un estado de crisis ya que muchas especies se encuentran amenazadas o en peligro de extinción debido principalmente a actividades humanas que han provocado una gran fragmentación en ambientes naturales (Hunter y Gibbs, 2007; Rocha y Gasca, 2007; Lindenmayer y Fischer, 2013). La fragmentación de hábitat provoca la disminución en el tamaño poblacional y efectivo de las poblaciones, ya que se impide el movimiento de individuos entre remanentes y se produce una interrupción en el flujo génico (Vitousek *et al.*, 1997; Moilanen y Hanski, 1998; Lindenmayer y Fischer, 2013). Además, provoca la disminución de la diversidad genética debido a deriva génica y efectos de endogamia, conlleva a una reducción en la adecuación al afectar la supervivencia, el potencial reproductivo y la tasa de crecimiento, así como a disminuir la capacidad de adaptación a cambios ambientales a largo plazo (Frankham *et al.*, 2002; Garner *et al.*, 2005; Rocha y Gasca, 2007; Castañeda-Rico *et al.*, 2011; Shafer *et al.*, 2015; Vega *et al.*, 2017). Así, en casos extremos, el decremento en la diversidad genética puede llevar a la extinción de las especies (Vitousek *et al.*, 1997; Sachaccheri *et al.*, 1998; Bijlsma *et al.*, 2000).

Los efectos de la deriva génica y la endogamia en la diversidad genética de las especies se ven afectados también por factores ecológicos inherentes a las mismas (Rocha y Gasca, 2007; Castañeda-Rico, 2008; Hamilton, 2009; Arenas *et al.*, 2014). La probabilidad de que se produzca apareamiento entre individuos lejanos está relacionada tanto con la disponibilidad de parejas cercanas, como con la distancia que una especie puede recorrer (Hamilton, 2009). De esta manera, el ámbito hogareño, definido como el área ocupada por un animal para realizar sus actividades diarias tales como alimentación, búsqueda de pareja y reproducción (Burt, 1943) juega un papel importante en la diversidad genética de las especies. Por otro lado, a nivel ecológico, el ámbito hogareño es de utilidad para conocer el área aproximada necesaria para mantener una población viable (Gautestad y Myrnes, 1995; Powell, 2000), además de brindar conocimiento acerca de la dinámica y estado de las poblaciones, su susceptibilidad a la fragmentación y reducción del hábitat y la influencia de estos factores sobre el éxito individual (Ribble *et al.*, 2002; Wood *et al.*, 2010).

La supervivencia de las especies, entonces, está influenciada tanto por factores genéticos como ecológicos, y las interacciones de ambos deben ser tomadas en cuenta para su conocimiento integral y conservación (Rocha y Gasca, 2007; Hamilton, 2009). Actualmente, la diversidad biológica es entendida desde el nivel de genes hasta el de ecosistemas y se reconoce que debe ser conservada en todos los niveles (Rocha y Gasca, 2007). Es sabido que el mantenimiento de los ecosistemas es importante para la supervivencia de las especies, pero la conservación de las especies y de su diversidad genética podría ser un asunto primordial, ya que de ellas depende la funcionalidad de los ecosistemas (Hunter y Gibbs, 2007).

Debido a su gran abundancia y diversidad, los roedores tienen una fuerte influencia sobre los ecosistemas terrestres (Hafner *et al.*, 1998), pues juegan un papel importante como dispersores de semillas, polinizadores, en el establecimiento de plántulas y como consumidores primarios (LoGiudice y Ostfeld, 2002; Paine y Beck, 2007; Cole, 2009). Aunado a esto, los roedores arborícolas tienen una función importante en los ecosistemas al iniciar el flujo de alimento desde el dosel, lo cual permite a las comunidades terrestres alimentarse (Fleming, 1979; August, 1983; Wells *et al.*, 2004).

Reithrodontomys microdon (Cricetidae: Neotominae) es un roedor arborícola con una distribución fragmentada, presente únicamente en zonas montañosas de Guatemala, Chiapas, Oaxaca y el centro de México (Figura 1); además se distribución está restringida a las zonas boscosas altas, húmedas y frías de esta región (Hooper, 1952; Musser y Carleton, 2005; González-Ruiz *et al.*, 2007; Reid y Vázquez, 2010). Es una de las especies más raras de su género, pues es poco abundante aún en su ambiente preferido (Hooper, 1952); además, se encuentra en estado de “Amenaza” (A) según la Norma Oficial Mexicana (NOM- 59-ECOL-2010), aunque en la lista roja de especies amenazadas de la IUCN (International Union for Conservation and Nature) es reportada como una especie de preocupación menor (least concern, LC; Reid y Vázquez, 2010).

Recientemente, se reportó que *Reithrodontomys microdon* prefiere habitar en bosque mesófilo de montaña por encima del ambiente que se había reportado como su preferido con anterioridad (Marines-Macías, 2014). El bosque mesófilo de montaña es un ecosistema de follaje denso, con vegetación comúnmente de entre 15 a 35 m de altura, distribuido en zonas de relieve accidentado con laderas de pendiente pronunciada. Se puede encontrar en altitudes desde los 400 y hasta los 2700 m, siempre y cuando existan condiciones de mucha humedad con precipitaciones que van desde los 1500 a los 3000 mm, temperaturas de los 12 a los 23°C y baja luminosidad causada por la presencia frecuente de neblina (Rzedowski, 2006). Es un ambiente de gran importancia dada la enorme cantidad de servicios ecosistémicos que aporta, tales como su elevada captación de carbono, la gran efectividad en filtración de agua, la aportación de recursos maderables y la enorme cantidad de especies vegetales y animales endémicas y amenazadas que alberga (Sánchez-Ramos y Dirzo, 2014). Es uno de los ecosistemas más amenazados a nivel global, pues actualmente, su cobertura en México ha disminuido al 55% de la original, que era del 1.55% del territorio nacional, y su distribución se encuentra altamente fragmentada (Bubb, 1991; Hamilton *et al.*, 1995; Rzedowski, 1996, 2006; Sánchez-Ramos y Dirzo, 2014).

ANTECEDENTES

Diversidad genética

La diversidad genética, definida como la variación de alelos y genotipos presentes en una población (Frankham *et al.*, 2002), puede verse influenciada por muchos factores, tanto intrínsecos como extrínsecos, entre los que se encuentran los cuellos

de botella, el sistema reproductivo, la selección natural, las distintas tasas de mutación, la inmigración y emigración entre poblaciones, así como todo tipo de combinaciones entre estos factores (England *et al.*, 2003; Frankham *et al.*, 2002; Gibbs, 2001; Rocha y Gasca, 2007). Por su parte, el tamaño poblacional es también de gran importancia, ya que todos estos elementos tienen mayor efecto en poblaciones pequeñas, debido al efecto del “muestreo” de los alelos de una generación a otra: mientras más pequeña la población, mayor será el cambio en el *pool* genético entre los progenitores y su descendencia (Frankham *et al.*, 2002; Garner *et al.*, 2005).

La pérdida de la diversidad genética trae graves consecuencias a las poblaciones, al afectar el potencial de evolución adaptativa. Todas las especies se enfrentan a ambientes cambiantes, ya sea por calentamiento global, contaminación, ciclos climáticos, nuevos competidores o depredadores, cambios en enfermedades, pestes o parásitos y, para enfrentarse a ello, deben evolucionar o extinguirse: las especies que cuentan con diversidad genética son capaces de evolucionar en respuesta a los cambios ambientales (Frankham *et al.*, 2002; Hoffman y Parsons, 1997; Lavergne y Molofsky, 2007).

Si bien es de gran importancia para la prevalencia de las especies, la diversidad genética no es la única que juega un papel en este sentido: existen pruebas de que la endogamia, que generalmente viene con la pérdida de la diversidad, aumenta el riesgo de extinción en poblaciones naturales. Así, la combinación de baja diversidad genética y presencia de endogamia, es la que más compromete la salud de las poblaciones al reducir la reproducción y sobrevivencia de las especies (Coltman *et al.*, 1999; Frankham *et al.*, 2002; Lacy, 1997; Mills y Smouse, 1994; Reed y Frankham, 2003). De manera específica, la endogamia reduce los nacimientos, aumenta las muertes y puede distorsionar la proporción de sexos, lo que interfiere con los parámetros que determinan la viabilidad poblacional, como es la tasa de crecimiento y variación en el tamaño de la misma (Frankham *et al.*, 2002).

Todos estos factores, desde los que alteran los niveles de diversidad genética, hasta los que se generan como consecuencia, interactúan generando un llamado vórtice de extinción: si por cualquier razón (pérdida de hábitat, contaminación, sobre explotación, etc.) una población sufre fragmentación o disminución, entonces aumenta la endogamia y disminuye la diversidad genética, lo que conlleva a una reducción en la adaptabilidad, sobrevivencia y reproducción, por lo que el tamaño poblacional se reduce, aumenta la endogamia y comienza de nuevo el ciclo, hasta que las especies llegan a la extinción (Frankham *et al.*, 2002; Gilpin y Soulé, 1986).

Se han realizado estudios, tanto para todos los vertebrados como para mamíferos en específico, para conocer si existen patrones de diversidad genética a nivel mundial. En cuanto a vertebrados, Adams y Hadly (2013) encontraron una mayor diversidad genética presente en anfibios y reptiles en comparación con peces, aves y mamíferos. En cuanto a variación intraespecífica, el único patrón que encontraron es que es mayor en poblaciones de peces, aves y mamíferos que habitan en latitudes bajas del planeta, pero es probablemente debido a que las tasas de

especiación suelen ser mayores en los trópicos, y no por motivos inherentes a las especies. Por su parte, Wooten y Smith (1985) tomaron todos los datos genéticos de mamíferos disponibles y buscaron una relación entre la diversidad genética de las especies y su tamaño corporal. Al realizar un análisis general, encontraron que sí existe una relación en la que la diversidad genética es menor en especies de mayor tamaño. Cuando realizaron el análisis solamente para roedores, que incluía a las familias Geomyidae, Heteromyidae y Muridae (actualmente Cricetidae), no encontraron ninguna relación entre diversidad genética y masa corporal. Lo que los autores concluyeron con los resultados divergentes es que talvez sea necesario examinar las relaciones a niveles más bajos de organización biológica, como a nivel poblacional, por ejemplo. Posteriormente, Makarieva (2001) realizó un estudio comparativo similar, pero tomando en cuenta únicamente la heterocigosidad en proteínas de 321 especies de mamíferos y el único patrón que encontró fue con respecto al número de loci utilizado en cada estudio, así que no discutió con respecto a nada que tuviera que ver con las especies o su ambiente. Por su parte, Garner y colaboradores (2005) realizaron un estudio similar al de Wooten y Smith (1985), en el que pretendían encontrar si existe un patrón entre la diversidad genética de los mamíferos, su masa corporal y el grupo taxonómico, tomando en cuenta, además, las amenazas que pudieran tener las poblaciones a analizar. El autor encontró que no existe una relación entre la heterocigosidad y el tamaño corporal de los mamíferos. Encontró diferencias en la diversidad genética entre mamíferos marsupiales y placentarios, pero ninguna diferencia dentro de estos taxa. Una asociación importante que sí reportó es la que existe entre las poblaciones que se han encontrado demográficamente susceptibles, sin importar si son especies raras o comunes, y una notable disminución en su diversidad genética. Finalmente, Gillman y colaboradores (2009) intentaron describir patrones de evolución molecular en mamíferos de todo el mundo y, mientras lo hacía, descubrió que las variaciones en diversidad genética con respecto al gradiente latitudinal de sus distribuciones estaban relacionadas con cuellos de botella que habían sufrido las especies, más que con el tamaño de las poblaciones. De manera general, todos los autores en los estudios mencionados concluyeron que es muy difícil mencionar un factor general que sea el que está influyendo en la diversidad genética de las especies, sino que es la historia y las características particulares de la especie y su ambiente lo que debe ser tomado en cuenta para conocer el porqué de su situación genética. Otra conclusión a la que llegaron todos los autores es que es importante enfocar los esfuerzos de conocimiento y conservación a niveles taxonómicos más bajos que las especies, es decir, a nivel poblacional, ya que las características ambientales y presiones ecológicas varían espacialmente y esto puede llevar a cambios a nivel genético en la misma especie.

De manera específica, existen diversos estudios acerca de roedores, en los que se ha intentado conocer la razón del nivel de diversidad genética de cada uno de ellos. Solamente se han reportado dos especies que cuentan con diversidad genética baja: *Baiomys musculus* y *Peromyscus melanophrys*. En ambos casos, a pesar de que los valores de diversidad genética son bajos, los autores encontraron que éstos se mantienen en el tiempo, lo que les lleva a la conclusión de que son suficientes para mantener la prevalencia de las poblaciones (Vargas *et al.*, 2012; Vega *et al.*,

2017). De manera contraria, se han reportado valores altos de diversidad genética en otras especies de roedores, como *Peromyscus leucopus*, *P. maniculatus*, *Mastomys natalensis* y *M. erythroleucus*, especies para las que podría parecer más evidente que cuenten con heterocigosidades altas, ya que son ratones comunes, de distribución amplia, no fragmentada y con flujo génico a lo largo de la misma (Mossman y Waser, 2001; Chirhart *et al.*, 2005; Brouat *et al.*, 2007). Sin embargo, existen también especies cuya distribución no es amplia y se encuentra fragmentada, o han pasado por más de un cuello de botella recientemente y mantienen niveles altos de diversidad genética, como es el caso de dos especies de rata canguro (*Dipodomys spectabilis* y *D. ingens*; (Busch *et al.*, 2007; Loew *et al.*, 2005, respectivamente) y el ratón de Xico (*Habromys simulatus*; Castañeda-Rico *et al.*, 2011). En estos casos, es posible que la diversidad genética se mantenga alta debido a que aún existe flujo génico entre las poblaciones. Se reportaron también los casos de *Reithrodontomys spectabilis* y *Oryzomys couesi cozumelae*, los cuales, a pesar de ser endémicos a una isla, mantienen altos valores de diversidad genética, probablemente debido a que ambas especies cuentan con varias poblaciones distribuidas en toda la extensión de una isla que es de gran tamaño, además de tener alta diversidad en los individuos (Espíndola *et al.*, 2014; Vega *et al.*, 2017).

Existe una gran variedad en los trabajos realizados hasta el momento acerca de diversidad genética, no solamente por las especies o por el enfoque con el que se realizan los estudios, sino también debido a que es un atributo de las poblaciones que ha sido medido para una gran cantidad de rasgos en las especies, incluyendo caracteres cuantitativos, alelos deletéreos, proteínas, loci de ADN nuclear, ADN mitocondrial y para cromosomas. De todos estos métodos, la medición por medio de la variación en el ADN ofrece las ventajas de poder realizarse de manera no invasiva y requerir muestras pequeñas (Frankham *et al.*, 2002).

Uno de los marcadores moleculares que ofrecen la estimación de la diversidad genética poblacional son los SNPs (single nucleotide polymorphism). Como su nombre lo indica, un SNP es un cambio de un solo nucleótido en la secuencia de ADN y comúnmente se encuentran cada 300–1000 pares de bases (pb) en la mayoría de los genomas (Brouillette *et al.*, 2000; Sachidanandam *et al.*, 2001; Shubutowski *et al.*, 2001; Golubov y Ortega, 2007). Este marcador ofrece la ventaja de ser abundante y encontrarse distribuido ampliamente a lo largo del genoma, con lo cual se evita el sesgo producido por llevar a cabo análisis con un solo locus (Aitken *et al.*, 2004).

A pesar de que el uso de SNPs ofrece ventajas sobre otros marcadores y se ha utilizado en el estudio del genoma humano y otros mamíferos modelo (e. g. *Mus musculus*), se ha usado poco en organismos no modelo, principalmente debido a limitaciones técnicas a la hora de encontrar dichos marcadores en genomas relativamente desconocidos, así como al producir genotipos de manera eficiente y de costos rentables (Aitken *et al.*, 2004). Una técnica mediante la cual se puede eliminar dicha problemática es la denominada “genotipificación por secuenciación” (*Genotyping-by-Sequencing*, GBS) que ha hecho posible la secuenciación de ADN

para especies altamente diversas y con grandes genomas, sin la necesidad de tener un genoma de referencia (Elshire *et al.*, 2011).

Se han realizado anteriormente hallazgos y descripciones de SNPs en el genoma de algunas especies. Una de ellas es el ser humano, para el cual se realizó un mapa incluyendo 1.42 millones de SNPs. Dicho trabajo es una recopilación utilizando toda la información que ha sido publicada del genoma completo o partes del mismo, lo cual implica que se han incluido diversos métodos para generarlo (Sachidanandam *et al.*, 2001). Otra especie que cuenta con un mapa de SNPs es el ratón doméstico (*Mus musculus*). Dicho mapa cuenta con 10,350 SNPs y fue construido con el propósito de encontrar genes relacionados con niveles de colesterol en el humano. Un mapa tan completo del genoma de dicha especie fue construido utilizando estudios anteriores en los que se tenían propósitos similares relacionados con enfermedades en el humano (Cervino *et al.*, 2005; Wade y Daly, 2005). Existen otras especies de las que, si bien no se cuenta con mapas completos de SNPs, existe al menos el conocimiento de SNPs para ciertos genes. Una de estas especies es el caballo (*Equus caballus*), para el cual se analizaron 50 genes, en los que se encontraron 36 SNP's, mediante los cuales se encontró que tres de 16 razas analizadas se encuentran en equilibrio de Hardy-Weinberg (Shubitowski *et al.*, 2001). En el trabajo de Brouillette *et al.* (2000) con especies domésticas, se analizaron 12 genes del perro (*Canis lupus familiaris*), en los que encontraron 20 SNPs. El perro comparte cuatro de esos 12 genes con el cerdo (*Sus scrofa*), caballo, oveja (*Ovis aries*) y gato (*Felis catus*), y en dichos genes, se encontraron 13 SNPs. En tres de los 12 genes y cuatro de las 10 razas de perros utilizadas en el estudio, se encontró desviación al equilibrio de Hardy-Weinberg.

Entre los mamíferos no modelo para los que se han construido mapas de SNPs se encuentra el chimpancé (*Pan troglodytes*). Esto se logró en un esfuerzo por identificar dichos marcadores en un gran número de especies de mamíferos, que incluyen a la oveja, vaca (*Bos taurus*), cerdo, perro rojo (*Cuon alpinus*), topo (*Asioscalops altaica*), ratón doméstico, hámster (*Mesocricetus auratus*), conejo (*Oryctolagus cuni*), gato, babuino (*Papio hamadryas*), murciélago orejón dorado (*Plecotus auritus*), tití (*Saguinus oedipus*), armadillo (*Chaetophractus villosus*), elefante africano (*Loxodonta africana*) y tlacuache (*Didelphis virginiana*). No obstante los esfuerzos en un número tan amplio de especies, solamente se tuvo éxito con el chimpancé y pudieron identificarse 26 SNPs en seis de 11 loci utilizados (Aitken *et al.*, 2004). Por otro lado, se han utilizado SNPs como marcadores en poblaciones con baja diversidad genética para análisis de paternidad, diversidad genética e identidad en el caso de Bisonte Europeo (*Bison bonasus*) y los resultados fueron comparados con los obtenidos mediante el uso de microsatélites como un segundo marcador. Se encontraron 960 SNPs en una muestra de 50 bisontes de una población que pocos años antes pasó por un cuello de botella y que se ha recuperado con el tiempo en cuanto a número de individuos, pero no completamente respecto a tamaño efectivo. Los análisis revelaron que los SNPs son mucho más efectivos que los microsatélites, al menos en este caso de estudio (Tokarska *et al.*, 2009).

Actualmente, existen dos estudios acerca de roedores silvestres para los que se han utilizado SNPs como marcadores moleculares. El primero fue realizado con la finalidad de encontrar cambios en la diversidad genética del topillo rojo (*Myodes glareolus*) durante el proceso de expansión de su territorio en Irlanda (White *et al.*, 2013). Para ello se usó GBS como técnica. Se describieron 266 SNPs génicos y 5713 SNPs no génicos y se encontró que ha habido adaptación durante la expansión, así como la pérdida de diversidad genética conforme el avance del roedor a partir de su punto de origen hacia el borde de su distribución. El segundo estudio, fue acerca de la diversidad genética del ratón de meseta (*Peromyscus melanophrys*) con la finalidad de comparar la diversidad genética de individuos que habitan en zonas con vegetación perturbada contra individuos de zonas con vegetación más conservada (Vega *et al.*, 2017). En éste se encontraron 8035 SNPs mediante la técnica GBS y concluyeron que no existen diferencias significativas en la diversidad genética con respecto al tipo de ambiente. En ambos estudios se utiliza información complementaria a los datos genómicos, como es el origen de la distribución de la especie o características del ambiente en que habita. La inclusión de información adicional resulta ventajosa y puede volver un estudio mucho más completo y efectivo, dependiendo de lo que se busca conocer. Si de conservación se trata, el conocimiento de aspectos ecológicos de las especies resulta de gran utilidad (Rocha y Gasca, 2007); específicamente, se sabe que el ámbito hogareño tiene influencia en la estructura y diversidad genética de los organismos (Hamilton, 2009; Vázquez-Domínguez *et al.*, 2013).

Ámbito hogareño

La estimación del tamaño del ámbito hogareño es un prerrequisito importante para entender mejor el comportamiento y poder llevar a cabo un mejor manejo ecológico de una especie (Sanderson, 1966; Bekoff y Mech, 1984). Harris *et al.* (1990) mencionan que el análisis del ámbito hogareño es una parte importante del conocimiento ecológico y etológico de las especies. El tamaño del ámbito hogareño dentro de una misma especie puede variar de acuerdo a factores como el sexo, peso, edad y estado reproductivo, así como por el tipo de hábitat, disponibilidad de alimento, densidad poblacional y estación del año (Burt, 1943; Stickel, 1968; Loretto y Vieira, 2005). El ámbito hogareño de distintos individuos puede traslaparse, y generalmente lo hace, aunque esta área de superposición es neutral, y no forma parte de la zona defendida por los animales (acción definida como territorialidad), además de que éstos pueden ocasionalmente usar zonas fuera de sus áreas “normales” de actividad de manera exploratoria (Burt, 1943).

A pesar de que el ámbito hogareño es importante para conocer la ecología animal, así como la dinámica de sus poblaciones, la información acerca del ámbito hogareño aún no está estudiada para muchas especies (Ribble *et al.*, 2002; Wood *et al.*, 2010). En el caso particular de los roedores, se sabe que sus ámbitos van desde áreas muy pequeñas, como es el caso de *Peromyscus maniculatus* cuyo ámbito es de 556 m² (Wood *et al.*, 2010), hasta ámbitos grandes como el de *Thallomys nigricauda* que es de 20976.6 m² (Coleman y Downs, 2010). Se sabe

también que factores inherentes a los individuos pueden tener influencia sobre el tamaño de su ámbito, como es el sexo de los individuos. En la mayoría de los casos, son los machos quienes tienen un ámbito mayor (Packard, 1968; Coleman y Downs, 2010; Wood *et al.*, 2010; De Almeida *et al.*, 2013), aunque se ha reportado también la situación contraria (Spencer y Cameron, 1988), así como especies para las que no existen diferencias entre sexos (Cawthorn y Rose, 1989; Morzillo *et al.*, 2003; Schradin y Pillay, 2005). Relacionado con el sexo se encuentra el sistema reproductivo: los machos de especies polígamas suelen tener ámbitos mayores que las hembras (Clutton-Brock, 1989; Ostfeld, 1990; Fisher y Lara, 1999).

El tamaño de los individuos es también importante al definir el tamaño del ámbito hogareño. Existe una tendencia de los individuos grandes a ocupar ámbitos mayores, aunque no siempre sucede (Spencer y Cameron, 1988). La época reproductiva y la densidad poblacional tienen también influencia sobre el ámbito hogareño (Erlinge *et al.*, 1990; Priotto *et al.*, 2002; Ribble *et al.*, 2002; Coleman y Downs, 2010), además de algunos factores ambientales, como la productividad primaria y la estacionalidad (Morzillo *et al.*, 2003; Coleman y Downs, 2010). Se ha observado además que el tamaño del ámbito en el mismo individuo puede variar en ambientes distintos (Schradin y Pillay, 2005), o con el paso del tiempo (Coleman y Downs, 2010; Wood *et al.*, 2010).

Los pocos estudios realizados acerca del ámbito hogareño de ratones arborícolas se han utilizado para conocer diferentes aspectos tanto de la especie de estudio como aspectos de patrones más generales. En el caso de McNab (1963), se utilizaron los ámbitos de distintas especies con la finalidad de conocer la relación entre las necesidades energéticas de los animales, el tamaño corporal y el tamaño del ámbito hogareño. Para ello, el autor calculó el ámbito hogareño de *Reithrodontomys megalotis* (2347 m²) y lo comparó con el de otras especies, con lo que concluyó que sí existe una relación entre el tamaño del ámbito hogareño y la tasa metabólica, ya que un animal más grande necesita más energía y, por lo tanto, un mayor espacio para recabar los recursos que le permitirán obtenerla

Se ha utilizado también el ámbito hogareño para conocer si una especie es especialista en cuanto a su hábitat y si es que le afectan los ambientes perturbados. Morzillo *et al.* (2003) calcularon el ámbito hogareño de *Ochrotomys nutalli* (hembras 11100 m² y machos 13400 m²) y lo compararon entre zonas perturbadas y no perturbadas. Al no encontrar diferencias, concluyeron que la especie no se ve afectada por ambientes perturbados y, al capturar individuos de la especie en todas las zonas de su estudio, concluyeron también que no es una especie especialista de hábitat.

Se utilizó la estimación del ámbito hogareño de otro roedor arborícola con la finalidad de encontrar patrones de interacción entre la productividad del hábitat, la temporada del año y la época reproductiva de la especie. Coleman y Downs (2010) encontraron que efectivamente existen dichos patrones para *Thallomys nigricauda*,

ya que los ámbitos hogareños de los individuos estudiados no fueron constantes con el paso del tiempo, y fueron mayores en invierno, además de que el ámbito fue mayor en individuos que se encontraban en época de reproducción. Se encontró también que los ámbitos de los machos fueron mayores que los de las hembras, por lo que se sabe que es una especie polígama.

De esta manera, el ámbito hogareño no es una estimación meramente del área que utiliza un animal en sus actividades diarias, si no que permite realizar una gran cantidad de inferencias acerca de distintas características intrínsecas y extrínsecas de las especies.

JUSTIFICACIÓN

Debido a que es muy poco lo que se conoce acerca de la biología y ecología de *Reithrodontomys microdon*, una especie en estado de amenaza, con hábitos estrictamente arborícolas y que se encuentra asociado a algunos de los pocos fragmentos restantes de bosque mesófilo de montaña en el centro de México, se vuelve fundamental el conocer aspectos tan importantes de la especie como son su estructura y diversidad genética, ya que son el reflejo a nivel molecular del estado de las poblaciones, así como conocer su ámbito hogareño, que es uno de los aspectos ecológicos que tiene influencia en los mismos. Este trabajo, además, representa un avance en cuanto al uso de nuevas tecnologías para la obtención de datos genómicos de organismos silvestres, utilizando un marcador que no limita la información a unos cuantos loci, en un estudio integral que resulta novedoso al incluir aspectos tanto genéticos como ecológicos. La información obtenida podría servir como un reflejo del estado de otras poblaciones con características similares en ambientes que se encuentran bajo enormes presiones ecológicas y a causa del hombre, como es el bosque mesófilo de montaña. La información recabada, entonces, servirá como respaldo para la elaboración de programas con bases científicas para el manejo y conservación de dicho ambiente tan amenazado en México.

OBJETIVOS

Dada la situación de *Reithrodontomys microdon* y su importancia como especie arbórea y potencialmente indicadora del ambiente que habita, el objetivo general de este estudio es conocer aspectos tanto genéticos como ecológicos que tienen influencia en el estado de conservación de dos poblaciones de la especie.

Los objetivos particulares incluyen:

- Calcular el área del ámbito hogareño de *R. microdon* en la localidad de Zacualpan, Estado de México.
- Conocer la variación genética dentro y entre dos de las poblaciones de *R. microdon* y evaluar si existe algún tipo de deterioro genético.

- Conocer la manera en que influye el ámbito hogareño en la diversidad genética de *R. microdon*.
- Dar a conocer alguno de los aspectos críticos a considerar para la toma de decisiones respecto a la conservación de *R. microdon*.

MÉTODO

Trabajo de campo

Para realizar la captura de los individuos de *Reithrodontomys microdon*, se llevó a cabo una salida a Zacualpan, Estado de México, del 27 de marzo al 24 de abril de 2015. Se colocaron 160 trampas tipo Sherman distribuidas tanto en piso como en árboles a una altura no mayor a 1.5 metros. Además, se colocaron trampas en otros 15 árboles con ayuda de equipo de escalada en alturas desde 1.5 hasta 18 m. En cada árbol se pusieron entre 4 y 7 trampas, dependiendo del tamaño y estructura del mismo, con ayuda de repisas que se clavaron al tronco. Todas las trampas fueron cebadas con una mezcla de avena, vainilla y manzana.

Lo necesario para llevar a cabo los análisis y comparaciones de la segunda población se extrajo de lo recabado en el estudio realizado previamente acerca del ámbito hogareño y selección de hábitat de *Reithrodontomys microdon* en Taxco, Guerrero (Marines-Macías, 2014). El trabajo de campo de dicho estudio se llevó a cabo en el parque “Cerro del Huixteco” durante diez días en julio de 2012 y durante 30 días en los meses de abril y mayo de 2013. Se colocaron 273 trampas tipo Sherman en total en ambos muestreos, tanto en piso como en 20 árboles y se siguió el mismo método, alturas y cebo que en el descrito anteriormente para Zacualpan.

Diversidad genética

Se seleccionaron SNPs como marcadores para estimar la diversidad genética de *R. microdon*, ya que dada su abundancia en el genoma de los mamíferos y su baja tasa de mutación que los hace estables, se pueden realizar estudios poblacionales con mayor precisión y con menor sesgo que con otros marcadores moleculares (Sachidanandam *et al.*, 2001; Aitken *et al.*, 2004). La identificación de los SNPs en el genoma de esta especie fue llevada a cabo mediante genotipificación por secuenciación (“*Genotyping-by-Sequencing*”, GBS). Este método es una de las técnicas de “*Next Generation Sequencing*” (NGS) y es una técnica simple, rápida, extremadamente específica y altamente reproducible, con la cual, regiones repetitivas del genoma pueden ser eliminadas, mientras que las regiones con pocas copias pueden ser secuenciadas con mayor eficiencia (Elshire *et al.*, 2011). Al llevar a cabo GBS se construyen pequeñas librerías que pueden ser secuenciadas posteriormente mediante una plataforma de secuenciación. El procedimiento se basa en la secuenciación de regiones genómicas obtenidas por medio de enzimas de restricción específicas para el taxón de interés (ER’s) (Lyons *et al.*, 1997; Aitken *et al.*, 2004; Elshire *et al.*, 2011).

A todos los individuos de *R. microdon* capturados durante la salida a campo se les tomó una muestra de tejido (aprox. 0.5 mm de oreja) que fue depositada en el Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM. Las muestras de tejido de la población de Taxco se encontraban ya depositadas en dicha colección. Todas las muestras se encuentran conservadas en criotubos a una temperatura de -70°C. Se realizó la extracción de ADN de cada uno de los individuos de ambas poblaciones utilizando el kit de extracción *E. Z. N. A. Tissue DNA Kit* de Omega, con su posterior cuantificación con la ayuda del kit *dsDNA BR (Broad-Range)* de Qubit en un fluorómetro de la misma marca. El kit de cuantificación de ADN fue combinado con el kit *RNA BR* de Qubit para determinar la pureza de las muestras.

Las extracciones de ADN fueron enviadas al Cornell Institute for Genomic Diversity en donde cada muestra fue digerida por separado utilizando la enzima de restricción PstI (CTGCAG) en una placa de 96 pozos. Una vez fragmentado el ADN, se ligó a un adaptador de “código de barras” y un adaptador “común”. El primero es un adaptador que termina con 4-8 pb sobresalientes en la cola 3' del ADN, mientras que el segundo termina con 3 pb sobresalientes en la cola 5' del mismo (Elshire *et al.*, 2011; White *et al.*, 2013). Posterior al ligamiento, el contenido de los pozos se depositó en tubos Eppendorf y se limpió con la ayuda de un kit de purificación de PCR de Qiagen para formar una librería, misma que se sometió a una PCR con primers que embonan con los sobresalientes de los adaptadores. Gracias a esa PCR, se amplificaron los fragmentos de una longitud ideal para ser secuenciadas. Una vez terminada la PCR, las librerías se limpiaron una vez más con el kit de purificación de PCR de Qiagen y posteriormente se diluyeron y se enviaron para su secuenciación en un Illumina HiSeq 2000 en “Cornell Core Laboratories Center” (Elshire *et al.*, 2011; White *et al.*, 2013).

Una vez obtenidos los archivos de secuencias del Illumina, fueron convertidos en genotipos individuales con el programa UNEAK que es parte del software TASSEL 3.0 (Bradbury *et al.*, 2007). Con este programa se agruparon lecturas idénticas y se almacenaron las cuentas de dichos grupos presentes en cada individuo. Todos los grupos únicos fueron juntados y sus cuentas en toda la muestra de individuos fueron almacenadas. Posteriormente, se realizó el alineamiento en parejas de los grupos y los pares con un par de base diferente se consideraron como SNPs candidatos. Tomando un 0.03 de rango de tolerancia de error, solamente los pares recíprocos de grupos fueron retenidos como SNPs (White *et al.*, 2013). Posteriormente, con ayuda del software Perl (Wall, 2015), se revisó que no existieran duplicados y se filtró el número de loci con base en datos faltantes (20%) y heterocigosidad observada (0.75) en las secuencias obtenidas, con lo cual se creó un archivo listo para realizar los análisis de diversidad genética.

La diversidad genética se evaluó mediante el análisis de la desviación del equilibrio Hardy-Weinberg, el cual es uno de los modelos más simples en genética de poblaciones. Éste supone que, con reproducción aleatoria, las frecuencias tanto alélicas como genotípicas se mantienen en equilibrio de una generación a otra siempre y cuando la mutación sea inexistente, no exista deriva génica y no actúe la

selección natural. Bajo el modelo de H-W, las frecuencias alélicas pueden predecirse dadas las frecuencias genotípicas y viceversa (Hamilton, 2009).

Con la ayuda de los programas Genepop 4.4 (Rousset, 2008), Arlequin 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010), LDNe 1.31 (Waples y Do, 2008) y GeneticDistances (Kallinowski, 2005) se calcularon diversos índices a nivel intra- e inter-poblacional para conocer si existe o no una desviación al equilibrio de H-W. Las pruebas realizadas a nivel intra-poblacional incluyen heterocigosidad observada (H_o) y esperada (H_e), diversidad genética, coeficiente de endogamia (F_{is}), tamaño poblacional efectivo (N_e) y deficiencia de heterocigos. A nivel inter-poblacional, los índices calculados son el índice de distancia genética de Nei (D), el número efectivo de migrantes (N_m) y los índices de fijación, utilizados para medir patrones de estructura genética, que incluyen F_{is} (comparación de la heterocigosidad observada promedio de los individuos en cada subpoblación con la heterocigosidad esperada de H-W para las subpoblaciones), F_{st} (la heterocigosidad esperada promedio para subpoblaciones comparada con la heterocigosidad esperada para la población total) y F_{it} (comparación de la heterocigosidad observada promedio en subpoblaciones con la heterocigosidad esperada para la población total) (Hamilton, 2009). Además, se llevó a cabo un análisis de estructura genética mediante el uso del programa Structure 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000).

Ámbito hogareño

Los datos recabados para la estimación del ámbito hogareño fueron obtenidos mediante telemetría, técnica útil para proveer el tipo de información adecuada, con un mejor y más exacto entendimiento del ámbito hogareño y su dinámica (Cranford, 1977; Harris *et al.*, 1990; Frank y Heske, 1992; Tew y MacDonald, 1994).

Los radiotransmisores utilizados fueron de la marca Telenax, modelo TXB-003G. El peso de los transmisores es de 0.6 g, el cual equivale aproximadamente al 3% del peso total del animal, y que está dentro del límite de peso tolerable para aves y mamíferos, ya que éste debe ser de máximo 5% (White y Garrot, 1990; Millsbaugh y Marzluff, 2001). Para el seguimiento y localización de los animales se utilizó una antena Yagui de tres elementos y un receptor Telenax modelo RX-TLNX, con frecuencia de 148 a 174 MHz. Para la localización, que fue de tipo manual, se coloca en el receptor la misma frecuencia del radio que se pretende encontrar, y con la ayuda de un indicador de intensidad de señal con que cuenta la antena, tanto visual como sonoro, es posible llegar al sitio en que se encuentra posicionado el transmisor.

Los transmisores fueron colocados en los animales con ayuda de pegamento instantáneo, justo entre los omóplatos, en donde se había recortado previamente el pelaje para que se sujetaran con más firmeza. Una vez colocados los transmisores, se liberaron los ratones en el sitio de su captura, y se dejó pasar un lapso mínimo de 12 h para que los animales se acostumbraran al transmisor (Springer, 2003). Los individuos fueron localizados durante la noche, a partir de las 20:00 h y hasta la 1:00 a.m. Las localizaciones fueron tomadas con un tiempo aproximado de 15 min entre

cada una. Se tomaron las coordenadas de cada localización con un GPS de la marca Garmin Map, en UTM.

Con las coordenadas obtenidas, se estimó el ámbito hogareño de cada uno de los individuos en el programa R, usando el paquete *adehabitatHR* (Calenge, 2006). El método utilizado fue kernel, el cual es una función de densidad probabilística en la que se incluyen las coordenadas en el plano, el número de localizaciones y una función kernel bivariada. Esta función se calcula para cada uno de los puntos en el plano, ya que son parte de una muestra total y por ello cuentan con una distribución de probabilidad. Finalmente, tomando en cuenta cada uno de los resultados se obtiene el área de ámbito hogareño (Harris *et al.*, 1990; Kernohan *et al.*, 2001). El método de kernel aporta ventajas como el asumir independencia en los datos, ser poco sensible a datos correlacionados, no requerir de un tamaño grande de muestra (30-50 localizaciones), ser poco sensible a puntos externos, y calcular centros de actividad (Kernohan *et al.*, 2001).

Para calcular el ámbito hogareño, el método kernel requiere de un parámetro h que determina el grado de suavidad que será dado a los datos. Si el valor del parámetro suavizador es muy bajo, la función de densidad de kernel se rompe parcialmente, generando áreas pequeñas e independientes alrededor de los conjuntos de puntos. Si el parámetro es muy alto, entonces se genera un área única en la cual se incluyen todos los puntos, a menos que existan puntos extremos, los cuales quedan excluidos (Kernohan *et al.*, 2001). El método kernel se enfoca en dos tipos distintos de parámetro suavizador: hcv (validación por mínimos cuadrados cruzados) y $href$ (de referencia) (Seaman *et al.*, 1999; Seaman y Powell, 1996; Worton, 1995). $href$ es un estimado del parámetro suavizador ideal, si la distribución real es una normal bivariada, mientras que hcv no asume ninguna distribución particular y estima un parámetro suavizador que minimiza la medida de la diferencia entre la densidad estimada y la verdadera. Sin embargo, simulaciones indican que, a diferencia de $href$, hcv generalmente usa valores demasiado pequeños que no suavizan por completo las áreas, sobre todo cuando los puntos de localizaciones del animal están cerca o en el mismo punto, llegando incluso a arrojar un valor de cero (Silverman, 1986), por lo que en el presente estudio se utiliza $href$ como parámetro suavizador.

Se realizaron pruebas de U de Mann-Whitney para conocer si existen diferencias significativas entre el tamaño del ámbito hogareño obtenido para Zacualpan con respecto al obtenido para Taxco en 2014 (Marines-Macías, 2014), trabajo en el cual el ámbito hogareño fue obtenido utilizando los mismos métodos y parámetros que se describen para este estudio.

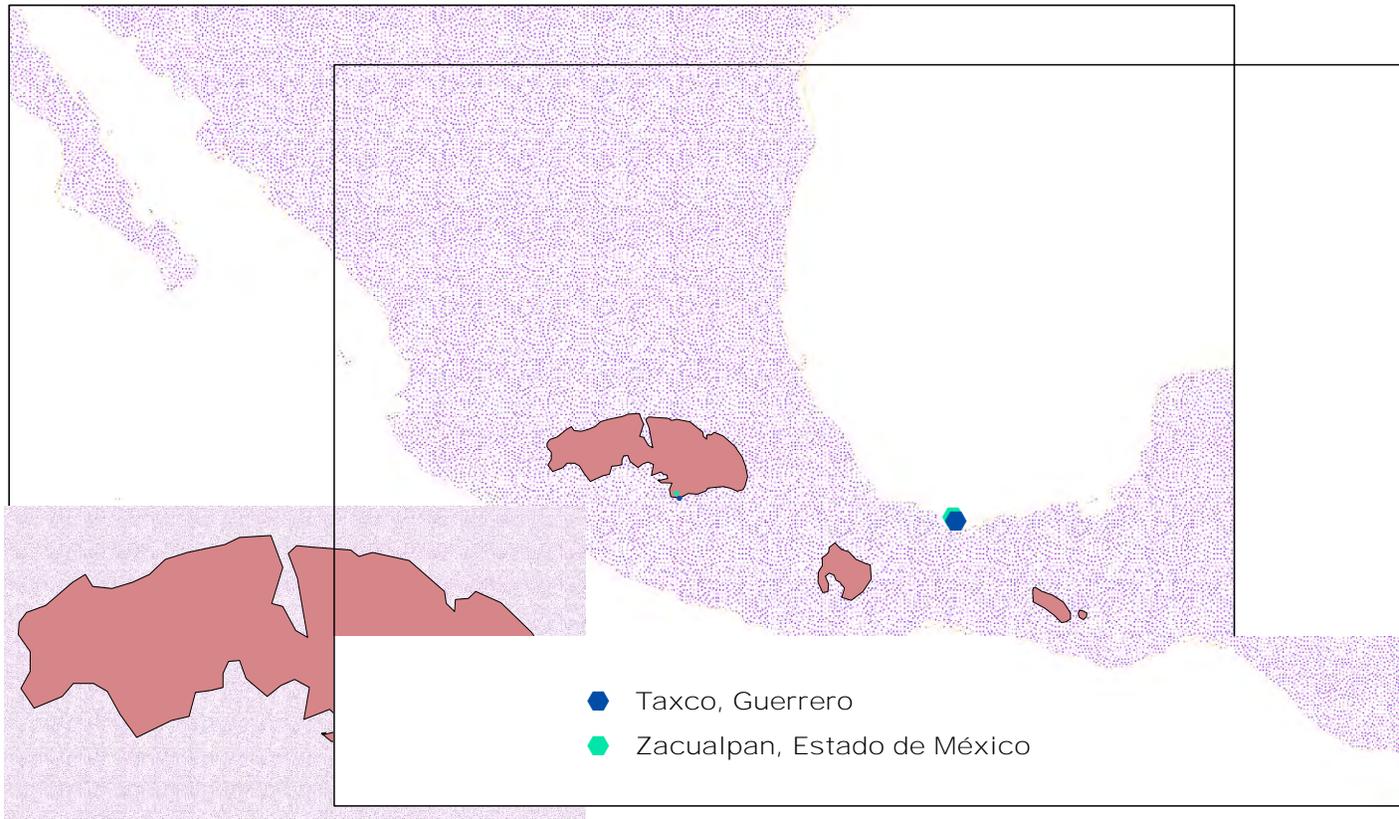


Figura 1 Distribución de *Reithrodontomys microdon* (IUCN, 2012) y ubicación de sitios de colecta.

RESULTADOS

En Zacualpan, Edo. de México se capturaron 11 individuos en total: seis machos y cinco hembras, todos en árboles. De esos 11 individuos, nueve fueron capturados en una misma zona y los otros dos en zonas separadas, cada uno apartado del otro, es decir, que se tienen individuos de tres zonas distintas. Se contó con individuos pertenecientes a la población de Taxco, Guerrero: cinco machos y cinco hembras, de los cuales, ocho se encontraron en una zona apartada de la zona en donde se encontraron los dos restantes (Marines-Macías, 2014).

Diversidad genética

Se llevó a cabo *Genotyping-by-Sequencing* de los 21 individuos de ambas poblaciones. El total de SNPs encontrados para *R. microdon* antes de su filtro en *Strawberry Perl* fue de 48,611. Posterior a su procesamiento, se obtuvieron 1,871 loci para realizar los análisis.

- Equilibrio de *Hardy-Weinberg*

Intra-poblacional. La heterocigosidad observada (H_o) para la población de Taxco fue de 0.3411 y la heterocigosidad esperada (H_e) fue de 0.3447. La diversidad genética

en la población fue de 0.29, con un coeficiente de endogamia (F_{is}) de 0.009 ($p>0.05$) y un $N_e=29.8$. Para la población de Zacualpan, la H_o fue de 0.3274 y la H_e fue de 0.3308. Su diversidad genética fue de 0.30, con un F_{is} de 0.01 ($p>0.05$) y un $N_e=12.9$. No se encontró deficiencia de heterócigos en ninguna de las poblaciones. En un test global (todos los loci, ambas poblaciones) se encontraron solamente 55 loci con deficiencia de heterócigos ($p < 0.05$).

Inter-poblacional. El valor del índice de distancia genética de Nei (D) fue de 0.028. Los índices de fijación para todos los loci fueron: $F_{is}=0.01$; $F_{st}=0.06$; $F_{it}=0.07$. El número efectivo de migrantes (N_m) fue de 0.42.

- Estructura genética

Por medio del programa *Structure* se obtuvieron únicamente dos *clusters* (Figura 2). Uno de ellos se encontró casi por completo en la población de Zacualpan, mientras que el restante estuvo representado en ambas poblaciones. La proporción de pertenencia a cada uno de los *clusters* con respecto a las poblaciones originales se muestra en la Tabla 1, al igual que sus valores de F_{st} . La divergencia en frecuencias alélicas entre *clusters* fue de 0.0433.

Tabla 1. Proporción de pertenencia de las poblaciones originales a las poblaciones inferidas.

Población	Cluster 1	Cluster 2
Zacualpan	0.672	0.328
Taxco	0.994	0.006
F_{st}	0.0138	0.3803

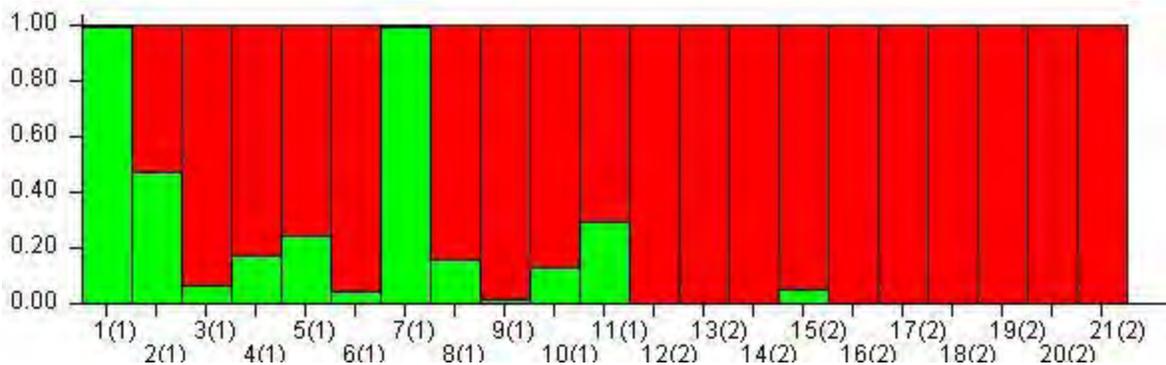


Figura 2 Proporción de pertenencia de los individuos de las poblaciones originales (Zacualpan=(1); Taxco=(2)) a las poblaciones inferidas (cluster 1= rojo; cluster 2= verde).

Ámbito hogareño

Se colocaron radiotransmisores a seis individuos: cinco hembras y un macho. Dos de las hembras se arrancaron el radiotransmisor, ya que no fue registrado movimiento en ningún momento, y la señal indicaba que el transmisor se encontraba en la copa de los árboles, así que tampoco pudo ser recuperado. Una de las hembras lo arrancó después de dos noches, por lo que fue posible obtener seis localizaciones, con lo que se estimó el ámbito hogareño. La otra hembra lo arrancó de inmediato, por lo que no fue posible obtener localizaciones, y por lo tanto, tampoco estimar el ámbito hogareño. Esta última es una de las que se capturaron apartadas de los otros nueve individuos. Los demás individuos fueron localizados durante un periodo aproximado de 14 noches, con lo que se obtuvo un promedio de 19 localizaciones por individuo.

El tamaño promedio del ámbito hogareño de *R. microdon* obtenido en Zacualpan fue de (medias \pm D. E.) 4737.2 ± 3011.2 m² (Tabla 2). No hubo diferencias significativas entre este ámbito hogareño con respecto al calculado previamente para Taxco (8994 ± 6051 m²) ($U=9$, $p=0.193$). Tanto en la población de Taxco como en Zacualpan, los ámbitos hogareños de todos los individuos se traslaparon a excepción de los individuos que fueron capturados en zonas apartadas de los demás (uno en Taxco y uno en Zacualpan).

Tabla 2 Tamaño del ámbito hogareño de los individuos de *Reithrodontomys microdon*.

Individuo	1	2	3	4	5	6
Ámbito hogareño (m²)	2328.0	9370.2	5027.6	1783.9	5178.2	No calculado

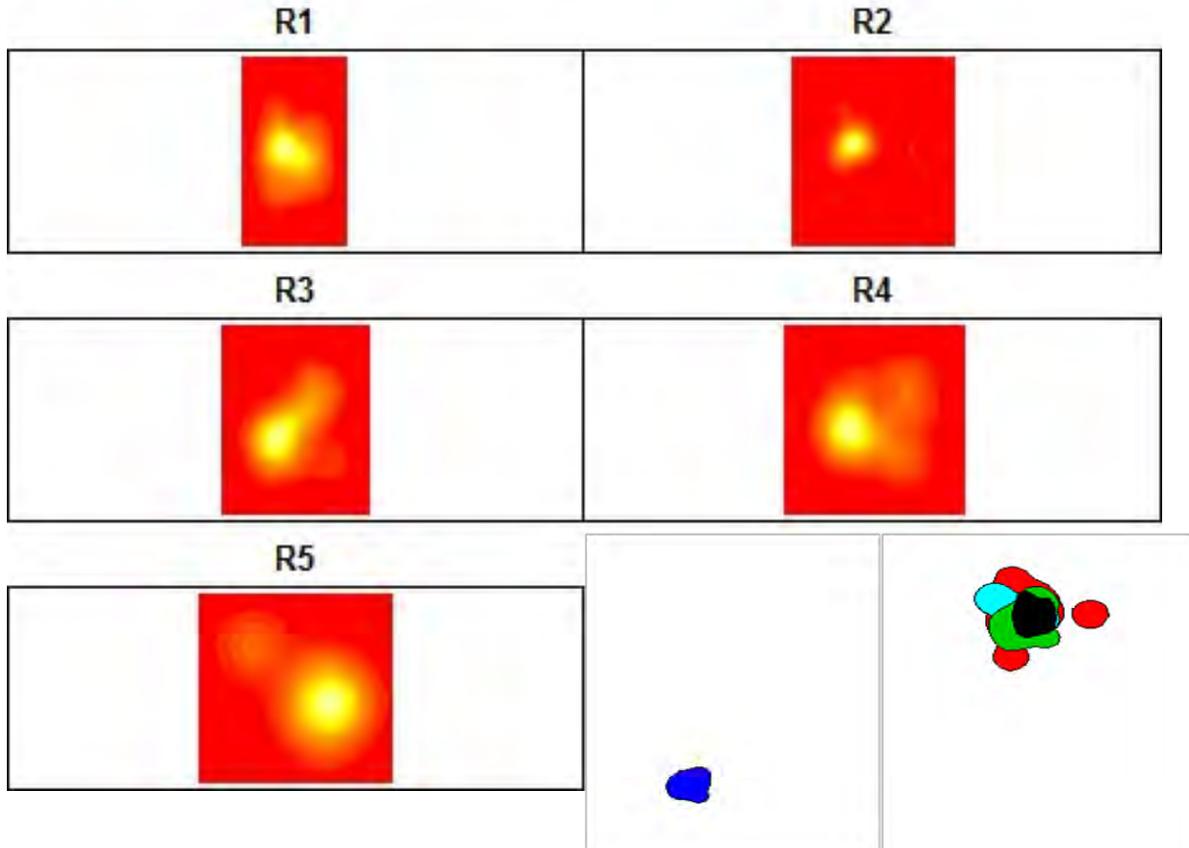


Figura 3 Ámbito hogareño de los cinco individuos de *Reithrodontomys microdon*, de manera individual y en conjunto.

DISCUSIÓN

De manera general, es importante resaltar que los estudios genómicos en organismos no modelo son de gran ayuda para explicar patrones ecológicos y evolutivos de manera más clara (Allendorf *et al.*, 2010; Kettle, 2014; Shafer *et al.*, 2015). Dicho ámbito se encuentra aún poco desarrollado para los mamíferos en general y su uso es aún menor en estudios enfocados a la conservación de mamíferos no modelo. Acerca de este tema, existe el estudio de Sabury *et al.*, (2011), en el cual, los autores obtuvieron un mapa de 5710 SNPs y con su uso discuten las ventajas que aportan los datos genómicos a los esfuerzos de conservación de las especies. En lo que respecta a ratones silvestres, existe el conocimiento del genoma de *Myodes glareolus* y *Peromyscus melanophrys*, para los cuales se encontraron 5979 y 8035 SNPs, respectivamente (White *et al.*, 2013; Vega *et al.*, 2017). En ambos casos, la cantidad de SNP's es mucho mayor al encontrado aquí para *Reithrodontomys microdon* (1871 SNPs). Sin embargo, debe tomarse en cuenta que, tanto *M. glareolus* como *P. melanophrys* son especies no completamente arborícolas, abundantes y de amplia distribución (Hutterer *et al.*, 2016; Vázquez-Domínguez y Álvarez-Castañeda, 2016), lo cual hace más fácil su

captura y por lo que los autores obtuvieron un tamaño de muestra mucho mayor al del presente estudio (281 y 135 individuos, respectivamente). No obstante, la cantidad recabada de SNPs es suficiente para realizar un buen estudio genético, como se ha observado con anterioridad (Nielsen, 2000; Fries y Durstewitz, 2001; Wakeley *et al.*, 2001; Glaubitz *et al.*, 2003), además de representar un gran avance con respecto al uso de SNPs como marcadores para estudios genéticos, debido a la dificultad y costo que representaba el obtenerlos.

En los resultados de diversidad genética obtenidos para ambas poblaciones de *Reithrodontomys microdon*, se encontró que la heterocigosidad esperada no difiere de la observada, lo cual indicaría que ambas poblaciones están dentro del equilibrio de H-W. De la misma manera, aunque el valor de F_{is} no llegó a ser significativo, es muy cercano a cero para ambas poblaciones, mostrando que el apareamiento se lleva a cabo de manera azarosa. Ambas características de las poblaciones pueden confirmarse con el conocimiento de que no existe una deficiencia de heterocigos (Frankham *et al.*, 2002; Aguirre-Planter, 2007; Hamilton, 2009).

El valor de diversidad genética para ambas poblaciones (0.29 y 0.30) es considerado bajo. Un nivel similar de diversidad se observa en otras dos especies de roedores silvestres para las que se utilizaron SNPs como marcadores. *Peromyscus melanophrys*, un roedor considerado semi-arborícola y cuya distribución se ve restringida por ambientes poco conservados o urbanizados, cuenta con una diversidad de entre 0.24 y 0.30 (Vega *et al.*, 2017), mientras que *Myodes glareolus* tiene una diversidad de entre 0.23 y 0.35 (White *et al.*, 2013) en Irlanda y la ha ido perdiendo conforme su distribución se aleja del punto en que la especie fue introducida en Europa.

Además de tener baja diversidad genética, ambas poblaciones de *R. microdon* mostraron tener un tamaño efectivo igualmente bajo (Taxco =29.8 y Zacualpan =12.9), aunque es similar al encontrado para otros roedores, como por ejemplo, tres poblaciones de *Mus musculus* en Europa, para los cuales el tamaño efectivo es de 34, 36 y 12 en cada una de sus poblaciones, a pesar de ser una especie oportunista (Dallas *et al.*, 1995). En el caso opuesto, *Reithrodontomys spectabilis*, habitante de la isla de Cozumel, presenta N_e mayores en sus poblaciones, a excepción de una de ellas (70.2, 11, 84, 178.7, Espíndola *et al.*, 2014). Sin embargo, en ninguno de los casos N_e es suficientemente alto como para contrarrestar los efectos negativos que un tamaño efectivo pequeño genera: se ha sugerido como una regla general que se requiere un N_e de 50 para minimizar efectos de consanguinidad y de 500 para retener variación genética adaptativa (Frankham, 1998; Eldridge *et al.*, 1999; Allendorf y Ryman, 2002).

En cuanto a los estimadores inter-poblacionales, el valor de F_{is} y F_{it} para todos los individuos es bajo y concuerda con el índice de endogamia para cada población. Al ser cercanos a cero, indican que la heterocigosidad, tanto con respecto a lo esperado en ambas poblaciones, como con respecto a una población panmítica ideal, se encuentran dentro de lo esperado para el equilibrio de H-W. (Hamilton, 2009; Eguiarte *et al.*, 2010). El último de los estadísticos $F(F_{st})$ mide la variación de las frecuencias alélicas entre poblaciones y, por tanto, la diferenciación génica entre

ellas. Una manera de verlo, es como un balance entre deriva génica y flujo génico, en el que valores muy pequeños de flujo génico pueden acercar F_{st} a cero. El valor de F_{st} para *R. microdon* (0.06) concuerda con el de N_m (0.42) que es considerado bajo por ser menor a 1. El valor de F_{st} es también un indicador de la situación de las frecuencias alélicas entre poblaciones: un valor cercano a 1 expresa que dichas frecuencias son divergentes, mientras que un valor cercano a cero, como el observado para *R. microdon*, indica lo opuesto. Esta situación es confirmada mediante el índice de distancia genética, en el que un valor igual a cero nos dice que las poblaciones tienen frecuencias alélicas idénticas. El valor de dicho índice, al ser tan cercano a cero ($D = 0.02$), indica entonces que la población de Taxco y la de Zacualpan tienen frecuencias alélicas similares (Aguirre-Planter, 2007; Hamilton, 2009; Eguiarte *et al.*, 2010).

En cuanto a la estructura poblacional, ambas poblaciones fueron asignadas casi por completo a una sola población (Zacualpan = 0.672, Taxco = 0.994). Sin embargo, en la población de Zacualpan se encontró que todos los individuos tienen, en mayor o menor proporción, pertenencia a un segundo *cluster*. En otros organismos se ha encontrado algo parecido a un “gradiente espacial”, en el cual se encuentra un *cluster* representado por todos los organismos de la población más cercana al borde de su distribución, mientras que en la población siguiente se encuentra una población perteneciente en mayor medida a ese primer *cluster*, pero con un porcentaje de un segundo *cluster*. Así, conforme se va avanzando hacia el centro de la distribución, se van mezclando un poco más y el primero va disminuyendo su frecuencia, mientras que el segundo la va aumentando, hasta que al llegar al otro borde de la distribución, se encuentra representado únicamente el segundo *cluster* (Poulakakis *et al.*, 2008). Ésta podría ser una explicación para el caso de *R. microdon*: al ser la población de Taxco la que se encuentra al borde oeste de la distribución, todos sus individuos forman parte de un solo *cluster* y al ir avanzando hacia el centro de la distribución, los individuos de la población de Zacualpan comienzan a pertenecer a un *cluster* distinto, el cual, tal vez, se encuentre mejor representado hacia el otro extremo de su distribución. Si lo pensamos de esta manera, es posible también que exista una o más poblaciones entre Taxco y Zacualpan, dado que el N_m es bajo y aun así sus frecuencias alélicas no se encuentran fuertemente diferenciadas, como se mencionó anteriormente con los valores de D y F_{st} .

Podría ser también que no existan poblaciones entre Taxco y Zacualpan, y que haya dejado de haber intercambio genético entre las poblaciones hace poco tiempo, por lo cual, las frecuencias alélicas no se han diferenciado por completo. Dado que Taxco se encuentra en la orilla de la distribución, no tiene intercambio genético con otra población, por lo que solo se encuentra un *cluster* representado. Por su parte, Zacualpan puede tener algún tipo de intercambio genético con otras poblaciones hacia el centro de la distribución, por lo que presenta frecuencias alélicas distintas, además de tener un N_e de menos de la mitad que el de Taxco, lo que facilita que se fijen los alelos con mayor rapidez y, aunque sea poco el tiempo de divergencia entre las poblaciones, se vea ya reflejado en las frecuencias alélicas (e. g. Adams y Hadly, 2010). Es el índice de migración lo que podría contrarrestar la tasa de fijación de un

alelo (la cual es inversamente proporcional a N_e) (Aguirre-Planter, 2007; Hamilton, 2009). Sin embargo, la tasa de migración no es lo suficientemente fuerte, lo cual hace también muy probable que ambas poblaciones diverjan por completo en cuanto a sus frecuencias alélicas con el tiempo (Haldane, 1930; Wright, 1931; Kimura y Maruyama, 1971; Slatkin, 1985), además de poder perder diversidad genética e incrementar los niveles de endogamia (Allendorf y Ryman, 2002).

Al interpretar los índices de diversidad genética deben tomarse en cuenta también características de la especie, tales como atributos reproductivos, demografía, factores ecológicos, entre otros (Rocha y Gasca, 2007; Arenas *et al.*, 2014). En estudios anteriores, se ha observado que especies que tienen mayor capacidad de movimiento, tienen una mayor diversidad genética (Rossiter *et al.*, 2000; Vázquez-Domínguez *et al.*, 2013). El ámbito hogareño de *Reithrodontomys microdon* (8,994 m² en Taxco; 4,737 m² en Zacualpan) es menor en comparación con otros roedores arborícolas, como *Ochrotomys nutalli* (12,250 m², Morzillo *et al.*, 2003), *Thallomys nigricauda* (11,503 m², Coleman y Downs, 2010) y, en el caso de Zacualpan, *Ototylomys phyllotis* (5,779 m², Sáenz y Rica, 1999), además de utilizar pocos árboles para moverse (nueve, en promedio), reflejando que el espacio que utilizan para vivir es pequeño, lo cual concuerda con la baja diversidad genética que presenta la especie.

El ámbito hogareño puede dar indicios acerca de otros aspectos de la biología de las especies, como por ejemplo, la estructura social y el sistema reproductivo. La falta de diferencias significativas en el tamaño del ámbito de machos y hembras indica que es una especie monógama y el solapamiento en el ámbito de distintos individuos es indicio de una especie no territorial (Burt, 1943; Clutton-Brock, 1989; Ostfeld, 1990; Fisher y Lara, 1999; Ribble *et al.*, 2002). Es sabido que diferencias en sistemas reproductivos afecta la diversidad genética y la forma en que ésta se estructura (Bevill y Louda, 1999; Rocha y Gasca, 2007). Se ha reportado que especies territoriales tienden a presentar mayor variación genética a lo largo de la población, debido a la formación de un tipo de “barrera” no física que no permite el intercambio genético. Si a esto se le aumenta un sistema de reproducción polígamo, es aún más certera la existencia de heterogeneidad en las frecuencias alélicas (Selander, 1970; Tsutsui *et al.*, 2000). El caso de *R. microdon* es el opuesto y, de esta forma, presenta una alta homogeneidad en sus frecuencias alélicas.

De manera general, estudios ecológicos como el ámbito hogareño, resulta de utilidad en cuestiones de conservación, ya que proporciona información del área aproximada necesaria para mantener una población viable, además de que puede ser utilizado como índice de densidad poblacional (White y Garrot, 1990; Gautestad y Myrnes, 1993, 1995; Powell, 2000). Con los datos recabados acerca de la genética y ecología de *R.* es posible tener una idea más completa de los aspectos que requieren de mayor atención en cuanto a su conservación se refiere. Uno de ellos es el tamaño efectivo, ya que puede tener muchos efectos negativos: en poblaciones con N_e pequeños actúa más la deriva génica, lo que puede causar deficiencia de heterocigotos; se puede acumular un mayor número de mutaciones deletéreas y la selección es menos eficiente y, si N_e se mantiene bajo por mucho tiempo, puede causar cuellos de botella, lo que repercutiría en los niveles de

variación genética (Rocha y Gasca, 2007). En todo caso, las fluctuaciones en los niveles de N_e pueden suceder en poco tiempo (ya sea aumentando o disminuyendo), pero pueden tener consecuencias a largo plazo, como la disminución en la diversidad genética y aumento de endogamia. De manera general, poblaciones pequeñas son más propensas a la extinción (Moritz *et al.*, 1993; Primack, 2001; Frankham *et al.*, 2002; Rocha y Gasca, 2007). De los efectos negativos a largo plazo, la diversidad genética, que es baja de por sí, es la que confiere a las poblaciones la habilidad para evolucionar en respuesta a factores como enfermedades, parásitos, depredadores y cambios ambientales. Tanto la pérdida de diversidad genética y la depresión por endogamia son los dos factores que se han reconocido como los mayores causantes de extinción o disminución drástica en tamaños poblacionales (Hedrick, 2001; Rocha y Gasca, 2007).

Con todo lo anterior, puede observarse que, aunque existan aún indicios positivos de la salud genética de las poblaciones en cuestión de *R. microdon* (bajo índice de endogamia y ausencia de deficiencia de heterócigos), es posible que con el paso del tiempo estos índices declinen también y una o ambas poblaciones se dirijan a la extinción. Keller y Waller (2002) mencionan que es importante mantener flujo génico entre poblaciones y así prevenir la depresión por endogamia y su consecuente extinción. En el caso de *R. microdon*, incluso si una de las dos poblaciones se mantiene, la posibilidad de que la otra se recupere se ve también disminuida dada la baja tasa de migración.

Conocer el estado genético y cuestiones ecológicas de *R. microdon* es de gran utilidad, no solamente para la especie, sino también para el ambiente en que habita. Anteriormente, fue reportado que el ratón es habitante de bosque mesófilo de montaña (Marines-Macías, 2014), ambiente que se encuentra altamente amenazado en México, ya que son pocos los sitios que cuentan con las condiciones apropiadas para su existencia, situación aún más crítica en la región oeste del país. Su distribución es de entre 0.5 y 1% de la superficie total de México (entre 10,000 y 20,000 km²), misma que continúa disminuyendo debido a diversas presiones por parte del hombre. Este ecosistema, además, alberga una enorme cantidad de especies endémicas y amenazadas, tanto animales como vegetales y aporta una enorme cantidad de servicios ecosistémicos (Rzedowski, 1996, 2006). De manera general, la Sierra de Taxco, a la cual pertenece también Zacualpan, es una zona con una alta riqueza biológica, tanto a nivel de especies como de ecosistemas (Arriaga *et al.*, 2000), por lo que es importante aportar conocimiento que ayude a su conservación. Dado que los roedores son conocidos como excelentes dispersores de semillas y polinizadores (LoGiudice y Ostfeld, 2002; Paine y Beck, 2007; Cole, 2009), se hace vital preservar las comunidades de roedores asociadas a ecosistemas amenazados. Durante el tiempo de muestreo en este estudio, se encontraron solamente cuatro especies de ratones en Zacualpan y tres en Taxco, de las cuales dos son estrictamente arborícolas. Tomando en cuenta que el tiempo de muestreo fue largo, esto nos indica que la comunidad de ratones es pobre en ambas zonas, por lo que es muy probable que esas pocas especies de roedores jueguen un papel importante en el mantenimiento y regeneración del bosque y su extinción podría tener consecuencias fatales para la conservación del ecosistema.

Los hábitos arborícolas de *R. microdon* confieren ventajas a la comunidad terrestre al iniciar el flujo de alimento desde el dosel, permitiendo así que roedores no arborícolas cumplan con su papel de dispersión (Fleming, 1979; August, 1983; Wells *et al.*, 2004). Sin embargo, se sabe que mamíferos que tienen hábitos especializados son más propensos a padecer a causa de la pérdida de hábitat y fragmentación (Vega *et al.*, 2017). En la Sierra de Taxco existen ya problemas de fragmentación y pérdida de superficie debido en gran medida a la extracción de especies maderables para la industria local y a la limpieza de zonas para pastoreo (Arriaga *et al.*, 2000), lo cual representa un problema específico para *R. microdon*, ya que es particularmente susceptible a la tala y deforestación y, dado que utiliza pocos árboles para vivir, es probable que la pérdida de incluso unos cuantos, represente un decremento significativo en su adecuación. Si bien en ambas zonas de este estudio se encontró la especie en parques recreativos (“Cerro del Huixteco” en Taxco y “Picacho de Oro y Plata” en Zacualpan, con algunos individuos capturados fuera del último) en los que se procura conservar la vegetación con fines ecoturísticos, existen muchas otras zonas, al menos en la Sierra de Taxco, en las que no existe ningún tipo de manejo o protección (Arriaga *et al.*, 2000), haciendo a *R. microdon* más proclive a la extinción causada por la pérdida de su hábitat (Hooper, 1952; González-Ruiz *et al.*, 2007).

Independientemente de la situación de fragmentación en la zona centro de México donde habita *R. microdon*, es importante resaltar que su distribución entera se encuentra fragmentada (Figura 1) y no existe ningún modo natural de que haya intercambio genético entre dichos fragmentos debido al gran espacio entre ellos. Es por eso, que los esfuerzos por su conservación deberán ser mayores en cada uno de los parches en que habita la especie. Para ello, es necesario tomar en cuenta la información ecológica y genética aquí presente, además de llevar a cabo estudios de este tipo, tanto en un mayor número de poblaciones del centro del país, como en las zonas restantes de su distribución, con la finalidad de tener un conocimiento de su estado de conservación a mayor escala.

Sin embargo, para especies raras o poco comunes, como es el caso de *R. microdon*, resulta complicado analizar la diversidad y estructura genética de manera eficaz (Vega *et al.*, 2017). Dada la dificultad para llevar a cabo dichos análisis, y tomando en cuenta el estado actual de crisis de la biodiversidad, no se debe demorar en la toma de decisiones con respecto a temas de conservación que puedan apoyarse en dichos tópicos. Es por ello que los resultados que ha sido posible obtener hasta ahora, como en el presente estudio, deben ser tomados en cuenta y aprovecharse al máximo, ya que podrían estar reflejando el estado en que se encuentran las poblaciones restantes de *R. microdon* e incluso de muchas otras especies que habitan ecosistemas similares, de las que no se tiene información. De esta forma, estudios integrales, como el que aquí se presenta, son los que ayudan a formar las bases para el monitoreo de poblaciones silvestres, las cuales mantienen en funcionamiento a los ecosistemas, que a su vez deben ser conservados para mantener suficiente hábitat apropiado y conectividad entre las poblaciones para sostener la dinámica natural de las mismas y así asegurar su supervivencia a largo plazo (Espíndola *et al.*, 2014; Vega *et al.*, 2017).

LITERATURA CITADA

- Adams, R.I. y Hadly, E. A., 2010. High levels of gene flow in the California vole (*Microtus californicus*) are consistent across spatial scales. *West. North Am. Nat.* 70, 296–311.
- Adams, R.I. y Hadly, E.A., 2013. Genetic diversity within vertebrate species is greater at lower latitudes. *Evol. Ecol.* 27, 133–143.
- Aguirre-Planter, E., 2007. Flujo génico: métodos para estimarlo y marcadores moleculares, en: Eguiarte, L.E., Souza, V. y Aguirre, X. (Eds.), *Ecología Molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, México, pp. 49–61.
- Aitken, N., Smith, S., Schwarz, C. y Morin, P.A., 2004. Single nucleotide polymorphism (SNP) discovery in mammals: a targeted-gene approach. *Mol. Ecol.* 13, 1423–1431.
- Allendorf, F.W., Hohenlohe, P.A. y Luikart, G., 2010. Genomics and the future of conservation genetics. *Nat. Rev. Genet.* 11, 697–709.
- Allendorf, F.W. y Ryman, N., 2002. The role of genetics in population viability analysis, en: Beissinger, S.R. y McCollough, D.R. (Eds.), *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 50–85.
- Arenas, M. y Xcoffier, L., 2014. The scaling of genetic diversity in a changing and fragmented world, en: Henle, K., Potts, S.G., Kunin, W.E., Matsinos, Y.G., Similä, J., Pantis, J.D. y Settele, J. (Eds.), *Scaling in Ecology and Biodiversity Conservation*. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria, pp. 55–60.
- Arriaga, L., Espinoza, J.M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. y Loa, E., 2000. Sierras de Taxco-Huautla, en: *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- August, P. V., 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology.* 64, 1495–1507.
- Bekoff, M. y Mech, L.D., 1984. Simulation analyses of space use: home range estimates, variability, and sample size. *Behav. Res. Methods, Instruments Comput.* 16, 32–37.
- Bevill, L.R. y Louda, S.M., 1999. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conserv. Biol.* 13, 493–498.
- Bierregaard, R.O., Lovejoy, T.E., Kapos, V., Dos Santos, A.A., Hutchings, R.W., 1992. The biological dynamics of tropical forest fragments. *Bioscience* 42, 859–866.
- Bijlsma, R., Bungaard, J. y Boerema, A., 2000. Does inbreeding affect the extinction risk of small populations?: predictions from *Drosophila*. *J. Evolutionary Biol.* 13, 502–414.

- Bradbury, P.J., Zhang, Z. y Kroon, D.E., 2007. TASSEL.: software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics*. 23, 2633–2635.
- Brouat, C., Loiseau, A., Kane, M., Ba, K. y Duplantier, J.M., 2007. Population genetic structure of two ecologically distinct multimammate rats: the comensal *Mastomys natalensis* and the wild *Mastomys erythroleucus* in southeastern Senegal. *Mol. Ecol.* 16, 2985–2997.
- Brouillette, J.A., Andrew, J.R. y Venta, P.J., 2000. Estimate of nucleotide diversity in dogs with a pool-and-sequence method. *Mamm. Genome*. 11, 1079–1086.
- Bubb, P., 1991. The current situation of the cloud forest in Northern Chiapas, México, Primera ed. Ecosfera, Pronatura, The Percy Sladen Memorial Fund, Fauna and Flora Preservation Society, Edinborough, Reino Unido.
- Burt, W.H., 1943. Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *J. Mammal.* 24, 346–352.
- Busch, J., Waser, P.M. y DeWoody, A., 2007. Recent demographic bottlenecks are not accompanied by a genetic signature in banner-tailed kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *Mol. Ecol.* 16, 2450–2462.
- Calenge, C., 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Modell.* 197, 516–519.
- Castañeda-Rico, S., 2008. Diversidad genética de *Habromys simulatus*, una especie endémica y restringida al bosque mesófilo de montaña. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de Maestría.
- Castañeda-Rico, S., León-Paniagua, L., Ruedas, L.A. y Vázquez-Domínguez, E., 2011. High genetic diversity and extreme differentiation in the two remaining populations of *Habromys simulatus*. *J. Mammal.* 92, 963–973.
- Cawthorn, J.M. y Rose, R.K., 1989. The Population Ecology of the eastern harvest mouse (*Reithrodontomys humulis*) in Southeastern Virginia. *Am. Midl. Nat.* 122, 1–10.
- Ceballos, G., Garcia, G.R. y Ehrlich, P.R., 2010. The sixth extinction crisis loss of animal populations and species. *J. Cosmol.* 8, 1821–1831.
- Cervino, A.C., Li, G., Edwards, S., Zhu, J., Laurie, C., Tokiwa, G., Lum, P.Y., Wang, S., Castellini, L.W., Lusi, A.J., Carlson, S., Sachs, A.B. y Schadt, E.E., 2005. Integrating QTL and high-density SNP analyses in mice to identify *Insig2* as a susceptibility gene for plasma cholesterol levels. *Genomics*. 86, 505–517.
- Chirhart, S.E., Honeycutt, R.L. y Greenbaum, I.F., 2005. Microsatellite variation and evolution in the *Peromyscus maniculatus* species group. *Mol. Phylogenetics Evol.* 34, 408–415.
- Clutton-Brock, T.H., 1989. Mammalian mating systems - Review lecture. *Proc. R. Soc. London B.* 236 (1285), 339–372.
- Cole, R., 2009. Postdispersal seed fate of tropical montane trees in an agricultural

- landscape, southern Costa Rica. *Biotropica*. 41, 319–327.
- Coleman, J.C. y Downs, C.T., 2010. Does home range of the black-tailed tree rat (*Thallomys nigricauda*, Thomas 1882) change with season along an aridity gradient? *African Zool.* 45, 177–188.
- Coltman, D.W., Pilkington, J.G., Smith, J.A. y Pemberton, J.M., 1999. Parasite-mediated selection against inbred soay sheep in a free-living island population. *Evolution*. 53, 1259–1267.
- Cranford, J.A., 1977. Home range and habitat utilization by *Neotoma fuscipes* as determined by radiotelemetry. *J. Mammal.* 58, 165–172.
- Dallas, J.F., Dod, B., Boursot, P., Prager, E.M. y Bonhomme, F., 1995. Population subdivision and gene flow in Danish house mice. *Mol. Ecol.* 4, 311–320.
- De Almeida, A.J., Freitas, M.M.F. y Talamoni, S.A., 2013. Use of space by the Neotropical caviomorph rodent *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Zoología*. 30, 35–42.
- Eguiarte, L.E., Aguirre-Planter, E., Scheinvar, E., González, A. y Souza, V., 2010. Flujo génico, diferenciación y estructura genética de las poblaciones, con ejemplos en especies de plantas mexicanas. Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Instituto de Ecología, UNAM. Ciudad de México, México.
- Ehrlich, P.R. y Wilson, E.O., 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science*. 253, 758–762.
- Eldridge, M.D.B., King, J.M., Loupis, A.K., Spencer, P.B.S., Taylor, A.C., Pope, L.C. y Hall, G.P., 1999. Unprecedented low levels of genetic variation and inbreeding depression in an island population of the black-footed rock-wallaby. *Conserv. Biol.* 13, 531–541.
- Elshire, R.J., Glaubitz, J.C., Sun, Q., Poland, J. a, Kawamoto, K., Buckler, E.S. y Mitchell, S.E., 2011. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS One*. 6, 1–9.
- England, P.R., Osler, G.H.R., Woodworth, L.M., Montgomery, M.E., Briscoe, A. y Frankham, R., 2003. Effects of intense versus diffuse population bottlenecks on microsatellite diversity and evolutionary potential. *Conserv. Genet.* 4, 595–604.
- Erlinge, S., Hoogenboom, I., Agrell, J., Nelson, J. y Sandell, M., 1990. Density-related home range size and overlap in adult field voles (*Microtus agrestis*) in southern Sweden. *J. Mammal.* 71, 597–603.
- Espíndola, S., Cuarón, A.D., Gaggiotti, O.E. y Vázquez-Domínguez, E., 2014. High genetic structure of the Cozumel harvest mice, a critically endangered island endemic: conservation implications. *Conserv. Genet.* 15, 1393–1402.
- Excoffier, L. y Lischer, H.E.L., 2010. Arlequin suite ver. 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows.

- Mol. Ecol. Resour. 10, 564–567.
- Fisher, D.O. y Lara, M.C., 1999. Effects of body size and home range on access to mates and paternity in male bridled nailtail wallabies. *Anim. Behav.* 58, 121–130.
- Fleming, T.H., 1979. Do tropical frugivorous compete for food? *Am. Zool.* 19, 1157–1172.
- Frank, D.H. y Heske, E.J., 1992. Seasonal changes in space use patterns in the southern grasshopper mouse *Onychomys torridus torridus*. *J. Mammal.* 73, 292–298.
- Frankham, R., 1998. Inbreeding and extinction: island populations. *Conserv. Biol.* 12, 665–675.
- Frankham, R., Briscoe, D.A. y Ballou, J.D., 2002. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Inglaterra. 617 p.
- Fries, R. y Durstewitz, G., 2001. Digital DNA signatures for animal tagging. *Nat. Biotechnol.* 19, 508.
- Garner, A., Rachlow, J.L. y Hicks, J.F., 2005. Patterns of genetic diversity and its loss in mammalian populations. *Conserv. Biol.* 19, 1215–1221.
- Garner, A.J., Rachlow, J. y Waits, L., 2005. Genetic diversity and population divergence in fragmented habitats: conservation of Idaho ground squirrels. *Conserv. Genet.* 6, 759–774.
- Gautestad, A.O. y Mysterud, I., 1993. Physical and biological mechanism in animal movement processes. *J. Applied Ecol.* 30, 523–535.
- Gautestad, A.O. y Mysterud, I., 1995. The home range ghost. *Oikos* 74, 195–204.
- Gibbs, J., 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biol. Conserv.* 100, 15–20.
- Gillman, L.N., Keeling, D.J., Ross, H. A. y Wright, S.D., 2009. Latitude, elevation and the tempo of molecular evolution in mammals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 3353–3359.
- Gilpin, M.E. y Soulé, M.E., 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction, en: Soulé, M.E. (Ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Massachusetts, EUA, pp. 19–34.
- Glaubitz, J.C., Rhodes, O.E. y Dewoody, J.A., 2003. Prospects for inferring pairwise relationships with single nucleotide polymorphisms. *Mol. Ecol.* 12, 1039–1047.
- Golubov, J. y Ortega, J., 2007. Los análisis de paternidad, ¿Para qué nos sirven?, en: Eguiarte, L.E., Souza, V. y Aguirre, X. (Eds.), *Ecología Molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional

- para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, México.
- González-Ruiz, N., Ramírez-Pulido, J. y Genoways, H.H., 2007. Review of the harvest mice (Genus *Reithrodontomys*) in the Mexican State of México. *West. North Am. Nat.* 67, 238–250.
- Hafner, D.J., Yensen, E. y Kirkland, G.L.J., 1998. North American Rodents: Status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Rodent Specialist Group., Gland, Switzerland y Cambridge, UK.
- Haldane, J.B.S., 1930. A mathematical theory of natural and artificial selection. *Proc. Camb. Philol. Soc.* 26, 220–230.
- Hamilton, L.S., Juvik, J.O. y Scatena, F.N., 1995. Tropical montane cloud forests. *Ecological Studies*. Springer, Nueva York, EUA. 265 p.
- Hamilton, M.B., 2009. *Population Genetics*. Wiley-Blackwell, Oxford, Inglaterra. 407 p.
- Harris, S., Cresswell, W.J., Forde, P.G., Trehwella, W.J., Woollard, T. y Wray, S., 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mamm. Rev.* 20, 97–123.
- Hedrick, P.W., 2001. Conservation genetics: where are we now? *Trends Ecol. Evol.* 16, 629–636.
- Hoffman, A.A. y Parsons, P.A., 1997. Extreme environmental change and evolution. Cambridge University Press, Reino Unido. 259 p.
- Hooper, E.T., 1952. A Systematic Review of the harvest mice (Genus *Reithrodontomys*) of Latin America. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, Michigan*.
- Hunter, M., Gibbs, J., 2007. *Fundamentals of Conservation Biology*, 3rd ed. Blackwell publishing, Massachusetts, EUA. 516 p.
- Hutterer, R., Krystufek, B., Yigit, N., Mitsain, G., Palomo, L.J., Henttonen, H., Vohralík, V., Zagorodnyuk, I., Juskaitis, R., Meinig, H. y Bertolino, S., 2016. *Myodes glareolus*. IUCN Red List Threat. Species.
- IUCN, 2012. IUCN Red list of threatened species. <http://www.iucnredlist.org> (acceso 02-05-2017).
- Keller, L.F., Waller, D.M., 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17, 230–241.
- Kernohan, B.J., Gitzen, R.A. y Millspaugh, J.J., 2001. Analysis of animal space use and movements, en: Millspaugh, J.J. y Marzluff, J.M. (Eds.), *Radio tracking and animal populations*. Academic Press, San Diego, California, 474 p.
- Kettle, C.J., 2014. Fragmentation genetics in tropical ecosystems: from fragmentation genetics to fragmentation genomics. *Conserv. Genet.* 15, 1265–1268.

- Kimura, M. y Maruyama, T., 1971. Pattern of neutral polymorphism in a geographically structured population. *Genet. Res.* 18, 125–131.
- Lacy, R.C., 1997. Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *J. Mammal.* 78, 320–335.
- Lavergne, S. y Molofsky, J., 2007. Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proc. Natl. Acad. Sci. E. U. A.* 104, 3883–3888.
- Lindenmayer, D.B. y Fischer, J., 2013. *Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis.* Island Press, Washington DC, EUA. 352 p.
- Loew, S.S., Williams, D.F., Ralls, K., Pilgrim, K. y Fleischer, R.C., 2005. Population structure and the genetic variation in the endangered giant kangaroo rat (*Dipodomys ingens*). *Conserv. Genet.* 6, 495–510.
- LoGiudice, K. y Ostfeld, R.S., 2002. Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. *Oecology.* 130, 420–425.
- Loretto, D. y Vieira, M. V., 2005. The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the black-eared opossum (*Didelphis aurita*, Wied-Neuwied, 1826). *J. Mammal.* 86, 287–293.
- Lyons, L. a, Laughlin, T.F., Copeland, N.G., Jenkins, N. a, Womack, J.E. y O'Brien, S.J., 1997. Comparative anchor tagged sequences (CATS) for integrative mapping of mammalian genomes. *Nat. Genet.* 15, 47–56.
- Makarieva, A.M., 2001. Variance of protein heterozygosity in different species of mammals with respect to the number of loci studied. *Heredity.* 87, 41–51.
- Marines-Macías, T., 2014. *Ámbito hogareño y selección de hábitat de *Reithrodontomys microdon* (Cricetidae:Neotominae).* Universidad Nacional Autónoma de México. 46 p.
- McNab, B.K., 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *Am. Nat.* 97, 133–140.
- Mills, L.S. y Smouse, P.E., 1994. Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *Am. Nat.* 144, 412–431.
- Millsbaugh, J.J. y Marzluff, J.M., 2001. *Radio tracking and animal populations.* Academic Press, San Diego, California. 474 p.
- Moilanen, A. y Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology.* 79, 2503–2515.
- Moritz, C., Coates, D.C., Sherwin, W., Clancy, T. y Limpus, C.J., 1993. Population ecology and genetics, en: Moritz, C. y Kikkawa, J. (Eds.), *Conservation biology in Australia and Oceania.* Surrey Beatty & Sons, Australia, pp. 359–362.

- Morzillo, A.T., Feldhamer, G. A. y Nicholson, M.C., 2003. Home range and nest use of the golden mouse (*Ochrotomys nuttalli*) in Southern Illinois. *J. Mammal.* 84, 553–560.
- Mossman, A. y Waser, P.M., 2001. Effects of habitat fragmentation on population genetic structure in the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*). *Can. J. Zool.* 79, 285–295.
- Musser, G.G. y Carleton, M.D., 2005. Superfamily Muroidea, en: Wilson, D.E. y Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 2142 p.
- Nielsen, R., 2000. Estimation of population parameters and recombination rates from single nucleotide polymorphisms. *Genetics.* 154, 931–942.
- Ostfeld, R.S., 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends Ecol. Evol.* 5, 411–415.
- Packard, R.L., 1968. An ecological study of the fulvous harvest mouse in eastern Texas. *Am. Midl. Nat.* 79, 68–88.
- Paine, C.E.T. y Beck, H., 2007. Seed predation by neotropical rainforest mammals increases diversity and seeding recruitment. *Ecology.* 88, 3076–3087.
- Pimm, S.L., Russell, G.L., Gittleman, J.L. y Brooks, T.M., 1995. The future of biodiversity. *Science.* 269, 347–350.
- Poulakakis, N., Antoniou, A., Mantziou, G., Parmakelis, A., Skartsi, T., Vasilakis, D., Elorriaga, J., Puente, J.D.E.L., Gavashelishvili, A., Ghasabyan, M., Katzner, T., Mcgrady, M., Batbayar, N., Fuller, M. y Natsagdorj, T., 2008. Population structure, diversity, and phylogeography in the near-threatened Eurasian black vultures. *Nat. Hist.* 95, 859–872.
- Powell, R.A., 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators, en: Boitani, L. y Fuller, T.K. (Eds.), *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, USA, pp. 65–110.
- Primack, R., 2001. Problemas de las poblaciones pequeñas, en: Primack, R. (Ed.), *Fundamentos de Conservación Biológica*. Fondo de Cultura Económica, México, pp. 363–383.
- Priotto, J., Steinmann, A. y Polop, J., 2002. Factors affecting home range size and overlap in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae) in Argentine agroecosystems. *Mamm. Biol.* 67, 97–104.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. y Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959.
- Reed, D.H. y Frankham, R., 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conserv. Biol.* 17, 230–237.
- Reid, F. y Vázquez, E., 2010. *Reithrodontomys microdon*. IUCN Red List Threat. Species.

- Ribble, D.O., Wurtz, A.E., McConnell, E.K., Buegge, J.J., Welch Jr. y Kenneth, C., 2002. A comparison of home range of two species of *Peromyscus* using trapping and radiotelemetry data. *J. Mammal.* 83, 260–266.
- Rocha, M. y Gasca, J., 2007. Ecología molecular de la conservación, en: Eguiarte, L., Sousa, V. y Aguirre, X. (Eds.), *Ecología Molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Distrito Federal, México, pp. 251–278.
- Rossiter, S.J., Jones, G., Ransome, R.D. y Barrat, E.M., 2000. Parentage, reproductive success and breeding behaviour in the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Proc. R. Soc. London.* 267B, 545–551.
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, México.
- Rzedowski, J., 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mex.* 35, 25–44.
- Sachaccheri, I., Kuussaari, K., Kankare, M., Vikman, V., Fortelius, W. y Haski, I., 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature.* 392, 491–494.
- Sachidanandam, R., Weissman, D. y Schmidt, S.C., 2001. A map of human genome sequence variation containing 1.42 million single nucleotide polymorphisms. *Nature.* 409, 928–933.
- Sáenz, J.C. y Rica, 1999. Movimientos y selección de micro-habitat de una rata arborícola: *Ototylomys phyllotis* (Rodentia: Muridae) en un bosque seco tropical. *Brenesia.* 52, 61–64.
- Sánchez-Ramos, G. y Dirzo, R., 2014. El bosque mesófilo de montaña: un ecosistema prioritario amenazado, en: Gual-Díaz, M. y Rendón-Correa, A. (Eds.), *Bosques mesofilos de montaña de México*. Diversidad, Ecología Y Manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, México, 352 p.
- Sanderson, G.C., 1966. The study of mammal movements - a review. *J. Wildl. Manage.* 30, 215–235.
- Schradin, C. y Pillay, N., 2005. Intraspecific variation in the spatial and social organization of the African striped mouse. *J. Mammal.* 86, 99–107.
- Seabury, C.M., Bhattarai, E.K., Taylor, J.F., Viswanathan, G.G., Cooper, S.M., Davis, D.S., Dowd, S.E., Lockwood, M.L. y Seabury, P.M., 2011. Genome-wide polymorphism and comparative analyses in the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): a model for conservation genomics. *PLoS One* 6, 1–11.
- Seaman, D.E., Millspaugh, J.J., Kernohan, B.J., Brundige, G.C., Raedeke, K.J. y Gitzen, R.A., 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. *J. Wildl. Manage.* 63, 739–747.

- Seaman, D.E. y Powell, R.A., 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*. 77, 2075–2085.
- Selander, R.K., 1970. Behavior and genetic variation in natural populations. *Am. Zool.* 10, 53–66.
- Shafer, A.B.A., Wolf, J.B.W. y Alves, P.C., 2015. Genomics and the challenging translation into conservation practice. *Trends Ecol. Evol.* 30, 78–87.
- Shubitowski, D.M., Venta, P.J., Douglass, C.L., Zhou, R.X. y Ewart, S.L., 2001. Polymorphism identification within 50 equine gene-specific sequence tagged sites. *Anim. Genet.* 32, 78–88.
- Silverman, B.W., 1986. Density estimation for statistics and data analysis, en: Chapman y Hall (Eds.), *Monographs on statistics and applied probability*. School of Mathematics University of Bath, United Kingdom, pp. 1–22.
- Slatkin, M., 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*. 39, 53–65.
- Spencer, S.R. y Cameron, G.N., 1988. Home Range of the fulvous harvest mouse (*Reithrodontomys fulvescens*) on the Texas coastal prairie. *Am. Midl. Nat.* 120, 250–257.
- Springer, J.T., 2003. Home range size estimates based on number of relocations. *Occas. Wildl. Manag. Pap. Biol. Department, Univ. Nebraska Kearney* 14, 1–12.
- Stickel, L.F., 1968. Home range and travels in biology of *Peromyscus* (Rodentia). American Society of Mammalogists, Stillwater, Oklahoma.
- Templeton, A. y Read, B., 1994. Inbreeding: one word, several meanings, much confusion, en: Loeschcke, V., Tomiuk, J. y Jain, S.K. (Eds.), *Conservation Genetics*. Birkhäuser Verlag, Basel, Suiza, pp. 91–105.
- Tew, T.E. y MacDonald, D.W., 1994. Dynamics of space use and male vigour amongst wood mice, *Apodemus sylvaticus*, in the cereal ecosystem. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34, 337–345.
- Tokarska, M., Marshall, T., Kowalczyk, R., Wójcik, J.M., Pertoldi, C., Kristensen, T.N., Loeschcke, V., Gregersen, V.R. y Bendixen, C., 2009. Effectiveness of microsatellite and SNP markers for parentage and identity analysis in species with low genetic diversity: the case of European bison. *Heredity*. 103, 326–332.
- Tsutsui, N.D., Suarez, A. V., Holway, D.A. y Case, T.J., 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97, 5948–5953.
- Vargas, V., Valenzuela-Galván, D. y Alcalá, R.E., 2012. Is genetic structure of the southern pygmy mouse *Baiomys musculus* (Cricetidae) related to human-induced spatial landscape heterogeneity in a tropical dry forest? *Genetica* 140, 287–295.
- Vázquez-Domínguez, E., Mendoza-Martínez, A., Orozco-Lugo, L. y Cuarón, A.D.,

2013. High dispersal and generalist habits of the bat *Artibeus jamaicensis* on Cozumel island, Mexico: an assesment using molecular genetics. *Acta Chiropterologica*. 15, 411–421.
- Vega, R., Vázquez-Domínguez, E., White, T.A., Valenzuela-Galván, D. y Searle, J.B., 2017. Population genomics applications for conservation: the case of the tropical dry forest dweller *Peromyscus melanophrys*. *Conserv. Genet.* 18, 313–326.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. y Melillo, J.M., 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science*. 277, 494–499.
- Wade, C.M. y Daly, M.J., 2005. Genetic variation in laboratory mice. *Nat. Genet.* 37, 1175–1180.
- Wakeley, J., Nielsen, R., Liu-Cordero, S.N. y Ardlie, K., 2001. The discovery of single-nucleotide polymorphisms and inferences about human demographic history. *Am. J. Hum. Genet.* 158, 1811–1823.
- Wall, L., 2015. *The Perl Programming Language*.
- Waples, R.S. y Do, C., 2008. LDNE: A program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Mol. Ecol. Resour.* 8, 753–756.
- Wells, K., Pfeiffer, M., Lakim, M.B. y Linsenmair, K.E., 2004. Use of arboreal and terrestrial space by a small mammal community in a tropical rain forest in Borneo, Malaysia. *J. Biogeogr.* 31, 641–652.
- White, G.C. y Garrot, R.A., 1990. *Analysis of wildlife radio tracking data*. Academic Press, San Diego, California. 383 p.
- White, T.A., Perkins, S.E., Heckel, G. y Searle, J.B., 2013. Adaptive evolution during an ongoing range expansion: the invasive bank vole (*Myodes glareolus*) in Ireland. *Mol. Ecol.* 22, 2971–2985.
- Wood, B. a., Cao, L. y Dearing, M.D., 2010. Deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) home-range size and fidelity in sage-steppe habitat. *West. North Am. Nat.* 70, 345–354.
- Wooten, M.C. y Smith, M.H., 1985. Large mammals are genetically less variable? *Evolution*. 39, 210–212.
- Worton, B.J., 1995. Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *J. Wildl. Manage.* 59, 794–800.
- Wright, S., 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16, 97–159.