



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

Asociación de loci con factores ambientales en la estructura genómica de

Dipodomys nelsoni

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Madisson Azucena Luna Bárcenas

TUTORA PRINCIPAL:

Dra. Ella Vázquez Domínguez, Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau, Instituto de Ecología, UNAM

Dr. David Valenzuela Galván, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, UAEM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., septiembre 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/447/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted, que el Comité Académico, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su reunión ordinaria del día **6 de marzo de 2023**, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Evolutiva** de la alumna **LUNA BÁRCENAS MADISSON AZUCENA**, con número de cuenta: **309121958** con la tesis titulada: : **“ASOCIACIÓN DE LOCI CON FACTORES AMBIENTALES EN LA ESTRUCTURA GENÓMICA DE *Dipodomys nelsoni*”**, bajo la dirección de la **DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ**, Tutora Principal, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. JUAN PABLO JARAMILLO CORREA
Vocal: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA
Vocal: DR. HERNÁN VÁZQUEZ MIRANDA
Vocal: DR. ALEJANDRO FLORES MANZANERO
Secretario: DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU

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

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 29 de mayo de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos Institucionales

Al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por todo el apoyo brindado dentro y fuera de sus aulas durante mis estudios de maestría. Es un orgullo y un gran honor haber pertenecido a éste programa y casa de estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca de manutención otorgada para realizar mis estudios de maestría (CONACyT-CVU 852070 /Reg. becario 628864). Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-IN201716), por el financiamiento de este proyecto. Asimismo, al Programa de Becas Mixtas (CONACyT) y al programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP-UNAM) por el apoyo otorgado en 2018 para realizar una estancia de investigación y la presentación de los resultados de esta tesis en congresos internacionales.

A mi tutora, la Dra. Ella Vázquez Domínguez, por su guía durante la realización de este trabajo. Así como a los miembros de mi comité tutor académico, el Dr. Daniel Piñero Dalmau y el Dr. David Valenzuela, por sus aportaciones que sin duda enriquecieron este proyecto.

Agradecimientos personales

A mi tutora, la Dra. Ella Vázquez Domínguez por el apoyo durante todo el proyecto, por brindarme la oportunidad de aprender técnicas novedosas y compartir tantas historias tan amenas, así como por bríndame su cariño y amistad.

A los miembros de mi comité académico, el Dr. Daniel Piñero Dalmau y el Dr. David Valenzuela, por sus observaciones y seguimiento del proyecto, cuyas ideas ayudaron enriquecer este trabajo. Asimismo a los miembros del jurado revisor: Dr. Juan Pablo Jaramillo Correa, Dra. Livia León Paniagua, Dr. Hernán Vázquez Miranda y Dr. Alejandro Flores Manzanero, por revisar el presente trabajo y ayudar a mejorarlo con sus comentarios.

Al Dr. Michael Nachman por haberme permitido visitar su laboratorio y realizar una estancia de investigación que enriqueció mi conocimiento aprendiendo a realizar análisis clave para el desarrollo de mi proyecto.

A la Dra. Azalea Guerra cuya labor como técnico de laboratorio me resultó una extraordinaria guía para disipar mis dudas, así como por brindarme su amistad. A la Dra. Tania Garrido por apoyarme en las salidas a campo, así como en la comprensión teórica de la genética del paisaje, por su amistad incondicional y la múltiples risas y anécdotas de campo. Al Dr. Alejandro Flores Manzanero cuyo proyecto de doctorado dio origen a mis proyectos de licenciatura, maestría y también al amor a la genética, además de su incondicional apoyo en todo sentido, le agradezco por ser una pieza medular en mi formación académica y personal.

Muchas gracias a las personas que me acompañaron en las diferentes salidas a campo, ya que sin su esfuerzo, compañía y amistad, la colección de los datos para este trabajo no hubiera sido posible, además de ayudarme a conservar la cordura después de estar soportando el calor del desierto con múltiples juegos (principalmente Catan) y compartiendo risas: Alex (mi Dipo-hermano), Tania Garrido, Carlos A. Luna, Sunny García, Pablo Colunga, Gisella Pineda, Marco Suarez, Clint Collins, Gabriela Borja, Ella Vázquez, a todos ustedes, Gracias!

A todos los miembros del Laboratorio de Genética y Ecología, con quienes compartí un gran tiempo, disipando dudas, comiendo juntos y en general creciendo como persona y en mi formación académica, gracias por su amistad: Alex, Tania, Verito, Raquel, Azalea,

Christian, Idalia, Carlos, Gaby, Xochil, Ruth, Nancy, Alfredo, Brenda, Diego, Marco, Susett, Sayra, Oscar, Ricardo, Gisella, Gerardo, Anabelle y a todos los que hicieron tan amena mi estadía en el laboratorio.

A Angie, cuya amistad ha sido un pilar que me ha sostenido en muchas ocasiones a lo largo de la vida académica y no académica, muchas gracias mi pequeño mapache.

A mis padres Rodrigo y María por el apoyo incondicional que siempre me han brindado y por escuchar mis pláticas sobre el proyecto aun cuando tuvieran muchos tecnicismos. A mis hermanas Sofí y Val, por ayudarme a distraerme de vez en cuando con pláticas llenas de risas. A Papy y Jr. que son mi fuente de paz cuando se enredan las cosas.

Finalmente, a las ratitas canguro por ser tan dóciles y ayudarme a reforzar el camino del amor a la ciencia.

índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Ámbito hogareño	
Genómica del paisaje	
Evaluación de las variables del paisaje	
Detección de señales de selección	
La Reserva de la Biosfera Mapimí	
Una rata canguro endémica del norte México	
Antecedentes	10
Ámbito hogareño, genómica del paisaje y roedores de desierto	
Justificación	12
Objetivo general	13
Objetivos específicos	13
Hipótesis	13
Materiales y Métodos	14
Método de trapeo y obtención de muestras	
Telemetría y ámbito hogareño	
Análisis de ámbito hogareño	
Datos del paisaje	
Datos genómicos	
Análisis de datos genómicos	
Análisis de genómica del paisaje	
Detección de loci candidatos a selección	
Resultados	21
Ámbito hogareño	
Datos del paisaje	
Datos genómicos	
Análisis de genómica del paisaje	
Pruebas de asociación genotipo-ambiente	
Discusión	41
Factores de historia de vida y ámbito hogareño	
Obtención de SNPs en genómica de poblaciones y del paisaje	
Genómica del paisaje de <i>Dipodomys nelsoni</i>	
Factores del paisaje y su efecto en la conectividad	
Identificación de loci candidatos sujetos a selección	
Conclusiones y reflexiones finales	47
Literatura citada	50
Anexos	58

Resumen

No hay duda de que existe una estrecha relación entre los factores ambientales y la estructura genética de los organismos en su hábitat. Estudiar esta relación, para entender cómo la composición y estructura del paisaje afecta el movimiento de los individuos (y sus genes) entre poblaciones de una especie, es el campo de estudio de la Genética del paisaje. Asimismo, conocer el movimiento de los organismos en el paisaje, especialmente durante periodos reproductivos, es clave para describir el área que requieren para realizar actividades clave, incluyendo alimentación y reproducción, entre otras; es decir, su ámbito hogareño. Asimismo, esta información es fundamental para poder evaluar de manera certera los patrones de diversidad y estructura genética de las poblaciones y para tomar decisiones sobre conservación.

Los actuales avances tecnológicos, como la Secuenciación de Nueva Generación (NGS por sus siglas en inglés, Next Generation Sequencing), permiten abordar estudios genéticos con mejores herramientas. Así, la genómica del paisaje permite evaluar procesos microevolutivos; por ejemplo, la posible acción de elementos del paisaje sobre ciertas regiones del genoma. A pesar de ser una disciplina en creciente desarrollo, aún existen pocos trabajos sobre genómica del paisaje, en particular con pequeños mamíferos y en zonas desérticas. Los objetivos del presente trabajo fueron determinar el tamaño del ámbito hogareño de la rata canguro *Dipodomys nelsoni* en la Reserva de la Biosfera Mapimí durante la temporada reproductiva, describir distintos factores ambientales y del paisaje, y evaluar la relación del paisaje con la diversidad y estructura genética poblacional, con base en SNPs (single nucleotide polymorphisms, por sus siglas en inglés).

El tamaño del ámbito hogareño se estimó con radiotransmisores colocados en individuos de ambos sexos, los cuales fueron monitoreados con telemetría durante las horas de actividad en la noche. Generamos capas de variables del paisaje (NDVI, tipo de suelo, temperatura, humedad y elevación), a partir de información tomada en campo y de herramientas de percepción remota (imágenes Landsat 8), complementadas con información de la literatura. Posteriormente, para estimar matrices de distancias de las variables del paisaje utilizamos un método de optimización específico para superficies de resistencia, basado en modelos de efecto mixto y teoría de circuitos. Evaluamos la relación entre la distancia genética y cada variable individual, y combinadas (análisis multivariado), con base en hipótesis que consideraban variables biológicamente relevantes. Los resultados mostraron que el tamaño del ámbito hogareño de *D. nelsoni* es marcadamente amplio, sin diferencias entre machos y hembras; lo cual se corroboró con la ausencia de estructura genética para la escala del estudio. Sin embargo, identificamos que la vegetación arbustiva limita significativamente el movimiento (alta resistencia), mientras que la menor resistencia se observó en áreas con poca vegetación y predominancia de suelos arenosos. Finalmente, identificamos algunos loci candidatos relacionados con el tipo de suelo, lo cual representa una primera aproximación al conocimiento de señales potenciales de selección para un roedor endémico mexicano de desierto a escalas geográficas pequeñas (microescala).

Abstract

Undoubtedly, there is a strong relationship between environmental features and the genetic structure of natural populations. Evaluating such relationship to understand how the landscape matrix and composition impacts the movement of individuals (and their genes) between populations of a species, is the field of study of Landscape genetics. Likewise, elucidating the organisms' movement across the landscape, particularly during reproduction periods, is key for describing the area needed to perform their crucial activities, like feeding and reproduction, among others; namely, their home range. Additionally, this information is important to describe the genetic diversity and structure of populations in nature more accurately, and to make sound conservation decisions.

Current technological advances like Next Generation Sequencing enable to perform genetic studies with better tools. Indeed, with landscape genomics one can evaluate microevolutionary processes, for example, the effect of landscape features on certain regions of the genome. Although landscape genomics is a discipline in constant development, there are still very few studies involving small mammals in desertic regions. The objectives of the present study were to determine the home range of the kangaroo rat *Dipodomys nelsoni* in the Mapimí Biosphere Reserve during the reproductive season, to describe different environmental and landscape features, and to evaluate the landscape relationship with the population genetic diversity and structure, based on single nucleotide polymorphisms (SNPs).

We estimated home ranges with radiotransmitters fit to individuals of both sexes, which were monitored with radiotelemetry during their activity periods at night. We built landscape variable layers (NDVI, type of soil, temperature, humidity and elevation) both from information measured on site and from remote sensing techniques (Landsat 8 images), as well as with published information. Next, to estimate resistance distance matrices for the landscape variables, we used an optimization method for resistance surfaces based on a mixed effects model and circuit theory. We evaluated the relationship between the genetic distance and each variable as well as combined (multivariate), based on biologically relevant hypotheses. Our findings showed that *D. nelsoni*'s home range is markedly wide, with no difference between males and females, which was supported by a null genetic structure at the scale of the study. Nonetheless, we identified that shrub vegetation significantly limited movement (high resistance), whereas the least resistance was observed for areas with low vegetation cover and more sandy soils. We also identified a few candidate loci related with the soil type, which is a first approximation to potential selection signals for a Mexican endemic desert rodent at a microgeographic scale.

Introducción

Ámbito hogareño

El ámbito hogareño se define como el espacio necesario para que un animal se desplace, desarrolle, reproduzca y alimente (Burt, 1943). Éste se modifica en función de la disponibilidad de recursos, el sexo y la edad de los individuos, así como por la temporalidad (Burt, 1943; Mohr, 1947; Fulbright y Ortega-S, 2007; Powell y Mitchell, 2012). Conocer el ámbito hogareño de una especie en temporada reproductiva puede ser útil para hacer inferencias sobre el flujo génico, ya que este evalúa el movimiento de los individuos para fines reproductivos. Existen diferentes técnicas para la estimación del ámbito hogareño, dentro de las cuales la radio-telemetría es un método eficaz y con múltiples aplicaciones (Dillon y Kelly, 2008; Cagnacci, et al., 2010). Esta se define como la transmisión de información desde un transmisor que porta un animal en su hábitat natural a un receptor, logrando registrar con alta precisión la localización del individuo en estado silvestre (Hidalgo-Mihart y Olivera-Gómez, 2011; Amlaner y Macdonald, 2013). Esta técnica ha sido esencial para la obtención de información sobre movimiento, conducta y uso de hábitat, entre otros; especialmente para especies que es difícil seguir y observar en campo (Hidalgo-Mihart y Olivera-Gómez, 2011; Flores-Manzanero et al. 2019).

La radio-telemetría ha sido muy utilizada para el estudio de la conectividad, un parámetro clave en estudios de genética del paisaje. Este método provee información a nivel del individuo, con una resolución espacial de metros y temporal de hasta segundos, dependiendo del equipo utilizado (Amlaner y Macdonald, 2013,). Las limitantes que puede tener esta técnica son la capacidad del individuo de soportar y transportar el transmisor, además del tipo de locomoción y la duración de la batería del transmisor (Sinsch et al., 2012; Kool et al., 2013; Hauenstein et al., 2019).

Genómica del paisaje

La genómica del paisaje es una de las ramas de la ecología molecular que busca entender cómo las características del paisaje influyen en la estructura genética de las poblaciones, con base en los rasgos heterogéneos del paisaje y la información genética de los individuos (Andrew et al., 2013). Precedida por la genética del paisaje (Manel et al. 2003), la genómica del paisaje utiliza

un mayor número de marcadores genéticos, los cuales están distribuidos de manera más o menos homogénea a lo largo del genoma de la especie de interés. Estos permiten hacer inferencias más robustas sobre la relación genoma-ambiente. Además, permiten poner a prueba hipótesis sobre la presión selectiva que pueden ejercer las variables ambientales en las poblaciones (Andrew et al., 2013; Schwartz et al. 2010; Manel y Holderegger, 2013; Balkenhol et al, 2017; Li et al., 2017).

El avance de la tecnología de secuenciación de próxima generación (NGS, *Next Generation Sequencing*, por sus siglas en inglés) permite obtener, en poco tiempo, una enorme cantidad de fragmentos de secuencias de ADN, pudiendo detectar, entre otros, cientos a miles de SNPs (*single nucleotide polymorphisms*, por sus siglas en inglés) ubicados en regiones codificantes y no-codificantes del genoma (Ulucan, 2014). Existen diferentes métodos de secuenciación, de los cuales el Genotipado por Secuenciación (GBS, por sus siglas en inglés; Elshire et al., 2011), permite obtener una buena representación del genoma, ya que se basa en el uso de enzimas de restricción con sitios de corte altamente repetitivos (Davey et. al., 2011).

Dado que los organismos se distribuyen mayormente en ambientes heterogéneos, la disponibilidad de recursos, las características bióticas y abióticas, así como las características intrínsecas de los individuos (p.ej. ámbito hogareño, dieta, conducta) pueden inhibir o promover el flujo génico y la conectividad entre poblaciones de una especie (Cushman y Lewis, 2010; Balkenhol, et al., 2017). La conectividad se define como el movimiento de los individuos entre poblaciones a través del paisaje (Taylor et al. 1993), esta consta a su vez de dos componentes: la conectividad estructural, determinada por variables abióticas, geográficas y antropogénicas, y la conectividad funcional, es decir, la respuesta de los individuos a dichas variables medida a través de la dispersión y el flujo génico (Chetkiewicz et al., 2006; Spear et al., 2010; Garrido-Garduño y Vázquez-Domínguez 2013). Los métodos de análisis de la genómica del paisaje permiten evaluar la composición y configuración del paisaje dentro de una matriz. Con base en la información de dicha matriz, se evalúa estadísticamente su relación con los patrones de estructura y diversidad genética de los individuos de la población (Manel et al., 2003; Balkenhol et al., 2015).

Las principales hipótesis que se ponen a prueba bajo el contexto de la GP son las de aislamiento por distancia, aislamiento por barrera y aislamiento por resistencia (Balkenhol, et al., 2015). El aislamiento por distancia es la hipótesis nula, ya que si los patrones genéticos se explican por la

distancia entre las poblaciones, es decir, las más cercanas en el espacio son las más parecidas genéticamente y las más alejadas en el espacio son las más estructuradas o distintas, entonces las características del paisaje no están afectando el flujo génico (Garrido-Garduño y Vázquez-Domínguez, 2013; Van Strien, et al., 2015). Por otro lado, el aislamiento por barrera nos propone que algún(os) elemento(s) del paisaje puede(n) actuar como barreras, impidiendo el movimiento de los individuos y, por lo tanto, el flujo de genes entre poblaciones. Estas barreras explicarían entonces la estructura genética (Garrido-Garduño y Vázquez-Domínguez, 2013). La hipótesis de aislamiento por resistencia se refiere a que los distintos componentes del paisaje dificultan, en mayor o menor medida, el movimiento de los organismos a lo largo de la matriz del paisaje; por lo tanto, existen ciertas variables del paisaje que pueden ejercer una mayor resistencia al flujo génico, generando estructuración de las poblaciones (McRae, 2006; Garrido-Garduño y Vázquez-Domínguez, 2013).

Evaluación de las variables del paisaje

Existen distintas herramientas para generar las capas de las variables del paisaje que se usan para probar posibles relaciones entre las variables utilizadas y los patrones genéticos; entre las que están las imágenes Landsat (Storfer, et al., 2007). Las imágenes Landsat se obtienen por medio de satélites que orbitan la tierra desde 1972; el satélite con que se producen las imágenes Landsat 8 fue lanzado en 2012. Estas son imágenes producidas por sensores para once bandas del espectro de luz que van desde los 433 nm hasta 12500 nm, con una resolución de hasta 15x15 m por píxel para la banda pancromática (Acharya y Yang, 2015). La información sobre la reflectancia de una superficie para distintas longitudes de onda, por ejemplo, rojo, verde, azul (RGB por sus siglas en inglés) e infrarrojo cercano, permiten caracterizar la presencia de vegetación en un sitio, entre otras características del terreno (Acharya y Yang, 2015; USGS, 2019).

La principal ventaja del uso de imágenes Landsat es la disponibilidad de este recurso, ya que son de libre acceso, además tienen una excelente representación de la superficie global, que permite analizar cualquier parte del globo, además de tener información de distintos años (USGS, 2019). Sin embargo, algunos de los retos al trabajar con estas imágenes son la presencia de nubes, lo que obstruye la visibilidad del terreno, además de las correcciones algebraicas a las que deben someterse los datos de la imagen, como correcciones atmosféricas o geométricas dependiendo del

tipo de proyecciones geográficas utilizadas (Young et al., 2017). También se requieren correcciones radiométricas si las imágenes presentan bandeo por el movimiento rotatorio terrestre y del satélite (Sobrino, 2000).

Detección de señales de selección

La selección natural es una fuerza que moldea a las poblaciones dependiendo de mantenimiento de ciertos alelos en distintas proporciones dentro o entre poblaciones, por ejemplo, la selección balanceadora promueve el mantenimiento de la diversidad genética al mantener loci que proporcionen un “rasgo funcional intermedio”, por otro lado la selección direccional puede generar pérdida de diversidad al favorecer loci particulares que confieran cierta ventaja adaptativa en poblaciones particulares (Holderegger, 2006; Reed, 2007; Whitlock, 2014). En la naturaleza puede ser difícil identificar la acción de la selección, debido a la escala espacial y temporal en la que esta comúnmente sucede (De Mita, et al., 2013).

En el contexto de la genómica, existen dos grupos de análisis para detectar SNPs candidatos sujetos a selección: los análisis de detección de datos atípicos (outliers) y los análisis de asociación genotipo-ambiente (*Genetic-Environment Associations*, GEA) (Rellstab et al., 2015; Hoban et al., 2016). Los análisis de detección de outliers se basan en cuantificar la diferenciación genética entre poblaciones, donde aquellos alelos que muestran una mayor diferenciación con respecto al promedio, se consideran candidatos a estar sujetos a una presión selectiva (Rellstab, et al., 2015). Por otro lado, los análisis GEA se basan en identificar correlaciones entre frecuencias alélicas y variables ambientales, como temperatura, tipo de vegetación, entre otras (Coop et al., 2010; Rellstab, et al., 2015; Hoban et al., 2016). En genómica del paisaje, dado que se generan capas con información de las variables ambientales para probar las distintas hipótesis de aislamiento, se utilizan estas superficies para realizar análisis GEA.

La Reserva de la Biosfera Mapimí

Los desiertos se caracterizan por su baja humedad, temperaturas extremas a lo largo del día y el año, y por una escasa vegetación arborecente. A pesar de estas limitantes, los desiertos albergan una alta diversidad de especies animales y vegetales (INEGI, 2008; Granados-Sánchez, et al., 2011).

En México existen dos grandes regiones desérticas, el Desierto Sonorense y el Chihuahuense; éste último se encuentra rodeado por tres cadenas montañosas en territorio mexicano; la Sierra Madre Oriental, la Faja Volcánica Trans-mexicana y la Sierra Madre Occidental, además de Las Rocallosas en Estados Unidos, lo cual provoca su condición árida (INEGI, 2008; DesertUSA, 1996).

De las 44 reservas de la Biósfera con las que cuenta México (SEMARNAT, 2018), 14 se encuentran en desiertos o resguardando áreas con vegetación de tipo matorral xerófilo. De éstas, la Reserva de la Biósfera Mapimí (RBM) es la novena reserva de mayor extensión (CONANP, 2006). La RBM se localiza en el desierto del noroeste de México, entre los estados de Durango, Chihuahua y Coahuila, tiene una superficie de 342,387.99 hectáreas, y está conformada por cuencas endorreicas que se encuentran entre 1000 y 1200 m de altitud (CONANP, 2006, SEMARNAT, 2006). Alberga alrededor de 270 especies de vertebrados, incluyendo 200 aves, 28 mamíferos, 36 reptiles y cinco anfibios (CONANP, 2006). En cuanto a la diversidad vegetal, existen 403 especies siendo Asteraceae, Poaceae y Cactaceae las familias más diversas (CONANP, 2006). Presenta un clima muy árido, semicálido, con lluvias de verano y temperaturas de entre 3.9 y 37.4°C (García, 1973; CONANP, 2006). Esta reserva está conformada por terrenos ejidales y de pequeñas propiedades, de las cuales resalta el Rancho San Ignacio con 20,300 ha, por ser cede del Laboratorio del Desierto INECOL (Gobierno Federal de México, 2006).

Una rata canguro endémica del norte México

Los roedores son el grupo de mamíferos más diverso, dentro del cual se identifican más de 481 géneros (Feldhamer et al., 2007). *Dipodomys* (Rodentia: Heteromyidae) es el género que abarca las ratas canguro del continente americano; este contiene 22 especies, de las cuales *D. nelsoni*, *D. insularis*, *D. ornatus* y *D. phillipsii* son endémicas de México (Cobert y Hill, 1991; Alexander y Riddle, 2005; Ceballos y Oliva, 2005; Flores-Zamarripa y Fernández, 2018). La rata canguro *D. nelsoni* se caracteriza por presentar patas grandes y una cola delgada y larga, que termina en un mechón de pelo negro con la punta blanca; el vientre, la región supraorbital y las patas suelen ser de color blanco (Best, 1988; Ceballos y Oliva, 2005). Es una de las especies de mayor talla dentro del género y presenta dimorfismo sexual, donde los machos son de mayor tamaño (Best, 1988; Fig. 1). Anteriormente estaba incluida dentro de *D. spectabilis*; sin embargo, estudios morfométricos y

de DNA mitocondrial permitieron identificarla como especie hermana de *D. spectabilis* (Patton, 2005).

La distribución de *D. nelsoni* abarca desde el este de Chihuahua y el noreste de Durango, hasta el sureste de Coahuila, suroeste de Nuevo León y las partes norteñas de San Luis Potosí y Zacatecas (Best, 1988). Según la IUCN, *D. nelsoni* es una especie de “preocupación menor” y no está listada por la legislación mexicana (Álvarez-Castañeda et al. 2016; SEMARNAT, 2010). Su época de apareamiento se distribuye de abril a septiembre, y puede tener de dos a tres crías en una camada (Best, 1988). Habita en zonas de suelo no pedregoso y con presencia estricta de vegetación arbustiva, ya que forma madrigueras en las raíces de diversas especies de plantas, de cuyas semillas también se alimenta, como mezquites (*Prosopis*) o arbustos del género *Larrea* (Best, 1988; Ceballos y Oliva, 2005). De hecho, es un roedor que desempeña un rol clave en el desierto, como dispersor de semillas y participando activamente en el mantenimiento de la vegetación dentro del ecosistema (Best, 1988). Sin embargo, existen muy pocos estudios enfocados a describir aspectos ecológicos y genéticos de esta especie (Serrano, 1987; Stock, 1974; Rogovin et al. 1991). Su información genética está contenida en 36 pares de cromosomas, al igual que *D. spectabilis*, su especie hermana (Best, 1988; Alexander y Riddle, 2005; Ceballos, 2014). No existe un genoma de referencia para ninguna de estas especies y sólo se cuenta con un scaffold de 2.2 Gb, que representa casi la totalidad del tamaño estimado del genoma de una especie del mismo género, *Dipodomys ordii* (Baylor College of Medicine, no publicado).



Figura 1. Ejemplares de *Dipodomys nelsoni* en la Reserva de la Biosfera Mapimí. a) individuo colectado en tipo de suelo arenoso-arcilloso; b) individuo en tipo de suelo rocoso. Fotos por: Madisson Luna-Bárceñas.

Antecedentes

Ámbito hogareño, genómica del paisaje y roedores de desierto

El ámbito hogareño ha sido estudiado desde hace años utilizando técnicas como captura y recaptura, en combinación con estimaciones por ocupación de área en gradillas o más comúnmente utilizando el Polígono Mínimo Convexo (PMC; Behrends et al., 1986; Jones et al., 1989). En los 1950's comenzó la aplicación de la telemetría para el estudio del movimiento de los animales en vida silvestre, modernizándose con los avances tecnológicos aplicados al desarrollo de radiotransmisores más eficaces (Hidalgo-Mihart y Olivera-Gómez, 2011; Amlaner y Macdonald, 2013; Paxton, et al., 2022), además de la incorporación de métodos de estimación más robustos como el Método fijo de kernel, ya que el PMC, a pesar de ser el método más utilizado para la estimación de ámbito hogareño, tiende a subestimarlos (Mohr, 1947; Llorente-Bousquets y Morrone, 2001); no obstante el cálculo del ámbito hogareño con PMC es útil para realizar comparaciones con trabajos previos (Downs y Horner, 2009; Laver y Kelly, 2008).

Solo existen dos trabajos que estiman el tamaño del ámbito hogareño (AH) de roedores mexicanos con telemetría y utilizando el método fijo de kernel (Marines-Macías et al., 2018; Flores-Manzanero et al., 2019). El primer trabajo se realizó en bosques templados del centro de México donde estimaron el AH de *Habromys schmidly*, un roedor endémico de México de entre 72 a 78 mm de longitud corporal, y *Reithrodontomys microdon*, un roedor arborícola de entre 68 a 70 mm de longitud corporal, reportando un AH para *H. schmidly* de 0.29 ha en hembras y 0.83 ha para machos, mientras que para *R. microdon* el AH de hembras y machos es de 0.72 ha y 0.24 ha, respectivamente (Marines-Macías et al. 2018). El segundo se desarrolló con un roedor de desierto de amplia distribución, *Dipodomys merriami*, cuyo tamaño corporal varía entre 75 a 100 mm y su AH durante la época de apareamiento es, en promedio 0.6294 ± 0.264 ha en la Reserva de la Biósfera Mapimí, siendo más grande el de los machos que el de las hembras (0.695 y 0.245 ha respectivamente; Flores-Manzanero et al. 2019). Esta variación en el tamaño del AH en función del sexo se ha visto en otras poblaciones de *D. merriami*, por ejemplo, en Arizona donde coexiste con *D. ingens* que es de mayor tamaño, las estimaciones con PMC indican que las hembras tienen un AH de 0.07 y los machos de 0.167 ha (Perri y Randall, 1999).

El entendimiento del movimiento de los organismos en su entorno natural es de suma importancia para poder entender algunos patrones genéticos, así como para tener una aproximación desde un punto de vista más holístico, sobre la relación del paisaje con la información genética (Cushman y Lewis, 2010). Al tener acceso a una mayor cantidad de marcadores genéticos generados con las técnicas de secuenciación masiva se pueden detectar con mayor fineza la estructuración ocasionada por las características del paisaje. Esto además permite poner a prueba diferentes hipótesis y desarrollar investigaciones diversas con un mismo set de muestras (Eguiarte et al., 2013; Bragg et al., 2015; Zimmerman, 2020).

La mayoría de los trabajos de genómica de poblaciones de especies no modelo se han desarrollado en plantas, principalmente para evaluar posibles adaptaciones a características ambientales extremas, con énfasis en conservación bajo distintos escenarios de cambio climático o contaminación (Bashaljanov et al., 2013; Guillot et al., 2014; Bragg et al., 2015; Martins et al., 2018; Supple et al., 2018). Respecto a fauna, los vertebrados han sido también ampliamente estudiados con enfoques de genómica del paisaje (Berg et al., 2015; Manthey y Moyle, 2015; Funk et al., 2016; Ramos et al., 2018). Por ejemplo, se han identificado loci adaptativos relacionados a la salinidad, lo que promueve la divergencia en las poblaciones del bacalao del atlántico *Gadus morhua* L (Berg et al., 2015). Otro ejemplo es la divergencia adaptativa encontrada en poblaciones isleñas del zorro *Urocyon littoralis*, que se reflejan en caracteres morfológicos de menor aptitud física comparadas con las poblaciones continentales (Funk et al., 2016).

Los roedores están presentes en todos los ecosistemas, por lo que son un buen modelo para estudiar la relación entre el ambiente y su estructura genética, así como la posible asociación con caracteres adaptativos (Dickman, 1999; Hoekstra, et al., 2005; Morris, 2011; Mapelli, et al., 2012; Russo, et al., 2016; Flores-Manzanero et al., 2019). Un par de ejemplos demuestran la modificación del metabolismo por las dietas entre ecosistemas urbanos y agrícolas en poblaciones neoyorquinas de *Peromyscus leucopus* y la relación entre la supervivencia y el camuflaje dado por coloración del pelaje en diferentes sustratos en *P. maniculatus luteus* de Nebraska (Harris y Munshi-South, 2017; Pfeifer et al., 2018). En general existen pocos trabajos de genómica del paisaje en ambientes desérticos, más específicamente en México, y aún más escasos aquellos sobre roedores (Flores-Manzanero y Vázquez-Domínguez 2019). Un ejemplo es la relación encontrada entre de suelo en

un gradiente de montaña en el desierto Chihuahuense como factor que influye en la estructuración genética del ratón de abazones *Chaetodipus nelsoni*, a su vez se ha relacionado con el tamaño de la pata que varía a lo largo del gradiente altitudinal (Pineda, 2020).

Justificación

Los roedores de desierto son un grupo esencial para el funcionamiento del ecosistema dada su función como dispersores de semillas y removedores de suelo, así como presas de un gran número de depredadores en este ecosistema (Dickman, 1999). Asimismo, uno de los objetivos de la Reserva de la Biosfera Mapimí es conservar la diversidad genética de las especies que alberga (CONANP, 2006). Por ello, caracterizar genéticamente a *Dipodomys nelsoni*, y en particular con herramientas genómicas, es clave para evaluar sus poblaciones en la reserva. Igualmente, *D. nelsoni* representa un excelente sistema de estudio para evaluar el efecto que tienen el paisaje y las características ambientales sobre la dispersión, variación y estructura genética de sus poblaciones naturales. Se presume que dichos efectos serán más pronunciados en un ambiente desértico, por la limitante de recursos, aunado a las características ecológicas de la especie. Así, este estudio permitirá obtener información novedosa sobre la biología y ecología básica de una especie endémica, integrándola con información genética y su asociación con variables de su hábitat, todo lo cual tiene además gran potencial de información para los objetivos de conservación de la RBM.

Objetivo general

Evaluar factores ambientales y del paisaje que puedan estar asociados a la diversidad y estructura genética de poblaciones de *Dipodomys nelsoni* en la Reserva de la Biosfera Mapimí.

Objetivos específicos

- Determinar el ámbito hogareño de *Dipodomys nelsoni* en la Reserva de la Biosfera Mapimí.
- Evaluar la diversidad y estructura genética de *D. nelsoni* en la Reserva de la Biosfera Mapimí, con base en marcadores moleculares de SNP's.
- Identificar las características del paisaje y de la matriz donde se distribuye *D. nelsoni* (conectividad estructural) y evaluar el flujo genético entre individuos (conectividad funcional), así como la relación entre los patrones genéticos observados y las características del paisaje.
- Identificar loci potencialmente sujetos a selección relacionados con las características de la matriz del paisaje y los patrones genéticos de *D. nelsoni*.

Hipótesis

- * Al ser una especie con dimorfismo sexual, donde los machos son más grandes, el ámbito hogareño de los machos será mayor que el de las hembras.
- * Dada la heterogeneidad del paisaje del desierto, la dispersión y el flujo génico de los individuos de *D. nelsoni* estarán determinados por el tipo de vegetación, el tipo de suelo, o la elevación; todos directamente asociados a los patrones de estructuración genética de la población.
- * Por la estrecha asociación de *D. nelsoni* con ciertas plantas (mezquite, gobernadora) para su alimentación y construcción de madrigueras, así como su organización social en grupos familiares, se espera una alta diferenciación genética y un bajo flujo génico entre individuos en la población estudiada; donde las áreas abiertas (suelo desnudo) serán las principales limitantes al movimiento de individuos.

Materiales y Métodos

Método de trampeo y obtención de muestras

Durante los meses de mayo y junio de 2015 a 2018, dentro del territorio del Rancho San Ignacio de la RBM, se capturaron individuos con trampas Sherman (3x 3.75x 12 cm), con un diseño de muestreo variado: en 2015 se realizaron tres transectos separados 500 m y compuestos de redes de trampeo (Flores-Manzanero et al. 2019), para un total de 330 trampas; en 2016 se utilizaron transectos lineales con 560 trampas; en 2017 y 2018 el muestreo fue dirigido, identificando visualmente las madrigueras y colocando cinco trampas por madriguera (375 trampas, 75 madrigueras). Cada trampa permaneció activa durante tres noches, utilizando como cebo una mezcla de avena, crema de cacahuete y esencia de vainilla. El mapa con la distribución de las trampas se muestra en el [Anexo 1](#).

Los individuos capturados fueron sexados, pesados y medidos. Se determinó su longitud total (LT) y las longitudes de la cola (LC), de la oreja (O) y de la pata (LP); también se tomó una muestra de tejido de oreja, que se conservó en tubos eppendorf con alcohol al 96%. Todos los individuos fueron liberados en el sitio donde se colectaron y su manejo se realizó siguiendo los lineamientos de la Sociedad Americana de Mastozoología (Sikes et al., 2016) y de acuerdo con los permisos de colecta otorgados por SEMARNAT (FAUT-0168).

Para la toma de datos ambientales se utilizaron *data loggers* que recopilaban la temperatura y la humedad del sitio, que también se registraron manualmente durante el día, mientras se colocaban y revisaban trampas (Hobo UX-100-003; Hobo Pro v2, ONSET Computer Corporation). Los *loggers* se colocaron en diferentes madrigueras por 24 horas.

Telemetría y ámbito hogareño

Respectivamente, se seleccionaron 17 y 10 de los individuos colectados en 2016 y 2018 (2016: 9 hembras, 8 machos; 2018: 5 hembras, 5 machos), para colocarles un radiotransmisor Telenax TXA-001G (0.42 g, tamaño en mm 13x5x5) entre los omóplatos, sobre el pelaje previamente recortado. Cada radiotransmisor tenía una frecuencia distinta, con la cual se aseguraba obtener el registro de solo un individuo a la vez. Se realizó un seguimiento nocturno de estos individuos durante dos semanas, iniciando a las 9 pm hasta la 1 am en el primer año; y por dos periodos de 9 pm a 1 am

y de 4 a 7 am en el segundo año. Para cada individuo se registró la fecha, la hora, la longitud y latitud, la vegetación asociada a la actividad registrada, y si se tenía o no un avistamiento del individuo. Cada noche se iniciaba la búsqueda de un individuo al azar, con la finalidad de tener registros a lo largo de todos los horarios para cada individuo. Además, para reducir la correlación de los registros de cada individuo, se procuró distanciar dos tomas de datos consecutivas por al menos una hora. Para considerar el registro de una localización, se esperó hasta que la señal del radio fuese alta y clara, o bien cuando se lograba observar al individuo. Después de las dos semanas de rastreo, se colocaron las trampas en la madriguera de cada individuo para recapturarlos y quitarles el radiotransmisor.

Análisis de ámbito hogareño

Para la estimación del ámbito hogareño, primero se calculó el Polígono Mínimo Convexo (PMC) para cada conjunto de datos utilizando el software ArcMap v10.2.1, así como el centroide de dicho polígono. Posteriormente, se midió la distancia de cada punto al centroide y se excluyeron el 5% de los datos más alejados de éste, para excluir puntos atípicos que pueden corresponder a movimientos exploratorios de un individuo (White y Garrot, 1990; Moraes-Junior y Chiarello, 2005). Nuevamente se estimó el PMC con el 95% de los datos y con esta base se calculó el ámbito hogareño con el método fijo de kernel, con el paquete *adehabitatHR* (Calenge, 2015) en R (R Core Team, 2018). Se utilizó el parámetro de suavizado "*href*", ya que éste estima con mayor precisión el ámbito comparado con el suavizado por validación cruzada de mínimos cuadrados "*h1scv*" (Calenge, 2015).

Para probar si existían diferencias significativas en el tamaño del ámbito hogareño entre sexos, entre datos de los distintos años y entre los dos métodos (PMC y kernel), se utilizó una prueba de Wilcoxon. También se hicieron pruebas de correlación entre las medidas morfométricas y el tamaño del ámbito hogareño, con el paquete *stats* de R. Adicionalmente se midió la distancia lineal entre dos puntos consecutivos en el tiempo para cada individuo y se promediaron las distancias de puntos tomados en el mismo horario para diferentes individuos. Estas se graficaron, separando los datos tomados en distintas fases lunares, para tratar de estimar picos de actividad; es decir, horarios en los que los individuos se desplazan más.

Finalmente, para conocer las especies de plantas que visitaban con mayor frecuencia, calculamos el porcentaje promedio de visita de cada especie. En los casos en los que un punto de localización tuviera asignado dos especies vegetales diferentes, se contaban como visitas independientes; por lo que el 100% del porcentaje de las visitas a las especies vegetales no corresponde con el 100% de las localizaciones de telemetría.

Datos del paisaje

Se probaron cinco variables del paisaje biológicamente importantes para al movimiento de los individuos y su estructura genética: la presencia de vegetación, el tipo de suelo, la temperatura, la humedad y la elevación (Storfer et al., 2007). Se obtuvieron las capas de vegetación y tipo de suelo a partir de imágenes *Landsat 8* para el mes de mayo de 2017, que corresponde a las fechas de muestreo, en la página de Earth Explorer (<https://earthexplorer.usgs.gov/>), con el Path: 30 Row: 42, correspondiente al sitio de estudio, en coordenadas UTM.

Se realizó una agrupación de las primeras ocho capas de la imagen Landsat (ID: LC80300422017131LGN00) con el programa ERDAS Imagine 2014, recortándolas con las siguientes coordenadas extremas: superior izquierdo X 620557.379, Y 2953834.797; inferior derecho X 625750.379, Y 2946064.797. Posteriormente, se hizo una corrección radiométrica siguiendo a Markham et al. (2018). La imagen resultante, con una resolución de 15 x 15 m por pixel y una extensión de 40 km², se utilizó para generar las capas de las variables de interés.

Un estimador indirecto de la presencia de vegetación es el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI), que calcula el verdor o la biomasa relativa de una imagen a partir de los datos de reflectancia percibidos por dos bandas de un sensor satelital: rojo (R, 640-670 nm) e infrarrojo cercano (NIR, 850-880 nm); con la fórmula $(NIR-R)/(NIR+R)$. El resultado de este índice va de -1 a 1, donde los valores negativos son propios de zonas con agua o nieve, los valores menores a 0.1 corresponden a suelo desnudo o rocas, los valores entre 0.2 y 0.3 representan terrenos con pastos o arbustos (vegetación escasa) y los valores entre 0.6 y 0.8 indican vegetación densa y continua, típica de un bosque (Araiza, 2013; ArcGis, 2016). Se generó la capa de NDVI con el programa ERDAS Imagine 2014.

La capa de tipo de suelo se realizó con base en lo descrito por Montaña (1988). Se eligieron siete categorías representativas del área de estudio, que se pueden agrupar en tres grupos: rocoso (Sb y Fb2), arenoso (Bpg, Bg3 y Fa) y arcilloso salino (Vcc2 y Blg1); estas se pudieron identificar fácilmente en campo (Tabla1). Se realizó una clasificación supervisada con el programa ERDAS Imagine 2014, donde se probaron diferentes combinaciones de algoritmos de asignación y se probó la precisión de la clasificación resultante corroborando con la información de tipo de suelo identificada en campo.

Tabla 1. Tipos de suelo utilizados en el estudio, basados en la clasificación de Montaña (1988), agrupados de acuerdo con lo identificado en campo.

Tipo de Suelo	Descripción	Grupo
Sb	Suelos superficiales y pedregosos, sobre roca volcánica o basalto.	Rocoso
Fb2	Suelos profundos, pardos y gravosos, sobre basalto.	
Bpg	Suelos moderadamente profundos a profundos, marrones y arenosos.	Arenoso/Arcilloso
Bg3	Suelos arcillosos a arcillosos-arenosos.	
Fa	Suelos profundos, marrones claros, arcillosos, pedregosos y pesados.	
Vcc2	Suelos profundos, rojizos y arcillosos.	Arcilloso-Salino
Blg1	Suelos profundos, pardos, arcillosos y salinos.	

Para las capas de temperatura y humedad se utilizaron los datos tomados en campo con *dataloggers*. Se hizo una interpolación con ArcMap 10.2.1, utilizando un método Gaussiano y tomando como base la capa de NDVI, para mantener un tamaño y resolución uniforme entre las capas. La capa de elevación (Continuo de Elevaciones Mexicano, CEM) del área de estudio se obtuvo de la página del INEGI (<http://www.inegi.org.mx>); la cual se recortó con ArcMap tomando

como base la capa de NDVI. El área de muestreo tiene un rango de elevación de 1,127 m a 1,480 m.

Para eficientizar el tiempo y recursos computacionales para los análisis de resistencia, se recortaron las superficies generadas utilizando el método de PMC (Worton, 1995). Para ello se consideró un buffer alrededor de cada punto de colecta, generado con base en el tamaño estimado promedio del ámbito hogareño ([Anexo 2](#)).

Datos genómicos

Se extrajo el ADN de cada individuo con el kit DNeasy Blood & Tissue Kit Quiagen (cat. No. 69506), aumentado el tiempo de lisis del protocolo de fábrica a 30 minutos a 56°C. La calidad y cantidad de las extracciones se cuantificaron con Qubit™ y se almacenaron a 4°C. La secuenciación por genotipificación (GBS) de 94 muestras de *Dipodomys nelsoni* se realizó en el Biotechnology Center de la Universidad de Wisconsin-Madison, en una línea de secuenciación de la plataforma Illumina HiSeq2000. Se utilizó la enzima *ApeKI* cuyo sitio de restricción es “CWG” (W = A o T).

Análisis de datos genómicos

En primer lugar, se evaluó la calidad de las librerías con el programa FastQC (Andrews, 2010). Posteriormente, para el tratamiento de los datos genéticos, se utilizaron tres diferentes pipelines: iPyrad, UNEAK y otra donde utilizamos una secuencia de diferentes programas; en ésta se realizó el llamado de las variantes con el software GATK, por lo que nos referiremos a este último pipeline como GATK (Eaton, 2014; Lu et al., 2013; McKenna et al., 2010).

iPyrad es un programa que permite realizar desde la separación de las muestras (demultiplex), hasta el llamado de las variantes en una misma plataforma (Eaton, 2014). Se realizaron varias pruebas modificando diferentes parámetros, y se probó además el llamado de variantes con y sin el scaffold de *D. ordii* (GCF_000151885.1; Baylor College of Medicine, no publicado). Los parámetros utilizados para la base de datos final con iPyrad se detallan en el [Anexo 3](#).

UNEAK es un pipeline diseñado específicamente para datos obtenidos con GBS y donde no se tiene un genoma de referencia (Lu et al., 2013). Para la base de datos de UNEAK se hicieron varias pruebas modificando algunos parámetros; por ejemplo, el conteo (número mínimo de veces que

debe estar presente una variante, similar al *depth* en un individuo), y la tasa de tolerancia de error (ETR) en el número de SNPs obtenidos. Tomando en cuenta las recomendaciones de los desarrolladores, se determinó que los parámetros que mejor funcionaban para nuestra base de datos fueron un conteo de 10 y un ETR de 0.03. El protocolo final se muestra en el [Anexo 4](#).

El pipeline que seguimos para GATK incluyó los siguientes programas y funciones: GBSX para el demultiplex (Herten et al., 2015), Trimomatic para el corte de los adaptadores y los sitios de restricción (Bolger et al., 2014), Samtools para el alineamiento y mapeo (Li, 2011) y GATK (haplotype caller; McKenna et al., 2010) para el llamado de las variantes a partir del genoma de referencia (*Dipodomys ordii*; GCF_000151885.1). El conjunto de scripts para la obtención de esta base de datos son propiedad de Azalea Guerra-García ([Anexo 5](#)).

Se obtuvo un archivo de variantes (.vcf) de cada pipeline, que se analizaron con VCFtools v.0.1.13 (Danecek et al., 2011) para determinar el porcentaje de datos faltantes por individuo y por sitio, así como la profundidad (*depth*) por individuo, por sitio y el promedio por sitio. Con base en los resultados obtenidos, se eligieron los parámetros adecuados para el correcto filtrado de los datos. En primer lugar, se eliminaron los individuos con más de 90% de datos faltantes (--remove IND90MD.txt); posteriormente, se utilizó una base de datos preliminar obtenida con GATK con los siguientes filtros para eliminar individuos altamente emparentados: sin indels, un depth mínimo de 2, missing data <70% y maf=0.05. Esta incluyó 93 individuos y 3,091 SNPs resultantes. Para el filtrado por parentesco se utilizó el método de Yang et al. (2010) --relatedness en VCFtools, con un valor umbral de 0.5 (--remove INDrelatedness.txt; cuatro individuos). Se eliminó 13% de los individuos, las relaciones de parentesco obtenidas se muestran en el [Anexo 6](#). A los alineamientos de las lecturas de los individuos retenidos se les filtraron los indels (--remove-indels), y los sitios con más del 10%, 80% y 25% de datos faltantes (--max-missing 0.1/ 0.8/ 0.25; para iPyrad, UNEAK y GATK respectivamente). Luego se eliminaron los sitios con una profundidad (depth) promedio mayor al tercer cuartil de los valores calculados ya que podrían corresponder a sitios parálogos. Esto se hizo para las bases resultantes de iPyrad, UNEAK y GATK(--max-meanDP); no se pudo hacer con la base de UNEAK porque el .vcf obtenido no tenía esta información. Adicionalmente, se eliminaron sitios cuyo alelo menor tenía una frecuencia por debajo de 0.05 (--maf 0.05) para eliminar alelos raros que limiten el poder estadístico de los análisis (Turner et al.,

2011); estos además pueden ser falsos SNPs, originados por errores de secuenciación. Finalmente, se eliminaron los SNP's que estaban en desequilibrio de ligamiento (>0.25 en ventanas de 1000 Kb), usando Plink v.1.07 (Purcell et al., 2007).

Análisis de genómica del paisaje

Para evaluar patrones de estructura genética, se realizó un análisis de componentes principales para las tres bases de datos finales con el paquete *SNPRelate* de R (Zheng, 2015). También se realizó un análisis *snmf*, que se basa en coeficientes de ancestría, con el paquete *lea* de R (Frichot y Francois, 2015), probando valores de K de 1 a 10, con 100 repeticiones y 100,000 iteraciones.

Se calculó la distancia geográfica Euclidiana y la distancia genética con base en la información del PCA, para la cual se consideraron los componentes que sumaron el 80% de la variación total explicada (41 en nuestro caso), para construir una matriz de distancias genéticas siguiendo a Coop et al. (2010). Para el análisis de aislamiento por distancia (*Isolation by Distance*, IBD), se hizo una prueba de Mantel simple con las matrices de distancia geográfica y genética, con el paquete *ade4* de R (Dray y Dufour, 2007).

Para evaluar la relación entre las variables ambientales y la estructura genética a nivel de individuos, realizamos análisis de resistencia con cada una de las cinco capas generadas, usando el método de Circuitscape en el paquete *ResistanceGA* de R (Peterman, 2018). Dado que para este análisis es necesario tener solo un dato por pixel, es decir, si las coordenadas de dos individuos son las mismas o están en el mismo pixel del mapa, se debe considerar sólo un individuo, dejamos por fuera el individuo que tuviera un menor porcentaje de datos faltantes. Se obtuvo así una base de GATK reducida de 72 a 52 individuos y para UNEAK de 84 a 63 individuos. Se realizó primero una optimización de las capas recortándolas con un buffer de 7,500 m² alrededor de cada punto de colecta, basado en el tamaño promedio del ámbito hogareño obtenido (ver Resultados), con el paquete *raster* de R y utilizando el método de PMC ([Anexo 2](#) para el PMC). Para determinar qué modelo obtenido del análisis de resistencia explicaba mejor los datos, se utilizó el Criterio de Información Akaike (AIC), para cada variable de manera individual; luego se realizó un análisis Bootstrap con 10,000 iteraciones con la función *Resist.boot*, para comparar los modelos de cada variable individual. Se probaron también modelos multivariados, que consideraban dos

combinaciones de variables, denominadas Veg1 y Veg2; la primera incluyó NDVI, el tipo de suelo y CEM, y la segunda NDVI, temperatura y humedad.

Detección de loci candidatos a selección

Primero se generó una nueva base depurada sin datos faltantes (únicamente con las bases UNEAK y GATK) interpolando los valores faltantes a partir del promedio de los datos obtenidos para cada sitio, con la función *impute* del paquete *lea*. Luego, se extrajeron los valores de cada capa ambiental a partir de la ubicación de colecta de cada individuo con el programa *raster* de R. Posteriormente, para identificar SNPs asociados a estas variables, se realizó un análisis de modelos mixtos de factores latentes (lfmm) para cada variable (NDVI, tipo de suelo, temperatura, humedad y altitud), con el paquete *LEA* de R con 100 repeticiones, 100,000 iteraciones y un burnin de 50,000. Se calcularon dos estadísticos de corrección que disminuyen la identificación de falsos positivos para identificar los SNPs candidatos, el “qvalue” y el FDR (False Discovery Rate). Finalmente, se usó un valor umbral de FDR de 0.01.

Resultados

Durante los cuatro años de colecta se capturaron 120 individuos en un área de 47 km² en la RBM. Se seleccionaron 94 de estos individuos para ser secuenciados: 43 hembras, 49 machos y dos juveniles no sexados (Fig. 2). Las medidas morfológicas promedio para las hembras fueron LT: 281.4 ± 3.6 mm, LC: 174 ± 3.1 mm, PT: 42.7 ± 0.2 mm, O: 16.1 ± 0.3 mm y peso 83.9 ± 2.3 g; mientras que para los machos fueron LT: 291.4 ± 4.9 mm, LC: 179.5 ± 3.9 mm, PT: 43.5 ± 0.2 mm, O: 16.4 ± 0.2 mm y peso 95.2 ± 1.5 g. No se encontraron diferencias significativas entre sexos ([Anexo 7](#)).

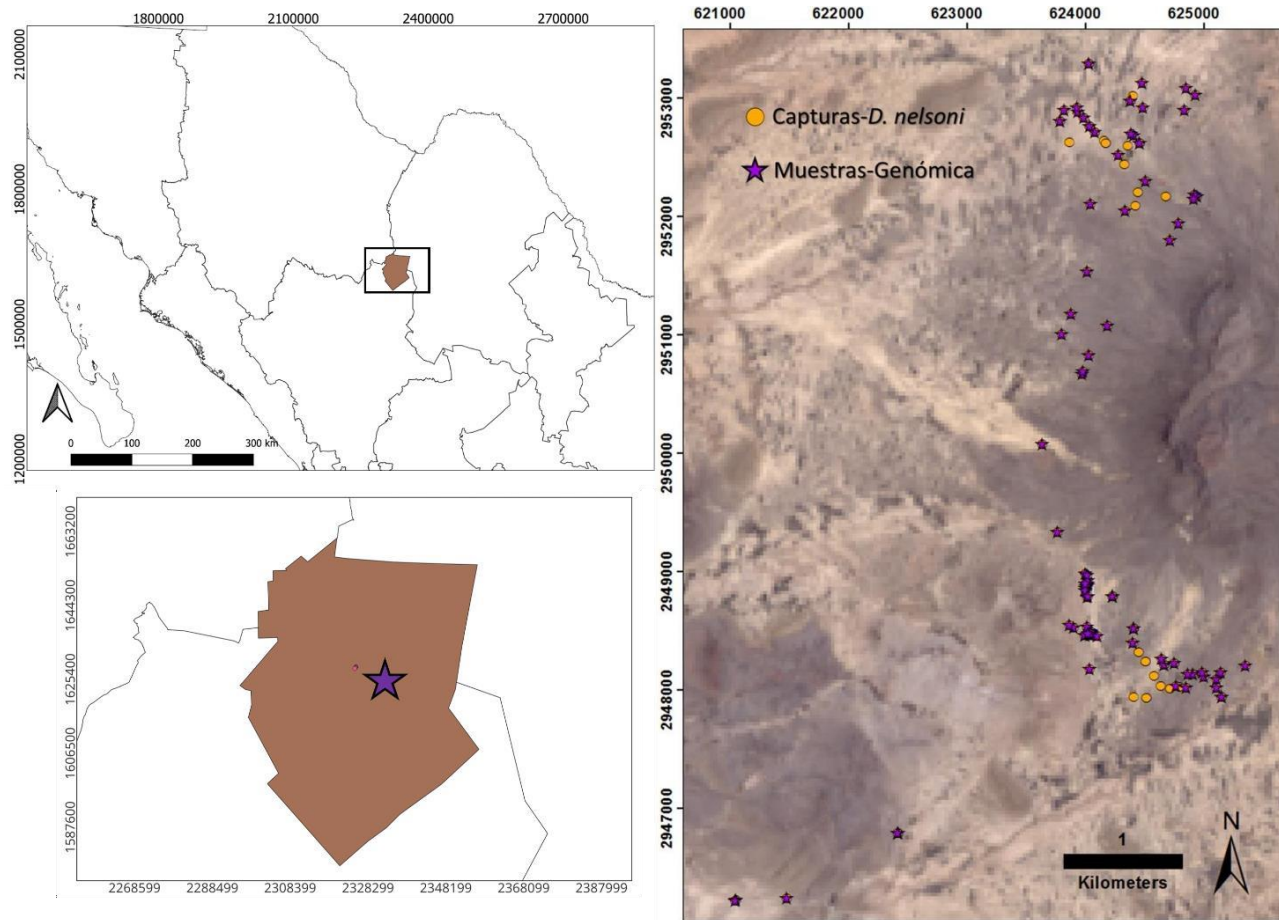


Figura 2. Mapa con las localidades de muestreo de los 120 individuos (puntos naranjas) de *Dipodomys nelsoni* en la Reserva de la Biosfera Mapimí. Las estrellas moradas indican el sitio de colecta de los 94 individuos secuenciados.

Ámbito hogareño

Se obtuvieron datos de 12 de los 17 radios colocados en 2016 (seis hembras y seis machos), que en conjunto con los recolectados para los 10 radios de 2018, sumaron 385 localizaciones (Fig. 3, Tabla 2). El promedio estimado del ámbito hogareño (AH) de *D. nelsoni* fue de 0.77 ± 0.1 ha con el método de kernel y de 0.21 ± 0.04 con PMC. No se encontraron diferencias significativas del AH entre hembras y machos ($W=55$, $p=0.747$; Tabla2, Fig. 4). Tampoco se obtuvieron correlaciones significativas entre las medidas morfométricas y el tamaño del AH estimado con el método de kernel (Tabla 3).

La sobreposición de los ámbitos hogareños varió entre individuos, habiendo un solapamiento entre machos y hembras y entre individuos del mismo sexo (Fig. 3, Tabla 4). De hecho, incluso se observó un caso en el que el AH de una hembra estuvo incluido totalmente dentro del AH de otra hembra (radios R2 y R9) y otro en el 95% del AH de una hembra estuvo ocupado por el de un macho (R11-2018 y R12-2018).

Tabla 2. Número de localizaciones obtenidas por radio y tamaño del ámbito hogareño (AH) de *Dipodomys nelsoni*, en hectáreas, obtenido con los métodos de Kernel y polígono mínimo convexo (PMC). Se incluyen el sexo (H: hembra; M: macho), el número de localizaciones (No. Pts), y el índice de autocorrelación de Schoener. (*) valores significativos; ES: error estándar.

ID Radio	Sexo	No. Pts	Índice de Schoener	Kernel AH área (ha)	PMC AH área (ha)
R2	H	8	1.753	1.593	0.348
R6	H	8	0.781*	0.668	0.11
R7	M	15	1.702	0.761	0.252
R9	H	14	1.765	0.754	0.448
R11	H	14	1.403*	1.456	0.29
R12	M	11	1.716	0.472	0.137
R13	M	12	1.603	0.317	0.095
R16	H	10	1.065*	0.207	0.052
R17	M	5	0.916*	0.614	0.062
R18	M	5	2.926*	3.028	0.146
R21	M	5	1.915	0.103	0.011
R22	H	5	1.762	0.721	0.056
R1-2018	M	18	2.241	0.202	0.059
R3-2018	H	31	1.61	0.117	0.066
R9-2018	M	29	1.999	0.267	0.104
R10-2018	M	31	1.796	0.397	0.239
R11-2018	H	21	1.659	0.548	0.232
R12-2018	M	21	1.74	1.111	0.49
R15-2018	H	24	1.809	1.513	0.57
R16-2018	H	24	2.371	0.143	0.069
R17-2018	M	23	2.252	1.27	0.603
R19-2018	H	29	2.003	0.413	0.198
			Promedio ± ES	0.76 ± 0.15	0.21 ± 0.04
			M ± ES	0.78 ± 0.25	0.2 ± 0.06
			H ± ES	0.74 ± 0.17	0.22 ± 0.05

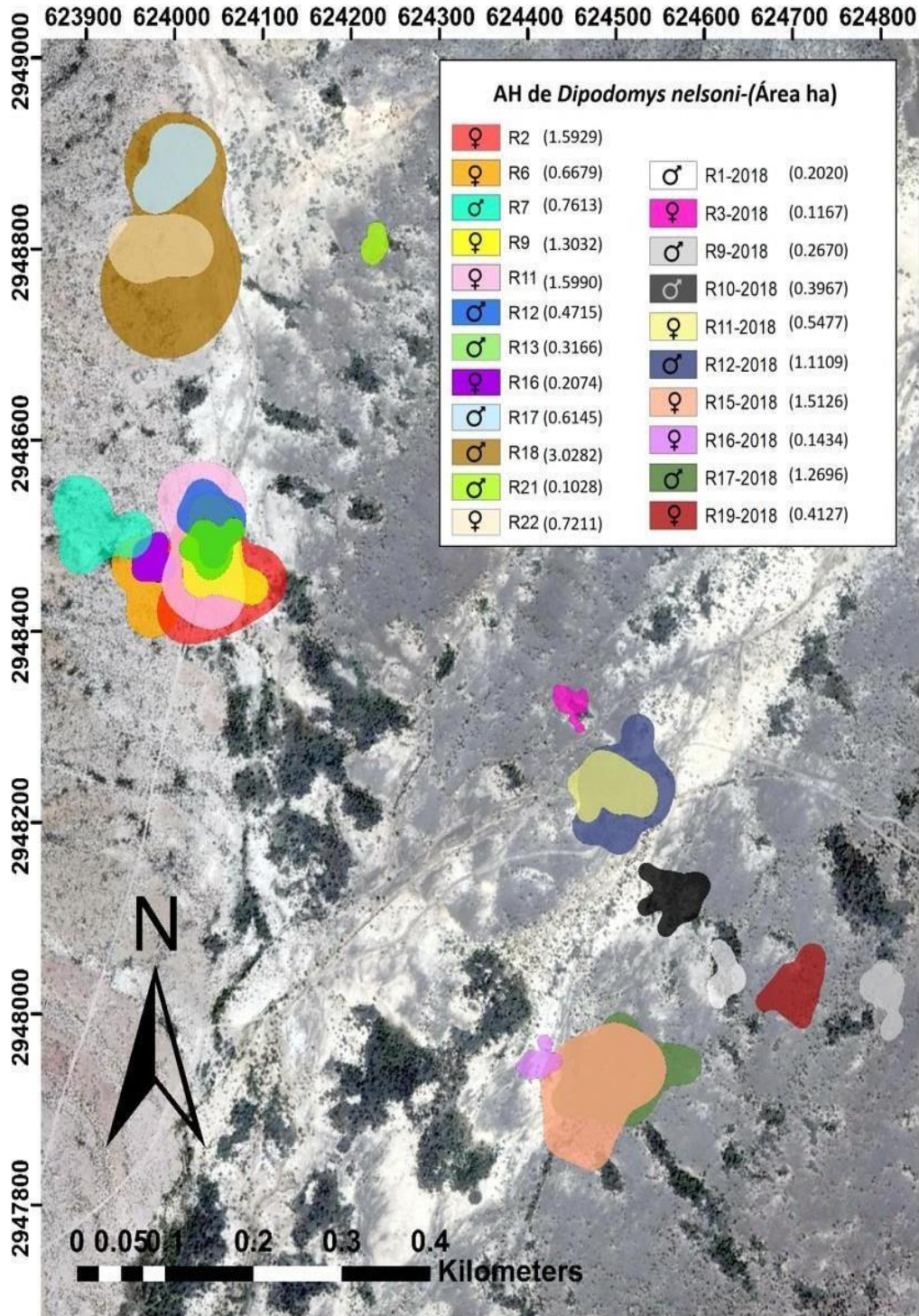


Figura 3. Distribución, forma y tamaño de los ámbitos hogareños de 22 individuos de *Dipodomys nelsoni* en la Reserva de la Biosfera Mapimí.

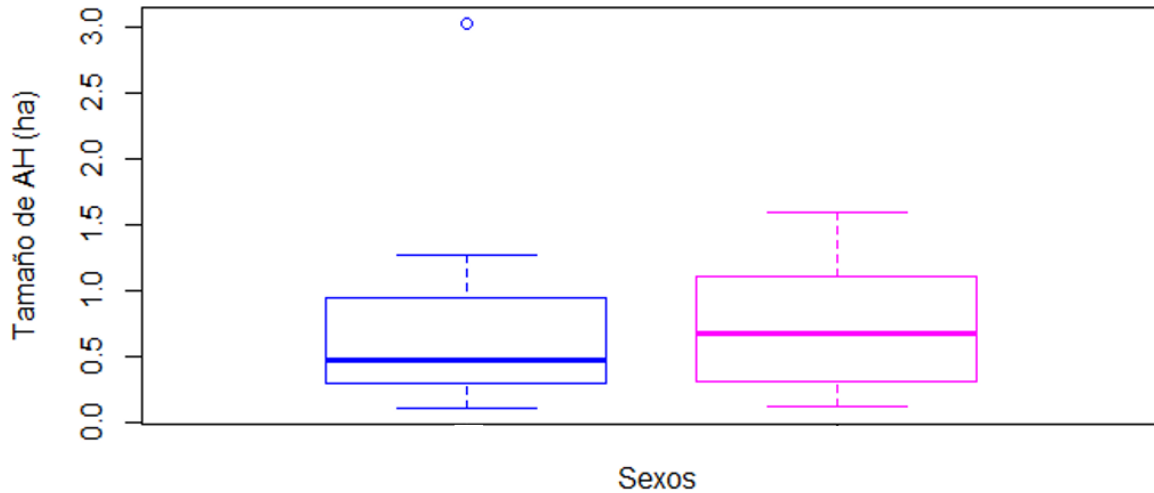


Figura 4. Comparación de la variación del tamaño del ámbito hogareño entre machos (azul) y hembras (rosa) de *Dipodomys nelsoni*.

Tabla 3. Índice de correlación entre variables morfológicas y el tamaño del ámbito hogareño (método de Kernel) de *Dipodomys nelsoni*. Ámbito hogareño (AH), longitud del cuerpo (LCu), longitud de la cola (LC), longitud de la pata (PT), longitud de la oreja (O).

Variables correlacionadas	índice de correlación	Valor de t-Student	Valor p
AH- Sexo	-0.0231	-0.1033	0.9187
AH- LCu	-0.0264	-0.1182	0.9071
AH- LC	0.2919	1.3649	0.1874
AH- PT	0.0818	0.3669	0.7175
AH- O	0.2891	1.3504	0.1920
AH- Peso	-0.2881	-1.3455	0.1935

Tabla 4. Porcentaje de empalme de los AH. Se presenta el porcentaje pareado del empalme, donde el valor indicado es el porcentaje del área que ocupa el radio de la columna sobre el área del radio de la fila.

2 \ 1	R2	R6	R7	R9	R11	R12	R13	R16	R17	R18	R21	R22
R2	100%	12%	-	51%	67%	25%	20%	2%	-	-	-	-
R6	28%	100%	12%	2%	19%	-	-	29%	-	-	-	-
R7	-	10%	100%	-	-	-	-	4%	-	-	-	-
R9	100%	2%	-	100%	86%	44%	39%	-	-	-	-	-
R11	73%	9%	-	47%	100%	32%	21%	2%	-	-	-	-
R12	83%	-	-	76%	99%	100%	45%	-	-	-	-	-
R13	99%	-	-	99%	99%	66%	100%	-	-	-	-	-
R16	14%	93%	16%	-	15%	-	-	100%	-	-	-	-
R17	-	-	-	-	-	-	-	-	100%	100%	-	-
R18	-	-	-	-	-	-	-	-	20%	100%	-	23%
R21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100%	-
R22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	95%	-	100%
2 \ 1	R1-2018	R3-2018	R9-2018	R10-2018	R11-2018	R12-2018	R15-2018	R16-2018	R17-2018	R19-2018		
R1-2018	100%	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
R3-2018	-	100%	-	-	-	-	-	-	-	-		
R9-2018	-	-	100%	-	-	-	-	-	-	-		
R10-2018	-	-	-	100%	-	-	-	-	-	-		
R11-2018	-	-	-	-	100%	93%	-	-	-	-		
R12-2018	-	-	-	-	46%	100%	-	-	-	-		
R15-2018	-	-	-	-	-	-	100%	2%	67%	-		
R16-2018	-	-	-	-	-	-	24%	100%	1%	-		
R17-2018	-	-	-	-	-	-	80%	0%	100%	-		
R19-2018	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100%		

En **negritas** el porcentaje del ámbito hogareño de hembras que está empalmado con el ámbito hogareño de un macho. El color de la celda de cada radio corresponde con el color en el mapa de la Fig. 3.

De acuerdo con el horario en el que se realizó el seguimiento con telemetría, se obtuvo un aproximado del horario de actividad de *D. nelsoni* entre las 21:00 a 01:00 y de las 04:00 a las 6:00. Al separar los datos de acuerdo con las fases lunares durante el periodo estudio, se observa que durante luna nueva hay un pico de actividad más tardío (23:00-23:45h) que durante la fase de cuarto menguante (22:00-22:45). Además, durante luna llena las distancias recorridas fueron en promedio menores que durante las otras fases lunares, presentándose un aumento cerca de la 01:00 am (Fig. 5).

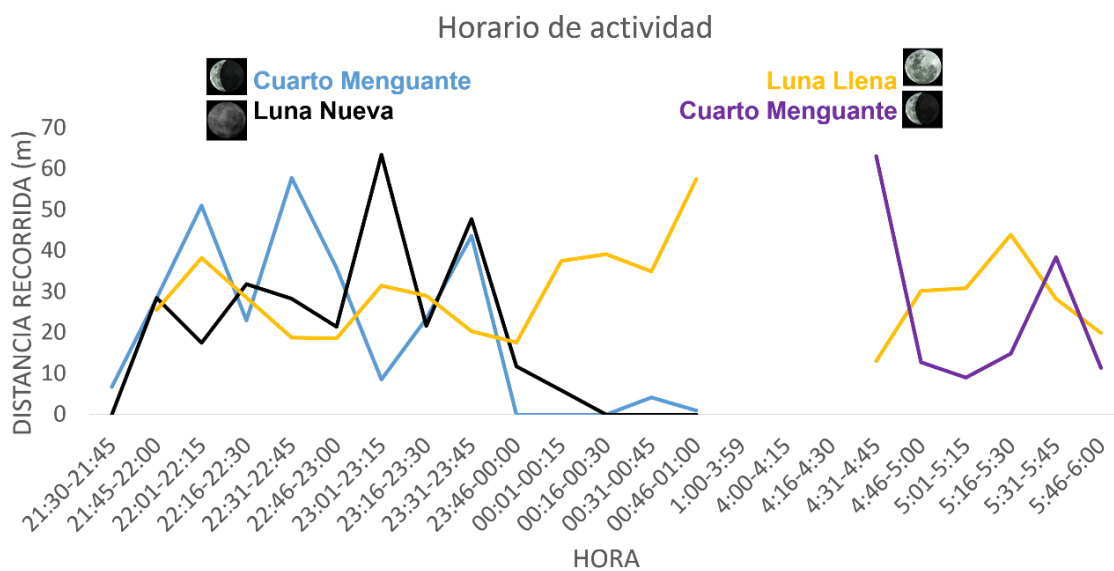


Figura 5. Horario de actividad. Distancias promedio recorridas entre dos localizaciones, por fase lunar, considerando los dos años (2016 y 2018). Para el periodo de ‘Cuarto menguante’ se separaron los datos ya que corresponden a diferentes años (2016-18 azul, 2018 morado).

Los individuos estudiados visitaron al menos 10 especies diferentes de plantas (Fig. 6), de las cuales *Opuntia* sp. fue la de mayor frecuencia (30%), seguida por *Larrea tridentata* (27%) y *Agave* sp. (12%).

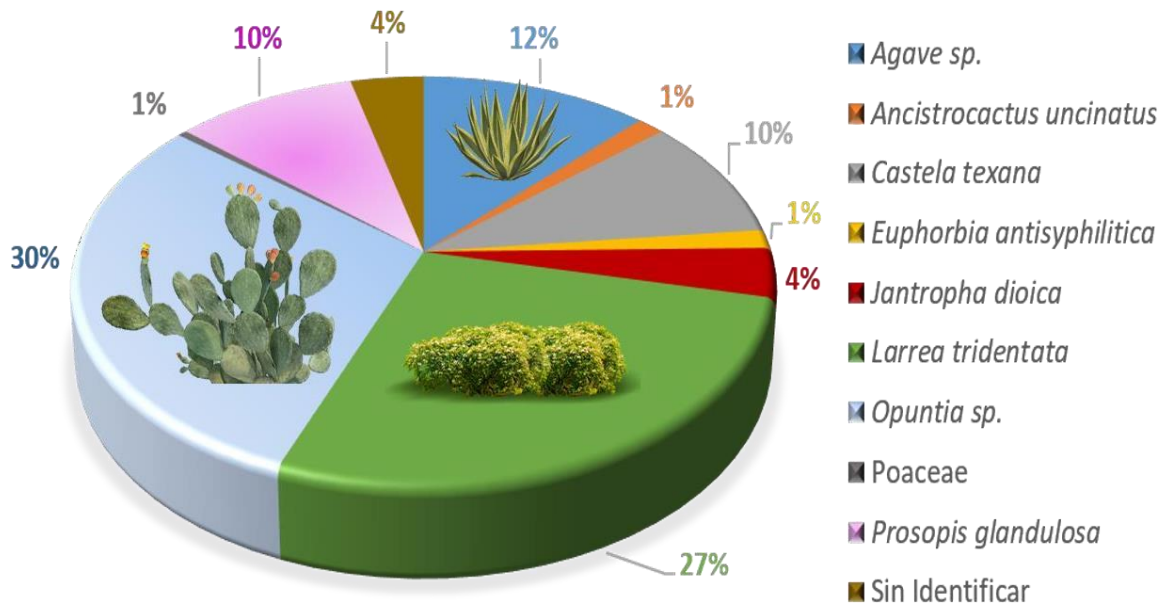


Figura 6. Porcentaje de visitas nocturnas de individuos de *D. nelsoni* a diferentes especies de plantas durante seguimiento de telemetría. Se consideran los datos de los dos años (2016 y 2018).

Datos del paisaje

Se obtuvo la capa de NDVI con valores mínimos de 0.017 y máximos de 0.185 (Fig. 7a), que indican sitios con suelo abierto y vegetación arbustiva. Para la capa de tipos de suelo se realizaron 121 clasificaciones, que incluyeron todas las combinaciones posibles de los algoritmos de asignación que se permiten en Erdas IMAGINE. De éstas se utilizó la clasificación obtenida con la siguiente combinación de algoritmos: Regla no paramétrica (Feature Space), regla de empalme (Clasificación por Orden), regla para no clasificados (Regla paramétrica) y regla paramétrica (Spectral Angle Mapper), con una precisión del 47%, muy similar a la elaborada por Montaña (1988) (Fig. 7b). Las capas de temperatura y humedad, producto de la interpolación de los datos recabados en campo, presentaron valores de entre 28.1 a 31.79°C y 15.95 a 47.12 %HR (humedad relativa), respectivamente (Figs. 8a y 8b).

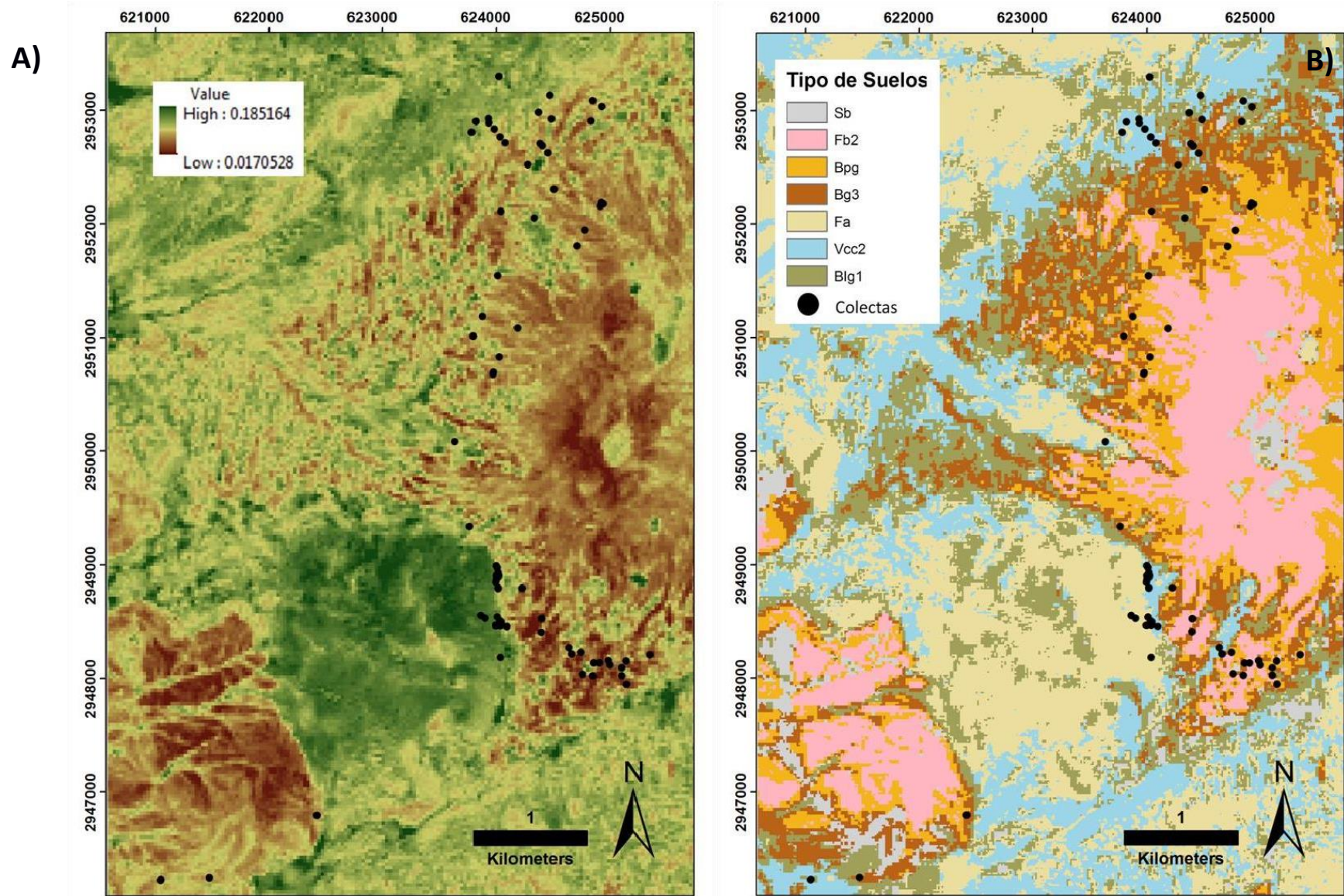


Figura 7. Mapas de NDVI y tipos de suelo del área de estudio en la RBM. a) Capa de NDVI donde se muestran los valores de vegetación arbustiva como las zonas verde oscuro. b) Capa de tipos de suelo basado en la clasificación de Montaña (1988; [Anexo 8](#)).

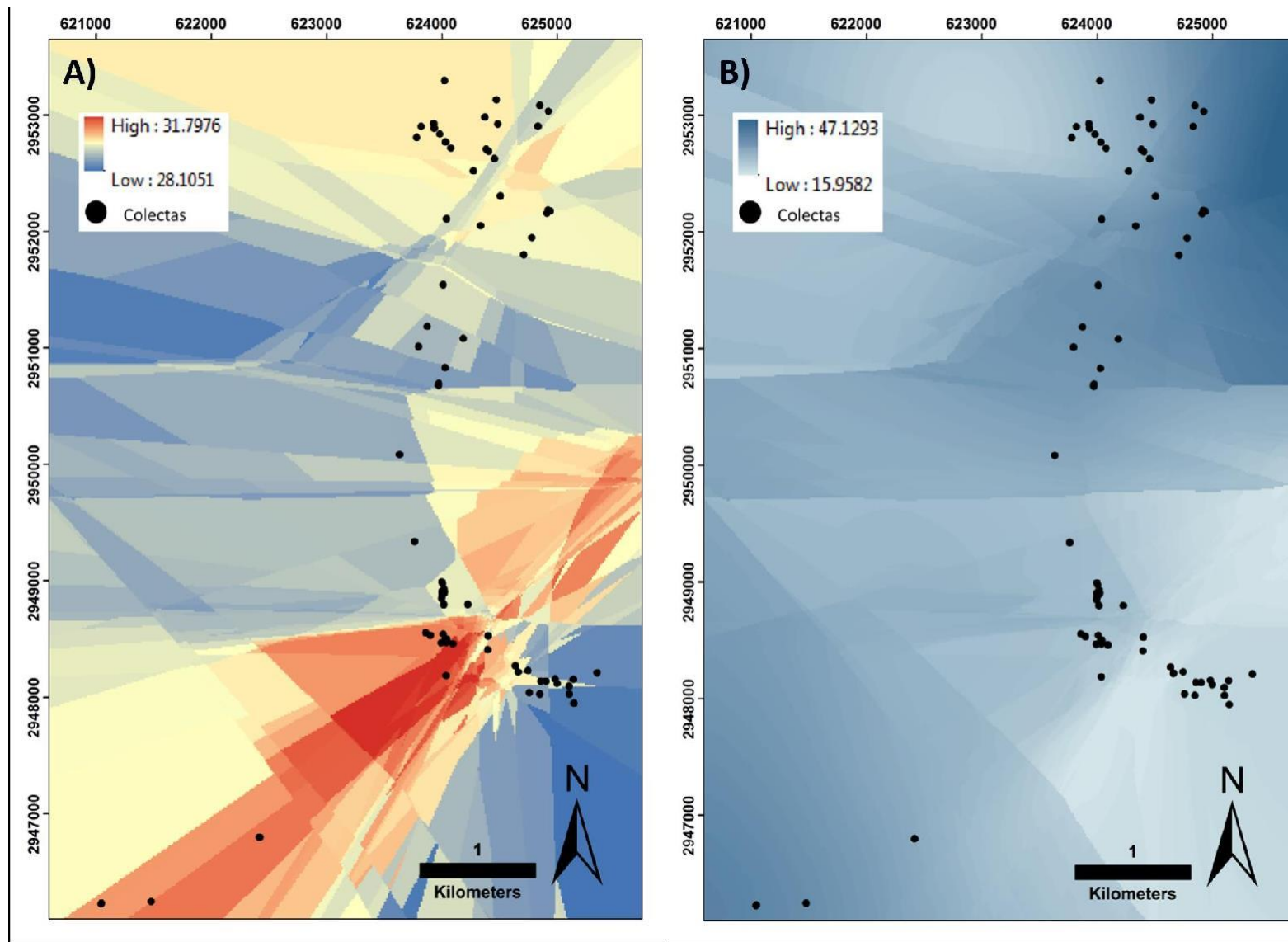


Figura 8 Mapas de temperatura y humedad del área de estudio en la RBM. a) Capa de temperatura; en rojo, las zonas con temperaturas altas (>31°C) y en azul, temperaturas cercanas a 28°C. b) Capa de humedad; en azul, los sitios más húmedos, con valores cercanos a 47% de humedad relativa.

Datos genómicos

Se obtuvieron 104,823,687 reads, correspondientes aleatoriamente a todas las muestras; aunque, la muestra Dn-284 estuvo subrepresentada y se eliminó de los análisis. Las tres bases de datos generadas tuvieron las siguientes características de acuerdo con el pipeline: iPyrad 796 SNPs, 49 individuos 41.9% de datos faltantes por sitio en promedio (MD-P/S); UNEAK 3,400 SNP's, 72 individuos 3.4% MD-P/S; GATK 844 SNPs, 63 individuos, 27.5% de MD-P/S. Dado el número limitado de SNPs de la base de iPyrad, y que tuvo además el mayor número de datos faltantes, no se presentan los resultados obtenidos para esta base de datos.

El PCA no mostró una separación clara de los individuos para ninguna de las bases de datos retenidas (Fig. 9). El análisis de coeficientes de ancestría (snmf) identificó un valor de $K=2$ para la base de UNEAK (Fig.10, [Anexo 9-A](#)), mientras que para la de GATK se detectó sólo un grupo ([Anexo 9-B](#)). No se encontró un patrón de agrupación asociado al espacio geográfico para los dos grupos identificados (UNEAK; Fig. 10). Estos resultados no cambian (ambas bases) al incluir o excluir los cuatro individuos emparentados que fueron eliminados para los análisis posteriores.

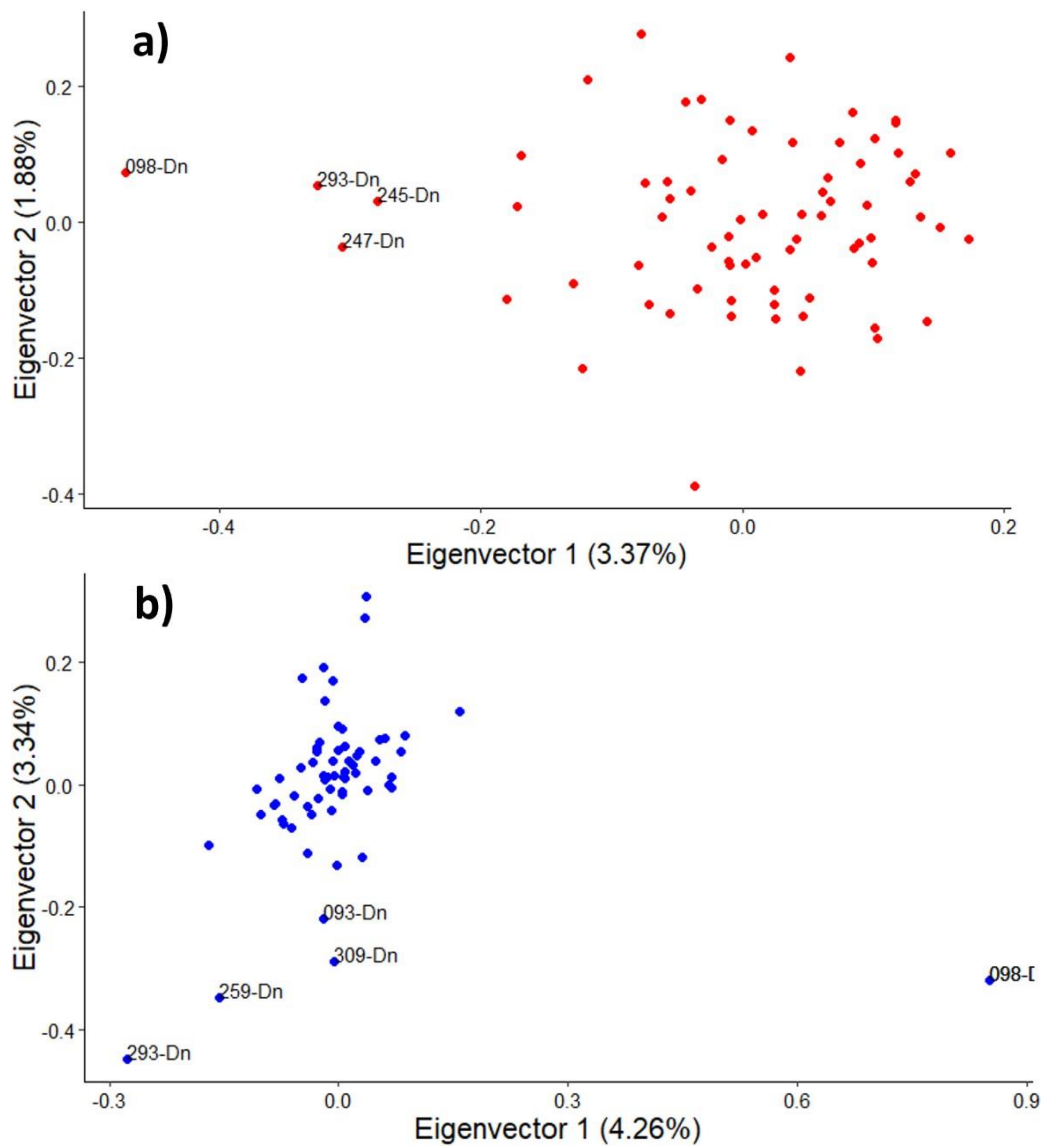


Figura 9. Análisis de componentes principales (PCA) con la base de datos de UNEAK (a) GATK (b). Se indica el porcentaje de variación explicado por los eigenvectores 1 y 2. Se muestra el código de los individuos mayormente diferenciados; los otros no son valores significativos.

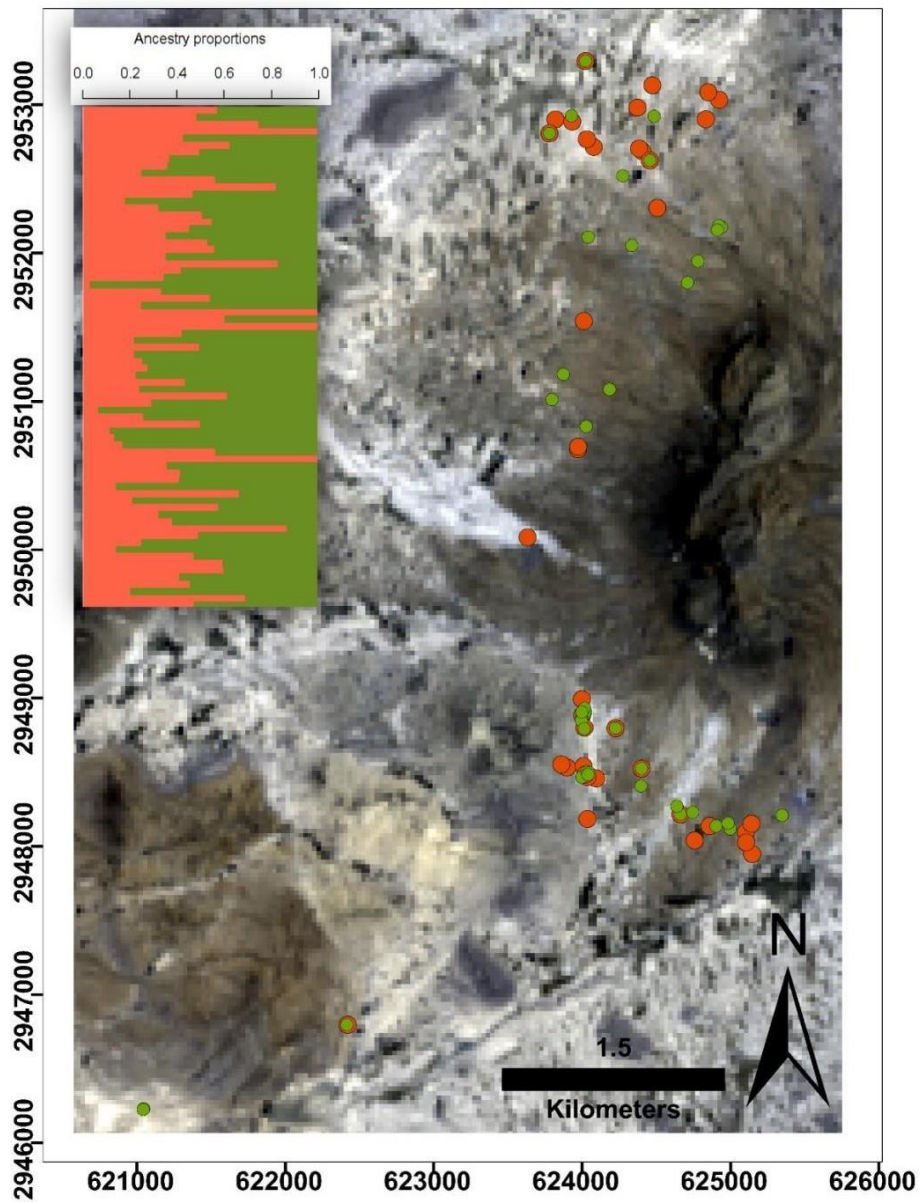


Figura 10. Mapa de distribución en el espacio geográfico de estructura genética con *snmf*. Proporciones de los dos grupos genéticos ($K=2$) identificados con la base de UNEAK (el orden de los individuos es de norte a sur).

Análisis de genómica del paisaje

Los resultados de la prueba de Mantel para identificar aislamiento por distancia (IBD) no fueron significativos para ninguna bases de datos, UNEAK ($r = 0.0412$, $p > .44$) y GATK ($r = -0.0325$, $p > 0.5$) (Fig. 11).

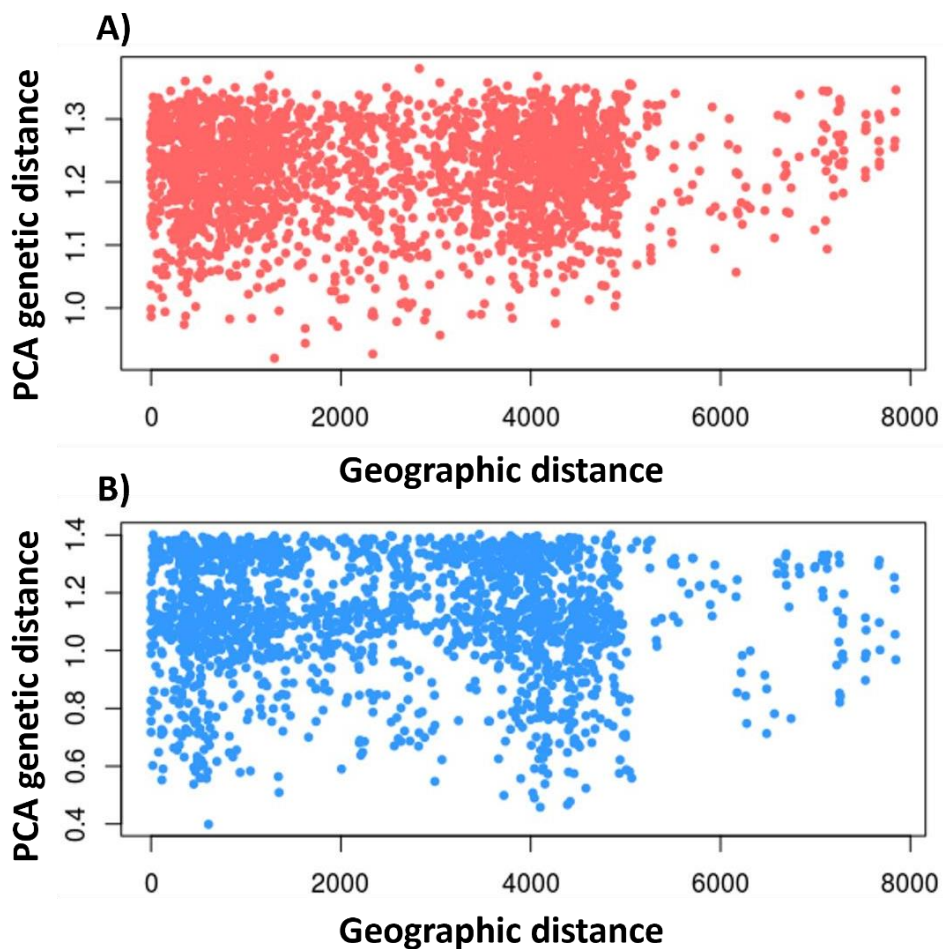


Figura 11. Correlograma de matrices de distancia genética basada en PCA y distancia geográfica, para las bases de datos UNEAK (a) y GATK (b).

Los resultados del análisis de resistencia para ambas bases de datos mostraron valores de NDVI que indican una menor resistencia al movimiento en el suelo desnudo (0.02-0.1) (Figs. 12a, 13a), mientras que para el tipo de suelo los valores de resistencia más bajos fueron en la transición entre pedregosos (Sb2 y Fb2) y arenosos-arcillosos (Bpg, Bg3; Figs. 12b, 13b). Por otro lado, la resistencia también se incrementa en terrenos más cálidos (31°C; UNEAK) y disminuye en un pequeño rango cerca de los 28°C (GATK) (Figs. 12c, 13c). Para la humedad, la resistencia fue menor a medida que esta aumentaba, particularmente a partir de los 25 mm para ambas bases de datos (Figs. 12d, 13d). Finalmente, la resistencia condicionada por la elevación solo fue baja cerca de los 1200 m (Figs. 12e, 13e).

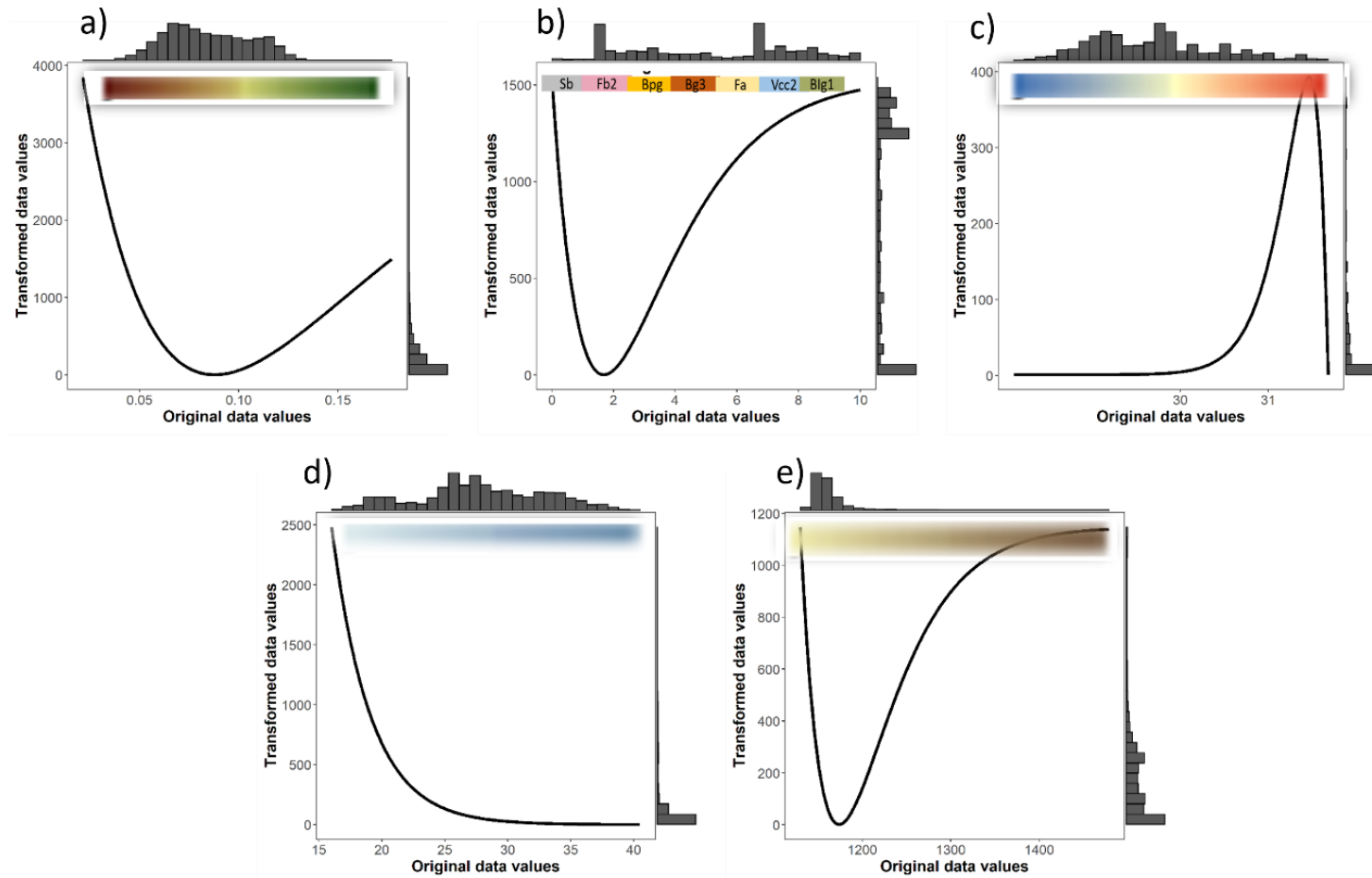


Figura 12. Gráficas de resistencia para las distintas variables del paisaje, basadas en los datos obtenidos con UNEAK. a) índice de Vegetación normalizado (NDVI), en rojo valores representativos de suelos desnudos y en verde valores correspondientes a vegetación arbustiva; b) tipos de suelo, Sb y Fb2- suelos rocosos, Bpg, Bg3 y Fa- suelos arenosos/arcillosos y Vcc2 y Blg1- suelos arcillosos salinos (Montaña, 1988); c) temperatura, en azul 28°C, en rojo 32°C; d) humedad, azul claro- 15%, azul marino- 47% humedad relativa e) Continuo de Elevación Mexicano (CEM), amarillo- 1100 a café- 1500 m.s.n.m. Los colores de cada gráfica corresponden a los colores de los mapas en las Figs. 7 y 8.

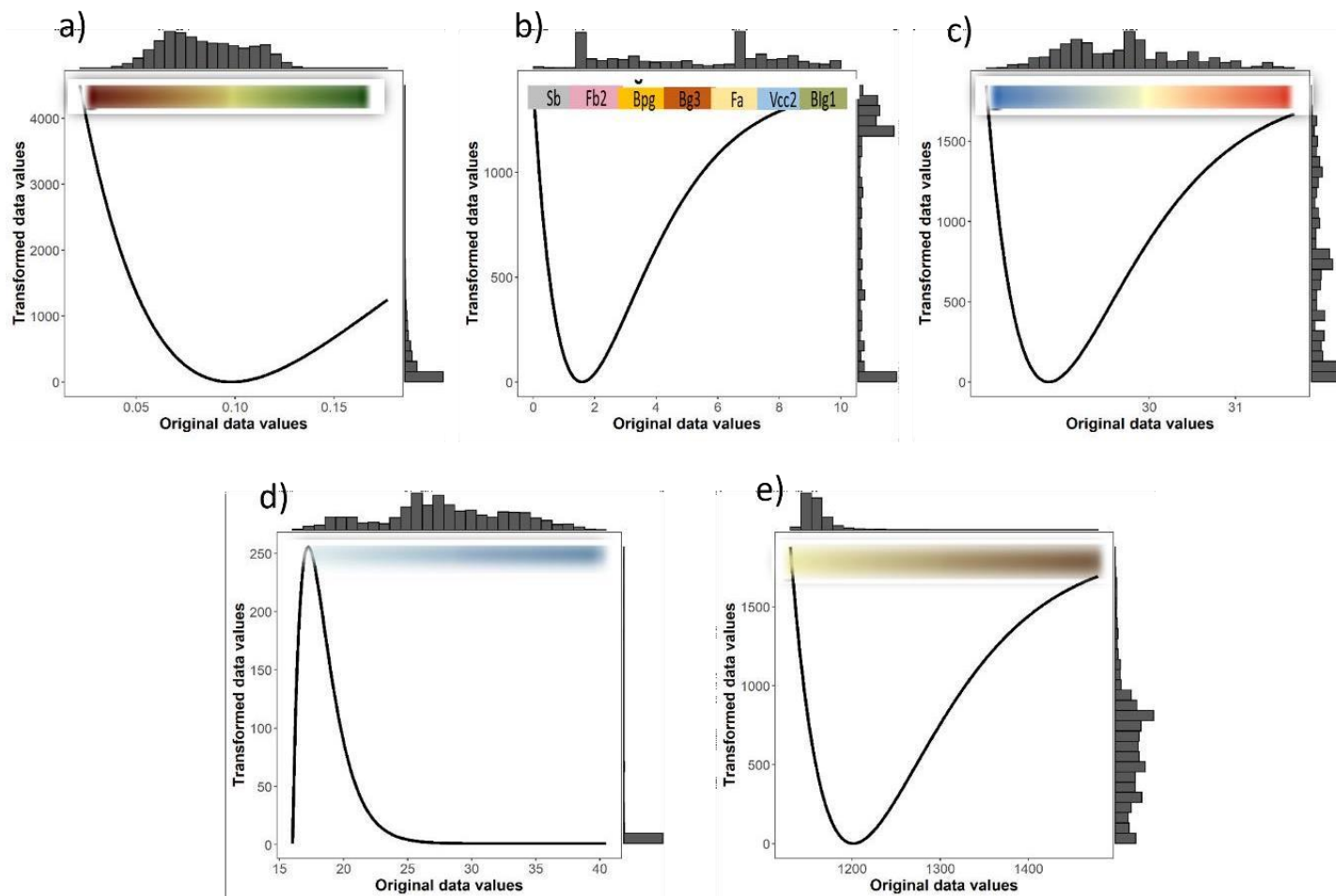


Fig. 13. Gráficas de resistencia para las distintas variables del paisaje, basadas en los datos obtenidos con GATK. a) índice de Vegetación normalizado (NDVI), en rojo valores representativos de suelos desnudos y en verde valores correspondientes a vegetación arbustiva; b) tipos de suelo, Sb y Fb2- suelos rocosos, Bpg, Bg3 y Fa- suelos arenosos/arcillosos y Vcc2 y Big1- suelos arcillosos salinos (Montaña, 1988); c) temperatura, en azul 28°C, en rojo 32°C; d) humedad, azul claro- 15%, azul marino- 47% humedad relativa e) Continuo de Elevación Mexicano (CEM), amarillo- 1100 a café- 1500 m.s.n.m. Los colores de cada gráfica corresponden a los colores de los mapas en las Figs. 7 y 8.

El modelo que mejor explicó la estructura genética para ambas bases de datos fue el modelo nulo o de distancia euclidiana (82.4% y 63.3%), seguido de la temperatura (14.2% con UNEAK) y la humedad (21.6% con GATK) (Tabla 5).

Tabla 5. Selección de modelos de acuerdo con la optimización de modelo de efectos mixtos linealizado (Boostrap), para las bases de datos UNEAK y GATK. Distancia genética basada en PCA.

UNEAK DistGen PCA				
Capa/Variable	AIC	AICc	Peso Promedio	% Top Model
Distancia/Nulo	-2371.434	-2371.1	0.115	82.408
Temperatura	-2372.261	-2371.085	0.128	14.233
CEM	-2371.518	-2370.342	0.081	1.23
Suelo	-2371.485	-2370.309	0.079	1.189
NDVI	-2371.184	-2370.008	0.067	0.031
Humedad	-2371.01	-2369.834	0.065	0.91
Veg 1 (NDVI+Suelo+CEM)	-2371.517	-2363.66	0.003	0
Veg 2 (NDVI+Hum+Temp)	-2371.011	-2363.153	0.002	0
GATK DistGen PCA				
Capa/Variable	AIC	AICc	Peso Promedio	% Top Model
Distancia/Nulo	-2168.936	-2168.603	0.102	63.302
Humedad	-2169.871	-2168.695	0.122	21.644
NDVI	-2169.556	-2168.379	0.093	4.146
Temperatura	-2169.488	-2168.311	0.09	1.93
Suelo	-2169.572	-2168.396	0.101	8.731
CEM	-2169.258	-2168.081	0.079	0.247
Veg 2 (NDVI+Hum+Temp)	-2169.819	-2161.962	0.004	0
Veg 1 (NDVI+Soil+CEM)	-2169.468	-2161.611	0.003	0

Pruebas de asociación genotipo-ambiente

El análisis de lfm con la base de UNEAK identificó cuatro SNPs asociados con el tipo de suelo (Tabla 6; Fig. 14), mientras que con la base de GATK no se identificó ningún locus asociado a las variables ambientales evaluadas (Tabla 5). Se probó un valor umbral más laxo de FDR (0.05), con el que se identificó un mayor número de SNPs candidatos para UNEAK, así como un loci relacionado a la elevación en la base de GATK (Tabla 6, [Anexo 10](#)); sin embargo, estos deberán considerarse con cautela dadas las características de los datos genómicos (datos faltantes y *profundidad* promedio por sitio).

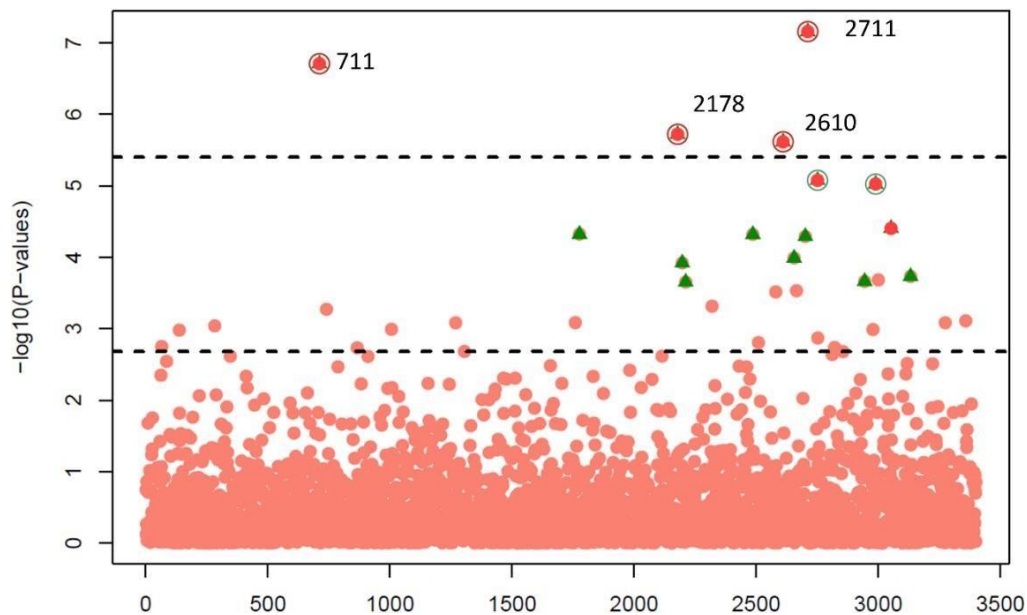


Figura. 14. SNPs identificados como outliers para la variable tipo de suelo (base de UNEAK). Los círculos rojos indican los SNPs identificados con un valor umbral de FDR=0.01, los verdes con q -value=0.01, los puntos rojos FDR=0.05 y los triángulos verdes q -value=0.05.

Tabla 6. SNPs candidatos bajo selección según el análisis lfmm, para cada variable con las dos bases de datos UNAK (3,433 SNPs) y GATK (1,664 SNPs).

Variable	Umbral	UNEAK		GATK	
		Número de SNPs	ID SNPs	Número de SNPs	ID SNPs
NDVI	qvalue 0.01	0		0	
	FDR 0.01	0		0	
			282, 1305		
	qvalue 0.05	4	1776, 2580	1	768
	FDR 0.05	4	1776, 2580	0	
Suelo			711, 2178,		
	qvalue 0.01	6	2610, 2711, 2751, 2989	0	
	FDR 0.01	4	711, 2178, 2610, 2711	0	
	qvalue 0.05	15	711, 1776, 2178, 2197, 2211, 2486, 2610, 2655, 2711, 2701, 2751, 2944, 2989, 3052, 3132	0	
	FDR 0.05	7	711, 2178, 2610, 2711, 2751, 2989, 3052	0	
Temperatura	qvalue 0.01	0		0	
	FDR 0.01	0		0	
			2093, 2732,		
	qvalue 0.05	4	2912, 3186	1	466
	FDR 0.05	2	2093, 2912	1	466
Humedad	qvalue 0.01	0		0	
	FDR 0.01	0		0	
	qvalue 0.05	1	14	0	
	FDR 0.05	1	14	0	
CEM Elevación	qvalue 0.01	0		1	628
	FDR 0.01	0		0	
	qvalue 0.05	0		2	429, 628
	FDR 0.05	0		1	628

Discusión

Factores de historia de vida y ámbito hogareño

Pese que se reporta dimorfismo sexual en *D. nelsoni*, en nuestro estudio no hay evidencia estadística respecto al tamaño de los organismos, lo que impacta directamente nuestra hipótesis de que el ámbito hogareño (AH) variaría de acuerdo con el sexo. Ello contrasta con *Dipodomys merriami*, también distribuida en el desierto de Mapimí, donde los machos presentan un AH mayor que las hembras, lo que está asociado a su mayor tamaño y al hecho de que son ellos quienes se dispersan en busca de pareja durante la temporada reproductiva (Flores- Manzanero, et al., 2019). Asimismo, el tamaño estimado del AH de *D. nelsoni* es considerablemente mayor al de su especie hermana *D. spectabilis* (Schroder, 1979), de 0.21 comparado con 0.07ha (estimación basada en PMC). Que los AH de hembras y machos en *D. nelsoni* sea similar puede deberse a que no presentan diferencias en medidas morfométricas entre sexos; es decir no encontramos dimorfismo sexual. Esto implica que aunque se sabe que el macho busca hembras durante la temporada reproductiva, esto implicaría recorrer largas distancias (Jones et al., 1989). Sin embargo, los resultados sugieren que las hembras también se mueven distancias amplias, probablemente en busca de alimento. Es posible que en otras temporadas del año o en otros sitios con estructuras y composiciones paisajísticas distintas, este patrón cambie. También hay que considerar la abundancia de ésta especie en las distintas “unidades florísticas” presentes a lo largo de la RBM (Serrano, 1987), en conjunto con una escala de estudio más amplia, puesto que al ser más abundantes en zonas con presencia de vegetación de los géneros *Opuntia* y *Agave*, unidad identificada como “nopalera”, los discontinuos de este tipo de vegetación al ampliar el sitio de estudio, podrían ser determinantes en la estructuración poblacional, esperando que la distribución de esta unidad florística en la reserva y el resto del desierto Chihuahuense donde se distribuye *D. nelsoni*, sean un factor clave en la estructuración genética de estos roedores

Observamos un alto porcentaje de sobrelape del AH entre machos y hembras, conforme a nuestra predicción para la época reproductiva. De hecho, encontramos sobrelapes de AH de un macho con el de hasta tres hembras, y del de una hembra con el de hasta dos machos. Esto podría estar indicando que *D. nelsoni* puede tener un sistema apareamiento polígamo, similar al de *D. spectabilis* (Steinwald et al., 2013). Curiosamente, se sabe que algunas especies de *Dipodomys* son

altamente territoriales (Ward y Randall, 1987), inclusive observamos individuos peleando como consecuencia de haber entrado en la misma madriguera después de la liberación durante el trabajo de campo, sin embargo los resultados de solapamiento de AH nos indica que en algunos casos el área ocupada por individuos del mismo sexo es compartida en un buen porcentaje, por lo que resultaría interesante continuar estudiando estas características ecológicas no solo en temporada reproductiva sino a lo largo del año y en áreas con una configuración paisajística distinta para entender mejor el sistema de apareamiento y las conductas que presenta esta especie, que pueden ser claves para entender mejor datos genéticos poblacionales.

El tamaño y la forma del AH también podrían estar determinados por la configuración de la vegetación. Así, cabe resaltar que de la diversidad de plantas que se encuentran en la RBM, durante su actividad nocturna *D. nelsoni* visitó con la mayor frecuencia plantas de tres géneros, *Opuntia* sp., *Larrea tridentata* y *Agave* sp., lo que presumimos se relaciona con la protección contra depredadores aéreos como lechuzas, por las espinas que poseen *Opuntia* y *Agave* (Zuliani et al., 2021). Otra razón es el consumo de estas plantas o sus derivados, ya que durante el muestreo encontramos individuos con semillas de *L. tridentata* en los abazones. También se sabe que algunos roedores pueden consumir parte de los cuerpos de los nopales para obtener agua (Orr et al., 2015).

Otro factor cuyo impacto en el tamaño del AH es clave considerar en un roedor nocturno como lo es *D. nelsoni*, es la posibilidad de experimentar fobia lunar. Nosotros encontramos que las fases lunares influyen en los horarios de actividad de *D. nelsoni*; los individuos recorrieron distancias promedio más cortas durante el periodo de luna llena en comparación con el cuarto menguante o la luna nueva, Si bien se tendría que realizar un estudio dirigido a analizar este efecto, nuestros hallazgos indican que es altamente probable que presenten el fenómeno de fobia lunar, como se ha encontrado en la RBR con *D. merriami* como prevención de depredación (Kronfeld-Schor et al., 2013; Flores-Manzanero et al., 2019). Sería también interesante explorar esta característica como una variable más en los estudios sobre la presión selectiva, por su relación con los ciclos reproductivos además del riesgo de depredación.

El uso de telemetría para estudiar ámbito hogareño, patrones de actividad y movimiento es una

herramienta muy útil por su gran precisión, y permite además entender y registrar otras características del movimiento de los individuos, como aspectos de su conducta, el uso de distintas especies de plantas durante actividad en la superficie (fuera de madriguera). Otro dato interesante es que registramos en distintos momentos el movimiento de la señal de los radios, con señal fuerte y clara, pero donde no se podía observar al individuo. Ello apunta a la posible existencia de comunicación subterránea entre madrigueras, o de túneles hacia salidas alejadas de la madriguera "central", identificada por sus características peculiares demontículos con más de tres orificios o entradas ([Anexo 11](#)). Ello añade información sobre la arquitectura de las madrigueras de estos roedores, pues se sabe que dentro de una madriguera pueden existir diferentes galerías, para reposo, para almacenar semillas, entre otros (Koontz y Simpson, 2010). Nuestras observaciones de campo sugieren además que esta especie presenta alta movilidad no sólo en la superficie, sino debajo de la tierra en zonas cercanas a las madrigueras.

Obtención de SNPs en genómica de poblaciones y del paisaje

El análisis de datos genómicos implica un gran reto bioinformático, ya que al manejar una mayor cantidad de información se debe de asegurar la eficiencia y el rendimiento de los múltiples softwares utilizados (Wickland et.al., 2017). Por esto, a pesar de no ser un objetivo del presente trabajo, se utilizaron tres pipelines para la obtención de SNPs. Si bien las bases de datos obtenidas variaron enormemente, se debe tener presente que existe una constante actualización de los programas para análisis genómicos y surgen continuamente distintas formas de procesar datos, por lo que también los protocolos más adecuados variarán según el objetivo del estudio y los datos que se tengan (Mielczarek y Szyda, 2016; Torkamaneh et al., 2017; Wickland, et.al., 2017; Oget-Ebrad et al., 2022). Por ejemplo, ipyrad es mejor para análisis filogenéticos, cuando se analizan secuencias de diferentes especies, por lo que para nuestros datos intraespecíficos y objetivo de análisis a escalas temporales y espaciales pequeñas no fue el más adecuado (Jahner et al., 2017; Eaton y Overcast, 2020).

Por otro lado, GATKA funciona adecuadamente cuando se tiene un genoma de referenciacompleto y sobre todo si éste está anotado, permitiendo identificar loci con alta certidumbre (Pirooznia et al., 2014; Wright et al, 2019). Dado que en nuestro caso sólo está disponible un scaffold de *Dipodomys ordii*, con información muy limitada, y aunque pudimos obtener una base de datos

robusta considerando la cantidad de datos faltantes, individuos y SNPs, en realidad los resultados con la base de UNEAK fueron los de mejor calidad, sobre todo si tomamos en cuenta que se realizó a partir de un ensamble *de novo*.

Genómica del paisaje de *Dipodomys nelsoni*

Cabe resaltar que este es el primer trabajo de genómica del paisaje con una rata canguro, que aporta información novedosa sobre los patrones genómicos de *Dipodomys nelsoni* en la Reserva de la Biosfera Mapimí. Nuestros resultados (UNEAK, snmf) identificaron una estructura genética somera, con dos grupos parcialmente distintos. Dado que no contamos con información biológica previa de la especie, la definición del área y el método de muestreo se fueron optimizando a lo largo del estudio. La limitada estructuración genética puede deberse a que el tamaño del área muestreada no fue lo suficientemente extensa para detectar diferenciación. Sin embargo, cabe anotar que un congénere de la especie de interés, *D. merriami*, también distribuida en la RBM, también mostró baja estructura genética (Flores-Manzanero et al., 2019).

Resulta tan interesante ver que no hubo diferencias en la distribución de machos y hembras, mientras que para la especie hermana, *Dipodomys spectabilis*, se ha descrito una repartición filopátrica (Wilson et al., 2016), donde las hembras se dispersan menos que los machos. Es importante resaltar, sin embargo, que el muestreo se realizó durante la época reproductiva, lo cual podría resultar en una mayor dispersión de ambos sexos, como se observó en *D. merriami* (Flores-Manzanero et al., 2019). Por otro lado, hay ejemplos con roedores en paisajes antropizados de hasta 500 km², es decir con presencia de zonas agrícolas y carreteras, características que suelen ser de alta resistencia para el flujo génico, donde tampoco se ha encontrado estructuración genética (Gauffre et al., 2008). Cabe añadir que la distribución en campo de las madrigueras de *D. nelsoni* es en parches, de modo que se encuentran grupos de madrigueras próximas entre sí (alrededor de 100 m), que a su vez se encuentran alejadas del siguiente grupo de madrigueras (alrededor de 500 m), por lo que una vez que se identifica un grupo de madrigueras, la probabilidad de encontrar otras en un kilómetro a la redonda es alta.

Factores del paisaje y su efecto en la conectividad

A pesar de la poca estructura genética, es una buena práctica descartar el aislamiento por distancia como la única causante de la distribución genética en el paisaje (Balkenhol et al., 2017). Ello permite comprender mejor la relación del complejo de variables que afectan el flujo génico. Nuestros resultados no significativos (Mantel y análisis de correlación), dan mayor soporte a las relaciones encontradas con los análisis de resistencia y las variables ambientales analizadas.

El tipo de suelo y la distribución de la vegetación (NDVI) fueron las variables más importantes para explicar la relación del paisaje con la distancia genética individual. En un estudio realizado con las mismas poblaciones de esta especie, pero utilizando microsatélites, se encontró una relación similar con las variables de tipo de suelo y NDVI (Flores-Manzanero, 2019), lo que apoya la relación encontrada entre el paisaje y la variación genética intrapoblacional. Contrario a nuestra tercera hipótesis, el suelo abierto no representa una limitante o barrera a la dispersión (flujo génico) de *D. nelsoni*, mientras que la presencia de vegetación indicó cierta resistencia. Ello se puede relacionar con la forma en que se dispersan los individuos, que cruzan zonas sin vegetación para moverse de una madriguera a otra. Ello conlleva mayor riesgo de predación (White y Garrot, 1990). Interesantemente, durante el seguimiento con telemetría observamos que los individuos utilizan la vegetación para protegerse en caso de percibir alguna amenaza, no propiamente para avanzar en el entorno.

En cuanto al tipo de suelo sugerimos que el 'grano', es decir desde suelo muy fino hasta rocoso, así como la composición mineral que tiene el suelo en este paisaje, pueden ser importantes para el desplazamiento y la construcción de madrigueras. Así, proponemos que suelos más finos pueden facilitar el excavar las madrigueras y túneles, y la salinidad puede asociarse al establecimiento de la vegetación de las especies donde encontramos más madrigueras asociadas (Freckman y Virginia, 1989; Geesing et al., 2000). Efectivamente, se conoce que el volumen, longitud, complejidad y microclima de las madrigueras de algunas ratas canguro varían conforme a las propiedades de los suelos; por ejemplo, para *D. ordii* estos aumentan en suelos con mayor cantidad de arcilla y limo, sin mencionar el cambio en las condiciones de humedad y concentración de gases que también aumenta en el interior de las madrigueras (Laundre y Reynolds, 1993; Burda et al., 2007).

Las variables de temperatura y humedad mostraron un estrecho rango en el que la resistencia fue menor, lo que puede relacionarse con las características microclimáticas que generan los parches de vegetación (Rogovin et al., 1991), donde se tienen valores de temperatura y humedad particulares, más cercanos al óptimo identificado en nuestros resultados. Adicionalmente, las adaptaciones de los roedores de desierto para evitar la pérdida de agua están relacionadas con porcentajes de humedad cercanos al 40% (Flores-Manzanero et al., 2019), valores en los que identificamos baja resistencia.

Los resultados de Bootstrap de los modelos puestos a prueba indicaron que la distancia fue el modelo con mayor porcentaje de explicación, seguido de humedad y tipo de suelo (GATK) y de temperatura (UNEAK), mientras que los multivariados no fueron informativos. Cabe resaltar que con el método utilizado para la construcción de las superficies de resistencia, que se basa en la asignación de valores con algoritmos de optimización estadísticos (Peterman et al., 2014), se reduce la incertidumbre sobre los valores de resistencia comparado con otros métodos (por ej. pruebas de Mantel parcial), teniendo mayor certeza sobre el efecto del paisaje con los datos genéticos aún en escalas pequeñas (Dudaniec et al., 2016).

Identificación de loci candidatos sujetos a selección

La elección del hábitat juega un papel fundamental para el entendimiento de los patrones genéticos; por ejemplo, los organismos suelen preferir hábitats que les confieren alguna ventaja para sobrevivir, lo que origina diferenciación entre las poblaciones y la selección diferencial de genes específicos para cada ambiente (Edelaar et al., 2008). El contar con información sobre el ámbito hogareño de *D. nelsoni* y con observaciones de primera mano sobre las variables del paisaje clave para su sobrevivencia y asociadas con el flujo génico de los individuos, nos permitió evaluar nuestro objetivo de identificar, de manera general, patrones genéticos asociados con el ambiente.

Los análisis de asociación genotipo-ambiente (GEA por sus siglas en inglés), como lfmm, se utilizan comúnmente después de obtener patrones definidos con genética del paisaje. Es decir, para explorar loci candidatos potencialmente adaptativos asociados con las variables del paisaje identificadas como determinantes del flujo génico (Rellstab et al., 2015). El análisis lfmm ha mostrado un buen desempeño aún cuando existe flujo génico (Nadeau et al., 2016), el cual además

corrige por efectos demográficos, dando mayor certeza a los loci candidatos identificados (Frichot y Francois, 2015; Rellstab et al., 2015; Forester et al., 2016; Medina et al., 2021). En este estudio pudimos identificar asociaciones GEA con el umbral menos estricto (FDR=0.05) y para ambas bases con las variables NDVI (1-4 loci) y temperatura (1-4), mientras que la variable tipo de suelo presentó el mayor número de loci (4-6 y 7-15 según el umbral) pero sólo con la base de UNEAK. Si bien los análisis de detección de selección pueden contemplar aquellos SNPs con umbrales FDR menos estrictos (Nadeau et al., 2016; Schweizer et al., 2016; Price et al., 2020), hay que ser cautelosos con los datos faltantes y el no contar con un genoma de referencia.

Si bien los roedores han sido muy estudiados en términos de genética del paisaje, Flores-Manzanero y Vázquez-Domínguez (2019) reportan sólo dos trabajos con especies de desierto, en América, *Dipodomys spectabilis* (Cosentino et al., 2015) y *D. merriami* (Flores-Manzanero et al., 2019), y más recientemente el de *Chaetodipus nelsoni* (Pineda-Sánchez, 2020). Ello resalta la importancia de este trabajo, que aporta información de genómica del paisaje de apenas la cuarta especie de roedor de desierto en el continente. Se hace así evidente la necesidad de contar con genomas ensamblados, para poder estudiar con mayor detalle la influencia del paisaje en la estructuración genética de poblaciones de estos roedores, probar características que sean una fuerza seleccionadora de caracteres fenotípicos y de adaptación local.

Conclusiones y reflexiones finales

Este trabajo resalta la importancia de continuar generando información biológica sobre las especies silvestres, como el ámbito hogareño, ya que ayuda a conocerlas mejor, a entender los resultados de análisis genéticos, y contribuye además a tener un diseño de muestreo adecuado. Expone también la importancia del uso de la telemetría para el estudio de especies de tamaño pequeño, pues es una excelente opción para reducir el rango de error en las ubicaciones y movimientos de los individuos.

En la Reserva de la Biósfera Mapimí, en el territorio del Rancho San Ignacio, el tamaño promedio del AH de *Dipodomys nelsoni* durante la temporada reproductiva es de 7.76 ha (0.78 y 0.74 ha para machos y hembras, respectivamente). Durante su actividad nocturna estos organismos suelen visitar en mayor medida plantas de los géneros *Opuntia* sp., *Agave* sp. y *Larrea tridentata*,

principalmente para evadir depredadores y como fuente de alimento (semillas). Los horarios de dichos movimientos se asocian con el ciclo lunar, comenzando a horas más tempranas durante luna llena y más entrada la noche durante la fase de Luna menguante, además de ser más cortas las distancias recorridas durante luna llena, al inicio de la noche, lo que se conoce como fobia lunar.

La alta vagilidad de *D. nelsoni* concuerda con la evidencia de flujo génico alto, que se refleja en la baja estructuración genética a lo largo del área de muestreo. Si bien no se encontró una relación entre las medidas morfométricas y el tamaño del ámbito hogareño, es importante continuar estudiando este aspecto en otras regiones de la distribución de este roedor, para conocer más sobre su elección del hábitat y adaptación local. Además, el movimiento de *Dipodomys nelsoni* se ve claramente influenciado por el ambiente, donde el tipo de suelo y las áreas abiertas son las principales características del paisaje que facilitan el movimiento de los organismos.

Para aumentar el éxito de captura de individuos de *Dipodomys nelsoni* el método más eficaz de muestreo es dirigido a las madrigueras, las cuales son fáciles de identificar ya que son un montículo de arena de más de 1 m de diámetro y cerca de 30 cm de alto, con más de dos agujeros o entradas. Asimismo, la telemetría es un método que permite obtener estimaciones bastante acertadas sobre el ámbito hogareño, aunque si se desea obtener datos que sean más homogéneos para las horas de registro entre los individuos habría que usar transmisores con capacidad de almacenar datos de manera automatizada. Así, se podría tener un número similar de registros de todos los individuos estudiados y en horas determinadas. Sin embargo, el costo de estos equipos suele ser mucho más alto y no elimina la necesidad la recaptura de individuos para la recuperación de los transmisores, pues de ello depende el extraer los datos; durante el desarrollo de este trabajo, el porcentaje de pérdida de los transmisores es alto, sobre todo por el tamaño tan pequeño y que los animales logran desprenderlos.

La continua innovación de las herramientas tecnológicas tanto para la obtención de información genética como ambiental, así como métodos para analizar la relación entre éstos (Balkenhol et al., 2017), sin duda abre un mar de posibilidades para el estudio de las poblaciones naturales de

distintas especies. Si bien implica un gran reto pues es indispensable el manejo bioinformático de datos (Balkenhol et al., 2017; Luikart et al. 2018), la genómica del paisaje es un campo que continúa innovando el entendimiento no solo genético de los organismos, sino sobre sus características biológicas dentro de la multiplicidad de mosaicos del paisaje. Por ello, estudios con especies no modelo, como en este trabajo, son clave para entender mucho mejor la ecología, conducta y genética de las especies silvestres.

Cabe resaltar la importancia de los repositorios de datos, así como de los 'scripts' de los diversos análisis bioinformáticos, que permiten replicar el trabajo y hacer más eficientes los análisis en trabajos posteriores. Finalmente, es de enorme relevancia contribuir a la construcción de bibliotecas genómicas para especies no modelo, que contribuyan al conocimiento de la biodiversidad mexicana.

Literatura citada

- Acharya, T. D. y Yang, I. (2015). Exploring Landsat 8. *Int. J. IT Eng. Appl. Sci. Res.* 4: 4-10 ISSN: 2319-4413.
- Alexander L. F. y B. R. Riddle. 2005. Phylogenetics of the new world rodent family heteromyidae. *Journal of Mammalogy*, 86: 366–379.
- Álvarez-Castañeda, S.T., Castro-Arellano, I., Lacher, T. & Vázquez, E. (2016) *Dipodomys nelsoni*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T6690A22228791. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T6690A22228791.en>. Downloaded on 03 May 2017.
- Amlaner, C. J., & Macdonald, D. W. (Eds.). (2013). *A handbook on biotelemetry and radio tracking: proceedings of an International Conference on Telemetry and Radio Tracking in Biology and Medicine*, Oxford, 20-22 March 1979. Elsevier.
- Andrew, R.L., Bernatchez L., Bonin A., et. al. (2013). A road map for molecular ecology. *Molecular Ecology* 22: 2605-2626. <https://doi.org/10.1111/mec.12319>
- Andrews S. (2010) FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. Disponible en: <http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc>
- Araiza, A. (2013) *Productos LDCM- Landsat 8*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Bogotá, Colombia.
- ArcGis. (2016) *Función NDVI*. Disponible en: <http://desktop.arcgis.com/es/arcmap/10.3/manage-data/raster-and-images/ndvi-function.htm>
- Balkenhol, N., Cushman, S. A., Storfer, A., y Waits, L. p. (2015). Introduction to Landscape Genetics – Concepts, Methods, Applications. PP. 11–7 En N. Balkenhol, S. A. Cushman, A. T. Storfer, L. P. Waits (Eds.) *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*. Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd.
- Balkenhol, N., Dudaniec, R., Krutovsky, K., Johnson, J., Cairns, D., Segelbacher, G., Selkoe, K., von der Heyden, S., Wang, I., Selmoni, O., Joost, S. (2017). *Landscape Genomics: Understanding Relationships Between Environmental Heterogeneity and Genomic Characteristics of Populations*. 10.1007/13836_2017_2.
- Bashaljanov, S., Eckert A.J., Rajora O.P. (2013). Genetic signatures of natural selection in response to air pollution in red spruce (*Picea rubens*, Pinaceae). *Mol. Ecol.*, 22:5877–89. doi: 10.1111/mec.12546. Epub 2013 Nov 7. PMID: 24118331.
- Baylor College of Medicine, Assembly [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information; [1988] – . Accession No. GCA_000151885.2, *Dipodomys ordii*, representative genome (Scaffold), ; [cited 2018 06 20]. Available from: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly/GCF_000151885.1/
- Behrends, P., M. Daly y M. I. Wilson. 1986. Range and Spatial Relationships of Merriam's Kangaroo Rats (*Dipodomys merriami*). *BRILL*, 96: 187-209.
- Berg, P.R., Jentoft, S., Star, B., Ring, K.H., Knutsen, H., Lien, S., Jakobsen, K.S., & André, C. (2015). Adaptation to Low Salinity Promotes Genomic Divergence in Atlantic Cod (*Gadus morhua* L.). *Genome Biology and Evolution*, 7, 1644 - 1663. DOI:10.1093/gbe/evv093
- Best, T. L. 1988. *Dipodomys nelsoni*. *Mammalian species*, 326: 1-4.
- Bolger, A. M., Lohse, M., y Usadel, B. (2014). Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 30(15), 2114–2120. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170>
- Bragg, J. G., Supple, M. A., Andrew, R. L. and Borevitz, J. O. (2015). Genomic variation across landscapes: insights and applications. *New Phytologist*, 207:953–967.
- Burda, H., Šumbera, R., & Begall, S. (2007). Microclimate in burrows of subterranean rodents—revisited. In *Subterranean rodents* (pp. 21-33). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Burt, W. H., (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24: 346-352.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R. A., & Boyce, M. S. (2010). Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2157-2162.

- Calenge, C. (2015) Home Range Estimation in R: the adehabitatHR package. P.1-61.
- Ceballos, G. 2014. Mammals of Mexico. Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- Ceballos, G. y Oliva, G. (2005). Los Mamíferos Silvestres de México. Conabio-Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Chetkiewicz C-LB, Clair CCS, Boyce MS. (2006). Corridors for conservation: Integrating pattern and process. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37:317–42. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110050
- CONANP. 2006. Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Mapimí. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. D. F., México.
- Coop, G., Witonsky, D., Di Rienzo, A., & Pritchard, J. K. (2010). Using environmental correlations to identify loci underlying local adaptation. *Genetics*, 185(4), 1411–1423. <https://doi.org/10.1534/genetics.110.114819>
- Cosentino, B. J., Schooley R. L., Bestelmeyer B. T., McCarthy A. J., Sierzega K. (2015). Rapid genetic restoration of a keystone species exhibiting delayed demographic response. *Molecular Ecology*, 24:6120-6133.
- Cushman, S. A. y Lewis, J.S. (2010). Movement behavior explains genetic differentiation in American black bears. *Landsc Ecol*, 25:1613–25.
- Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers C.A., Banks, E., DePristo, M.A., Handsaker, R.E., Lunter, G., Marth, G.T., Sherry, S.T., McVean, G., Durbin, R., 1000 Genomes Project Analysis Group, (2011). The variant call format and VCFtools, *Bioinformatics*, 27: (15) 2156–2158, <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr330>
- Davey, J., Hohenlohe, P., Etter, P. et al. Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. *Nat Rev Genet*, 12, 499–510 (2011). <https://doi.org/10.1038/nrg3012>
- De Mita, S., Thuillet, A. C., Gay, L., Ahmadi, N., Manel, S., Ronfort, J., & Vigouroux, Y. (2013). Detecting selection along environmental gradients: analysis of eight methods and their effectiveness for outbreeding and selfing populations. *Molecular ecology*, 22(5), 1383-1399.
- DesertUSA. (1996). Chihuahuan Desert. Recuperado el 25 octubre 2019 de <https://www.desertusa.com/chihuahuan-desert.html>
- Dickman, C. R. (1999). Rodent-ecosystem relationships: a review. *Ecologically-based management of rodent pests. ACIAR Monograph*, 59, 113-133.
- Dillon, A., & Kelly, M. J. (2008). Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology*, 275(4), 391-398.
- Downs, J. A., & Horner, M. W. (2009). A characteristic-hull based method for home range estimation. *Transactions in GIS*, 13(5-6), 527-537.
- Dray S, Dufour A (2007). “The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists.” *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1–20. doi:10.18637/jss.v022.i04.
- Dudaniec, R. Y., Worthington Wilmer, J., Hanson, J. O., Warren, M., Bell, S., & Rhodes, J. R. (2016). Dealing with uncertainty in landscape genetic resistance models: a case of three co-occurring marsupials. *Molecular ecology*, 25(2), 470-486.
- Eaton, D. A. (2014). PyRAD: assembly of de novo RADseq loci for phylogenetic analyses, *Bioinformatics*, 30(13); 1844–1849, <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu121>
- Eaton, D. A., & Overcast, I. (2020). ipyrad: Interactive assembly and analysis of RADseq datasets. *Bioinformatics*, 36(8), 2592-2594.
- Edelaar, P., Siepielski, A.M. y Clobert, J. (2008). Matching habitat choice causes directed gene flow: a neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution*, 62:2462–72.
- Eguiarte, L. E., J. A. Aguirre-Ligouri, L. Jardón-Barbolla, E. Aguirre-Planter y V. Souza. 2013. Genómica de poblaciones: Nada en evolución va a tener sentido si no es a la luz de la Genómica, y nada en Genómica tendrá sentido si no es a la luz de la Evolución. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 16: 42-56.
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PloS one*, 6(5), e19379.
- Feldhamer, G. A., L. C. Drickamer, S. H. Vessey, J. F. Merritt y C. Krajewsky. (2007) *Chapotear 18 Rodentia*

and Lagomorpha. Mammalogy: adaptation, diversity, ecology. 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Flores-Manzanero, A. y Vázquez-Domínguez, E. (2019). Factores ecológicos asociados a la genética poblacional de las ratas canguro (*Dipodomys melsoni* y *D. merriami*) en la Reserva de la Biosfera Mapimí. Tesis Doctoral. I.E., UNAM.

Flores-Manzanero, A., Luna-Bárceñas, M. A., Dyer, R. J., & Vázquez-Domínguez, E. (2019). Functional connectivity and home range inferred at a microgeographic landscape genetics scale in a desert-dwelling rodent. *Ecology and evolution*, 9(1), 437–453. <https://doi.org/10.1002/ece3.4762>

Flores-Zamarripa, F. J., & Fernández, J. A. (2018). Predictive species distribution model of two endemic kangaroo rats from Mexico: *Dipodomys ornatus* and *D. phillipsii* (Rodentia: Heteromyidae). *Therya*, 9(3), 237-246.

Forester, B. R., Jones, M. R., Joost, S., Landguth, E. L., & Lasky, J. R. (2016). Detecting spatial genetic signatures of local adaptation in heterogeneous landscapes. *Molecular ecology*, 25(1), 104-120.

Freckman, D. W., & Virginia, R. A. (1989). Plant-feeding nematodes in deep-rooting desert ecosystems. *Ecology*, 70(6), 1665-1678.

Frichot, E. y Francois, O. (2015) LEA: an R package for Landscape and Ecological Association studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 925-929. doi: 10.1111/2041-210X.12382

Fulbright, T. E. y J. A. Ortega-S. (2007). *Ecología y Manejo de Venado Cola Blanca*. Texas A&M Universitario Press. USA.

Funk, W. C., Lovich, R. E., Hohenlohe, P. A., Hofman, C. A., Morrison, S. A., Sillett, T. S., et al. (2016). Adaptive divergence despite strong genetic drift: genomic analysis of the evolutionary mechanisms causing genetic differentiation in the island fox (*Urocyon littoralis*). *Mol. Ecol.* 25, 2176–2194. doi: 10.1111/mec.13605

García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). UNAM, D. F., México.

Garrido-Garduño, T., & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(3), 1031-1054. <https://doi.org/10.7550/rmb.32500>

Gauffre B., Estoup A., Bretangnolle V., Cosson J.F. (2008). Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Mol. Ecol.*, 17:4619–29.

Geesing, D., Felker, P., & Bingham, R. L. (2000). Influence of mesquite (*Prosopis glandulosa*) on soil nitrogen and carbon development: Implications for global carbon sequestration. *Journal of arid environments*, 46(2), 157-180.

Gobierno Federal de México (2006). Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Mapimí. En *Diario Oficial de la Federación*. Recuperado de https://dof.gob.mx/nota_detalle_popup.php?codigo=4935226 [29 mayo 2020]

Granados-Sánchez D, Sánchez-González A, Granados Victorino RL et al (2011) Ecología de la vegetación del Desierto Chihuahuense. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 17:111–130

Guillot, G., Vitalis R., le Rouzic A., Gautier M. (2014). Detecting correlation between allele frequencies and environmental variables as a signature of selection. A fast computational approach for genome-wide studies. *Spatial Statistics*, 8:145–55.

Harris, S.E., Munshi-South J. (2017). Signatures of positive selection and local adaptation to urbanization in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Mol. Ecol.* 26, 6336-6350. (<https://doi:10.1111/mec.14369>)

Hauenstein, S., Fattebert, J., Gruebler, M. U., Naef-Daenzer, B., Pe'er, G., Hartig, F. (2019). Calibrating an individual-based movement model to predict functional connectivity for little owls. *Ecological Applications*, 29: <https://doi.org/10.1002/eap.1873>

Herten, K., Hestand, M. S., Vermeesch, J. R., & Van Houdt, J. K. (2015). GBSX: a toolkit for experimental design and demultiplexing genotyping by sequencing experiments. *BMC bioinformatics*, 16(1), 73. <https://doi.org/10.1186/s12859-015-0514-3>

Hidalgo-Mihart, M. G. y L. D. Olivera-Gómez. (2011). Radio telemetría de vida silvestre. En S. Gallina-Tessaro y C. López-González (Eds), *Manual de técnicas para el estudio de la fauna* (pp. 161-177). INECOL.

Universidad Autónoma de Querétaro, México.

Hoban S, Kelley JL, Lotterhos KE, Antolin MF, Bradburd G, Lowry DB, Poss ML, Reed LK, Storfer A, Whitlock MC. (2016). Finding the genomic basis of local adaptation: pitfalls, practical solutions, and future directions. *Am Nat.* 188(4):379–97.

Hoekstra, H. E., Krenz, J. G., & Nachman, M. W. (2005). Local adaptation in the rock pocket mouse (*Chaetodipus intermedius*): natural selection and phylogenetic history of populations. *Heredity*, 94(2), 217-228.

Holderegger, R., Kamm, U., & Gugerli, F. (2006). Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology*, 21(6), 797-807. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-5245-9>

INEGI. (2008) Características edafológicas, fisiográficas, climáticas e hidrográficas de México. Tecnología Educativa, Disponible en https://www.inegi.org.mx/inegi/spc/doc/internet/1-geografiademexico/manual_carac_eda_fis_vs_enero_29_2008.pdf

Jahner, J. P., Forister, M. L., Parchman, T. L., Smilanich, A. M., Miller, J. S., Wilson, J. S., ... & Dyer, L. A. (2017). Host conservatism, geography, and elevation in the evolution of a Neotropical moth radiation. *Evolution*, 71(12), 2885-2900.

Jones, W. T., P.M. Waser, L. F Eliot N. E. Link y B. Bush. (1989) Philopatry, Dispersal, and Habitat Saturation in the Banner-Tailed Kanagaroo Rat, *Dipodomys spectabilis*. *Ecology*, 69: 1466-1473.

Kool, J.T., Moilanen, A. & Treml, E.A. (2013). Population connectivity: recent advances and new perspectives. *Landscape Ecol* 28, 165–185. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9819-z>

Koontz, T. L., & Simpson, H. L. (2010). The composition of seed banks on kangaroo rat (*Dipodomys spectabilis*) mounds in a Chihuahuan Desert grassland. *Journal of Arid Environments*, 74(10), 1156-1161.

Kronfeld-Schor, N., Dominoni, D., De la Iglesia, H., Levy, O., Herzog, E. D., Dayan, T., & Helfrich-Forster, C. (2013). Chronobiology by moonlight. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1765), 20123088.

Laundré, J. W., & Reynolds, T. D. (1993). EFFECTS OF SOIL STRUCTURE ON BURROW CHARACTERISTICS OF FIVE SMALL MAMMAL SPECIES. *The Great Basin Naturalist*, 53(4), 358–366. <http://www.jstor.org/stable/41712798>

Laver, P.N. and Kelly, M.J. (2008), A Critical Review of Home Range Studies. *The Journal of Wildlife Management*, 72: 290-298. <https://doi.org/10.2193/2005-589>

Li, H. (2011). A statistical framework for SNP calling, mutation discovery, association mapping and population genetical parameter estimation from sequencing data. *Bioinformatics*, 27: 2987-93. doi: 10.1093/bioinformatics/btr509.

Li, Y., X. Zhang, R. Mao, J. Yang, C. Miao, Z. Li y Y. Qiu. (2017). Ten years of landscape genomics: challenges and opportunities. *Front Pnat Sci*, 8: 2136. doi: 10.3389/fpls.2017.02136

Llorente- Bousquets, J. y Morrone J. J. (2001). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos y aplicaciones. México: Instituto de Ecología Ecosur, UNAM, 277 pág.

Lu, F., Lipka, A. E., Glaubitz, J., Elshire, R., Cherney, J. H., Casler, M. D., Buckler, E. S., & Costich, D. E. (2013). Switchgrass genomic diversity, ploidy, and evolution: novel insights from a network-based SNP discovery protocol. *PLoS genetics*, 9(1), e1003215. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003215>

Luikart, Gordon & Kardos, Marty & Hand, Brian & Rajora, Om & Aitken, Sally & Hohenlohe, Paul. (2018). Population Genomics: Advancing Understanding of Nature. 10.1007/13836_2018_60.

Macdonald, D. W., & Amlaner Jr, C. J. (1980). A practical guide to radio tracking. In *A handbook on biotelemetry and radio tracking* (pp. 143-159). Pergamon.

Manel, S. and Holderegger R. (2013) Ten years of landscape genetics. *Trends in ecology & evolution*, 28(10), 614–621. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.012>

Manel, S. et al. (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol. Evol.* 18: 157–206. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00008-9)

Manthey, J.D.; Moyle, R.G. (2015) Isolation by environment in White-breasted Nuthatches (*Sitta carolinensis*) of the Madrean Archipelago sky islands: A landscape genomics approach. *Mol. Eco.*, 24, 3628–3638.

- Mapelli, F. J., Mora, M. S., Mirol, P. M., & Kittlein, M. J. (2012). Population structure and landscape genetics in the endangered subterranean rodent *Ctenomys porteousi*. *Conservation Genetics*, 13, 165-181.
- Marines-Macías, T., P. Colunga-Salas, L. D. Verde-Arregoita, E. J. Naranjo y L. León-Paniagua. (2018) Space use by two arboreal rodent species in a Neotropical cloud forest. *Journal of Natural History*, 52: 1417-1431.
- Markham, B.L., Arvidson, T., Barsi, J.A., Choate, M., Kaita, E., Levy, R., Lubke, M., Masek, J.G. (2018) Landsat Program. *Comprehensive Remote Sensing*, 1:27-90. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10313-6>
- Martins, K., Gugger, P. F., Llanderal-Mendoza, J., González-Rodríguez, A., Fitz-Gibbon, S. T., Zhao, J. L., Rodríguez-Correa, H., Oyama, K., & Sork, V. L. (2018). Landscape genomics provides evidence of climate-associated genetic variation in Mexican populations of *Quercus rugosa*. *Evolutionary applications*, 11(10), 1842–1858. <https://doi.org/10.1111/eva.12684>
- McKenna A, Hanna M, Banks E, Sivachenko A, Cibulskis K, Kernytsky A, Garimella K, Altshuler D, Gabriel S, Daly M, DePristo MA. (2010). The Genome Analysis Toolkit: a MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data. *Genome Res*, 20:1297-303. DOI: 10.1101/gr.107524.110.
- McRae, B. H. (2006). Isolation by resistance. *Evolution* 60:1551-1561.
- Medina, R., Wogan G.O.U., Bi K., Termignoni-García F., Bernal M.H., Jaramillo-Correa J.P., Wang I.J., Vázquez-Domínguez E. 2021. Phenotypic and genomic diversification with isolation by environment along elevational gradients in a neotropical treefrog. *Molecular Ecology*, 30(16):4062-4076.
- Mielczarek, M., & Szyda, J. (2016). Review of alignment and SNP calling algorithms for next-generation sequencing data. *Journal of applied genetics*, 57(1), 71-79.
- Mohr, C. O. (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist*, 37: 223-249.
- Montaña, C. (1988). Estudio integrado de los recursos de vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biósfera de Mapimí. Instituto de Ecología, A.C.
- Moraes-Junior, E. A. & Chiarello, A. G. 2005. A radio tracking study of home range and movements of the marsupial *Micoureus demerarae* (Thomas) (Mammalia, Didelphidae) in the Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22:85–91
- Morris, D. W. (2011). Adaptation and habitat selection in the eco-evolutionary process. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1717), 2401-2411.
- Nadeau, S., Meirmans, P. G., Aitken, S. N., Ritland, K., & Isabel, N. (2016). The challenge of separating signatures of local adaptation from those of isolation by distance and colonization history: The case of two white pines. *Ecology and evolution*, 6(24), 8649-8664.
- Oget-Ebrad, C., Kadri, N. K., Moreira, G. C. M., Karim, L., Coppieters, W., Georges, M. y Druet, T. (2022). Software de evaluación comparativa de fases con un pedigrí de ganado secuenciado del genoma completo. *Genómica BMC*, 23(1), 130.
- Orr, T. J., Newsome, S. D., & Wolf, B. O. (2015). Cacti supply limited nutrients to a desert rodent community. *Oecologia*, 178, 1045-1062.
- Patton, J. L. 2005. Family Heteromyidae. Pp. 844–858 in *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. D. E. Wilson and D. M. Reeder eds. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Paxton, K.L., Baker, K.M., Crytser, Z.B., Guinto, R.M.P., Brinck, K.W., Rogers, H.S. & Paxton, E.H. (2022) Optimizing trilateration estimates for tracking fine-scale movement of wildlife using automated radio telemetry networks. *Ecology and Evolution*, 12(2), e8561. <https://doi.org/10.1002/ece3.8561>
- Perri, L. M., & Randall, J. A. (1999). Behavioral mechanisms of coexistence in sympatric species of desert rodents, *Dipodomys ordii* and *D. merriami*. *Journal of Mammalogy*, 80(4), 1297-1310. <https://doi.org/10.2307/1383180>
- Peterman, A., Behrman, J. A., & Quisumbing, A. R. (2014). A review of empirical evidence on gender differences in nonland agricultural inputs, technology, and services in developing countries (pp. 145-186). Springer Netherlands.
- Peterman, W. E. (2018). ResistanceGA: An R package for the optimization of resistance surfaces using

- genetic algorithms. *Methods in Ecology and Evolution* 9:1638–1647. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12984>
- Pfeifer, S.P., Laurent, S., Sousa, V.S., Linnen, C.R., Foll, M., Excoffier, L., Hoekstra, H., Jensen, J.D. (2018). The Evolutionary History of Nebraska Deer Mice: Local Adaptation in the Face of Strong Gene Flow, *Molecular Biology and Evolution*, 35: 792–806, <https://doi.org/10.1093/molbev/msy004>
- Pineda, L. G. (2020). Diferenciación genómica de *Chaetodipus nelsoni* y su relación con variables del paisaje en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM.
- Pirooznia, M., Kramer, M., Parla, J., Goes, F. S., Potash, J. B., McCombie, W. R., & Zandi, P. P. (2014). Validation and assessment of variant calling pipelines for next-generation sequencing. *Human genomics*, 8, 1-10.
- Powell, R. A. y M. S. Mitchell. (2012). What is a home range?. *Journal of Mammalogy*, 93: 948-958.
- Price, N., Lopez, L., Platts, A. E., & Lasky, J. R. (2020). In the presence of population structure: From genomics to candidate genes underlying local adaptation. *Ecology and evolution*, 10(4), 1889-1904.
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., de Bakker, P. I., Daly, M. J., & Sham, P. C. (2007). PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *American journal of human genetics*, 81(3), 559–575. <https://doi.org/10.1086/519795>
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramos, B., González-Acuña, D., Loyola, D.E. et al. (2018) Landscape genomics: natural selection drives the evolution of mitogenome in penguins. *BMC Genomics* 19, 53 . <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4424-9>
- Reed, D. (2007). Selection and the rate of loss of genetic variation: Natural selection and genetic diversity. *Heredity* 99, 1–2. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800990>
- Rellstab, C., F. Gugerli, A. J. Eckert, A. M. Hancock, and R. Holderegger. 2015. A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. *Molecular Ecology* 24:4348–4370.
- Rogovin, K., G. Shenbrot y A. Surov. 1991. Analysis of spatial organization of desert rodent community in Bolson de Mapimí, México. *Journal of Mammalogy*, 72: 347-359.
- Russo, I. R. M., Sole, C. L., Barbato, M., Von Bramann, U., & Bruford, M. W. (2016). Landscape determinants of fine-scale genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape (Hluhluwe-iMfolozi Park, South Africa). *Scientific Reports*, 6(1), 1-14.
- Schroder, G.D. (1979). Foraging Behavior and Home Range Utilization of the Bannertial Kangaroo Rat (*Dipodomys Spectabilis*). *Ecology*, 60: 657-665. <https://doi.org/10.2307/1936601>
- Schwartz, M. K., G. Luikart, K. S. McKelvey y S. A. Cushman. 2010. Landscape Genomics: a brief perspective. En: *Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation*, S. Cushman y F. Huettman, (Eds.) Springer New York, pp. 165-174
- Schweizer, R. M., Vonholdt, B. M., Harrigan, R., Knowles, J. C., Musiani, M., Coltman, D., Novembre, J. & Wayne, R. K. (2016). Genetic subdivision and candidate genes under selection in North American grey wolves. *Molecular ecology*, 25(1), 380-402.
- SEMARNAT (18 diciembre 2018). Reservas de la Biosfera, áreas que se preservan, se disfrutan y se aprovechan sustentablemente. Recuperado el 25 octubre 2019 de <https://www.gob.mx/semarnat/es/articulos/reservas-de-la-biosfera-areas-que-se-preservan-se-disfrutan-y-se-aprovechan-sustentablemente?idiom=es>
- SEMARNAT, (2006). Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera Mapimí. Diario Oficial, Primera Sección, 17-83.
- SEMARNAT, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental – Especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.
- Serrano, V. 1987. Las comunidades de roedores desérticos del Bolsón de Mapimí, Durango. *Acta Zoológica Mexicana*, 20: 1-22.
- Sikes, R. S. & the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. (2016).

- Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*, 97, 663– 688. doi: 10.1093/jmammal/gyw078
- Sinsch, U., Oromi, N., Miaud, C., Denton J. Sanuy, D. (2012). Connectivity of local amphibian populations: modelling the migratory capacity of radio-tracked natterjack toads. *Animal Conservation* 15: 388-396. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00527.x>
- Sobrino, J. A. Raissouni, N., Kerr, Y., Oliosio, A., López-García, M. J., Belaid, A., El Kharraz, M. H., Cuenca, J., Dempere, L. (2000). Teledetección. Sobrino, J. A. (Ed.), Servicio de Publicaciones, Universidad de Valencia (ISBN 84-370-4220-8), Valencia (España).
- Spear, S. F., Balkenhol, N., Fortin, M. J., McRae, B. H., y Scribner, K. (2010). Use of resistance surface for landscape genetics studies: Considerations for parametrization and analysis. *Mol Eco*, 19, 3576—3591.
- Steinwald, M.C., Swanson, B.J., Doyle, J.M., Waser, P.M. (2013) Female mobility and the apareing system of the banner-tailed kangaroo rat (*Dipodomys spectabilis*), *Journal of Mammalogy*, 94 (6): 1258–1265, <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-124>
- Stock, A. D. 1974. Chromosome evolution in the genus *Dipodomys* and its taxonomic and phylogenetic implications. *Journal of Mammalogy*, 3: 505-526.
- Storfer, A., Murphy, M. A., Evans, J. S., Goldberg, C. S., Robinson, S., Spear, S. F., ... & Waits, L. P. (2007). Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity*, 98(3), 128-142.
- Supple, M. A., Bragg, J. G., Broadhurst, L. M., Nicotra, A. B., Byrne, M., Andrew, R. L., Widdup, A., Aitken, N. C., & Borevitz, J. O. (2018). Landscape genomic prediction for restoration of a *Eucalyptus* foundation species under climate change. *eLife*, 7, e31835. <https://doi.org/10.7554/eLife.31835>
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993). Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos*, 68(3), 571–573. <https://doi.org/10.2307/3544927>
- Torkamaneh, D., Laroche, J., Bastien, M., Abed, A., & Belzile, F. (2017). Fast-GBS: a new pipeline for the efficient and highly accurate calling of SNPs from genotyping-by-sequencing data. *BMC bioinformatics*, 18, 1-7.
- Turner, S., Armstrong, L. L., Bradford, Y., Carlson, C. S., Crawford, D. C., Crenshaw, A. T., de Andrade, M., Doheny, K. F., Haines, J. L., Hayes, G., Jarvik, G., Jiang, L., Kullo, I. J., Li, R., Ling, H., Manolio, T. A., Matsumoto, M., McCarty, C. A., McDavid, A. N., Mirel, D. B., ... Ritchie, M. D. (2011). Quality control procedures for genome-wide association studies. *Current protocols in human genetics*, Chapter 1, Unit1.19. <https://doi.org/10.1002/0471142905.hg0119s68>
- Ulucan, K. 2014. Applications of molecular genetics in personalized medicine. OMICS Group eBooks. Foster City, USA.
- USGS (United States Geological Survey) (2019). LANDSAT 8: Data user handbook. Version 5.
- Van Strien, M., Holderegger, R. & Van Heck, H. Isolation-by-distance in landscapes: considerations for landscape genetics. *Heredity* 114, 27–37 (2015). <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.62>
- Ward, D. W., & Randall, J. A. (1987). Territorial defense in the bannertail kangaroo rat (*Dipodomys spectabilis*): footdrumming and visual threats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20, 323-328.
- White, G. C. y Garrot, R. A. (1990). Analysis of wildlife of radio-tracking data. Academic press, Inc., N.Y., USA. 383 pp.
- Whitlock R. (2014). Relationships between adaptive and neutral genetic diversity and ecological structure and functioning: a meta-analysis. *The Journal of ecology*, 102(4), 857–872. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12240>
- Wickland, D. P., Battu, G., Hudson, K. A., Diers, B. W., & Hudson, M. E. (2017). A comparison of genotyping-by-sequencing analysis methods on low-coverage crop datasets shows advantages of a new workflow, GB-eaSy. *BMC bioinformatics*, 18, 1-12
- Williams, D.F., Germano, D.J. y Tordoff, W. (1993) Population studies of endangered kangaroo rats and blunt-nosed leopard lizards in the Carrizo Plain Natural Area, California. Report 93–01. Sacramento: California Department of Fish and Game Wildlife Management Division Nongame Bird and Mammal Section
- Wilson, D. E., Lacher, T. E., & Mittermeier, R. A. (Eds.). (2017). Handbook of the Mammals of the World: Rodents II. Lynx Edicions.

Worton, B. J. (1995). A convex hull-based estimator of home-range size. *Biometrics*, 1206-1215.

Wright, B., Farquharson, K. A., McLennan, E. A., Belov, K., Hogg, C. J., & Grueber, C. E. (2019). From reference genomes to population genomics: comparing three reference-aligned reduced-representation sequencing pipelines in two wildlife species. *BMC genomics*, 20(1), 1-10.

Yang, J., Benyamin, B., McEvoy, B. P., Gordon, S., Henders, A. K., Nyholt, D. R., Madden, P. A., Heath, A. C., Martin, N. G., Montgomery, G. W., Goddard, M. E., & Visscher, P. M. (2010). Common SNPs explain a large proportion of the heritability for human height. *Nature genetics*, 42(7), 565–569. <https://doi.org/10.1038/ng.608>

Young, N. E., Anderson, R. S., Chignell, S. M., Vorster, A. G., Lawrence, R., & Evangelista, P. H. (2017). A survival guide to Landsat preprocessing. *Ecology*, 98(4), 920-932.

Zheng, X. (2015). A tutorial for the r/bioconductor package snprelate.

Zimmerman, S. J., Aldridge, C. L., & Oyler-McCance, S. J. (2020). An empirical comparison of population genetic analyses using microsatellite and SNP data for a species of conservation concern. *BMC genomics*, 21(1), 382. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-06783-9>

Zuliani, M., Ghazian, N., & Lortie, C. J. (2021). Shrub density effects on the community structure and composition of a desert animal community. *Wildlife Biology*, 2021(2), 1-12.

Anexos

Anexo 1

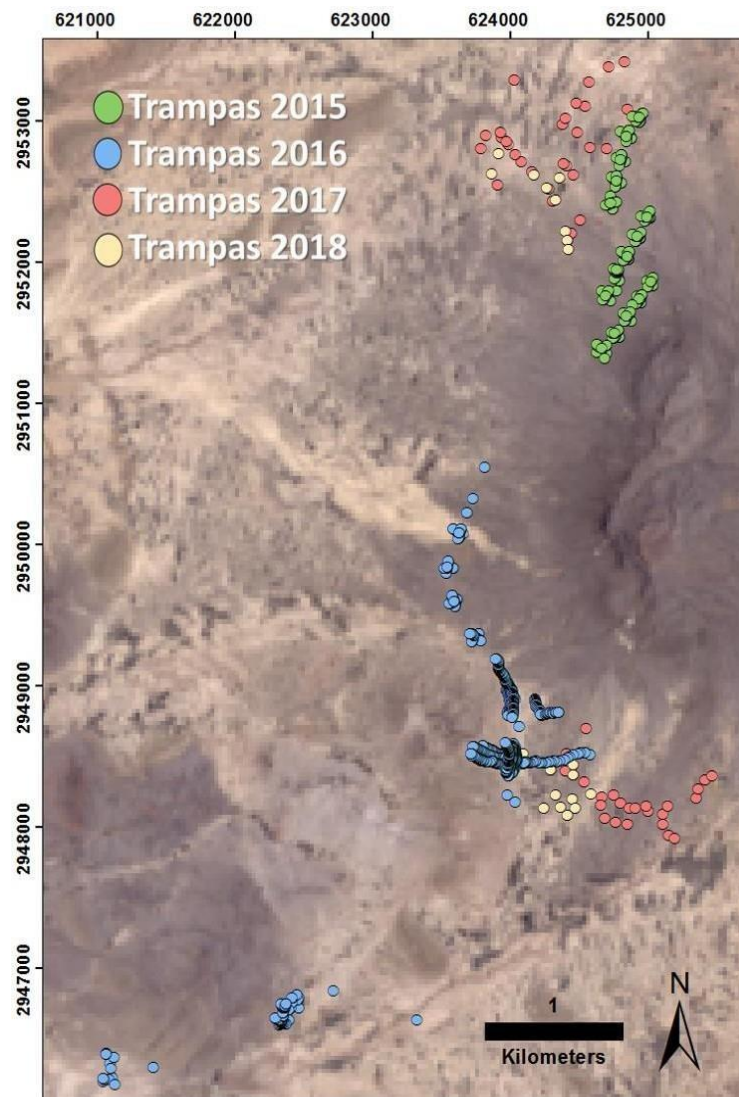


Figura A1. Mapa con ubicación de las trampas utilizadas durante los cuatro años de muestreo de *Dipodomys nelsoni* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, México.

Anexo 2

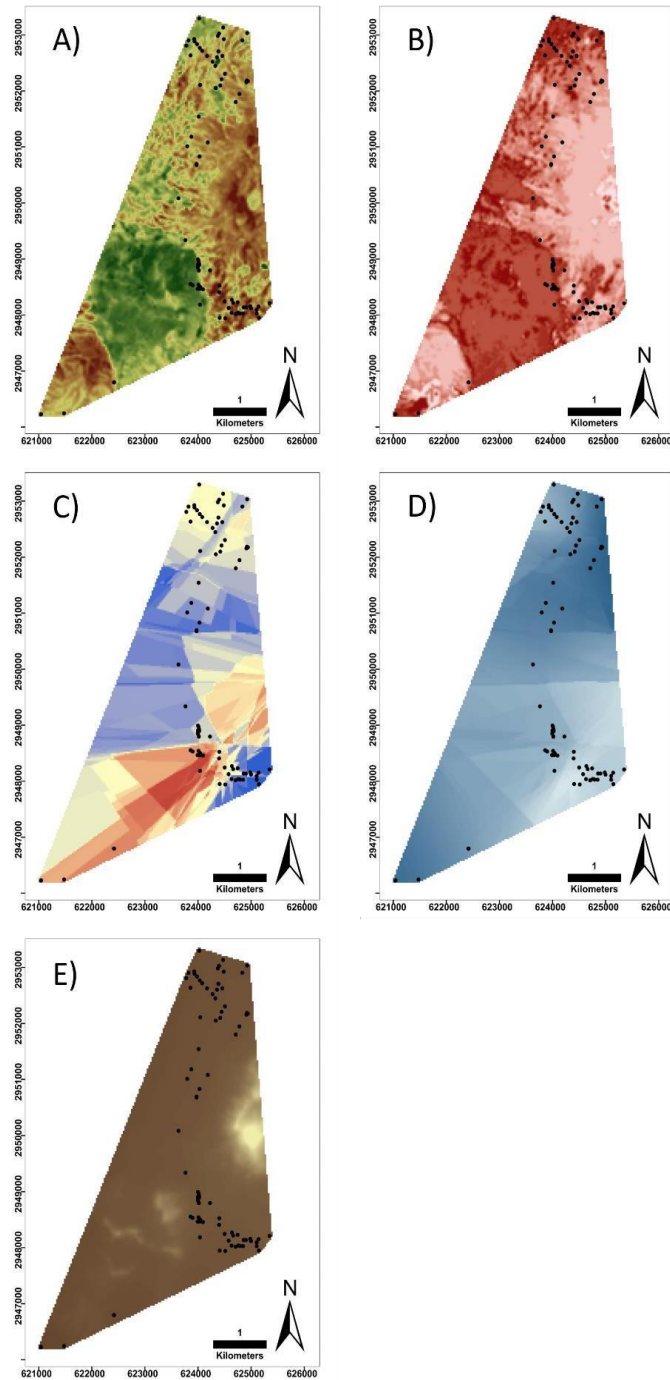


Figura A2. Superficies generadas de las cinco variables del paisaje recortadas por polígono mínimo convexo, con un buffer basado en el tamaño del ámbito hogareño estimado. A) índice de Vegetación Normalizado-NDVI; B) Tipo de suelo; C) Temperatura; D) Humedad; E) Continuo de Elevación Mexicano- CEM.

Anexo 3

Parámetros utilizados para la obtención de la base de datos de iPyrad.

```
....._ipyrad params file (v.0.7.22).....
dataDnconRefDordii      ## [0] [assembly_name]: Assembly name. Used to name output directories for
assembly steps
./                      ## [1] [project_dir]: Project dir (made in curdir if not present)
## [2] [raw_fastq_path]: Location of raw non-demultiplexed fastq files
./barcodesDn.txt       ## [3] [barcodes_path]: Location of barcodes file
./dataDn_fastqs/*.fastq.gz  ## [4] [sorted_fastq_path]: Location of demultiplexed/sorted fastq files
denovo+reference       ## [5] [assembly_method]: Assembly method (denovo, reference, denovo+reference,
denovo-reference)
./reference/Dipodomys_ordii.fasta  ## [6] [reference_sequence]: Location of reference sequence file
gbs                   ## [7] [datatype]: Datatype (see docs): rad, gbs, ddrad, etc.
CWG,                  ## [8] [restriction_overhang]: Restriction overhang (cut1,) or (cut1, cut2)
5                     ## [9] [max_low_qual_bases]: Max low quality base calls (Q<20) in a read
33                    ## [10] [phred_Qscore_offset]: phred Q score offset (33 is default and very standard)
6                     ## [11] [mindepth_statistical]: Min depth for statistical base calling
6                     ## [12] [mindepth_majrule]: Min depth for majority-rule base calling
10000                 ## [13] [maxdepth]: Max cluster depth within samples
0.85                  ## [14] [clust_threshold]: Clustering threshold for de novo assembly
0                     ## [15] [max_barcode_mismatch]: Max number of allowable mismatches in barcodes
0                     ## [16] [filter_adapters]: Filter for adapters/primers (1 or 2=striker)
35                    ## [17] [filter_min_trim_len]: Min length of reads after adapter trim
2                     ## [18] [max_alleles_consens]: Max alleles per site in consensus sequences
5, 5                  ## [19] [max_Ns_consens]: Max N's (uncalled bases) in consensus (R1, R2)
8, 8                  ## [20] [max_Hs_consens]: Max Hs (heterozygotes) in consensus (R1, R2)
4                     ## [21] [min_samples_locus]: Min # samples per locus for output
20, 20                ## [22] [max_SNPs_locus]: Max # SNPs per locus (R1, R2)
8, 8                  ## [23] [max_Indels_locus]: Max # of indels per locus (R1, R2)
0.5                   ## [24] [max_shared_Hs_locus]: Max # heterozygous sites per locus (R1, R2)
0, 0, 0, 0            ## [25] [trim_reads]: Trim raw read edges (R1>, <R1, R2>, <R2) (see docs)
0, 0, 0, 0            ## [26] [trim_loci]: Trim locus edges (see docs) (R1>, <R1, R2>, <R2)
p, s, v              ## [27] [output_formats]: Output formats (see docs)
## [28] [pop_assign_file]: Path to population assignment file
```

Anexo 4

Comandos utilizados para la obtención de la base de datos de UNEAK.

```
./run_pipeline.pl -fork1 -UCreatWorkingDirPlugin -w /ProyectoDipo/AnalisisUNEAKv4/ -endPlugin -runfork1
```

```
./run_pipeline.pl -fork1 -UFastqToTagCountPlugin -w /ProyectoDipo/AnalisisUNEAKv4/ -e ApeKI -endPlugin -  
runfork1
```

```
./run_pipeline.pl -fork1 -UMergeTaxaTagCountPlugin -w /ProyectoDipo/AnalisisUNEAKv4/ -c 10 -endPlugin -  
runfork1
```

```
./run_pipeline.pl -fork1 -UTagCountToTagPairPlugin -w /ProyectoDipo/AnalisisUNEAKv4/ -e 0.03 -endPlugin -  
runfork1
```

```
./run_pipeline.pl -fork1 -UTagPairToTBTPPlugin -w /ProyectoDipo/AnalisisUNEAKv4/ -endPlugin -runfork1
```

```
./run_pipeline.pl -fork1 -UTBTToMapInfoPlugin -w /ProyectoDipo/AnalisisUNEAKv4/ -endPlugin -runfork1
```

```
./run_pipeline.pl -fork1 -UMapInfoToHapMapPlugin -w /ProyectoDipo/AnalisisUNEAKv4/ -mnMAF 0.05 -mxMAF 0.5 -  
mnC 0 -mxC 1 -endPlugin -runfork1
```

Anexo 5

Comandos utilizados para la obtención de la base de datos de GATK (Guerra-García, A.).

STEP 1 DEMULTIPLEXING:

```
java -jar GBSX-master/releases/latest/GBSX_v1.3.jar --Demultiplexer -f1
../data/ChaetodipusAndDipodomys_NoIndex_L003_R1_001.fastq.gz -i
../meta/BarcodesDnelsoni.txt -gzip true -t 2 -o ../data/Dipodomys/fastqSTEP 2 ALING:
fastq="/data/Dipodomys/fastq" ngm="/bin/miniconda3/pkgs/nextgenmap-
0.5.3-0/bin/ngm" ref="/ReferenceDipo/sequence.fasta"
bam="/data/Dipodomys/bam"
picardtools='bin/picard.jar' log="/data/Dipodomys/log" #
output directory tmp="/data/Dipodomys/tmp" # output
directorysamtools='/bin/samtools-1.6/samtools'
project="dipod_snpcall" home="/data/Dipodomys" # output
directory? bin="/bin" trimmed="/data/Dipodomys/trimmed"
javarules="/speedy/tmp"
ncores="3" trim="/bin/Trimmomatic-0.36"
#Should only be one raw data file in the raw_data directory (i.e. two files, R1 and R2)ls $fastq |grep -v
nobar | grep fastq | grep R1 | sed s/.R1.fastq.gz// | sort -r | uniq >
$home/meta/samplelist.txtwhile read name
do
if [ ! -f $bam/$name.sort.bam ]; then
{ java -jar $trim/trimmomatic-0.36.jar SE -threads $ncores -phred33 $fastq/"$name".R1.fastq.gz
$trimmed/"$name".R1.trimmed.fastq ILLUMINACLIP:$trim/adapters/adapters.fa:2:30:10:8:TLIDINGWINDOW:4:15
MINLEN:36
echo "Aligning paired $name" echo "Aligning
unpaired $name"
$ngm -r $ref -q $trimmed/"$name".R1.trimmed.fastq -o $bam/$name.bam -t $ncores -b --rg-id
$name --rg-sm $name --rg-pl illumina --rg-pu $project --rg-lb Dipodomysecho "Processing
for $name"
$samtools sort -@ $ncores $bam/$name.bam > $bam/${name}.sort.bam
$samtools index $bam/${name}.sort.bam rm
$trimmed/"$name".R1.trimmed.fastq rm
$bam/$name.bam
}>& $log/$name.alignment.logif
done < $home/meta/samplelist.txtSTEP 3.1 PRE-
VARIANT DISCOVERY:
##Before the variant discovery step, prepare variant dictionary and index
```

```

#Create a variant dictionary using Picard
java -jar /bin/picard/build/libs/picard.jar CreateSequenceDictionary R=
/ReferenceDipo/sequence.fasta O= /ReferenceDipo/sequence.dict#Create index
with samtools
./samtools-1.6/samtools faidx /ReferenceDipo/sequence.fastaSTEP 3.2
VARIANT DISCOVERY:
javarules="-Djava.io.tmpdir=/LUSTRE/Genetica/aguerra/SNP_calling_Madi_Madi/speedy/tmp" ncores="3"
while read prefixdo
if [ ! -f /data/gvcf/$prefix.gvcf.vcf.idx ]then
#Call GATK HaplotypeCaller
./gatk-4.0.1.0/gatk --java-options "-Xmx60g" HaplotypeCaller \
-R /ReferenceDipo/sequence.fasta \
-I /data/Dipodomys/bam/$prefix.sort.bam \
-O /data/gvcf/$prefix.gvcf.vcf \
--native-pair-hmm-threads $ncores\
-ERC GVCF;
if
done < /data/Dipodomys/meta/samplelist.txtSTEP 4 MERGE
PROCES:
combinedGVCFs='/data/gvcf'
ls $combinedGVCFs | grep "vcf" | grep -v ".idx" > GVCFs.samplelist.txttmp=""
while read prefixdo
tmp="$tmp --variant $combinedGVCFs/$prefix"done <
GVCFs.samplelist.txt
java -Xmx20g -jar /bin/GenomeAnalysisTK.jar \
-nt 7 \
-I INFO \
-R /sequence.fasta \
-log /data/log/GenotypeGVCF.log \
-T GenotypeGVCFs \
$tmp \
-o /data/out/Dipodomys.vcf \
-hets 0.001 \
--max_alternate_alleles 3
--disable_auto_index_creation_and_locking_when_reading_rods

```

Anexo 6

Tabla A1. Relaciones de parentesco entre individuos, basadas en la base preliminar de GATK con 93 individuos y 1664 SNPs. Se muestra que el individuo de la columna A está relacionado con los de la columna B. Los valores estimados se calcularon basados en Yang et al. (2010).

Individuo A	Individuo B	Relatedness	Individuo A	Individuo B	Relatedness	
Dn-139	Dn-152	5.81	Dn-182	Dn-229	1.49	
	Dn-182	3.27		Dn-243	1.59	
	Dn-229	3.35		Dn-302	1.01	
	Dn-243	2.47		Dn-312	2.79	
	Dn-302	2.57		Dn-320	4.63	
	Dn-312	5.17		Dn-194	Dn-250	0.57
	Dn-320	7.79		Dn-229	Dn-243	0.69
Dn-145	Dn-213	0.59		Dn-302	0.71	
Dn-152	Dn-182	2.29		Dn-312	1.97	
	Dn-229	3.11		Dn-320	3.4	
	Dn-243	2.76	Dn-243	Dn-302	1.07	
	Dn-302	2.28		Dn-312	2.62	
	Dn-312	4.02		Dn-320	3.49	
	Dn-320	6.68	Dn-301	Dn-379	0.58	
Dn-157	Dn-165	0.77	Dn-302	Dn-312	2.09	
	Dn-259	0.52		Dn-320	2.66	
Dn-165	Dn-213	0.61	Dn-312	Dn-320	6.12	
	Dn-296	0.59				
	Dn-322	0.76				

Anexo 7

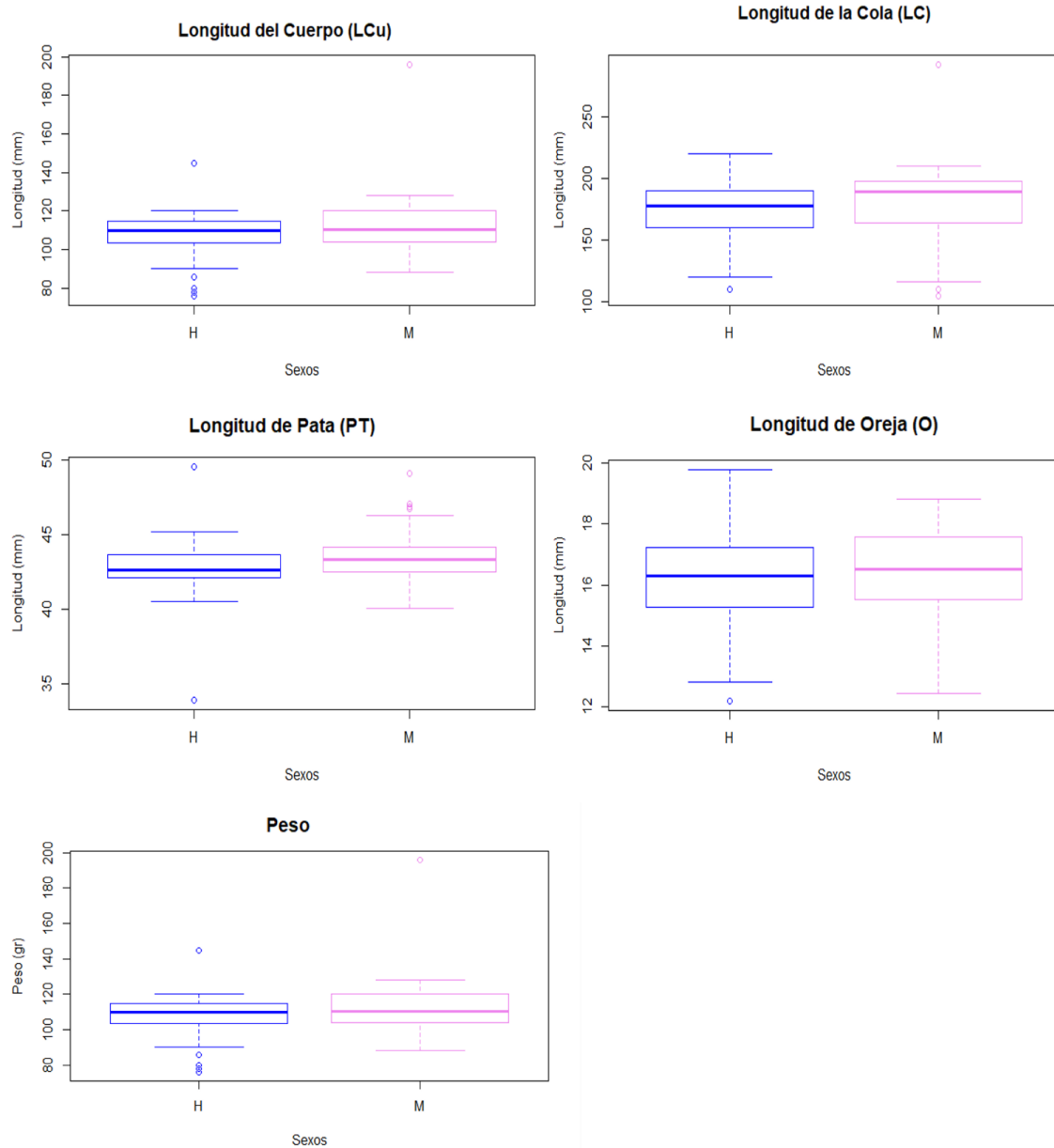


Figura A3. Comparación de medidas morfométricas entre sexos de *Dipodomys nelsoni* en la Reserva de la Biosfera Mapimí.

Anexo 8

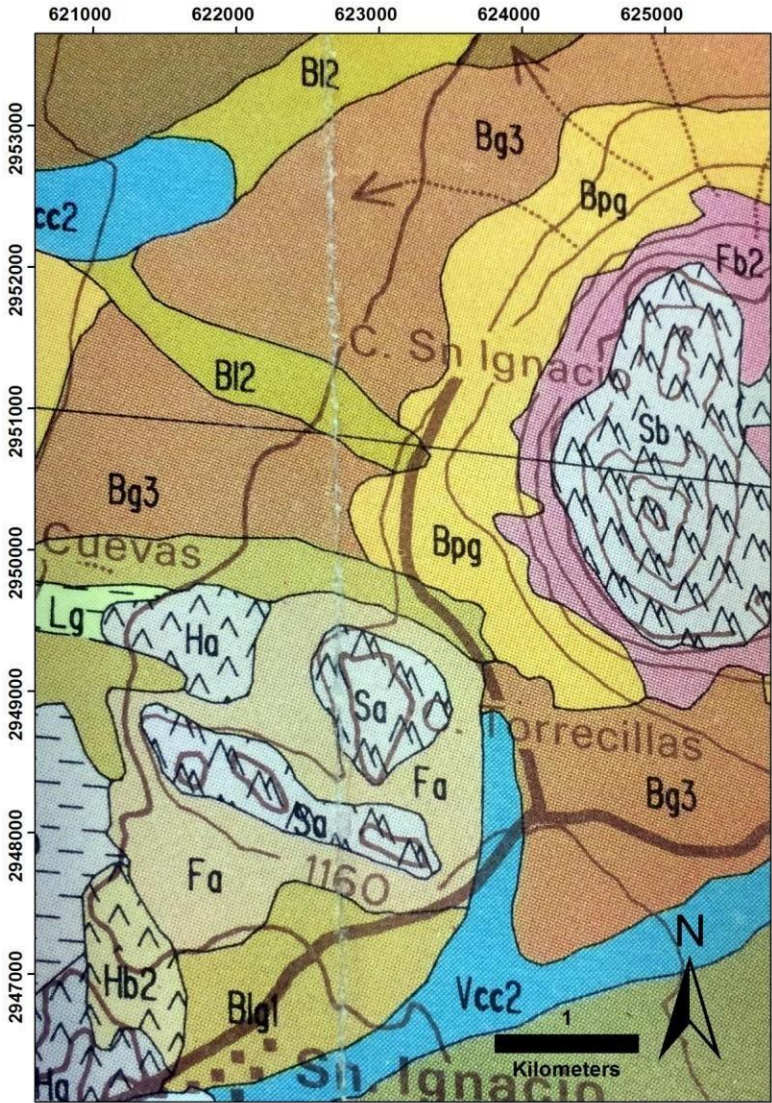


Figura A4. Mapa de los tipos de suelo que se encuentran en la Reserva de la Biósfera Mapimí tomado de Montaña 1988, se muestra la zona correspondiente al sitio de estudio.

Anexo 9

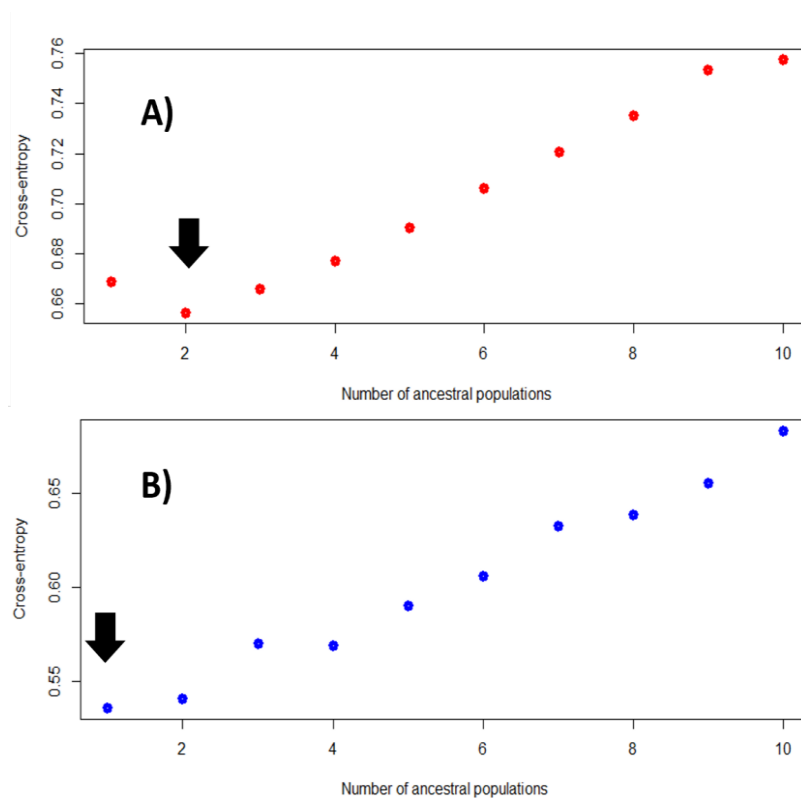
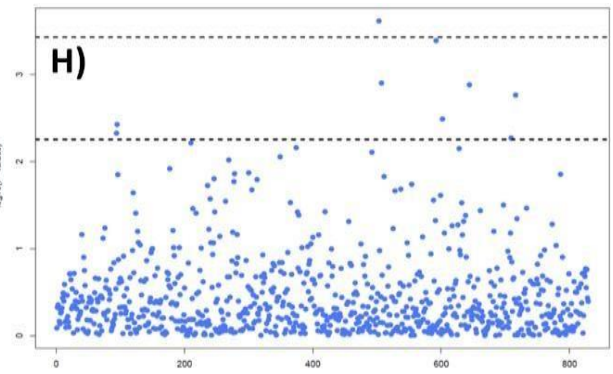
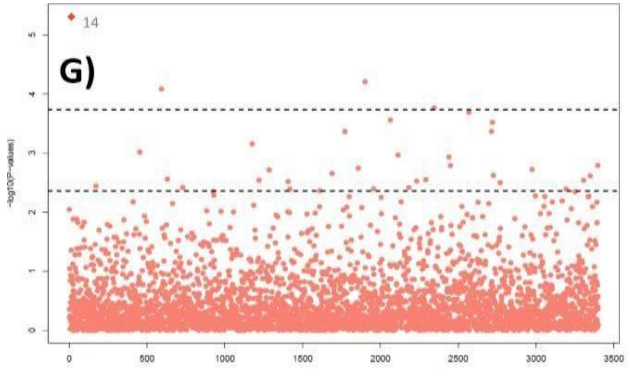
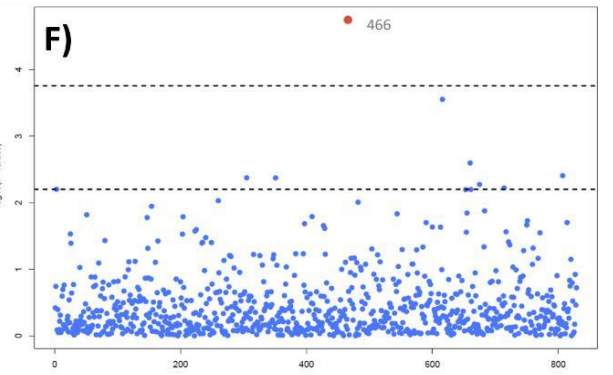
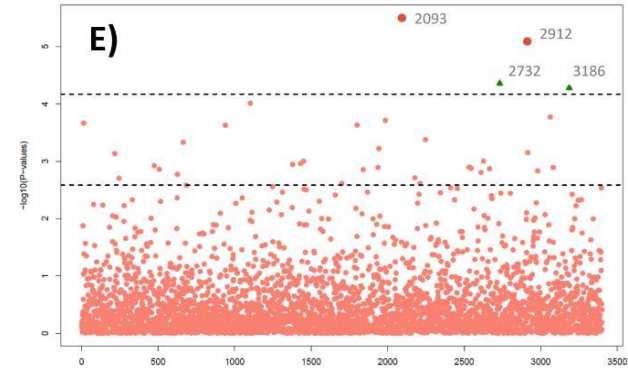
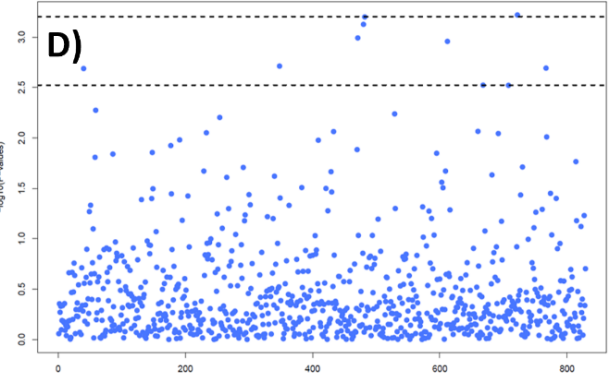
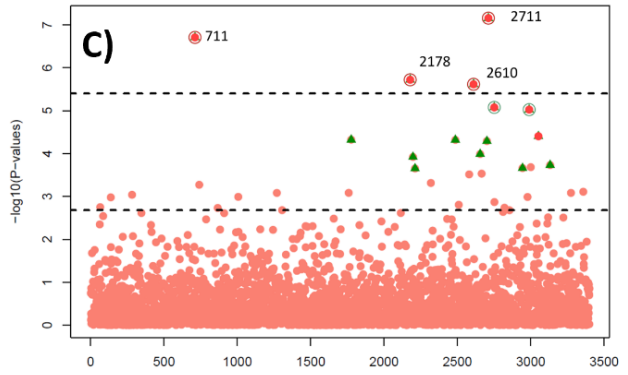
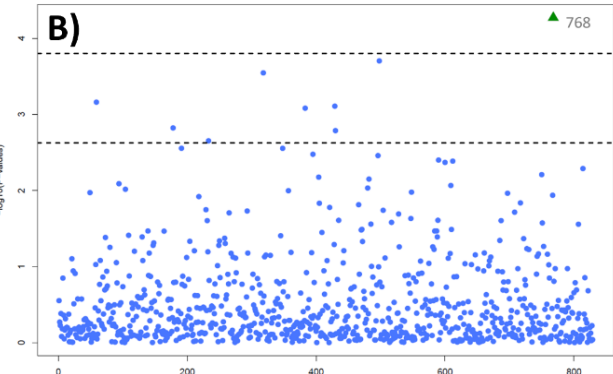
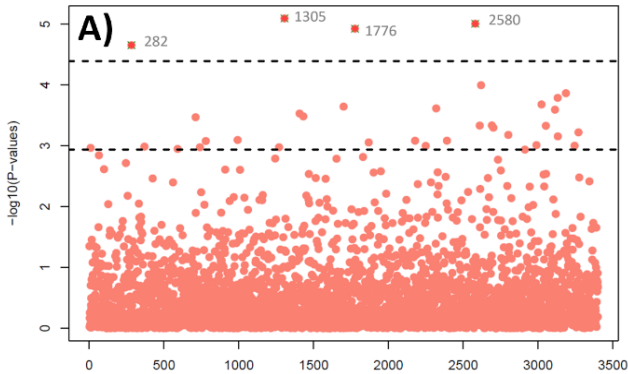


Figura A5. Resultados de estructura por coancestría (snmf) de *Dipodomys nelsoni*. A) Base de datos UNEAK con 72 individuos no relacionados y 3433 SNPs. B) Base de datos GATK con 63 individuos no relacionados y 1182 SNPs. Las flechas negras indican la K (número de clusters genéticos) más probable.

Anexo 10



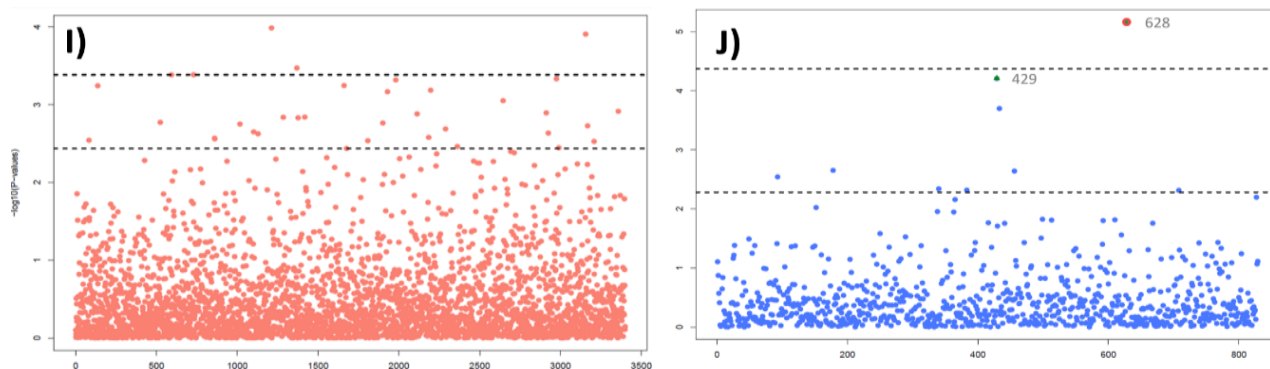


Figura A6. Resultados de lfm para detección de SNPs candidatos bajo selección, de *Dipodomys nelsoni*, con las bases UNEAK (rosa) y GATK (azul), para cada variable: A) y B) NDVI; C) y D) Tipo de suelo; E) y F) Temperatura; G) y H) Humedad; I) y J) Elevación (CEM). Los puntos con relleno sólido en rojo son los SNPs significativos tomando como umbral un valor FDR=0.05 y con relleno verde qvalue= 0.05. Los ID de los SNPs identificados en cada umbral se muestran en la Tabla 5.

Anexo 11



Figura A7. Fotografías de algunas madrigueras de *Dipodomys nelsoni* identificadas durante el trabajo de campo.