



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Roedores invasores: estructura genética de *Mus musculus*
y *Rattus rattus* en Isla Cozumel, Quintana Roo, México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

GABRIELA ARIDAI BORJA MARTÍNEZ



DIRECTOR DE TESIS:
DRA. ELLA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ
2017

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno.

Borja
Martínez
Gabriela Aridai
(55) 55195997
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307030308

2. Datos del tutor

Dra.
Ella Gloria
Vázquez
Domínguez

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Zenón
Cano
Santana

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Lázaro
Guevara
López

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Johnattan
Hernández
Cumplido

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Sayra Rocío
Espindola Barrientos

7. Datos del trabajo escrito.

Roedores invasores: estructura genética de *Mus musculus* y *Rattus rattus* en Isla Cozumel, Quintana Roo, México
81 p
2017

El más grande de los libros, es decir, el universo, permanece abierto ante nuestros ojos

Leonardo Da Vinci

Esta tesis se realizó en el Laboratorio de genética y ecología, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Agradezco el financiamiento de este trabajo a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO LI028), bajo el proyecto titulado "Diagnóstico de las invasiones biológicas de vertebrados exóticos en la Isla Cozumel y propuesta de plan para su manejo" (responsable: Dra. Ella Vázquez Domínguez).

Agradecimientos

“Todo me trajo hasta hoy”, la vida es un cúmulo de experiencias. Estar orgullosos de quienes somos implica analizar, aceptar y aprender de aquellos sucesos. En mi caso, las peripecias que condujeron a esta tesis fueron tan grandes y tan vastas. Por ello este trabajo es para todos aquellos que me retaron y me reinventaron emocional, física e intelectualmente. Tal vez todavía lo hagan. Tal vez no.

A las Diagenas, por ser las primeras en robar mi corazón y retar mi intelecto. A los ratones caseros y ratas negras porque gracias a ellos este trabajo tiene vida y forma. Por recordarme que la belleza y el enamoramiento pueden ser inesperados.

A mi tutora, la Dra. Ella Vázquez, por confiar en mí, introducirme y guiarme en los intrincados pero interesantes caminos de la genética y sobre todo por devolverme la “fe” en la ciencia; por hacerle ver a una idealista empedernida que hay múltiples trincheras por las que se puede cambiar el mundo y la forma de hacer ciencia. Gracias totales por ello.

A la M. en C. Ariadna Tobón Sampedro por su ayuda en campo con el trampeo, el procesamiento de organismos y por presentarme a todos sus contactos en la Isla, por ser una excelente guía, por vivir pegada al volante horas bajo el abrasador sol de Cozumel, y por levantar mi ánimo ante tremendo “ratonicidio”.

A mis sinodales Dr. Zenón Cano Santana, Dr. Lázaro Guevara López, Dr. Jonatthan Hernández Cumplido, y M. en C. Sayra Rocío Espindola Barrientos por tomarse el tiempo de leer mi trabajo y de establecer una retroalimentación con la finalidad de enriquecerlo. Por sus comentarios, sugerencias académicas y consejos de otra índole.

La vida del preparatoriano y del universitario está llena de aventuras, se comparte adrenalina, clases, tiempo libre, locuras, pláticas interminables, viajes, desamores y un sin fin de emociones: a los MEGAD (Memo, Esme, Ara y Dave[†]), a Cerezo (una especie de confidente atemporal), a “Los primeros”: Citlona, Claudio, Ilse, Joel, Mayra, Ramón y a “Los segundos” y “Los terceros”, los Chamelos, Crono, Germán, Luis, Pau, Roy, Toño y Yorch.

Gracias al Zebra-team por ser compañeros, maestros, roomies, mis alumnas de árabe y grandes amigos (Ana, Maryana, Aby, Oscar, señora Rocío, Ceci y José Luis). Gracias por incentivar muchas primeras veces en mi vida y mis mayores locuras. También a Nancy, Gerard y Parmenio, por las noches de baile, música y películas; noches interminables de lunas y estrellas por los malecones del Caribe.

A los hermanitos Vázquez: Alex, Carlos, Gisella, Madisson, Marco, Ricardo, Óscar, Sayra, Tania y Xóchitl, por su enseñanza y guía en mis dudas existenciales respecto a los métodos, análisis y en la vida misma, así como por sus críticas constructivas. También al resto de mis compañeros del lab por las pláticas a la hora de la comida y la amena compañía: Azalea, Christian, Idalia, J.C., Miryam, Marco Garduño, Raquel, Sebas, Verito y Vero. A Ángel, a quien conocí en el Congreso y cuyas pláticas continuas sobre genética y la vida me sirvieron de tanto.

A la danza, porque sin ella jamás hubiese podido soportar el estrés, por ser el complemento perfecto a las actividades diarias. Por constituir siempre un interesante reto físico y emocional.

A mi enorme familia Borja Martínez Olivares Genis, por aguantar mis locuras todos estos años, desde mis sobrinos más pequeñines (el parlanchín Leo y la correllona Gretel), hasta mi Maco; en especial a

Beto, Pitty y Wany Bubu que crecieron a mi lado, codo a codo, juntos contra el mundo, como verdaderos hermanos.

Pero sin duda mi más profundo agradecimiento es a dos personas fundamentales, con quienes puedo ver películas a morir, con quienes puedo discutir las cosas más profundas de la vida y las más superfluas, con quienes puedo reír y llorar sin temor y hasta sin razón, que me han enseñado a luchar y amar la vida, a no desentenderme de las injusticias sociales y a ser solidaria con nuestra propia gente y sus causas, quienes me inculcaron la voracidad de saber un poco de todo para expandir el mundo; además de la pasión, la fascinación y el placer de las letras y la danza. Gracias a Teodora Martínez (“Madreporita”) y Gustavo César Borja (alias “El Torundo”), oséa, mis padres.

Gracias también a aquellos que invierten su vida en enseñar y formar, que luchan por construir sueños y esperanzas en las generaciones futuras, que luchan por construir un país mejor, un país pensante y crítico; que saben que la educación, la ciencia y la conciencia mueven al mundo y materializan utopías.

Y finalmente, para cerrar con broche de oro, gracias a esta máxima casa de estudios (la UNAM) por darme todo, primero en Prepa 6, luego en Ciencias, al final en sus Institutos (tuve la suerte y la desdicha de conocer varios de ellos). Como nueva profesionista espero poder retribuirle lo otorgado a la UNAM y a un México muy golpeado. Ciencia, pasión, organización y lucha son el futuro. Siendo puma de corazón cerramos un ciclo y abrimos otro con un: “¡México, pumas, Universidad! Goya, goya, cachún cachún rarrá goya, ¡Universidad!”.



Estoy absolutamente convencido de que la ciencia y la paz triunfan sobre la ignorancia y la guerra, que las naciones se unirán a la larga no para destruir sino para edificar, y que el futuro pertenece a aquéllos que han hecho mucho por el bien de la humanidad

Louis Pasteur

Índice

Resumen	4
1. Introducción	5
1.1 Especies invasoras	5
1.2 Impacto ecológico, social y económico	7
1.3 Especies invasoras y urbanización	8
1.4 Genética de poblaciones	9
1.5 Variación genética	9
1.6 Estructura genética y diferenciación	10
1.7 Marcadores moleculares: microsatélites	10
2. Antecedentes	11
2.1 Roedores invasores	11
2.2 <i>Rattus rattus</i>	13
2.3 <i>Mus musculus</i>	14
3. Justificación	15
4. Objetivos	16
5. Hipótesis	16
6. Materiales y métodos	17
6.1 Trabajo de campo	17
6.1.1 Área de estudio: Isla Cozumel	17
6.1.2 Muestreo	18
6.2 Trabajo de laboratorio	19
6.2.1 Extracción de DNA y estandarización de PCR	19
6.2.2 Genotipificación	20
6.3 Análisis genéticos	21
6.3.1 Definición de grupos genéticos	21
6.3.2 Alelos nulos y sttutering	21
6.3.3 Equilibrio de Hardy-Weinberg y desequilibrio de ligamiento ---	22
6.3.4 Diversidad genética	22
6.3.5 Diferenciación alélica y genotípica	22

6.3.6 Estructura y diferenciación genética	-----	23
6.3.7 Relaciones de parentesco y tamaño efectivo	-----	23
6.3.8 Migración	-----	24
6.3.9 Cuello de botella	-----	25
7. Resultados	-----	26
7.1 <i>Rattus rattus</i>	-----	27
7.1.1 Definición de grupos genéticos	-----	27
7.1.2 Equilibrio de Hardy-Weinberg y desequilibrio de ligamiento	----	27
7.1.3 Diversidad genética y diferenciación alélica	-----	29
7.1.4 Estructura genética y migración	-----	32
7.1.5 Relaciones de parentesco, tamaño efectivo		
y cuello de botella	-----	34
7.2 <i>Mus musculus</i>	-----	37
7.2.1 Definición de grupos genéticos	-----	37
7.2.2 Desequilibrio de ligamiento y equilibrio de Hardy-Weinberg	--	37
7.2.3 Diversidad genética y diferenciación alélica	-----	39
7.2.4 Estructura genética y migración	-----	42
7.2.5 Relaciones de parentesco, tamaño efectivo		
y cuello de botella	-----	44
8. Discusión	-----	47
8.1 Diversidad genética y la paradoja de la invasión biológica	-----	47
8.2 Grupos genéticos urbanización y modelos de invasión	-----	48
8.3 Patrones de flujo genético	-----	51
8.4 Tamaño efectivo y cuello de botella en las diferentes poblaciones	-----	52
8.5 El dilema: control o erradicación	-----	53
9. Conclusiones y perspectivas	-----	56
Referencias	-----	57
Anexos	-----	70
Anexo 1 Esfuerzo de muestreo por localidad y éxito de captura	-----	70
Anexo 2 Protocolos de extracción de DNA a partir de tejido fresco		
y de tejido óseo	-----	72

Anexo 3 Protocolo de preparación de geles de agarosa para la integridad del DNA y los productos amplificados -----	73
Anexo 4 Características de los primers empleados para la amplificación de 10 loci de microsatélites -----	74
Anexo 5 Ciclos de amplificación de la PCR (Reacción en cadena de la Polimerasa) empleados para 20 loci diferentes -----	75
Anexo 6: Desequilibrio de Ligamiento entre pares de loci para cada grupo genético y Cozumel -----	76
Anexo 7 Diferenciación alélica y genotípica entre poblaciones apareadas por loci con corrección secuencial Bonferroni -----	78
Anexo 8 Diagramas bayesianos de la tasa de migración entre grupos genéticos y su direccionalidad -----	79
Anexo 9 Distancias geográficas entre grupos genéticos de <i>R. rattus</i> -----	80
Anexo 10 Cuello de botella ancestral bajo diferentes modelos de mutación IAM, SMM, TPM (90% SMM, 10% IAM) y TPM (70% SMM, 30% IAM). -----	81

Resumen

Una especie invasora es aquella que ha sido transportada y liberada fuera de su rango de distribución natural y que ha establecido poblaciones reproductivamente activas. La genética de poblaciones permite evaluar el estado de invasión y la dinámica poblacional de las especies invasoras. Los roedores comensales del hombre *Rattus rattus* y *Mus musculus* constituyen el principal taxón introducido en islas. Nuestro objetivo fue determinar la estructura y diversidad genética de estas dos especies de roedores invasores en Isla Cozumel. Se amplificaron 10 loci de microsatélites, se definieron grupos genéticos con un método Bayesiano y se obtuvieron estimadores de diversidad, estructura, flujo génico, cuello de botella y relaciones de parentesco. Los resultados mostraron diversidad genética moderada, acorde con lo esperado en especies invasoras y sobre todo en islas: *R. rattus* ($N_a=6.5$, $H_o=0.447$, $H_e=0.595$) y *M. musculus* ($N_a=10$, $H_o=0.569$, $H_e=0.768$). La población de *Rattus rattus* se diferenció en tres grupos genéticos ($F_{ST}=0.159$, $R_{ST}=0.288$): zona urbana, zona de vegetación conservada y la frontera entre estos dos ambientes, con tasas de migración y flujo génico diferencial. Contrario a lo esperado, el flujo génico fue mayor en hembras que en machos. *Mus musculus* estuvo confinado a la ciudad de San Miguel y Relleno Sanitario. Se detectaron tres grupos genéticos ($F_{ST}= 0.128$, $R_{ST}=0.169$) cuya distribución espacial se correlacionó con los pulsos de crecimiento y urbanización de la ciudad, donde el flujo génico fue mayor entre las zonas más antiguas. La tasa de migración en *M. musculus* fue mayor en machos que en hembras, lo que es congruente con filopatría. Dado el estado de invasión de ambas especies es imperante establecer medidas que impidan nuevas introducciones, que controlen la densidad poblacional y que limiten su dispersión. Se sugiere hacer análisis genéticos más profundos para determinar las poblaciones de origen y la viabilidad de una estrategia de erradicación.

1. Introducción

1.1 Especies invasoras

Si una especie está presente, en un momento dado, fuera de su área natural de distribución, se le conoce como exótica y ésta puede o no convertirse en una invasora (Álvarez-Romero *et al.*, 2008). Una especie invasora es aquella que ha sido transportada y liberada fuera de su área de distribución natural, ya sea de forma intencional o no, que se ha dispersado exitosamente a partir de la zona donde fue introducida y ha establecido poblaciones reproductivamente activas y auto-sostenibles a través del tiempo (Kraus, 2009; Blackburn *et al.*, 2011). También se considera si la especie ha tenido efectos negativos sobre otras especies, ecosistemas o factores asociados a bienes y servicios de interés humano (Kraus, 2009).

La globalización, mediante el intercambio comercial y el transporte, ha acelerado y facilitado los procesos de invasión biológica en las últimas décadas. Pese a la dificultad de establecer como causa última la relación entre especies invasoras y la extinción de especies nativas (Gurevitch y Padilla, 2004); actualmente la introducción de especies es considerada la segunda causa de pérdida de biodiversidad a nivel mundial y la primera de extinción de especies en islas (Abdelkrim *et al.*, 2005, 2007). En consecuencia, la introducción de especies se está traduciendo en una homogenización biótica, es decir, en el remplazo de especies nativas por invasores generalistas (Prenter *et al.*, 2004). Por todo ello, las especies invasoras son un problema de incalculables consecuencias sobre la biodiversidad mundial, con costos biológicos pero también económicos.

El proceso de colonización de una especie invasora se divide en varias etapas (Williamson, 1996): a) adquisición de un propágulo, b) introducción o transporte, c) establecimiento, d) expansión demográfica. La adquisición del propágulo tiene lugar en su área de distribución natural o en un área previamente invadida. El transporte permite superar las barreras geográficas y puede ser activo o pasivo dependiendo de la capacidad de dispersión del organismo, su historia de vida, el paisaje y la influencia humana (Lambrinos, 2004; Blackburn *et al.*, 2011). El establecimiento consiste en una fase "lag", es decir, en un crecimiento exponencial de la población, y es en esta fase donde puede darse la adaptación, la cual determinará el éxito o fracaso de la invasión (Suarez y Tsuisui, 2008; Lawson *et al.*, 2011). El establecimiento exitoso de una especie depende de las condiciones climáticas, los nichos potenciales vacíos, las interacciones bióticas y del tamaño del propágulo (número de individuos introducidos); por tanto, la probabilidad de un establecimiento exitoso es baja y por el contrario existe una alta probabilidad de extinción (Calmet *et al.*, 2001; Vázquez-Domínguez *et al.*, 2012). La expansión demográfica o propagación se refiere a la colonización de nuevas localidades, es la etapa más estudiada debido a que determina la abundancia, estructura y el impacto de las especies invasoras (Torchin y Michell, 2004; Blackburn *et al.*, 2011).

De acuerdo a Suarez y Tsuisui (2008) durante los procesos ecológicos de dispersión y colonización, los organismos se enfrentan a diferentes retos, de manera que el tipo e intensidad de las fuerzas evolutivas a las que se ven sometidos varían significativamente. Esto puede conducir a experimentar cambios evolutivos rápidos en morfología, conducta e historia de vida, entre otros. Por ejemplo, *M. musculus helgolandicus* en isla Helgoland presenta cambios morfológicos y moleculares pese a que la colonización es reciente, 400 años aproximadamente (Babiker y Tautz, 2015;), lo mismo ocurre para *M. musculus* en Islas Faroe cuya colonización fue hace 2800 años (Jones *et al.*, 2011).

En términos genéticos, la composición y estructura espacial de las poblaciones invasoras en general están fuertemente influenciadas por los patrones de introducción y dispersión (Konecny *et al.*, 2013), así como por la dinámica de las poblaciones subsecuente a la introducción, es decir, si pasan por procesos de expansión o contracción poblacional, procesos selectivos y adaptativos, y otros (Duglosh y Parker, 2008). Normalmente, las especies invasoras se establecen a partir de pocos individuos, conocido como la(s) población(es) fundadora(s). Dado un tamaño poblacional pequeño, es frecuente una disminución de variación genética (efecto fundador), resultado de cuellos de botella, deriva génica, incremento en los niveles de endogamia, así como en las presiones selectivas locales (Duglosh y Parker, 2008). Todo ello tiene como consecuencia una disminución, comúnmente drástica de los niveles de diversidad alélica y de heterocigocidad, además de una marcada diferenciación genética respecto a las poblaciones de origen, lo que puede promover la fijación de alelos deletéreos, limitando el éxito de una invasión (Lambrinos, 2004; Lawson *et al.* 2011). Sin embargo, contrastando con lo anterior, se pueden favorecer altos niveles de diversidad genética cuando el tamaño del propágulo es grande, el cuello de botella es breve y hay un rápido crecimiento poblacional posterior (Suarez y Tsuisui, 2008). De igual forma, los procesos de introducción múltiple implican una constante entrada de alelos nuevos que pueden elevar la riqueza alélica, previniendo la pérdida de diversidad genética y generando nuevos genotipos (Duglosh y Parker, 2008; Vázquez-Domínguez *et al.*, 2012). Por tanto, se considera que la presión de propágulo (relación entre el tamaño del propágulo, el número de propágulos y la tasa en que estos son introducidos) es un factor clave en el éxito o fracaso de una invasión (Simberloff, 2009b). Particularmente en islas, las especies invasoras suelen ser altamente vulnerables a procesos de efecto fundador, cuellos de botella, endogamia, deriva génica y pérdida de variabilidad alélica y génica (Frankham, 1998; Donlan y Wilcox 2008; Espindola *et al.*, 2014). Son también susceptibles a la estocasticidad ambiental y demográfica (Frankham, 1998, Simberloff, 2009b).

1.2 Impacto ecológico, social y económico

El impacto de las especies invasoras depende de la presencia o ausencia de otras especies que presenten funciones ecológicas semejantes (Banks y Smith, 2015).

Pueden alterar la dinámica entre especies al constituir un nuevo agente de selección (Vázquez-Domínguez *et al.*, 2012), lo que incide en la riqueza, composición y abundancia de especies nativas, así como en el rango de distribución de los organismos (Kraus, 2015). A nivel ecosistémico, conduce a cambios en la estructura trófica, en la demanda y disponibilidad de recursos, así como en la tasa de renovación de éstos y altera los ciclos biogeoquímicos (Reaser *et al.*, 2007). Además, puede tener consecuencias en términos de fragmentación, destrucción y/o remplazo del hábitat (Reaser *et al.*, 2007). La introducción de animales con hábitos herbívoros puede mermar las poblaciones de plantas, lo que afecta indirectamente a sus enemigos naturales como: parasitoides, depredadores, otros herbívoros, frugívoros, nectarívoros y polinizadores; y puede provocar la erosión de suelos (Clair, 2011). Por otro lado, la introducción de especies con hábitos carnívoros conduce a la reducción o eliminación de poblaciones de presas; incluso puede inducir cambios conductuales en estas, ocasionando cambios de hábitat que pueden hacerlas más vulnerables a otras especies depredadoras (Schoener *et al.*, 2005; Simberloff, 2009; Espindola *et al.*, 2014). Por ejemplo, en islas Marión el ensamble de comunidades de invertebrados ha sido alterado por la introducción de *M. musculus*, modificando indirectamente las comunidades vegetales, la productividad primaria y el ciclaje de nutrientes (Angel, 2009). La dieta de *M. musculus* también ha generado un cambio en las estrategias reproductivas de los gorgojos *Ectemnorhinus marioni*, y en los sitios de anidación de la paloma antártica *Chionis minor* (Chown y Smith, 1993).

Las especies animales introducidas también funcionan como vectores de enfermedades. Los parásitos introducidos pueden afectar a la fauna nativa en detrimento de la supervivencia y fecundidad de los individuos, pueden provocar cambios fisiológicos y conductuales en el nuevo hospedero, y los vuelve más vulnerables a la depredación (Loiseau *et al.*, 2008; Espindola *et al.*, 2014; Gabriel *et al.*, 2015). La baja densidad poblacional que suelen presentar los organismos invasores incide en la densidad poblacional de parásitos, y al tener menos parásitos se favorece su éxito de colonización (Prenter *et al.*, 2004). Así, por ser portadores de organismos infecciosos constituyen un grave problema de salud pública, que en la práctica se requiere contar con técnicas de diagnóstico que pueden ser costosas, lo que obliga a establecer medidas sanitarias de prevención y control. Los roedores, por ejemplo, transmiten leptosporosis (*Leptospira borgpetersenii*) al humano y a otras especies animales, una enfermedad emergente cuyo número de casos va en aumento en todo el mundo, con una tasa de mortalidad mayor al 20% en algunos brotes (Carmona-Gasca *et al.*, 2013). Al respecto Reaser (2007) menciona que la propagación de nuevas enfermedades también afecta los sistemas de producción, como la agricultura, la ganadería y la pesquería, al mermar la producción

neta o bajar la calidad del producto. Otros ejemplos de impacto económico es que pueden dañar alimentos almacenados para su comercialización, las instalaciones de luz y la infraestructura en general (Reaser *et al.*, 2007; Loiseau *et al.*, 2008).

El impacto de especies invasoras en islas es significativamente mayor que en áreas continentales, sobre todo porque las islas son ecosistemas cerrados, con un área limitada y una baja riqueza de especies, donde las poblaciones nativas son generalmente pequeñas, aisladas y de baja vagilidad, lo que favorece una alta tasa de endemismos (Reaser *et al.*, 2007); todo ello las hace altamente vulnerables a la introducción de especies invasoras (Frankham, 1998).

1.3 Especies invasoras y urbanización

Los mamíferos constituyen uno de los primeros grupos introducidos fuera de su centro de origen, inicialmente como fuente potencial de alimento, por ejemplo el ganado, y como animales de compañía como los gatos. La historia evolutiva de los roedores invasores está directamente relacionada con su ecología comensal (Siahsarvie *et al.*, 2012). Los organismos comensales del hombre o sinantrópos, son aquellos taxa que expuestos a presiones selectivas producto de la colonización y explotación del nicho antropogénico (Hulme-Beaman *et al.*, 2016) y se convirtieron rápidamente en especies invasoras. Tal es el caso de algunos roedores (Clout y Russel, 2008), los cuales han colonizado el mundo a tal grado que constituyen el principal grupo introducido en islas oceánicas (Gabriel *et al.*, 2015). En particular *Rattus rattus* y *Mus musculus* son especies comensales del humano, cuya dispersión ha estado históricamente ligada a los procesos de colonización, urbanización, expansión del humano y la intensidad de los vínculos culturales y comerciales que éste ha establecido a lo largo de su historia (Jones *et al.*, 2011). Ello, básicamente por su enorme capacidad para aprovechar los desechos generados por las actividades humanas.

La ciudad es un ecosistema en acelerada expansión, muy cambiante, altamente inestable y muy fragmentado, que consiste en mosaicos de construcciones y remanentes naturales que potencialmente pueden limitar la conectividad de las poblaciones (Gardner-Santana *et al.*, 2009; Hulme-Beaman *et al.*, 2016; Richardson *et al.*, 2016). Los desarrollos urbanos son sitios donde las especies comensales del humano se establecen y prosperan (Donihue y Lambert, 2015). Estudios previos en *R. rattus* y *M. musculus* encuentran una distribución restringida a zonas antropogénicas (Varudkar y RamaKrishnan, 2015; Lippens *et al.*, 2017), en isla Cozumel se confirma esta distribución (Sotomayor, 2009; Espindola, 2013). Diversos factores sociales, económicos y ecológicos influyen en la distribución y abundancia de organismos sinantrópos; los factores socioeconómicos importantes para *Rattus* sp. destacan la infraestructura, las actividades económicas y comerciales, la conectividad y la pobreza (Lucaccioni *et al.*, 2016; Panty-May *et al.*, 2016).

Las urbanizaciones tienen un efecto variable en estructura, diferenciación, diversidad y flujo génico en diferentes grupos de vertebrados (Donihue y Lambert, 2015). En un estudio realizado con la rata noruega *Rattus norvegicus*, Puckett (2016) encontró una alta estructuración entre diferentes ciudades, y de 39 ciudades estudiadas, 19 estaban estructuradas al interior. *R. norvegicus* en El Salvador, Brasil presenta grupos genéticos que varían con la escala de análisis, a nivel vecindario, ciudad, y los alrededores de la ciudad (Richardson *et al.*, 2016).

1.4 Genética de poblaciones

La genética de poblaciones estudia los tres atributos de la diversidad genética en poblaciones naturales y domesticadas, es decir, describe y cuantifica la variación genética, para estimar, a partir de las frecuencias alélicas y genotípicas la dinámica poblacional, patrones de variación dentro y entre poblaciones, así como entre especies enmarcado en un contexto espacio-temporal (Hedrick, 2011; Allendorf *et al.*, 2013). De esta forma, la genética de poblaciones aporta un marco teórico robusto para la interpretación de procesos y mecanismos que conducen el cambio evolutivo (Allendorf *et al.*, 2013). Constituye, además, una herramienta útil en el estudio de las especies invasoras, ya que provee información del estado de invasión y la dinámica poblacional en su conjunto. Dicha información puede ayudar a plantear y diseñar medidas de control y/o erradicación de dichas especies (Lack *et al.*, 2013).

1.5 Variación genética

Este factor depende del número de genotipos y su abundancia relativa en las poblaciones (Futuyma, 2013) y es considerada la materia prima de la evolución, el cambio adaptativo y la especiación (Hedrick, 2011). Niveles altos de variación se consideran adecuados, ya que brinda a los individuos el potencial para responder y adaptarse ante perturbaciones ambientales, enfermedades emergentes, parásitos, entre otros (Amos y Harwood, 1998; Allendorf *et al.*, 2013; Espindola, 2013). La variación genética en una población es afectada por diversas fuerzas evolutivas: selección, deriva génica, mutación, flujo génico, endogamia y recombinación (Clancy, 2008; Nelson y Cox, 2009; Hedrick, 2011; Allendorf *et al.*, 2013; Futuyma, 2013; Nielsen y Slatkin, 2013).

Para inferir los procesos ecológicos y evolutivos en una especie es necesario cuantificar la variación genética (Allendorf *et al.*, 2013). La medida más común para medir variación es la heterocigosis (H), definida como la proporción de loci heterocigos en una población (Futuyma, 2013). Existen dos medidas, la proporción de heterocigos esperados cuando hay apareamientos al azar (H_e) y la proporción observada en la población real (H_o).

Hedrick (2011) menciona otras medidas que se asocian a la estimación de la variación genética: el polimorfismo, que se define como la ocurrencia en la misma población de dos o más alelos en un

locus y la proporción de loci polimórficos (P) que hace referencia a la proporción de loci variables respecto al total de loci analizados. La riqueza alélica indica el número de alelos que hay en cada locus de cada población.

1.6 Estructura genética y diferenciación

Cuando en una población no hay apareamientos al azar a causa de la estructura geográfica o del paisaje, ésta se subdivide o estructura en unidades locales que pueden referirse como poblaciones, subpoblaciones o demes, donde tienen lugar apareamientos aleatorios (Allendorf *et al.*, 2013; Nielsen y Slatkin, 2013). La estructura genética es producto del flujo génico entre las poblaciones, es decir del número de alelos que intercambian (Balloux y Lugon-Moulin, 2002; Allendorf *et al.*, 2013). En función de la intensidad del flujo genético, las frecuencias alélicas entre las poblaciones pueden homogeneizarse, si este es alto, o por el contrario, si es bajo o nulo dichas poblaciones pueden diferenciarse debido a la generación de nuevos polimorfismos que no se intercambian.

Para estimar la conectividad y los patrones de flujo genético se utilizan los estadísticos “F” (F_{IS} , F_{IT} y F_{ST}), que cuantifican el déficit de heterócigos en relación con las proporciones esperadas bajo equilibrio de Hardy-Weinberg (Balloux y Lugon-Moulin, 2002; Hedrick, 2011). F_{IS} , también llamada índice de fijación o coeficiente de endogamia, es una medida de correlación de genes dentro de individuos de la misma subpoblación y se considera una medida de desviación de Hardy-Weinberg (Balloux y Lugon-Moulin, 2002; Allendorf *et al.*, 2013). Por su parte, F_{ST} mide la divergencia de las frecuencias alélicas entre las diferentes subpoblaciones, y F_{IT} mide la desviación total de Hardy Weinberg, es decir, la relación entre F_{IS} y F_{ST} .

1.7 Marcadores moleculares: microsatélites

Los marcadores moleculares son secuencias de DNA que permiten evaluar una gran diversidad de preguntas ecológicas y evolutivas. Un marcador molecular debe cumplir con las siguientes características: no deben de estar ligados, deben ser específicos para un solo locus y debe detectar de manera constante el número de alelos (Ortega-Reyes, 2006).

Los microsatélites, también llamados secuencias cortas repetidas en tándem (STR, por sus siglas en inglés), secuencias cortas repetidas (SRR) o repeticiones en tándem de número variable (VNTR) son, como su nombre lo indica, secuencias cortas repetidas en tándem cuya longitud puede ir de cinco a 40 repeticiones. Son marcadores moleculares con herencia mendeliana, ampliamente distribuidos en el genoma y los cuales, se asume, se encuentran bajo selección neutral (Bradford y Wayne, 1993). Su uso se ha generalizado en disciplinas como la genética de poblaciones, filogeografía y genética de la conservación. Y constituyen una herramienta para el estudio de la demografía, la historia de las poblaciones y las relaciones entre individuos (Selkoe y Toonen, 2006),

debido a que la variación genética es requisito para que las poblaciones evolucionen en respuesta a modificaciones en su ambiente (Reed y Frankham, 2003).

Los microsatélites son marcadores codominantes altamente polimórficos, de modo que los alelos pueden diferir tanto en tamaño como en estructura de repetición, causada por mutaciones puntuales (inserciones y/o deleciones). Este polimorfismo está asociado al proceso dinámico de la evolución de los microsatélites pues tienen una tasa de evolución alta, de 10^{-2} - 10^{-6} eventos por locus por generación (Li *et al.*, 2002; Ellegien, 2004; Abdelkrim *et al.*, 2005), pero ésta puede variar entre loci, alelos, especies y sexos (Ellegien, 2004). La mutación de los microsatélites se da por errores de deslizamiento y corrección durante la replicación, ya que la corrección de errores sucede preferencialmente en la hebra transcrita (Selkoe y Toonen, 2006). Asimismo, a mayor tamaño de una secuencia transcrita mayor será la probabilidad de que haya un error en la replicación, de manera que la evolución en microsatélites se considera largo dependiente (Ellegien, 2004). Sin embargo, una mutación puede darse también por recombinación no recíproca, es decir, cuando existe un entrecruzamiento topológicamente asimétrico (Li *et al.*, 2002).

De acuerdo a Li (2002) la densidad de microsatélites en un organismo se correlaciona con el tamaño del genoma. Los vertebrados se caracterizan por tener un número elevado de microsatélites, particularmente los de sangre fría. Los mamíferos presentan una alta densidad de ellos y, entre éstos, los roedores se caracterizan por tener la mayor densidad, así como microsatélites de gran tamaño (Ellegien, 2004). En el caso particular del ratón doméstico (*Mus musculus*), la densidad de microsatélites aumenta en los extremos de los brazos cromosomales (Li *et al.*, 2002).

2. Antecedentes

2.1 Roedores invasores

Los roedores invasores presentan una alta plasticidad en términos de dieta, así como tasas reproductivas altas, lo que facilita su establecimiento y persistencia en nuevos ambientes. Estas especies pueden consumir materia orgánica, diferentes especies de invertebrados y pequeños vertebrados, huevos, e incluso son capaces de explotar recursos litorales (Frankham, 2005; Clair, 2011).

En México, la invasión biológica en islas por roedores es un problema extendido, siendo *Rattus rattus* y *Mus musculus* los principales invasores. Su éxito como especies invasoras probablemente está asociado a su amplia tolerancia a condiciones ambientales variables (Cuadro 1) y a su elevada capacidad de explotar recursos.

Cuadro 1. Roedores invasores de islas mexicanas (modificado de Samaniego-Herrera et al., 2011; Aguirre-Muñoz y Samaniego-Herrera, 2016).

Islas	Especies invasoras	Ecosistema	Erradicación
Océano Pacífico			
Cedros	<i>Mus musculus</i> y <i>Rattus rattus</i>	Templado	
Clarión	<i>M. musculus</i>	Desierto	
Coronado sur	<i>M. musculus</i>	Desierto	
Guadalupe	<i>M. musculus</i>	Templado	
Magdalena	<i>M. musculus</i>	Desierto	
San Benito Oeste	<i>Peromyscus eremicus cedrosensis</i>	Desierto	Erradicada
San Roque	<i>R. rattus</i>	Desierto	Erradicada
Socorro	<i>M. musculus</i>	Tropical	
Golfo de California			
Alcatraz	<i>M. musculus</i>	Desierto	
Almagre chico	<i>R. rattus</i>	Desierto	
Ángel de la Guarda	<i>M. musculus</i> y <i>R. rattus</i>	Desierto	
El Rancho	<i>M. musculus</i> y <i>R. rattus</i>	Desierto	
Granito	<i>R. rattus</i>	Desierto	
Farallón de San Ignacio	<i>R. rattus</i>		Erradicada
Isabel	<i>R. rattus</i>		Erradicada
María madre	<i>R. rattus</i>	Tropical	
María Magdalena	<i>R. rattus</i>	Tropical	
María Cleofas	<i>R. rattus</i>	Tropical	
Mejía	<i>M. musculus</i> y <i>R. rattus</i>	Desierto	
Melliza Este	<i>R. rattus</i>	Desierto	
Pájaros	<i>R. rattus</i>	Desierto	
Rasa	<i>M. musculus</i> y <i>R. rattus</i>	Desierto	Erradicadas
Salíaca	<i>M. musculus</i> y <i>R. rattus</i>	Desierto	
San Esteban	<i>R. rattus</i>	Desierto	
San Jorge Este	<i>R. rattus</i>	Desierto	Erradicada
San Jorge Medio	<i>R. rattus</i>	Desierto	Erradicada
San Jorge Oeste	<i>R. rattus</i>	Desierto	Erradicada
San Pedro Mártir	<i>R. rattus</i>	Desierto	Erradicada
San Vicente	<i>M. musculus</i>	Desierto	
Santa Catalina	<i>Peromyscus fraterculus</i>	Desierto	

Golfo de México y mar Caribe			
Cayo Norte Menor	<i>R. rattus</i>	Tropical	Erradicada
Cayo Norte Mayor	<i>R. rattus</i>	Tropical	Erradicada
Cayo centro	<i>R. rattus</i>	Tropical	Erradicada
Holbox	<i>R. rattus</i>	Tropical	
Isla Cozumel	<i>M. musculus</i> y <i>R. rattus</i>	Tropical	Erradicadas
Muertos	<i>M. musculus</i>	Tropical	
Mujeres	<i>M. musculus</i> y <i>R. rattus</i>	Tropical	
Pájaros	<i>M. musculus</i>	Tropical	Erradicada
Pérez	<i>R. rattus</i>	Tropical	Erradicada

2.2 *Rattus rattus*

El género *Rattus* aparece hace 17 millones de años en la región de Pakistán. De las 65 especies que conforman el género, tres son comensales de humanos: *R. exulans*, *R. rattus* y *R. norvegicus*, las cuales han colonizado el 83% de las islas del planeta (Calmet *et al.*, 2001).

En particular, la rata negra (*Rattus rattus*) es originaria de la península Índica, especie que ha colonizado todos los continentes y es considerado el roedor invasivo de islas más perjudicial (Loiseau *et al.*, 2008). Se extendió por Europa a través del comercio romano (400 A.C-100 D.C.) y, a raíz de las exploraciones realizadas en los siglos XVI y XVII, se extendió a América y a islas de los océanos Índico y Atlántico (Calmet *et al.*, 2001). *R. rattus* presenta cuatro linajes distintivos bien diferenciados con base en su diversidad haplotípica (Aplin *et al.*, 2011): el linaje 1 está presente en América, África y Australia, con un marcado origen europeo; el linaje 2 se encuentra en India, Vietnam, Laos, China, Japón, Taiwán y oeste de Estados Unidos; el linaje 3 se distribuye en Pakistán y Nepal; y el linaje 4 en la región Hindo-Himalaya, Vietnam y Laos.

Es una especie bien adaptada para trepar, con una alta capacidad de movimiento; presenta una alta fecundidad, el tiempo de gestación y de dependencia post-natal es corto (Gardner-Santana *et al.*, 2009). Tiene una dieta omnívora, que incluye frutos, semillas, moluscos terrestres, insectos, huevos de aves, pequeños vertebrados como lagartijas, aves, musarañas y otros roedores (Caut, 2008; Banks y Smith, 2015;). En Hawái análisis de dieta evidenciaron una tendencia a la herbivoría consumiendo principalmente frutos, sin embargo en Isla Farallón de San Ignacio, México el 90.4% de su dieta consiste en aves marinas y en Isla San Pedro Mártir se basa en el consumo de plantas e invertebrados marinos y terrestres (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2011; Shiels *et al.*, 2013).

A *R. rattus* se le atribuye la extinción del 40 al 60% de aves y reptiles extintos desde 1600 (Lack *et al.*, 2013). En Nueva Zelanda, la depredación de huevos de aves ha sido una grave

problemática, llegando incluso a extinguir localmente a algunas especies (Abdelkrim *et al.*, 2010). En Islas Galápagos se considera responsable de la extinción de cuatro especies de *Oryzomys* sp., en isla de Navidad de dos especies de ratas endémicas *Rattus macleari* y *R. nativitatus* y en las islas mexicanas Granito, María madre y San Roque se le atribuya la extinción de *Peromyscus guardia harbisoni*, *Oryzomys nelsoni* y *Peromyscus maniculatus cineritius* respectivamente (Courchamp, 2003; Harper y Cabrera, 2010; Aguirre-Muñoz, 2011; Bastos *et al.*, 2011).

Son vectores de múltiples enfermedades, como angiostrongilosis (*Angiostrongylus costariensis*), chagas (*Trypanosoma cruzi*), esquistosomiasis (*Schistoma mansoni*), leptosporosis (*Lectospira*), peste (*Yersenia pestis*), salmonela (*Salmonella*), triquinosis (*Trichinella spiralis*), tifus (*Rickettsia*), toxoplasmosis (*Toxoplasma gondii*) y virus como *Bunyavirus*, *Hantavirus* y *Phlebovirus* (Aplin *et al.*, 2011; Calmet *et al.*, 2001; Banks y Smith, 2015).

2.3 *Mus musculus*

Mus musculus, conocido como ratón casero, se caracteriza por ser pequeño, inconspicuo, con dentición no especializada y hábitos nocturnos (Boursot *et al.*, 1996). Se origina en la meseta iraní y presenta al menos tres linajes distintivos: *M. musculus musculus*, *M. musculus domesticus* y *M. musculus castaneus*, los cuales divergieron hace cien mil años (Boursot *et al.*, 1996). El comensalismo que establecen con el hombre ha sido diferente para las tres subespecies, evolucionando de forma independiente: *M. musculus musculus* llegó a Europa central y oriental hace 3000 años, mientras que *M. musculus domesticus* se encuentra en el oeste de Europa y llegó a América, África y Australia, asociado con las invasiones que tuvieron lugar a partir del siglo XV; por su parte, *M. musculus castaneus* se distribuye en el sur de Asia (Jing *et al.*, 2014; Lippens *et al.*, 2017). Es una especie globalmente distribuida que se caracteriza por tolerar una gran diversidad de condiciones ambientales, y ocupa un extraordinario número de islas oceánicas (Gabriel *et al.*, 2015). Su alta capacidad de prosperar en nuevos ambientes se debe a sus hábitos de alimentación omnívoros con tendencia a la carnivoría, pues consume semillas, brotes, frutos, inflorescencias e invertebrados terrestres, principalmente lepidópteros y coleópteros (Miller y Webb, 2001; Shiels *et al.*, 2013). A nivel mundial, las aves más afectadas han sido los petreles de tormenta —*Garrodia nereis* (en las Antipodas), *Pelagodroma marina* (Islas Salvajes y Archipiélago Madeira), *Oceanodroma homochroa* (Los Farallones), *Holobaena caerulea* (Isla Marión), *Nesofregetta fuliginosa* (Islas Polinesias) —, pues *M. musculus* consume sus huevos y polluelos, lo que provoca extinciones locales (Campos y Granadeiro, 1999; Angel, 2009).

A pesar de que esta especie se considera un organismo modelo, excelente para estudios evolutivos, ya que su genoma fue uno de los primeros en ser secuenciados en su totalidad; se conoce poco sobre su filogeografía y genética de poblaciones (Hardouin *et al.*, 2015).

Existen diversos estudios sobre genética de *Rattus rattus* y *Mus musculus*, en los que se han determinado varios niveles de diversidad y estructura genética tanto en zonas continentales (Gardner-Santana *et al.*, 2009; Bastos *et al.*, 2011; Jones *et al.*, 2011; Konecny *et al.*, 2013; Varudkar y RamaKrishnan., 2015; Mangombi *et al.*, 2016) como en islas (Abdelkrim *et al.*, 2005, 2007, 2010; Babiker y Tautz, 2015; Brouat *et al.*, 2014;). También se han analizado aspectos filogeográficos, con lo que se han podido determinar sus rutas de invasión (Boursot *et al.*, 1996; Förster *et al.*, 2009; Bonhomme *et al.*, 2010; Hardouin *et al.*, 2010; Aplin *et al.*, 2011; Lack *et al.*, 2013; López *et al.*, 2013; Jing *et al.*, 2014; Gabriel *et al.*, 2015; Hardouin *et al.*, 2015; Harr *et al.*, 2016; King, 2016). Sin embargo, existen pocos estudios genéticos de estas especies en relación al número de islas que han colonizado por lo que su dinámica invasiva es parcialmente entendida, a pesar del problema grave que representan en términos de extinción de especies, transmisión de enfermedades y efectos negativos sobre ecosistemas.

3. Justificación

Ante las graves consecuencias ecológicas y antropogénicas ocasionadas por la introducción de especies, se ha incrementado la preocupación sobre cómo prevenir futuras introducciones y/o mitigar el impacto ocasionado por éstas, así como qué estrategias de control deben realizarse. Sin embargo, la toma de acciones en uno u otro sentido requiere de una fuerte base científica. Entender el proceso global de invasión, sus fuerzas evolutivas y los mecanismos ecológicos que actúan antes, durante y después de una invasión son herramientas fundamentales en la toma de decisiones. Para ello, la genética de poblaciones de especies invasoras, particularmente en islas, permite trazar la demografía histórica (Ficetola *et al.*, 2008), conocer la diferenciación génica entre poblaciones al interior de la islas, así como su conectividad (Abdelkrim *et al.*, 2005, Loiseau *et al.*, 2008, Vázquez-Domínguez *et al.*, 2012), además de evaluar el efecto que tiene la entrada continua de propágulos (como sucede comúnmente con estos roedores) (Gabriel *et al.*, 2015). Todo ello permite comprender la dinámica evolutiva y poblacional de los nuevos colonos (Loiseau *et al.*, 2008), así como estudiar diversos escenarios de invasión biológica, para finalmente establecer medidas de control biológico adecuadas.

Existen algunos estudios sobre especies de fauna invasoras en islas, sobre todo en términos de su ecología e impactos adversos, pero en mucho menor medida sobre aspectos genéticos.

Específicamente para Isla Cozumel, existe un trabajo previo sobre la serpiente *Boa constrictor* (Vázquez-Domínguez *et al.*, 2012), sin embargo, no hay ningún estudio genético realizado con las dos especies de roedores invasores en la isla, *R. rattus* y *M. musculus*.

El caso particular de *M. musculus* y *R. rattus* abre la oportunidad de estudiar a largo plazo y de forma comparada los procesos de adaptación a diferentes ambientes, dado que han podido colonizar todos los biomas del planeta. Así mismo, aporta información clave sobre el proceso de invasión, el origen y evolución del mismo.

4. Objetivos

El objetivo general de este trabajo es evaluar la estructura y diversidad genética poblacional de las especies de roedores invasores *Mus musculus* y *Rattus rattus* en Isla Cozumel, Quintana Roo, México. Los objetivos específicos derivados del anterior son los siguientes: Caracterizar los niveles de diversidad genética de las poblaciones en Isla Cozumel; caracterizar la estructura y diferenciación genética de las poblaciones y evaluar si dicha estructuración está asociada a las zonas transformadas y urbanizadas de la isla y proponer en base a ello estrategias de manejo para estas dos especies invasoras.

5. Hipótesis

Para este estudio se formularon las siguientes hipótesis:

- Dado que *M. musculus* y *R. rattus* son especies comensales de humanos su distribución estará asociada a zonas urbanizadas y con hábitats transformados.
- Debido a que las especies introducidas se ven sometidas al efecto fundador y cuello de botella, se espera encontrar una diversidad genética de baja a moderada.
- Debido a que las áreas urbanas están caracterizadas por una alta fragmentación del hábitat, podemos esperar poblaciones genéticamente estructuradas por elementos del paisaje urbano.
- Dada la biología de estos roedores, su sistema social, su talla y capacidad de dispersión, esperamos encontrar mayor estructura en *M. musculus* que en *R. rattus*. Y por ende *M. musculus*, presentará menor flujo génico que las poblaciones de *R. rattus*.

6. Materiales y métodos

6.1 Trabajo de campo

6.1.1 Área de estudio. Isla Cozumel (“Tierra de golondrinas”, en maya) se localiza en el Caribe mexicano, a una distancia de 17.5 km del continente. La isla es de origen kárstico, la cual se originó en el Pleistoceno por lo que el suelo es de piedra caliza coralina y arenosa (Trejo, 2014). Presenta una elevación promedio de 5 msnm; su escaso relieve fue modificado por los cambios en el nivel del mar característicos del Holoceno (Muckelbauer, 1990). Es la tercera isla mexicana de mayor tamaño con una superficie de aproximadamente 478 km² y de forma alargada. De acuerdo a Cuarón (2009) la temperatura promedio anual en la isla es de 25.5°C y su precipitación anual de 1505 mm. Presenta dos lagunas costeras, una al norte y otra al sur de la isla, que son de vital importancia al no existir cuerpos de agua dulce permanentes. Isla Cozumel es un área de conservación prioritaria a nivel mundial que a la fecha conserva alrededor del 75% de su vegetación nativa (Figura1), la cual puede clasificarse como bosque tropical siempre verde, bosque tropical subcaducifolio, bosque de palma, manglares, humedales y vegetación halófila de dunas costeras. Es la isla mexicana con mayor número de taxa de fauna endémicos -31 taxa- de los cuales tres son roedores *Peromyscus leucopus*, *Reithrodontomys spectabilis* y *Oryzomys couesi cozumelae* (Cuarón, 2009; Aguirre-Muñoz y Samaniego-Herrera, 2016). Para fines de conservación se han establecido dos áreas protegidas terrestres, el Refugio Estatal de Flora y Fauna Isla Cozumel, y la Reserva Estatal Selvas y Humedales de Cozumel, y una marina, el Parque Nacional Arrecifal de Cozumel (Sotomayor, 2009).

A pesar de dichos esfuerzos para su conservación, es la segunda isla mexicana más poblada y es también uno de los principales destinos turísticos y el principal Puerto del Caribe (Trejo, 2014), lo que ha favorecido su urbanización y la fragmentación del hábitat. Como consecuencia animales como gatos y perros (muchos de los cuales se convierten en ferales), la rata negra (*Rattus rattus*), el ratón doméstico o blanco (*Mus musculus*) y la boa (*Boa constrictor*), entre otros, han sido constantemente introducidos a la isla (Cuarón, 2009). Todas estas especies invasoras, con poblaciones establecidas en la isla, constituyen una enorme amenaza para la fauna nativa.

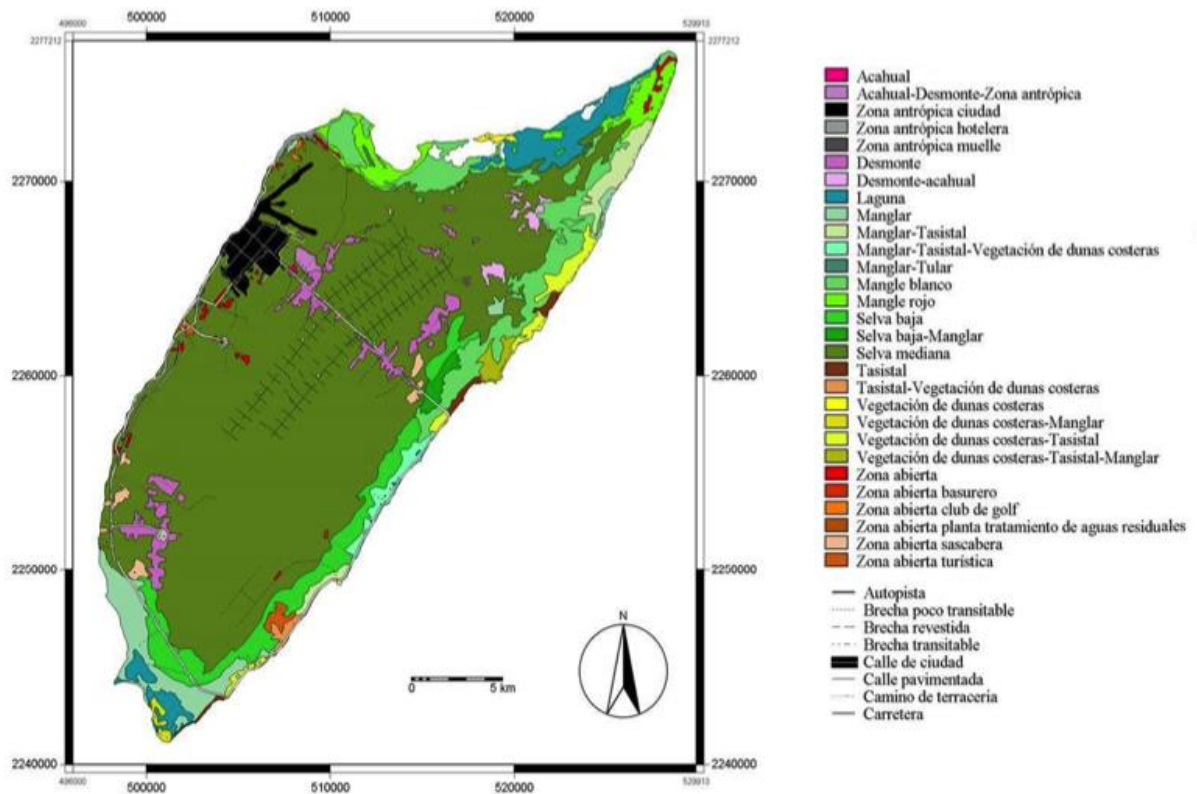


Figura 1. Tipos de vegetación y zonas de impacto antropogénico en Isla Cozumel, Quintana Roo, México. Modificado de Romero-Nájera, 2004.

6.1.2 Muestreo. El muestreo se realizó principalmente en la zona urbana San Miguel Cozumel, colocando trampas en las colonias 10 abril, Centro, Colonos Cuzamil, Emiliano Zapata, Flamings, Independencia, Juan Bautista de la Vega, Ricardo Flores Magón, San Gervasio, San Miguel I, San Miguel II y Zona Industrial. Adicionalmente se colocaron trampas en El Cedral, Isla de la Pasión, KM 11 (Rancho Los gatos), Relleno Sanitario, Punta sur y Zona hotelera Norte (Rancho Chichihualco, Restaurant Punta Langosta). Se intentó negociar reiteradamente el muestreo de las Zona Hotelera Norte, Zona Hotelera Sur y la Zona Restaurantera Este, pero nuestra petición fue denegada (Figura 2).

La captura de individuos se llevó a cabo de agosto a septiembre de 2015, mediante un trapeo de remoción dirigido utilizando trampas Sherman (23x7.5x9 cm.). Dado que el muestreo se realizó principalmente en casas, negocios y propiedades privadas el número de trampas por punto de muestreo dependió de las dimensiones de cada espacio (Anexo1). Las trampas se colocaron con una separación de 10 m aprox. en espacios abiertos y en puntos con alta probabilidad de captura, es decir, alineadas a los muros o caminos, cerca de construcciones o bien donde hubiese evidencia de

excretas. Las trampas permanecieron activas por tres noches generando un total de 3962 horas-trampa. Las trampas se cebaron con avena, crema de cacahuete y extracto de vainilla. Diariamente fueron recebadas, así como remplazadas en caso de tener captura, para mantener el esfuerzo de muestreo. Los individuos colectados fueron identificados a nivel de especie, se sexaron y se les tomaron datos de peso y medidas morfométricas estándar (Permiso de colecta SEMARNAT: FAUT0168).

Todos los especímenes fueron sacrificados utilizando una cámara anestésica con éter etílico, método de sacrificio permitido por la Norma Oficial Mexicana NOM-O62-ZOO-1999 de "Especificaciones técnicas para la producción, cuidado y uso de los animales de laboratorio". *Post mortem* se realizó la toma de tejido que fue conservado en etanol al 95%; en algunos casos se obtuvo muestra de hueso (con los animales atropellados), las cuales fueron almacenadas en bolsas de papel encerado y se mantuvieron en seco a 4°C. En dos casos se capturaron hembras preñadas, cuyos embriones fueron conservados en etanol al 95%.

6.2 Trabajo de laboratorio

6.2.1 Extracción de DNA y estandarización de PCR. La extracción de ADN se realizó tanto de tejido fresco como de hueso. En ambos casos se utilizó el protocolo modificado (Anexo 2) del kit Genomic DNA TissueMiniPrep (ZimoResearch®). La integridad del DNA extraído fue visualizada mediante electroforesis en geles de agarosa al 1% teñidos con Gel Red. La pureza y calidad de la extracción se cuantificó y verificó también con nanodrop (Thermocientific).

Para cada una de las especies se estandarizaron 10 microsatélites: para *R. rattus* se eligieron ocho microsatélites específicos: Rr14, Rr17, Rr21, Rr22, Rr67, Rr68, Rr107 y Rr114 (Louise *et al.*, 2008), mientras que otros dos (D16Rat81, D5Rat83; Jacob, 1995), fueron diseñados originalmente para *R. norvegicus* pero fueron probados previamente en varios estudios realizados con nuestra especie. Para *M. musculus* se utilizaron los microsatélites específicos D5Mit149, D6Mit309, D9Mit54, D13Mit61, D15Mit98, EG22992, PP4A02, PP7B08, PP10A02 y PP10E08 (Dietrich *et al.*, 1992; Babiker y Tautz., 2015; Hardouin *et al.*, 2015).

La amplificación de los microsatélites se realizó por medio de reacciones en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) en volúmenes de 8 µl, utilizando Taq DNA Polimerase Recombinant Vivantis®. Todas las reacciones se realizaron con una temperatura de alineamiento de 60°C con excepción de los microsatélites D16Rat81 y D5Rat83, cuya temperatura de alineamiento fue de 55 y 64 °C, respectivamente. Las reacciones se estandarizaron con variaciones en la concentración de MgCl₂ y la adición de BSA (Cuadros 2 y 3). Para cada serie de PCR se incluyó un

control negativo de agua destilada grado molecular en lugar de ADN. Los productos de PCR fueron visualizados en geles de agarosa al 1.5%.

Cuadro 2. Condiciones de reacción requeridas para la amplificación de 10 microsatélites de *R. rattus*

Locus	MgCl ₂ (mM)	dNTPs (mM)	Primer (Mm)	BSA	T. alineamiento (°C)
Rr14	3.0	0.4	0.2	-	60
Rr17	2.5	0.4	0.2	-	60
Rr21	3.5	0.4	0.2	-	60
Rr22	3.5	0.4	0.2	-	60
Rr67	2.5	0.4	0.2	-	60
Rr68	5.0	0.4	0.2	-	60
Rr107	3.5	0.4	0.2	-	60
Rr114	3.0	0.4	0.2	-	60
D16Rat81	3.5	0.2	0.2	2%	55
D5Rat83	3.5	0.2	0.2	2%	64

Cuadro 3. Condiciones de reacción para la amplificación de 10 microsatélites de *M. musculus*

Locus	MgCl ₂ (mM)	dNTPs (mM)	Primer (Mm)	BSA	T. alineamiento (°C)
D5Mit149	2.0	0.4	0.25	-	60
D6Mit309	3.0	0.4	0.25	-	60
D9Mit54	4.0	0.4	0.25	2%	60
D13Mit61	3.0	0.4	0.25	2%	60
D15Mit98	3.0	0.4	0.25	-	60
EG22992	2.0	0.4	0.25	-	60
PP4A02	2.0	0.4	0.25	-	60
PP7B08	2.0	0.4	0.25	-	60
PP10A02	2.0	0.4	0.25	2%	60
PP10E08	2.0	0.4	0.25	-	60

6.2.2 *Genotipificación.* Los productos de PCR obtenidos fueron secuenciados con el servicio de análisis de fragmentos de la Universidad de Illinois, EUA, donde utilizan un secuenciador capilar AbiPrism 3730xl Analyzer. Durante la secuenciación se utilizó el marcador de peso molecular ROX500 Size Standard. Se enviaron reacciones multiplex de tres muestras por pozo. Para llevar a cabo multiplex se tomaron en cuenta dos factores: las dos tinciones fluorescentes diferentes HEX y FAM de los microsatélites, y el tamaño reportado de los diferentes alelos.

La lectura de los cromatogramas se realizó con el programa GeneMarker v2.6.7 (SoftGenetics), tomando como base el tamaño de los alelos reportados en la literatura, y que el pico del alelo sobrepasara el marcador de peso molecular. Los valores obtenidos y el redondeo fueron establecidos de acuerdo a si eran di-, bi-di- o tetra-nucleótidos, que considera el mayor y el menor valor obtenidos y deja una separación mínima entre alelos de dos pares de bases en el caso de ser bi o bi-di nucleótidos, de cuatro en caso de ser tetranucleótidos, y así sucesivamente hasta llegar a los hexanucleótidos.

6.3 Análisis genéticos

6.3.1 Definición de grupos genéticos. Para poder determinar el número de grupos genéticos dado un muestreo espacialmente continuo, se utilizó la paquetería de R Geneland, un método de agrupamiento en el que los individuos, y no las poblaciones, funcionan como unidades operativas de estudio (Guillot *et al.*, 2008). Geneland utiliza un modelo estadístico bayesiano espacial —Cadenas de Markov Montecarlo y teselaciones de Poisson-Voronoi— para determinar discontinuidades genéticas en un dominio espacial continuo, utilizando los genotipos georreferenciados de cada individuo (Guillot *et al.*, 2005). El modelo supone poblaciones en equilibrio, distribuidas al azar y con frecuencias alélicas no correlacionadas. Para *R. rattus* se probó un número de grupos (K) entre dos y 10 y con base en estos primeros análisis se determinó que el rango adecuado era de dos a tres; se realizaron 30 corridas independientes de 1,000,000 de interacciones de Cadenas de Markov y 10,000 de burning. La medida de incertidumbre en las coordenadas fue de 30 m, dada la baja dispersión de *R. rattus* en zonas urbanas (Gardner-Santana *et al.*, 2009). Para el caso de *M. musculus* se probó un número de K =entre dos y 10 para delimitar el rango adecuado de análisis, el cual fue de dos a cuatro; se realizaron 30 corridas independientes con 20 m de incertidumbre, basado en el ámbito hogareño reportado por Dean *et al.* (2006); los análisis se realizaron con 10,000,000 interacciones y 10,000 de burning.

6.3.2 Alelos nulos y stuttering. Cuando se observa un déficit de heterócigos con respecto a los valores esperados de Hardy-Weinberg se puede suponer la presencia de alelos nulos, es decir, heterócigos aparentemente homócigos al momento de leer los alelos (Brookfield, 1996). Ello se debe a mutaciones en las regiones de unión de los primers, lo que impide el alineamiento entre el primer y la hebra templada durante la PCR (Callen *et al.*, 1993; Dakin y Avise, 2004; Van Oosterhoud *et al.*, 2004), impidiendo la amplificación de dicho alelo (Falush *et al.*, 2007). Con el software Microchecker (Applied Bioscience) se hizo una prueba para alelos nulos y stuttering, considerando a todos los

individuos como una sola población. Posteriormente, con base en los grupos genéticos (ver Resultados) se realizó el mismo análisis para cada uno de éstos. Tanto para la población en conjunto como para los grupos genéticos se analizó cada locus por separado, con un intervalo de confianza del 95% y con 10,000 aleatorizaciones.

6.3.3 Equilibrio de Hardy-Weinberg y desequilibrio de ligamiento. Se efectuó una prueba exacta Hardy-Weinberg (HW) con el programa Genepop v4.0 (Rousset, 2008) el cual utiliza el test exacto de Fisher bajo el método de cadenas de Markov Monte Carlo por el número de loci con que se trabajó (Morgan, 2009). Se determinó como hipótesis nula un déficit de heterocigos. También se realizó una prueba de desequilibrio de ligamiento para todas las combinaciones de loci posibles, asumiendo como hipótesis nula que los genotipos de cada locus son independientes. El ligamiento se refiere a la asociación física y funcional de genes que se encuentran en el mismo cromosoma, de manera que forman una unidad al momento de la segregación. Cuando hay desequilibrio de ligamiento los alelos segregan azarosamente respecto a los diferentes loci (Futuyma, 2013). Para probar la significancia estadística en ambos análisis se utilizó una corrección secuencial de Bonferroni para comparaciones múltiples, la cual se realiza cuando se llevan a cabo pruebas de hipótesis simultáneas pero independientes. Las comparaciones múltiples aumentan la probabilidad de cometer errores estadísticos tipo I, lo que aumenta la probabilidad de rechazar una hipótesis nula cuando en realidad es verdadera (López-González y Márquez-Linares, 2004).

6.3.4 Diversidad genética. Se evaluó la diversidad genética para cada grupo genético y para toda la población con el programa Genalex v6.501 (Peakall y Smouse, 2012). Se estimó el número de alelos observados (N_a), el número de alelos efectivos (N_e), la heterocigosidad observada (H_o), heterocigosidad esperada (H_e) y heterocigosidad de Nei (H_{NEI}), así como el índice de fijación (F). El número efectivo de alelos es el número de alelos igualmente frecuentes que se necesitaría para tener el nivel de diversidad genética dado, y corresponde al inverso de la frecuencia de homocigos esperada en una población (McDonald, 2008). La heterocigosidad de Nei es una corrección de la heterocigosidad esperada que se aplica cuando el tamaño de muestra es pequeño (Nei y Roychoudhury, 1974). El índice de fijación describe la distribución de los genotipos dentro de las poblaciones y la desviación existente respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg (Eguiarte *et al.*, 2015).

6.3.5 *Diferenciación alélica y genotípica.* Para evaluar la diferenciación alélica y la diferenciación genotípica se utilizó el programa Genepop v4.0. En dicho análisis se asume que la distribución alélica y genotípica es igual en todas las poblaciones. Para obtener los valores probabilísticos se utilizaron dos pruebas, el test exacto de Fisher, prueba no paramétrica para diferenciación alélica (Raymond y Rousset, 1995), y una prueba de G para diferenciación genotípica (Goudet *et al.* 1996). Los análisis se realizaron por grupos genéticos pareados para cada locus y para todos los loci; la significancia se determinó con una corrección secuencial de Bonferroni.

6.3.6 *Estructura y diferenciación genética* Un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) permite evaluar la estructura a diferentes niveles jerárquicos, es decir, cómo se distribuye la variación genética dentro de los individuos, entre individuos dentro de las poblaciones y entre las poblaciones. Se realizó un AMOVA en el programa Arlequin v3.1. (Excoffier *et al.*, 2005) con 300,000 permutaciones. Los análisis se hicieron usando dos estimadores: F_{ST} y R_{ST} . Se reconocen dos modelos mutacionales, de alelos infinitos (IAM) y de mutación paso a paso (SMM). El IAM postula que cada mutación produce alelos únicos, de manera que el número de cambios posibles es infinito. Por su parte, el SMM se basa en el tamaño inicial del alelo y asume que una mutación solo puede ocurrir a un estado adyacente anterior o posterior, lo que puede generar estados alélicos presentes previamente en la población (Hedrick, 2011). F_{ST} se basa en la presencia de diferentes alelos entre las poblaciones y asume un modelo de mutación IAM; se considera apropiado cuando se trabaja con muestras pequeñas o pocos loci, sin embargo, es altamente sensible a altos polimorfismos los cuales pueden dar menor validez al estadístico al subestimar la diferenciación genética. Por su parte, R_{ST} se fundamenta en la varianza del tamaño de los alelos y ocupa un modelo de mutación paso a paso (SMM), por lo que es considerado un estimador más apropiado para microsatélites. R_{ST} es independiente de la tasa de mutación; sin embargo, se ve afectado por el tamaño de muestra (Gaggiotti *et al.*, 1999; Balloux y Lugon-Moulin, 2002; Meirmans y Hedrick, 2011).

Como otra medida de diferenciación, basada en genotipos, se realizó un análisis factorial de correspondencia en Genetix 4.05.02 (Berkhir *et al.*, 2004), el cual describe la asociación de variables cualitativas a través de matrices de contingencia. Con base en la matriz de genotipos, los individuos son representados en una nube de puntos en el hiperespacio cuyas dimensiones están dadas por el número de alelos existentes (Berkhir *et al.*, 2004). Se analizó también la estructura entre grupos genéticos pareados, con Genetix, empleando como estimador G_{st} . También se utilizaron F_{st} y R_{st} en comparaciones pareadas, pero en este caso con Arlequin. Los análisis entre poblaciones pareadas permiten contrastar las similitudes y diferencias entre poblaciones a través de sus distancias genéticas, asumiendo como hipótesis nula la no diferenciación entre las poblaciones (Excoffier *et al.*, 2005). G_{st} es el análogo multialélico de F_{st} , por lo que también es sensible a altas tasas de mutación

(Heller y Siegismund, 2009; Ryman y Leimar, 2009; Meirmans y Hedrick, 2011). Sin embargo, considera poblaciones finitas, además de descomponer la heterocigocidad total en los factores dentro y entre las poblaciones (Nei, 1986).

6.3.7 Relaciones de parentesco y tamaño efectivo. Se realizó un análisis de parentesco entre los grupos genéticos identificados y considerando a Isla Cozumel como una sola población, con el programa ML-RELATE (Kalinowski *et al.*, 2006), basado en máxima verosimilitud. El análisis de parentesco permite identificar las relaciones genealógicas más probables entre los individuos analizados, mediante la probabilidad de que dos individuos compartan cero, uno o dos alelos idénticos por descendencia (Blouin, 2003). En el caso de *M. musculus* el modelo se calibró con la información de los embriones.

Conocer el tamaño efectivo de las poblaciones (N_e) ayuda a predecir la tasa de pérdida de variación genética neutral, la tasa de fijación de alelos tanto favorables como deletéreos, así como el nivel de endogamia (England *et al.*, 2005). Para establecer el número efectivo de reproductores de la población se utilizó el programa Ne estimator (Do *et al.*, 2014). Se aplicó el método de desequilibrio de ligamiento con apareamientos al azar, descartando los alelos raros menores a 0.05 de frecuencia. Este modelo asume la asociación no aleatoria entre alelos de diferentes loci, la cual es generada por deriva génica, para lo cual asume poblaciones aisladas con tamaño efectivo constante (Nomura, 2008). Se aplicó una corrección de Jackknife para evitar el sesgo que se genera al sobrestimar el número de comparaciones independientes en función de la media de las frecuencias alélicas, ya que los loci no son totalmente independientes. (Waples y Do, 2008). Y con el valor obtenido se estimó el tamaño efectivo de los tres grupos genéticos en relación al tamaño de muestra analizado para cada grupo, utilizando el cociente N/N_e .

6.3.8 Migración. Se utilizó un estimador indirecto de flujo génico (Nm) a partir de las diferencias alélicas en las poblaciones. Este modelo asume un tamaño poblacional y tasas de migración constantes, en ambos sentidos de manera simétrica (Wilson y Rannala, 2003). Dado nuestro tamaño muestral, para este cálculo se utilizaron los estimados F_{ST} que funcionan mejor cuando se tiene un tamaño de muestra pequeño (Gaggiotti *et al.*, 1999). Se utilizó la fórmula $4Nm = (1/F_{ST}) - 1$. El análisis se llevó a cabo considerando los grupos genéticos identificados, así como considerando de manera separada a hembras y machos para determinar si el flujo difiere entre sexos.

Adicionalmente, se estimó la tasa de migración y el sentido de ésta con un método Bayesiano con el programa Bayesass (Wilson y Rannala, 2003). Este método asume apareamientos al azar, equilibrio de ligamiento y bajos niveles de migración, de tal forma que la proporción de migrantes no excede el tercio de la población total. Se lleva a cabo mediante la asignación de fuentes de origen

potencial a los individuos, basada en los genotipos de cada uno, y sus probabilidades posteriores son evaluadas mediante cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) (Wilson y Rannala, 2003; Meirmans, 2014). Se utilizaron 5,000,000 interacciones, un burnin de 30,000 y una frecuencia de muestreo de 2,000. Los valores de delta se fueron ajustando de tal forma que el número de cambios aceptados de M (tasa de migración), F (coeficiente de endogamia) y P (frecuencias alélicas de la subpoblación) estuvieran en un rango entre el 40 y 60% de las interacciones: tras varias pruebas se decidió ocupar una delta de 0.25 en *R. rattus* y de 0.20 en *M. musculus*. Para evaluar la convergencia de las cadenas se utilizó el método de Faubet *et al.* (2007), bajo el cual se calcula la desviación bayesiana con base en las probabilidades posteriores de que cierto genotipo sea posible bajo la tasa de migración ancestral, y la probabilidad posterior de asignación dada la misma tasa de migración.

6.3.9 Cuello de botella Como resultado de un cuello de botella las poblaciones experimentan una pérdida drástica de variación genética, un aumento en la tasa de endogamia, la fijación de alelos deletéreos y una alta estocasticidad demográfica, por lo cual el potencial adaptativo se ve mermado (Cornuet y Luikart, 1996; Luikart *et al.* 1998a). Evaluar si existen señales de cuello de botella en especies invasoras permite estimar la magnitud y el patrón de cambio genético como resultado, entre otras cosas, del proceso de colonización (Cornuet y Luikart, 1996). Cuando una población pasa por un cuello de botella, la diversidad alélica decrece rápidamente, debido a que los alelos que se pierden son principalmente aquellos que se encuentran en bajas frecuencias. Por tanto, tanto, después de un cuello de botella, una alta proporción de loci exhiben deficiencia alélica pero la heterocigosidad no necesariamente disminuye (Cornuet y Luikart, 1996).

Los análisis de cuello de botella asumen que los loci son neutrales, es decir presentan un equilibrio mutación-deriva. Para evaluar cuellos de botella recientes se utilizó el método gráfico cualitativo propuesto por Luikart y Cornuet (1998), el cual se basa en graficar la proporción de alelos en función de clases de frecuencias alélicas, cuyo rango va de cero a uno. Bajo este método, una población sin señal de cuello de botella debe presentar una distribución en forma de L, es decir un mayor número de alelos en clases bajas, mientras que aquéllas que atraviesan un cuello de botella presentan una distribución sesgada hacia las clases intermedias. Adicionalmente, para evaluar señal de cuello de botella ancestral, se utilizó el programa Bottleneck (Cornuet y Luikart, 1996) el cual relaciona el número de alelos con tres modelos de mutación diferentes: alelos infinitos (IAM), mutación paso a paso (SMM) y modelos mixtos (TPM). Se utilizó el modelo mixto, con dos variantes en las proporciones asignadas: uno con 90% SMM, 10% IAM y 10% de varianza, el segundo 70% SMM y 10% IAM. Se realizaron 100,000 corridas. Para evaluar la significancia de exceso de heterocigos, se utilizó una prueba de Wilcoxon una cola, adecuada cuando se evalúa un número pequeño de loci (Piry *et al.*, 1999).

7. Resultados

Se obtuvo un éxito de captura de 9%. Se capturaron un total de 48 individuos de *R. rattus*, en cuatro localidades de muestreo (Figura 2): en zona urbana (San Miguel Cozumel (colonias: 10 abril, Centro, Independencia, Juan Bautista de la Vega, San Gervasio, San Miguel I, San Miguel II, Rancho los Gatos), 28 individuos), en una zona altamente impactada (Relleno sanitario, nueve individuos), en la frontera entre zona urbana y selva (Colonos Cuzamil, seis individuos) y en selva conservada (El Cedral, cinco individuos). De éstos, 25 fueron machos, 17 hembras y seis fueron individuos no identificados (tres juveniles, tres atropellados). De *M. musculus* se colectaron 59 individuos en seis localidades de muestreo correspondientes a diferentes colonias de la ciudad: en 10 de abril (siete individuos), Centro (cuatro individuos), Emiliano Zapata (cuatro individuos), San Miguel I (18 individuos), San Miguel II (siete individuos), y en una zona con alto impacto antropogénico, el Relleno Sanitario (17 individuos). De éstos, 37 fueron machos, 17 hembras y cinco cuyo sexo no pudo determinarse. Adicionalmente, de *M. musculus* se utilizaron 12 embriones para la calibración de las pruebas de parentesco.

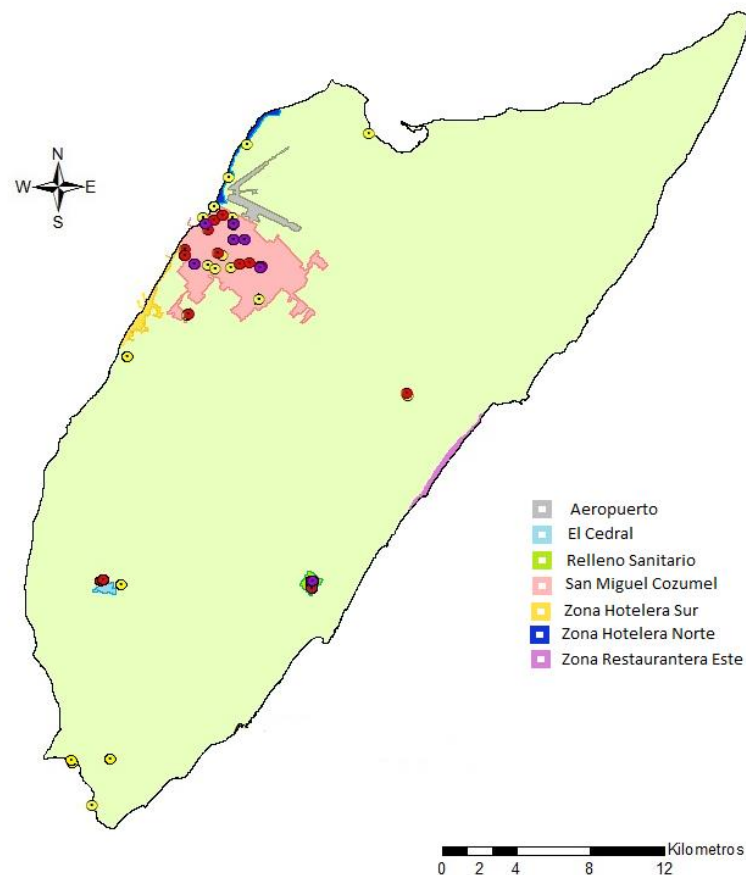


Figura 2. Mapa de isla Cozumel, donde se muestran los puntos de captura de individuos de *Mus musculus* (círculos morados), *Rattus rattus* (rojo) y donde se colocaron trampas pero no se obtuvieron capturas (amarillo).

7.1 *Rattus rattus*

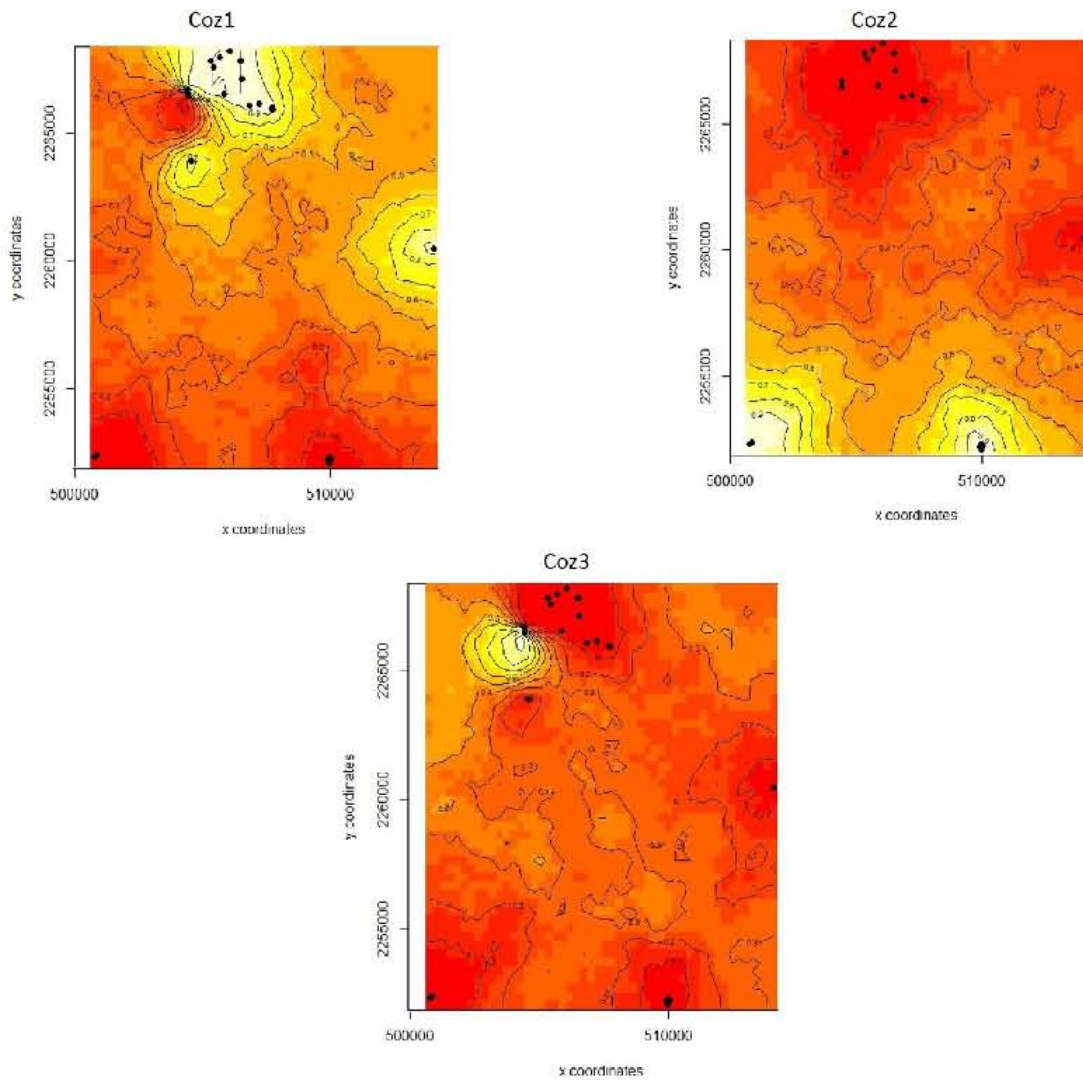
Los análisis genéticos se realizaron únicamente con nueve microsatélites, ya que el microsatélite D5Rat83 no fue informativo, al ser monomórfico para los individuos analizados.

7.1.1 Definición de grupos genéticos. Los resultados de Geneland, mostraron que el número de grupos genéticos fue (k) de tres (Figura 3a). Los individuos asignados a cada grupo genético fueron distribuidos reiteradamente de la misma manera y presentaron valores de pertenencia superiores al 0.8, con excepción de dos individuos asignados al grupo Coz1, cuya probabilidad de pertenencia al grupo fue menor a 0.8 pero superior a 0.5. Los tres grupos genéticos coinciden espacialmente con tres zonas de impacto antropogénico diferencial: Coz1 en la zona totalmente urbanizada (San Miguel Cozumel, 28 individuos); Coz2 en zona impactada inmersa en selva conservada (Relleno Sanitario, El Cedral, 15 individuos) y Coz3 en la frontera entre zona urbana y selva (Zona hotelera, seis individuos). Los análisis subsecuentes se hicieron considerando estos tres grupos genéticos.

El análisis de alelos nulos detectó un déficit de heterocigos en los loci Rr14, Rr17, Rr22, Rr68, Rr107 y Rr114 para la totalidad de la población de *R. rattus* en Cozumel. Al analizar cada grupo genético por separado, solo el locus Rr14 en Coz1 y Coz2 mostró señal de alelos nulos, por lo que los análisis genéticos se hicieron con la totalidad de loci.

7.1.2 Equilibrio de Hardy-Weinberg y Desequilibrio de ligamiento. La prueba de equilibrio de Hardy Weinberg con corrección de Bonferroni fue significativa para los loci Rr14, Rr17, Rr22, Rr68 y Rr107 al considerar la población en conjunto (Cozumel), también lo fue cuando se analizó por grupo genético (Coz1=0.0; Coz2=0.0003, Coz3=0.0122; $P<0.05$). La prueba de desequilibrio de ligamiento no fue significativa para ninguna de las comparaciones entre loci, ni a nivel de grupos genéticos o de Cozumel (Anexo 6a).

a)



b)



Figura 3. a) Probabilidad posterior de asignación a los grupos genéticos de *Rattus rattus* Coz1, Coz2 y Coz3 en Isla Cozumel. Con cada isolecta la probabilidad de pertenencia al grupo genético disminuye 10%. b) Imagen satelital de la frontera entre los grupos Coz1 (arriba en amarillo) y Coz3 (abajo en naranja).

7.1.3 *Diversidad genética y diferenciación alélica.* Nueve de los diez loci amplificados fueron polimórficos. Para los tres grupos genéticos el locus D16Rat81 mostró un exceso de heterócigos además de ser el locus menos variable (dos alelos). El locus Rr14 fue monomórfico en Coz3, aunque presentó ocho y seis alelos en Coz1 y Coz2, respectivamente.

Los valores de diversidad genética globales (Cozumel) mostraron valores de diversidad moderados: $N_a=6.6$ (intervalo: 2.0-14.0), $H_o=0.447$ (0.188-0.708), $H_e=0.595$ (0.291-0.839), $H_{nei}=0.601$ (0.295-0.848), $F=0.233$ (-0.215-0.601). Dichos valores son similares al considerar cada grupo genético: Coz1 presentó valores promedio de $N_a=5.9$, $H_o=0.484$, $H_e=0.581$, $H_{nei}=0.591$, $F=0.140$; con un máximo de 14 alelos por locus (Rr107) y mínimo de dos (D16Rat81); Coz2: $N_a=3.7$, $H_o=0.430$, $H_e=0.472$, $H_{nei}=0.488$, $F=0.116$, con seis (Rr14) a dos alelos por locus (Rr67 y D16Rat81); Coz3: $N_a=2.2$, $H_o=0.289$, $H_e=0.371$, $H_{nei}=0.412$, $F=0.233$, con menor número de alelos por locus (Cuadro 4).

Se encontraron un total de 56 alelos distribuidos a lo largo de nueve loci. Coz1 es el grupo genético con mayor diversidad alélica, con 49 alelos, a diferencia de Coz2 y Coz3, con 32 y 21 alelos respectivamente. En términos de alelos exclusivos, Coz1 contó con 17, mientras que para Coz2 y Coz3 fue mucho menor con cuatro y tres alelos respectivamente. Los tres grupos genéticos comparten entre sí 14 alelos, mientras que Coz1 y Coz2 comparten 15 y Coz3 comparte únicamente tres alelos con Coz1 y ninguno con Coz2 (Figura 4).

Cuadro 4. Valores de diversidad genética de *Rattus rattus* en los grupos genéticos y Cozumel por locus

Grupo genético	Locus	<i>N</i>	<i>Na</i>	<i>Ne</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>H_{NEI}</i>	<i>F</i>
Coz1	R 14	28	8.000	3.834	0.321	0.739	0.753	0.565
	R17	28	7.000	4.115	0.607	0.757	0.771	0.198
	R21	28	6.000	4.737	0.750	0.789	0.803	0.049
	R22	28	4.000	1.590	0.286	0.371	0.378	0.230
	R67	28	3.000	2.323	0.536	0.570	0.580	0.059
	R68	28	3.000	1.612	0.321	0.379	0.386	0.153
	R107	28	14.000	6.506	0.750	0.846	0.862	0.114
	R114	28	6.000	2.246	0.536	0.555	0.565	0.034
	D16Rat81	28	2.000	1.280	0.250	0.219	0.223	-0.143
	Promedio	28	5.889	3.138	0.484	0.581	0.591	0.140
Coz2	R 14	15	6.000	4.167	0.467	0.760	0.786	0.386
	R17	15	5.000	3.125	0.800	0.680	0.703	-0.176
	R21	15	4.000	2.308	0.533	0.567	0.586	0.059
	R22	12	3.000	2.113	0.333	0.527	0.545	0.367
	R67	15	2.000	1.069	0.067	0.064	0.067	-0.034
	R68	15	3.000	1.316	0.000	0.240	0.248	1.000
	R107	15	5.000	2.103	0.667	0.524	0.543	-0.271
	R114	15	3.000	1.867	0.400	0.464	0.480	0.139
	D16Rat81	15	2.000	1.724	0.600	0.420	0.434	-0.429
	Promedio	15	3.667	2.199	0.430	0.472	0.488	0.116
Coz3	R 14	5	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	-
	R17	5	3.000	2.632	0.600	0.620	0.689	0.032
	R21	5	4.000	2.941	1.000	0.660	0.733	-0.515
	R22	5	2.000	1.923	0.000	0.480	0.533	1.000
	R67	5	2.000	1.220	0.200	0.180	0.200	-0.111
	R68	5	2.000	1.471	0.000	0.320	0.356	1.000
	R107	5	2.000	1.724	0.600	0.420	0.467	-0.429
	R114	5	2.000	1.923	0.000	0.480	0.533	1.000
	D16Rat81	5	2.000	1.220	0.200	0.180	0.200	-0.111
	Promedio	5	2.222	1.784	0.289	0.371	0.412	0.233
Cozumel	R 14	48	11.000	6.111	0.333	0.836	0.845	0.601
	R17	48	8.000	4.692	0.667	0.787	0.795	0.153
	R21	48	6.000	4.201	0.708	0.762	0.770	0.070
	R22	48	6.000	1.850	0.271	0.459	0.464	0.410
	R67	48	3.000	1.811	0.354	0.448	0.452	0.209
	R68	48	3.000	1.502	0.188	0.334	0.338	0.439
	R107	48	14.000	6.227	0.708	0.839	0.848	0.156
	R114	48	6.000	2.487	0.438	0.598	0.604	0.268
	D16Rat81	48	2.000	1.411	0.354	0.291	0.295	-0.215
	Promedio	48	6.556	3.366	0.447	0.595	0.601	0.233

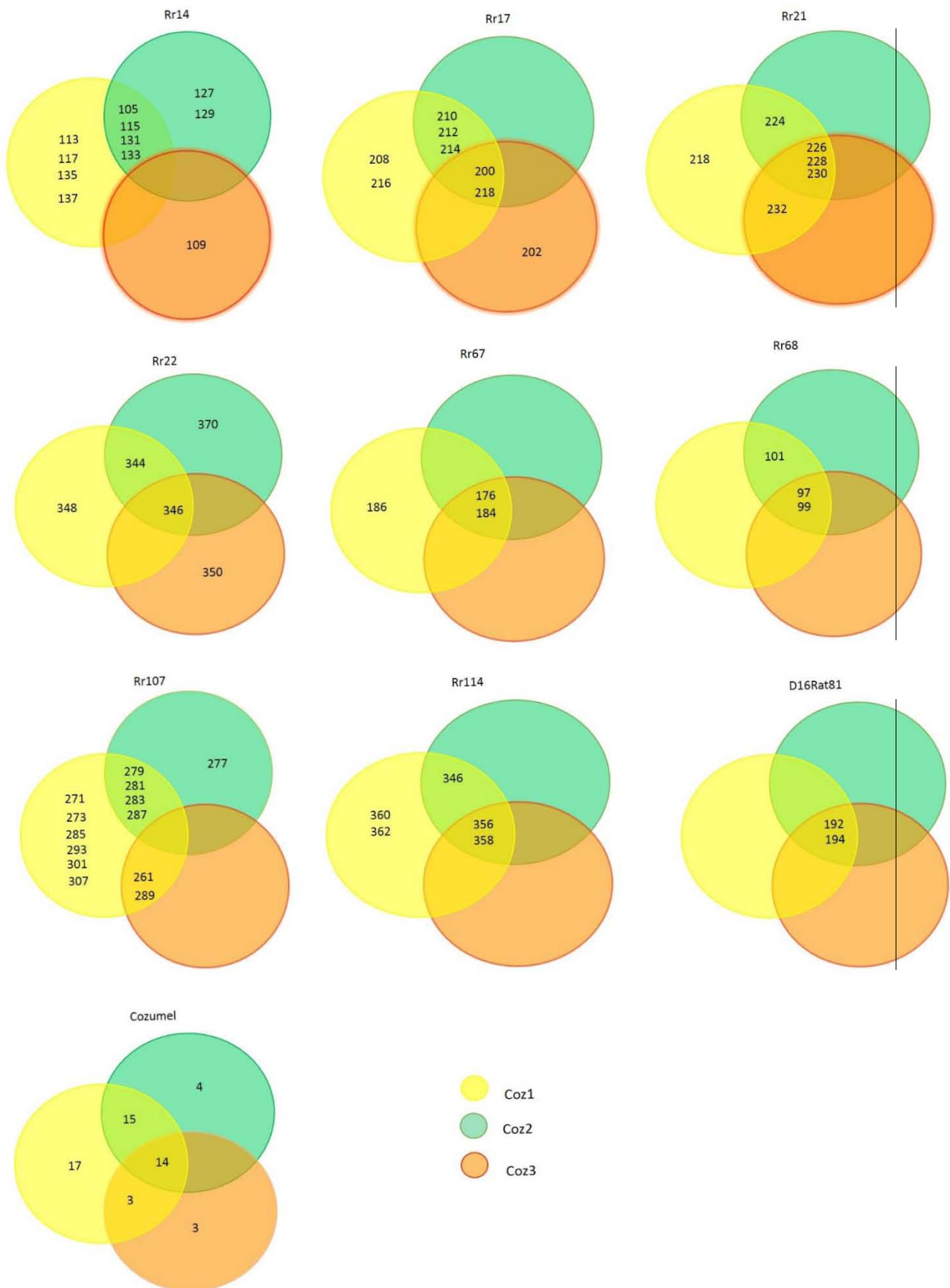


Figura 4. Diagramas de Venn que muestran los alelos exclusivos y compartidos entre los grupos genéticos de *R. rattus*, por locus y considerando todos los loci en conjunto (Cozumel).

7.1.4 Estructura genética y migración. El análisis molecular de varianza (AMOVA) mostró cómo se distribuye el porcentaje de la variación genética. Para el análisis basado en *Fst*, la mayor variación se distribuye dentro de los individuos (68.94%); la variación en las categorías entre poblaciones y de individuos dentro de las poblaciones fue similar, con 15.92% y 15.14%, respectivamente. De igual forma, en los análisis basados en *Rst*, la mayor variación se encontró dentro de los individuos (58.74%), mientras que 28.86% fue entre poblaciones y 12.40% entre los individuos dentro de las poblaciones (Cuadro 5).

Cuadro 5. Distribución de la variación en *R. rattus* con base en los estimadores *Fst* (a) y *Rst* (b).

a)

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componentes de la Varianza	Porcentaje de variación (%)	P
Entre poblaciones	2	30.359	0.46435	15.92	<0.001
Entre individuos dentro de las poblaciones	45	130.204	0.44150	15.14	<0.001
Dentro de los individuos	48	96.500	2.01042	68.94	<0.001
Total	95	257.062	2.91627		

b)

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componentes de la Varianza	Porcentaje de variación (%)	P
Entre poblaciones	2	7529.937	128.26609	28.86	<0.001
Entre individuos dentro de las poblaciones	45	16706.77	55.10996	12.40	<0.001
Dentro de los individuos	48	12530.00	261.04167	58.74	<0.001
Total	95	36766.708	444.41771		

Las comparaciones pareadas de estructura genética entre grupos genéticos con *Fst*, *Rst* y *Gst* fueron muy similares, donde los tres estimadores mostraron valores de moderados a altos. En todas las comparaciones el grupo más diferenciado fue Coz3, lo cual puede ser efecto del tamaño de muestra pequeño. Por el contrario, la diferenciación entre Coz1 y Coz2 es menor (Cuadro 6).

Cuadro 6. Comparaciones pareadas entre grupos genéticos de *R.rattus* con los estimadores *Gst*, *Fst* y *Rst*.

	Coz1-Coz2	Coz1-Coz3	Coz2-Coz3
<i>Gst</i>	0.081	0.241	0.206
<i>Fst</i>	0.107	0.234	0.309
<i>Rst</i>	0.086	0.520	0.496

El análisis factorial de correspondencia (AFC) (Figura 5) mostró tres grupos genéticos bien diferenciados. La nube de puntos que corresponde a Coz3 está más diferenciada que el resto, mientras que la distribución de los puntos de Coz1 y Coz2 es continua. En el AFC el eje 1 explica el 62.50% de la variación.

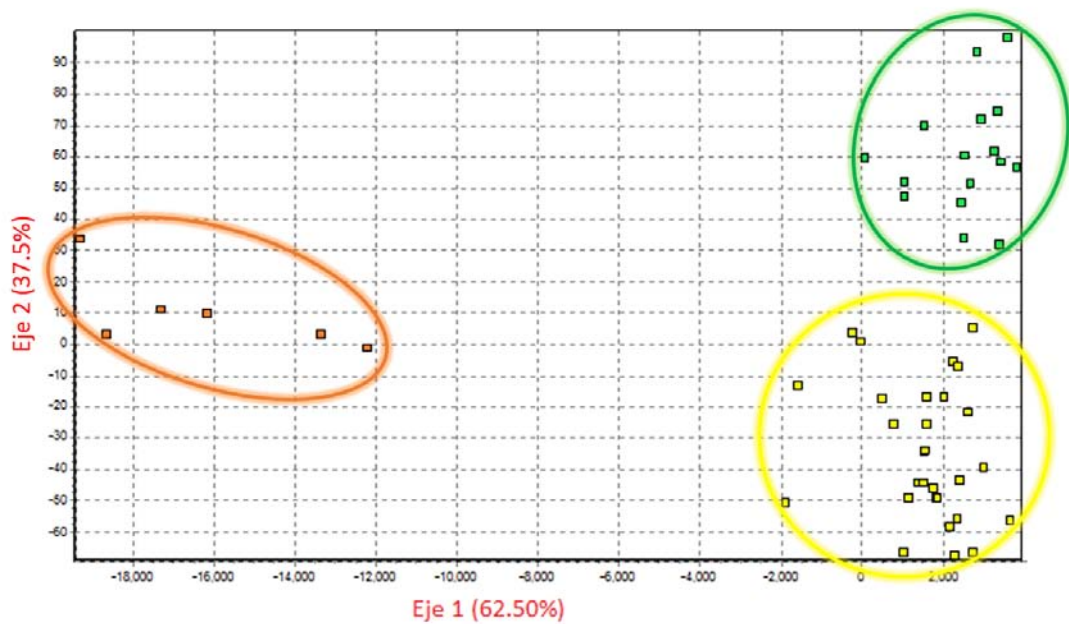


Figura 5. Análisis factorial de correspondencia basado en los genotipos de *R. rattus*, donde se muestra que los dos primeros ejes explican el 100% de la diferenciación. El color de los símbolos se refiere a los grupos genéticos Coz1 (amarillo), Coz2 (verde), Coz3 (naranja).

Los resultados de flujo génico basados en Nm mostraron una tasa de migración mayor a 2 entre los grupos genéticos de Coz1 y Coz2, mientras que la migración entre Coz3 y el resto fue menor a 1 (Figura 6). Al analizar el flujo diferencial entre sexos se encontró un mayor flujo génico en hembras comparado con los machos: el flujo génico entre Coz2 y Coz3 fue muy bajo para ambos sexos, mientras que el flujo de hembras entre Coz3-Coz1 y Coz1-Coz2 fue alto (>2) (Figura 6b). Por otro lado, los análisis bayesianos (Anexo 8a) mostraron que hay un mayor número de migrantes que llegan a Coz1 (0.015) provenientes de Coz2 comparado con el sentido inverso (Coz2 de Coz1; 0.014). Este patrón se mantiene al analizar hembras y machos por separado.

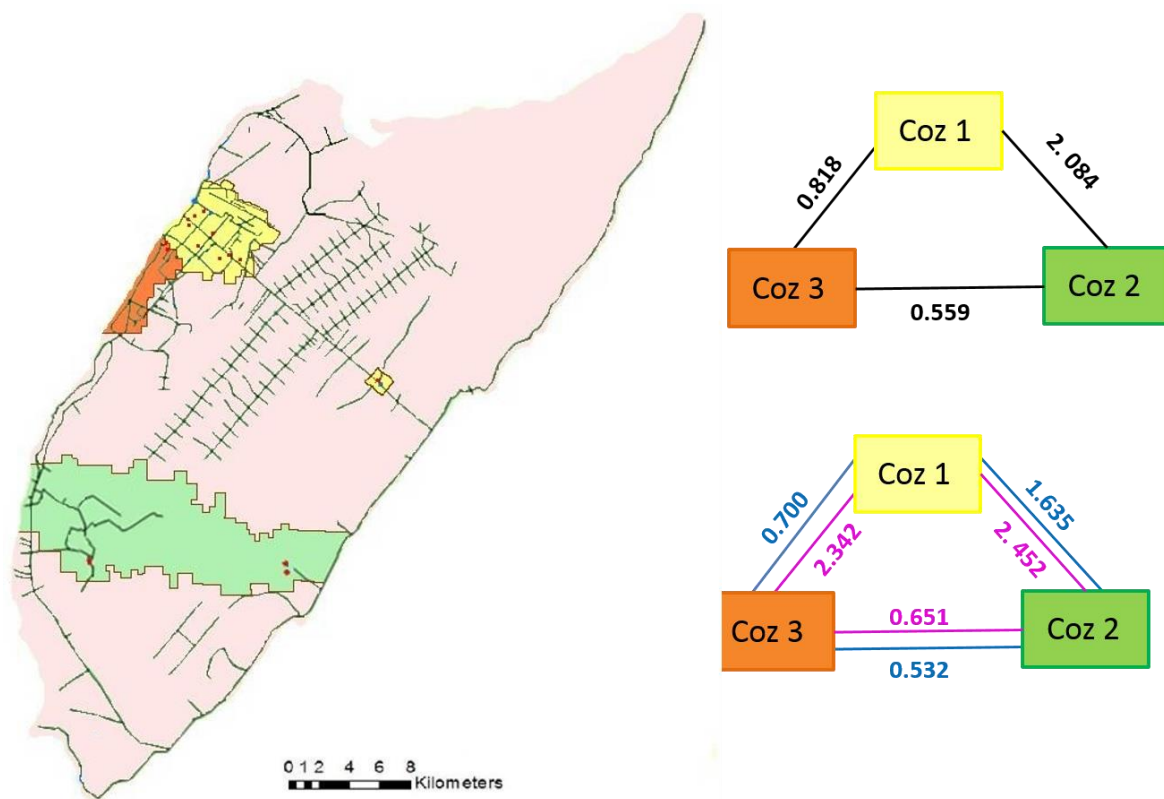


Figura 6. Distribución espacial de los grupos genéticos y el flujo génico (Nm) entre ellos para *R. rattus*, determinado como: tasa de migración global entre los tres grupos genéticos (Líneas de color negro); tasa de migración diferencial de hembras (líneas de color rosa) y machos (azul).

7.1.5 *Relaciones de parentesco, tamaño efectivo y cuello de botella.* En cada grupo genético y en su conjunto, el porcentaje de individuos no relacionados es alto (Cozumel: 83.4%, Coz1: 85%, Coz2: 83.8%, Coz3: 90%). En Coz2 se observó una mayor proporción de individuos con relación padre-hijo (3.8%) respecto a los otros grupos genéticos.

Cuadro 7. Relaciones de parentesco entre individuos de los grupos genéticos Coz1, Coz2, Coz3 y las relaciones globales (Cozumel).

	Coz1	Coz2	Coz3	Cozumel
Padres-Hijos	1.35%	3.8%	0%	1.41%
Hermanos	2.44%	2.85%	10%	3.45%
Medios hermanos	11.14%	9.52%	0%	11.70%
Sin relación	85.05%	83.80%	90%	83.42%

Para Coz1 el cociente del tamaño efectivo fue de 1 ($N_e = 28$), por tanto se considera que el 100% de los individuos se están reproduciendo; el mismo caso ocurre para Coz2 ($N_e = 17$), sin embargo para Coz3 el cociente fue de 0.5 ($N_e = 3$), de tal modo que solo la mitad de la población está dejando descendencia.

Las pruebas de cuello de botella ancestral no fueron significativas para ninguno de los modelos mutacionales puestos a prueba (Anexo 9a). Sin embargo, el método gráfico cualitativo para Coz3 no mostró la distribución de "L", sino por el contrario se obtuvo una distribución sesgada hacia las clases de tamaño intermedias, distribución esperada cuando hay un cuello de botella reciente (Figura 7); lo anterior puede estar relacionado con el tamaño de muestra pequeño de este grupo genético.

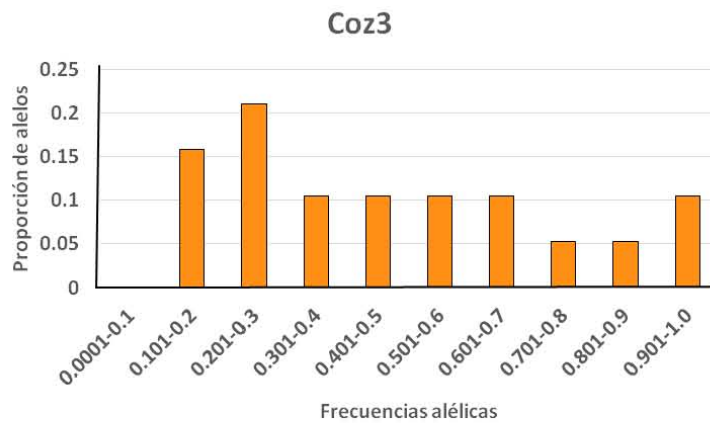
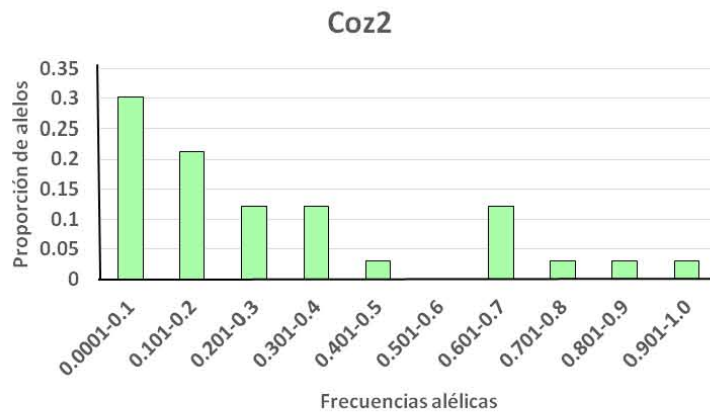
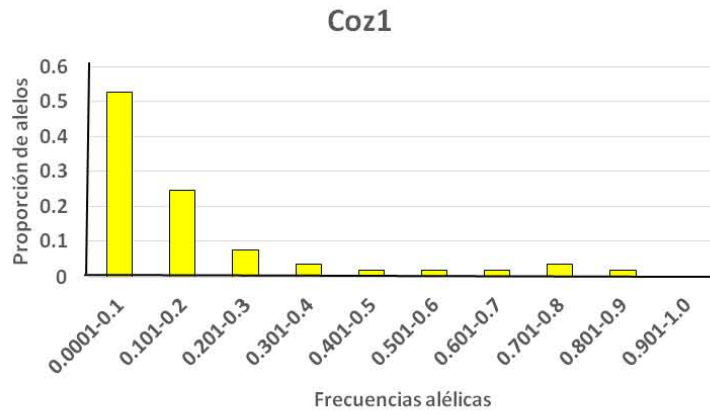


Figura 7. Distribución de frecuencias de la proporción de alelos para los tres grupos genéticos de *R. rattus*.

7.2 *Mus musculus*

7.2.1 *Definición de grupos genéticos.* De 30 corridas independientes, 23 definieron un valor (k) de tres grupos genéticos; de éstas, 15 asignaron los individuos en los tres grupos utilizados en este trabajo. Las probabilidades de asignación de los individuos a cada grupo genético fueron superiores a 0.8. Los tres grupos genéticos se encuentran al interior de la zona urbana San Miguel Cozumel y se nombraron como SaMi1 (36 individuos), SaMi2 (28 individuos), SaMi3 (siete individuos). Los grupos SaMi1 y SaMi2 limitan al norte con la Avenida Antonio González Fernández y al sur con la Avenida Andrés Quintana Roo. La Avenida 65 constituyó el límite entre ambos grupos. SaMi1 se encuentra también en el Relleno sanitario. SaMi3 se encontró al sur de la ciudad (Figura 8).

Al analizar la totalidad de la población de *M. musculus* en Cozumel se detectaron alelos nulos en casi todos los loci con excepción de D6Mit309 y D13Mit61. Para cada grupo genético se encontraron alelos nulos en SaMi1 (D5Mit149, D15Mit98, EGG22992, PP7B08, PP10E08), SaMi2 (PP7B08), SaMi3 (PP4A02, PP10A02); dado que ningún locus fue común a los tres grupos, los análisis se realizaron considerando la totalidad de éstos.

7.2.2 *Desequilibrio de ligamiento y Equilibrio de Hardy-Weinberg.* La prueba de equilibrio de Hardy-Weinberg fue significativa ($P < 0.05$) para los tres grupos genéticos (SaMi1=0.000; SaMi2=0.000; SaMi3=0.0404), lo mismo para los loci: D5Mit149, D15Mit98, PP7B08 y PP10E08 al analizar la población global (Cozumel2). La prueba de desequilibrio de ligamiento fue significativa en Cozumel2 (D5Mit149-D9Mit54 y D5Mit149-PP7B08) y en SaMi2 (D13Mit61-EG22992) (Anexo 6b).

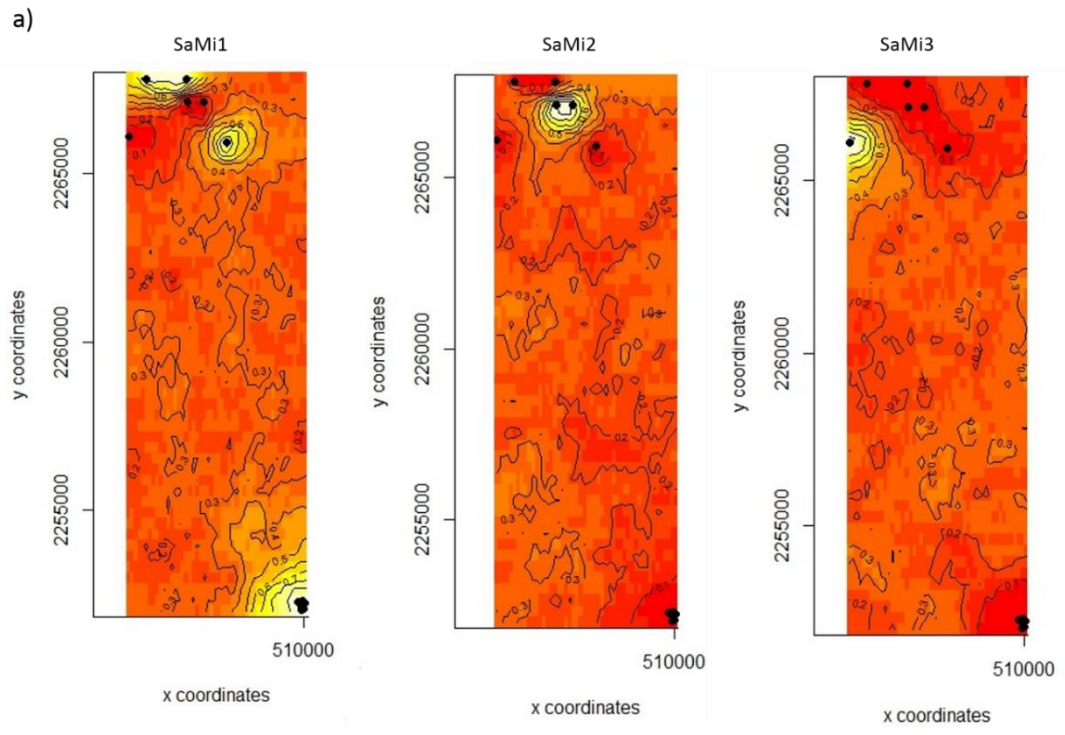


Figura 8. a) Probabilidad posterior de pertenencia a cada grupo genético en *M. musculus* (SaMi 1, SaMi 2 y SaMi 3) b) Imagen satelital con los grupos SaMi1 (líneas crema), SaMi 2 (rojo) y SaMi 3 (azul); la imagen excluye el Relleno sanitario.

7.2.3 *Diversidad genética y diferenciación alélica.* Los diez loci fueron polimórficos. Los valores de diversidad global (Cuadro 8) para Cozumel2 fueron de moderados a altos: $N_a=10$ (Intervalo: 7.0-14.0); $H_o=0.569$ (0.33-0.70); $H_e= 0.768$ (0.45-0.87); $H_{nei}= 0.775$ (0.68-0.88); $F=0.255$ (0.054-0.62).

En SaMi1 los valores de diversidad fueron $N_a= 8.0$, $H_o= 0.54$, $H_e=0.73$, $H_{nei}= 0.745$, $F=0.26$; con un máximo de 13 alelos por locus (PP7B08) y un mínimo de cinco (D13Mit61). SaMi2 exhibió de cuatro a ocho alelos por locus y valores de diversidad de $N_a=6.6$, $H_o= 0.66$, $H_e=0.71$, $H_{nei}= 0.73$, $F=0.071$; el índice de fijación mostró un exceso de heterócigos en los loci D6Mit309, D13Mit61, D15Mit98 y PP10E8. SaMi3 mostró menor diversidad $N_a=2.9$, $H_o=0.42$, $H_e=0.45$, $H_{nei}=0.48$, $F=0.027$; de dos a cinco alelos por locus, mientras que seis loci presentaron exceso de heterócigos (D6Mit309, D9Mit54, D13Mit61, EG22992, PP7B08, PP10E08).

Se encontraron un total de 100 alelos distribuidos en 10 loci: SaMi1 tuvo una alta diversidad alélica con 80 alelos, de los cuales 34 son exclusivos; SaMi2 tuvo en total 65 alelos, 20 de ellos exclusivos; finalmente SaMi3 presentó 29 alelos, ninguno exclusivo. Los tres grupos genéticos compartieron 27 alelos, mientras que SaMi1 y SaMi2 compartieron 17 alelos, y tanto SaMi1 y SaMi3 y SaMi2 y SaMi3 compartieron únicamente un alelo (Figura 9).

Cuadro 8. Valores de diversidad genética global y por grupo genético de *M. musculus*

Grupos genéticos	Locus	<i>N</i>	<i>N_a</i>	<i>N_e</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>H_{NEI}</i>	<i>F</i>
SaMi1	D5Mit149	29	7.000	4.143	0.448	0.759	0.772	0.409
	D6Mit309	29	8.000	3.858	0.690	0.741	0.754	0.069
	D9Mit54	29	8.000	2.870	0.621	0.726	0.663	0.047
	D13Mit61	29	5.000	3.649	0.483	0.771	0.739	0.145
	D15Mit98	29	8.000	4.358	0.379	0.562	0.784	0.373
	EG22992	29	5.000	2.285	0.536	0.645	0.572	0.326
	PP4A02	28	7.000	2.815	0.345	0.848	0.656	0.169
	PP7B08	29	13.000	6.570	0.655	0.767	0.863	0.593
	PP10A02	29	7.000	4.291	0.856	0.847	0.780	0.146
	PP10E08	29	11.000	6.545	0.727	0.774	0.862	0.308
	Promedio	28.9	7.9	4.138	0.536	0.732	0.745	0.259
SaMi2	D5Mit149	22	7.000	4.420	0.727	0.774	0.792	0.060
	D6Mit309	22	8.000	3.293	0.727	0.696	0.712	-0.045
	D9Mit54	22	6.000	2.997	0.636	0.666	0.682	0.045
	D13Mit61	22	8.000	5.762	0.864	0.826	0.846	-0.045
	D15Mit98	22	8.000	4.102	0.773	0.756	0.774	-0.022
	EG22992	22	5.000	3.044	0.591	0.671	0.687	0.120
	PP4A02	22	5.000	3.205	0.636	0.688	0.704	0.075
	PP7B08	22	8.000	4.722	0.227	0.788	0.807	0.712
	PP10A02	22	7.000	2.541	0.591	0.606	0.621	0.026
	PP10E8	22	4.000	3.044	0.818	0.671	0.687	-0.018
	Promedio	22	6.600	3.713	0.659	0.714	0.731	0.071
SaMi3	D5Mit149	6	5.000	3.130	0.500	0.681	0.742	0.265
	D6Mit309	7	3.000	2.000	0.714	0.500	0.538	-0.429
	D9Mit54	7	2.000	1.690	0.571	0.408	0.440	-0.400
	D13Mit61	7	2.000	1.960	0.571	0.490	0.527	-0.167
	D15Mit98	7	4.000	1.581	0.286	0.367	0.396	0.222
	EG22992	7	2.000	1.153	0.143	0.133	0.143	-0.077
	PP4A02	7	3.000	2.178	0.143	0.541	0.582	0.736
	PP7B08	7	2.000	1.960	0.571	0.490	0.527	-0.167
	PP10A02	7	4.000	1.849	0.143	0.459	0.495	0.689
	PP10E08	7	2.000	1.690	0.571	0.408	0.440	-0.400
	Promedio	6.900	2.900	1.919	0.421	0.448	0.483	0.027
Cozumel 2	D5Mit149	57	9.000	5.045	0.561	0.802	0.809	0.300
	D6Mit309	58	10.00	3.960	0.707	0.747	0.754	0.054
	D9Mit54	58	9.000	3.757	0.621	0.734	0.740	0.154
	D13Mit61	58	8.000	5.105	0.707	0.804	0.811	0.121
	D15Mit98	58	12.000	4.500	0.569	0.778	0.785	0.268
	EG22992	58	7.000	3.082	0.431	0.676	0.681	0.362
	PP4A02	57	9.000	3.530	0.526	0.717	0.723	0.266
	PP7B08	58	14.000	7.716	0.328	0.870	0.878	0.624
	PP10A02	58	10.000	3.586	0.569	0.721	0.727	0.211
	PP10E08	58	12.000	5.933	0.672	0.831	0.839	0.191
	Promedio	57.800	10.000	4.621	0.569	0.768	0.775	0.255



Figura 9. Diagramas de Venn que muestran los alelos exclusivos y los compartidos entre los grupos genéticos de *M. musculus*, por locus y considerando todos los loci en conjunto (global). Grupos genéticos: SaMi1 (crema), SaMi2 (rojo), SaMi3 (azul).

7.2.4 Estructura genética y migración. El análisis de varianza molecular (AMOVA) basado en *Fst* mostró que la mayor variación se encontró dentro de los individuos (69.7%), la variación entre los individuos dentro de los grupos genéticos contribuyó en 17.38%, mientras que sólo el 12.83% se debió a la variación existente entre los grupos. Los resultados con *Rst* fueron similares, sin embargo las categorías entre los individuos y entre los grupos genéticos contribuyeron de igual forma a la variación (17%) (Cuadro 9).

Cuadro 9. Distribución de la variación en *M. musculus* basada en los estimadores a) *Fst* y b) *Rst*

a)

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componentes de la Varianza	Porcentaje de variación (%)	P
Entre poblaciones	2	44.273	0.52135	12.83	<0.001
Entre individuos dentro de las poblaciones	55	233.667	0.70614	17.38	<0.001
Dentro de los individuos	58	164.500	2.83621	69.79	<0.001
Total	115	442.440	4.06370		

b)

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componentes de la Varianza	Porcentaje de variación (%)	P
Entre poblaciones	2	10035.693	124.75407	17.00	<0.001
Entre individuos dentro de las poblaciones	55	40562.031	128.19401	17.46	<0.001
Dentro de los individuos	58	27904.00	481.10345	65.54	<0.001
Total	115	78501.724	734.05153		

Las comparaciones pareadas de estructura genética realizadas con diversos estimadores mostraron reiteradamente que los grupos genéticos SaMi1-SaMi3 fueron los más diferenciados entre sí, con una estructura genética de moderada a alta. Los grupos SaMi1-SaMi2 evidenciaron una diferenciación de baja a moderada (Cuadro 10).

Cuadro 10. Estructura genética entre poblaciones pareadas de *M. musculus* con los estimadores *Fst*, *Gst* y *Rst*.

	SaMi1-SaMi2	SaMi1-SaMi3	SaMi2-SaMi3
<i>Gst</i>	0.092	0.210	0.185
<i>Fst</i>	0.094	0.203	0.184
<i>Rst</i>	0.144	0.274	0.122

Por su parte el análisis factorial de correspondencia (Figura 10) evidenció una distribución amplia de la nube de puntos, pero en la cual se pueden distinguir los tres grupos genéticos, donde SaMi3 fue el más diferenciado. El eje 1 explica el 61% de la variación.

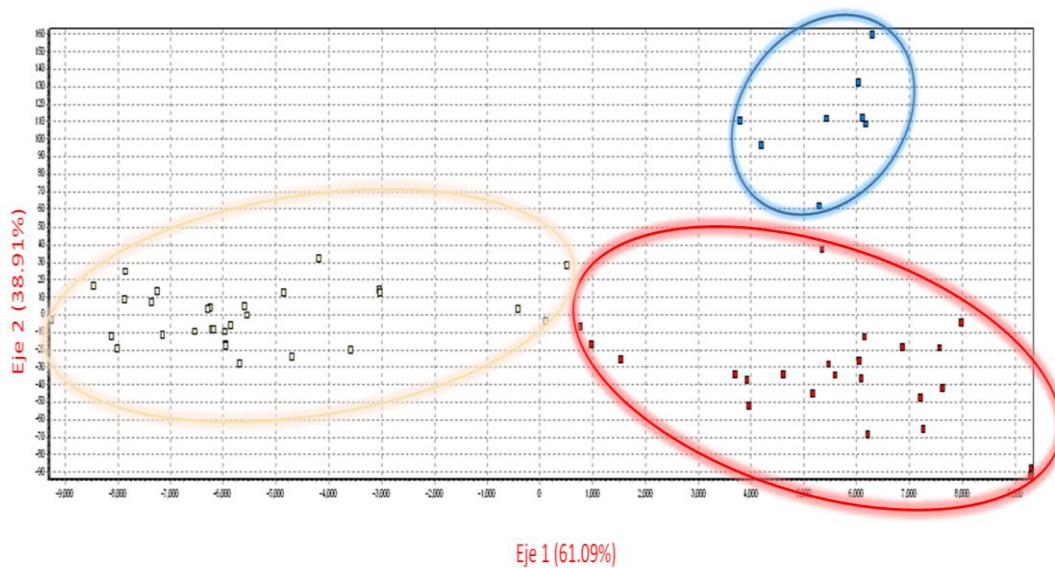


Figura 10. Análisis factorial de correspondencia basado en los genotipos de *Mus musculus*, donde se muestra que el primer eje explica el 61% de la diferenciación. El color de los símbolos se refiere a los grupos genéticos: SaMi1 (crema), SaMi2 (rojo) y SaMi3 (azul).

Los análisis de migración basados en Nm evidenciaron un mayor flujo génico entre los grupos SaMi1 y SaMi2 (1.10), mientras que SaMi3 mostró un flujo bajo con los otros dos grupos genéticos, siendo el menor flujo con SaMi2 (0.980). Este patrón se mantuvo al evaluar de forma separada hembras y machos. Contrario a lo observado con *R. rattus*, donde las hembras tuvieron valores de flujo mayores, el flujo genético diferencial en *M. musculus* fue respecto a los machos, los cuales se mueven más que las hembras. Asimismo, la tasa de flujo génico de machos entre las subpoblaciones SaMi1-SaMi2 fue la más alta (>3) (Figura 11).

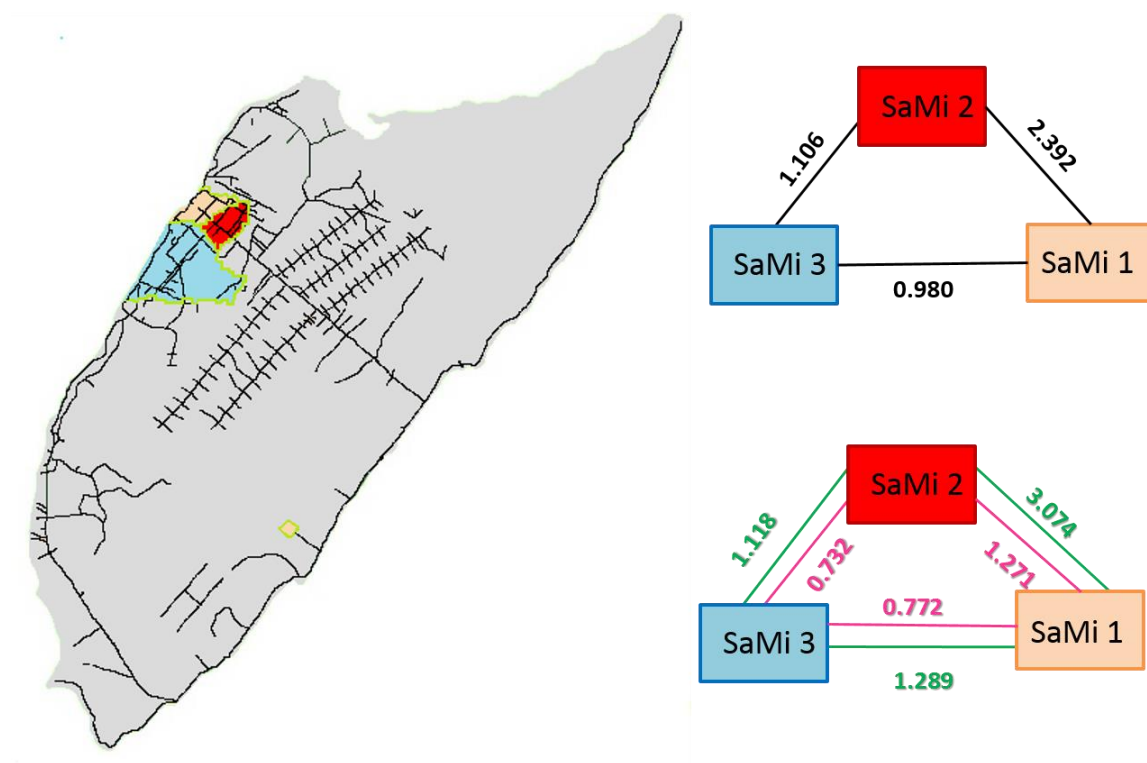


Figura 11. Distribución geográfica y espacial de los grupos genéticos y Flujo genético (Nm) global entre los tres grupos genéticos de *M. musculus* (negro). Flujo diferencial entre hembras (indicado con líneas de color rosa) y machos (verde).

7.2.5 Relaciones de parentesco, tamaño efectivo y cuello de botella. En los análisis de parentesco los embriones fueron correctamente asignados como hermanos, de igual manera la madre fue identificada correctamente como parental. Las proporciones de individuos relacionados en cada categoría por grupo genético así como en Cozumel2 fueron similares (Cuadro 11). Contrasta SaMi3 con un porcentaje más alto de padres-hijos y hermanos (4.7%) que los demás grupos genéticos. Sin embargo, en todos los casos al menos el 85% de los individuos no tienen relación alguna entre sí.

Cuadro 11. Relaciones de parentesco globales y por grupo genético en *M. musculus*

	SaMi1	SaMi2	SaMi3	Cozumel
Padres-Hijos	0.27%	1.29%	4.76%	0.30%
Hermanos	3.06%	3.89%	4.76%	3.44%
Medios hermanos	9.47%	9.52%	4.76%	9.49%
Sin relación	87.18%	85.28%	85.7%	86.75%

Para SaMi1 el coeficiente N_e/N ($N_e=19.9$) fue de 0.72, SaMi2 tuvo una proporción de individuos reproductores de 0.48 ($N_e=10.5$), contrastando con el valor de 0.24 de SaMi3 ($N_e=1.8$). De tal forma que en SaMi1 se reproduce 3/4 de la población, en SaMi2 solo la mitad de la población y en SaMi3 apenas 1/4.

No se detectó cuello de botella ancestral significativo con ningún modelo mutacional (Anexo 9b). Sin embargo, SaMi3 no mostró alelos raros en proporciones altas, lo que podría indicar un cuello de botella reciente (Figura 12). Sin embargo, este patrón podría ser un artefacto producto del tamaño de muestra pequeño.

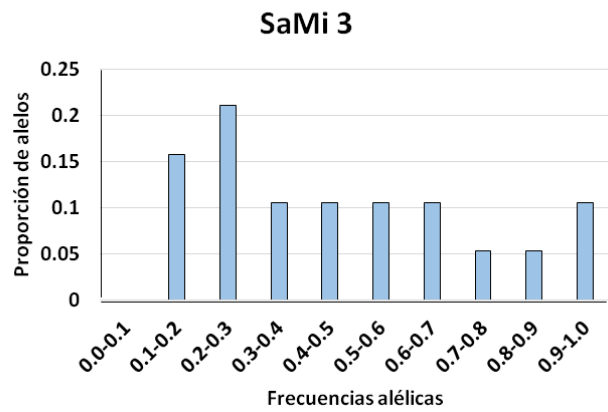
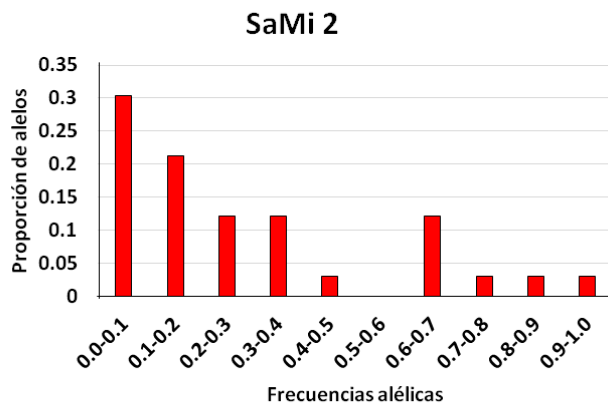
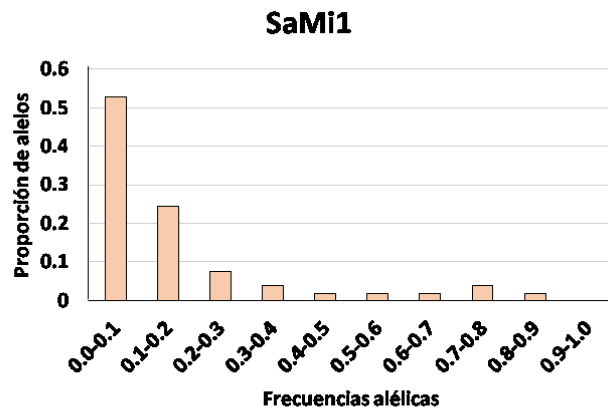


Figura 12. Distribución de la proporción de alelos en función de 10 categorías de frecuencias alélicas para los tres grupos genéticos de *M. musculus*.

8. Discusión

En Isla Cozumel, tal como esperábamos, *R. Rattus* y *M. musculus* se establecen preferentemente en asentamientos humanos y zonas transformadas debido a la disponibilidad de recursos en altas densidades. El éxito de invasión de estos roedores en la Isla está ligado a la biología intrínseca de estas especies, a los asentamientos humanos, a las actividades económicas y a la dinámica de crecimiento urbano que la ha caracterizado; todo ello es determinante en la diversidad moderada encontrada en ambas especies y en la estructura genética de sus poblaciones, al influir directamente en la diversidad alélica, la ausencia de señal de cuello de botella y en los patrones de dispersión y flujo genético.

8.1 Diversidad genética y la paradoja de la invasión biológica

Debido al efecto fundador resultado del número reducido de individuos con que se establecen las especies introducidas, sobre todo en islas, se espera tengan una baja diversidad genética. Sin embargo, en la mayoría de las especies invasoras esto no ocurre, lo que se conoce como paradoja de la invasión biológica (Frankham, 2005; Lawson *et al.*, 2011). En concordancia con esta paradoja los valores de heterocigosidad observada en Cozumel, tanto en *R. rattus* ($H_e=0.447$, $H_o=0.595$, $H_{nei}=0.601$) como en *M. musculus* ($H_o=0.569$, $H_e= 0.768$, $H_{nei}= 0.775$) fueron moderados. En otras islas *R. rattus* presenta valores de heterocigosidad esperada mayores que en Cozumel, por ejemplo en Isla Guadalupe (0.69), Madagascar (0.72), Archipiélago Santa Anne (0.73), Nueva Zelanda (0.75). Mientras que en *M. musculus* los valores de heterocigosidad esperada son mayores a los encontrados en el Archipiélago de Faroe (0.20), Archipiélago de Kerguelend (0.40), Isla Herguelend (0.48), y menores respecto a Madagascar (0.67) e Isla Chipre (0.77).

Por otro lado, el número de alelos promedio en Cozumel fue de 6.5 en *R. rattus* y de 10 en *M. musculus*. En ambos casos son valores ligeramente superiores a lo encontrado en otras islas donde estas especies han sido introducidas; por ejemplo el caso de *R. rattus* en Isla Faju (2.4 alelos), Isla Guadalupe (5.0) y Nueva Zelanda (5.7) (Abdelkrim *et al.*, 2005; Abdelkrim *et al.* 2010). Sin embargo, en otras islas se han encontrado valores mayores, como Madagascar (7.8) y el archipiélago de Santa Anne (8.9) (Abdelkrim *et al.*, 2007; Brouat *et al.*, 2014). Lo mismo sucede con *M. musculus*, que exhibe un promedio de 3.3 alelos en la isla Herguelend, de 2.8 en el archipiélago Kerguelen y de 9.7 en Madagascar y Chipre (Hardouin *et al.*, 2010; Jones *et al.*, 2011; Hardouin *et al.*, 2015). Si se comparan con poblaciones continentales, se tienen valores superiores y menores para ambas especies (*R. rattus*: Konecky *et al.*, 2013; Varudkar y Ramakrishnan, 2015; Mangombi *et al.*, 2016; *M. musculus*: Yu y Peng, 2002; Huang y Yu, 2003; Jing *et al.*, 2014; Babiker y Tautz, 2015; Hardouin *et al.*, 2015).

Como puede apreciarse, no existe un patrón claro en términos de diversidad genética en Islas y continentes, lo cual debe estar asociado con diferentes factores, entre los cuales se pueden mencionar procesos históricos y demográficos que hayan tenido lugar tanto en la población o poblaciones fuente, como en la población fundadora (Estoup y Guillemaud, 2010). El patrón de introducción, es decir si es un solo evento o son múltiples introducciones, la existencia de poblaciones intermedias, el grado del cuello de botella y el crecimiento poblacional posterior, también son determinantes los niveles de variación genética de las poblaciones introducidas. Determinar la influencia de estos procesos en Cozumel se torna complejo ya que no se cuenta con estudios en otras Islas del Caribe ni en la Península de Yucatán que sirvan de precedente. Sin embargo, la intensidad y brevedad del cuello de botella así como la introducción múltiple de propágulos pueden ser factores clave. Además, al ser especies sujetas a medidas de control y erradicación constantes pueden dar lugar extinciones locales y recolonizaciones que generan patrones complejos de variación y estructura genética (Varudkar y Ramakrishnan, 2015).

El índice de fijación mostró para ambas especies un déficit de heterocigos. Ello puede ser resultado de efecto Wahlund, es decir, que se está analizando en conjunto una población que está conformada por dos o más subpoblaciones cuyas frecuencias alélicas difieren entre sí, reduciendo la heterocigosidad global (Hedrick, 2011). Puede relacionarse también con el sistema de organización social (ver más adelante) (Ihle *et al.* 2006). Un déficit de heterocigos también puede implicar la presencia de alelos nulos; si bien en este estudio se detectaron alelos nulos en algunos loci, este no fue un patrón generalizado en todos los grupos genéticos.

8.2 Grupos genéticos, urbanización y modelos de invasión

Como esperábamos, la capacidad de dispersión de ambas especies es distinta. Las dos especies invasoras estudiadas presentaron una clara estructuración genética, la cual permitió diferenciar grupos con distribución bien definida. Así, *R. rattus* mostró tres grupos genéticos ($F_{st}=0.159$, $R_{st}=0.289$), los cuales corresponden a tres zonas con distinto impacto antropogénico en la isla (Anexo 9): Coz1 que corresponde a la ciudad; Coz2 hacia el sur de la isla y que corresponde al Relleno sanitario o basurero y al poblado El Cedral, sitios que están separados por una franja de selva conservada (9.1 km lineales); Coz3 corresponde a los límites de la ciudad con la zona hotelera sur, que se caracteriza por tener una combinación de infraestructura desarrollada rodeada de porciones de selva parcialmente conservada. Esto contrasta con lo encontrado en el bosque de Puketi, Nueva Zelanda donde pese a la alta diferenciación de hábitat no encuentran estructura genética, lo mismo ocurre en la urbanización de Franceville, Gabón pese a los remanentes de bosque y sabana en las periferias y al interior de la urbanización no hay estructura genética (Abdelkrim *et al.*, 2010; Mangombi *et al.*, 2016). Por su parte, en Madagascar encuentran dos grupos genéticos uno al sur y

otro al norte de la isla, sin embargo, estos son producto de dos eventos de introducción a partir de la misma población ancestral (Brouat *et al.* 2014). Coz3 es el grupo genético más diferenciado, lo cual puede ser efecto de rarefacción por el bajo tamaño de muestra ($N=5$), sin embargo, no se descarta que dicha diferenciación se deba a deriva génica, ya que se detectó una señal que sugiere cuello de botella y un tamaño poblacional efectivo del 50% de la población.

También se encontraron tres grupos genéticos para *M. musculus*, a diferencia de *R. rattus*, los tres grupos genéticos se distribuyen al interior de la ciudad (SaMi1, SaMi2 y SaMi3), mientras que SaMi1 se ubica también en el Relleno sanitario. Los grupos genéticos están limitados ya sea por avenidas de tránsito medio a alto, o bien por los límites de la urbanización. Es muy interesante revisar cómo se ha dado el crecimiento y urbanización de San Miguel Cozumel, lo cual se asocia significativamente con la estructura observada en *M. musculus*. La distribución espacial de SaMi1 correlaciona fuertemente con los límites de la ciudad hasta 1970, época en la que comienza el desarrollo turístico de la isla y tiene lugar la primera migración humana a gran escala (Trejo, 2014). En donde se ubica actualmente el Relleno sanitario existía un tiradero a cielo abierto desde antes de 1970, el transporte constante de desechos de la ciudad a este sitio explica que SaMi1 se distribuya también ahí. Conforme la mancha urbana fue creciendo, la población de *M. musculus* pudo dispersarse y establecer nuevas poblaciones, de tal modo que SaMi2 incluye las colonias formadas a partir de la década de 1980. Por su parte, SaMi3 se distribuye en las colonias de más reciente creación, posterior al 2000. Esta asociación entre la estructura genética y el crecimiento urbano de San Miguel coincide con la tasa de migración encontrada, donde el flujo entre los grupos genéticos más antiguos ($Nm=2.4$) es mayor comparado con el que existe entre éstos y el más reciente SaMi3. También coincide con la diversidad genética encontrada en cada grupo genético, ya que es frecuente la pérdida de diversidad a través de las rutas de colonización, por la ocurrencia de cuellos de botella sucesivos, como lo evidencia la invasión de *M. musculus* en Senegal (Lippens *et al.*, 2017).

Resulta relevante la presencia de un gran número de alelos exclusivos en los diferentes grupos genéticos como medida de diferenciación. En *R. rattus* el grupo genético con mayor número de alelos exclusivos fue Coz1 con 17, mientras que para *M. musculus* fueron de 34 en SaMi1 y de 20 en SaMi2. Hay que considerar que para el caso particular de SaMi3 y Coz3, el tamaño de muestra pequeño no permite conocer el número real de alelos privados de dichos grupos genéticos. El alto número de alelos exclusivos puede ser producto de introducciones constantes de individuos de distinta procedencia, estos genotipos diversos entre sí, se están integrando al pool génico favorecidos por la previa invasión de sus congéneres, generando una alta diversidad alélica, lo que se conoce como “crisis invasiva” (Estoup y Guillemaud, 2010; Lawson *et al.*, 2011). De esta forma, la introducción constante de individuos de distinta procedencia implica una presión de propágulo fuerte y constante en la isla, lo que favorece la alta diversidad alélica y el establecimiento

exitoso de los individuos (Suarez y Tsutsui, 2008). Por ejemplo, *M. musculus* en Islas Azores presenta un origen múltiple y una alta diversidad alélica que revela la historia de colonización de la isla, mostrando afinidades con el sur de España, Portugal, Finlandia e Islas Canarias; lo mismo ocurre para el Archipiélago de Kerguelen cuya invasión depende de dos linajes europeos diferentes (Hardouin *et al.*, 2010; Gabriel *et al.*, 2015). Sin embargo, la introducción de propágulos no es homogénea en todos los grupos genéticos. La diferenciación alélica entre grupos genéticos y sus alta estructura puede ser producto de eventos de introducción independientes a partir de distintos linajes, por ejemplo, en el archipiélago de Islas Canarias *M. musculus* mostró dos grupos genéticos producto de dos eventos de introducción independientes (López *et al.*, 2013).

En Cozumel la distribución de los grupos genéticos con mayor número de alelos privados ocurre en zonas estratégicas de intercambio comercial y turismo, permitiendo la probable introducción constante de individuos. SaMi1 se localiza en el primer cuadro de la ciudad, donde se encuentran la terminal Marítima de San Miguel y el Puerto de Transbordadores Cozumel. Ambos puertos fueron hasta la década de los 80 los principales puntos de comunicación con Playa del Carmen, tanto para transporte de pasajeros como comercial (Trejo, 2014). Es en esta época además que la isla se inserta al turismo de cruceros de la Red del Caribe. Por su parte, Coz1 abarca también el embarcadero Puerta Maya (1997), principal terminal turística, y el muelle Punta Langosta (2000), a los cuales llegan cruceros, barcos de conexión isla-continente y transbordadores de carga, todos los cuales pueden funcionar como vectores (PRORED Quintana Roo, 2008). Asimismo, la integración de los propágulos a las poblaciones se ve favorecida por el modelo de “fusión invasiva” que establece que los ecosistemas son invadidos más fácilmente conforme éstos son modificados por las poblaciones invasoras, y conforme aumenta el número acumulado de especies (o individuos) introducidos y la densidad poblacional (Prenter *et al.*, 2004). Además, cuando tiene lugar una invasión secundaria a partir de poblaciones que previamente invadieron exitosamente otros territorios fuera de su distribución natural, la probabilidad de un establecimiento exitoso aumenta, lo que se conoce como “efecto de puente invasivo” (Estoup y Guillemaud, 2010; Lawson *et al.*, 2011).

Además la intensidad del flujo génico, es un factor más que favorece la diferenciación genética y la presencia de alelos raros (Ver más adelante). Adicionalmente, un estudio realizado en poblaciones de Francia, Alemania, República Checa y Kazajstán determinó que, en *M. musculus*, los alelos raros están sujetos a selección positiva, y se encuentran en genes relacionados con la melanopsina (ritmo circadiano), la placenta, funciones auditivas y conductuales, con proteínas urinarias involucradas en la comunicación y resistencia a warfarina (Steubach *et al.*, 2012).

8.3 Patrones de flujo genético

De acuerdo con Matthysen (2012) y Starrfelt y Kokko (2012) La capacidad de dispersión de los organismos depende de su tamaño, morfología, capacidad de resistencia fisiológica, entre otras; asimismo, depende de factores externos bióticos y abióticos, por ejemplo, las interacciones intra e interespecíficas, la disponibilidad de recursos, la calidad del hábitat y las barreras geográficas, entre otros factores. En algunas especies de aves y mamíferos la capacidad de dispersión varía entre sexos, ya que machos y hembras responden diferencialmente a la densidad poblacional, competencia y calidad del hábitat; ello se considera una estrategia para evitar la endogamia (Matthysen, 2012).

Para *R. rattus* en Cozumel se detectó un flujo diferencial con valores más altos para las hembras. Ello puede explicarse por la estructura jerárquica de las poblaciones, en la que el macho controla pequeños territorios a través de los cuales las hembras tienen libertad de tránsito. Es probable que las hembras se estén moviendo más hacia sitios con mayor disponibilidad de recursos. El alto flujo génico entre Coz1 y Coz2 ($Nm=2.1$) debe estar directamente relacionado con el hecho de que diariamente se transportan desechos desde la ciudad al Relleno sanitario por medio de camiones de recolección de basura. Diversas especies del género *Rattus* se consideran filopátricas, ya que las hembras establecen nidos. Por ejemplo, Gardner-Santana (2009) propone que *R. norvegicus* presenta filopatría en hembras y dispersión en machos. Sin embargo, un estudio reciente a nivel global describe un mayor flujo génico entre hembras (Puckett *et al.*, 2016).

Los individuos de *M. musculus* suelen ser nómadas si la densidad poblacional es baja, pero en altas densidades los machos son territoriales (Hulme-Beaman *et al.*, 2016). Dicho patrón puede estar favoreciendo que existan tres grupos genéticos al interior de la ciudad (SaMi1, SaMi2 y SaMi3), con una fuerte estructura ($F_{st}= 0.128$, $R_{st}= 0.169$), los cuales están separados por avenidas, que pueden estar limitando la migración de individuos y con ello favoreciendo la diferenciación. Existen numerosos ejemplos en diversas especies en las cuales avenidas y carreteras constituyen importantes barreras al flujo génico, por ejemplo en El Salvador, Brasil la avenida más transitada constituye una barrera para *R. norvegicus* (Richardson *et al.*, 2016).

Contrario a lo observado en *R. rattus*, los machos de *M. musculus* presentaron mayor flujo en comparación con las hembras. Al igual que *R. rattus* esta especie muestra una estructura jerárquica donde los machos dominantes controlan y monopolizan sitios de alimentación, con varias hembras y algunos machos subordinados (Boursot, 1996; Dean, 2006), pero a diferencia de ésta las hembras de *M. musculus* son filopátricas y no se mueven libremente entre territorios. Asimismo, se reporta que como suele tener altas densidades poblacionales, los niveles jerárquicos no se mantienen por mucho tiempo, los machos pierden los territorios y migran constantemente (Gardner-Santana *et al.*, 2009; Williamson *et al.*, 2016). Con base en estudios con DNA mitocondrial, se ha registrado que las poblaciones de *M. musculus* pueden ser resistentes a invasiones secundarias por hembras, las cuales

no sobreviven, y por tanto, no contribuyen al pool génico (Gabriel *et al.*, 2015). Además, para algunos loci se detectó desequilibrio de ligamiento significativo, lo que indica que pueden estar bajo selección; la adaptación local puede promover selección contra la dispersión y favorecer la filopatría (Starrfelt y Kokko, 2012). Sin embargo, el desequilibrio de ligamiento también puede ser ocasionado por deriva génica y endogamia, lo cual no se puede discernir con los datos obtenidos.

8.4 Tamaño efectivo y cuello de botella en las diferentes poblaciones

El tamaño efectivo de las poblaciones es afectado por el sistema social y de apareamiento, la proporción de sexos y el tiempo generacional (Amos y Harwood, 1998). Es común que especies de roedores tengan tamaños poblacionales efectivos grandes (Varudkar y RamaKrishnan, 2015), y más en especies de *Rattus* y *Mus*. Acorde con lo anterior, las estimaciones de tamaño poblacional efectivo por grupo genético en Cozumel mostraron que el 100% de la población de *R. rattus* en Coz1 y Coz2 está dejando descendencia. *Mus musculus* mostró un patrón diferente, con porcentajes menores, del 72% (SaMi1), 48% (SaMi2) y 24% (SaMi3). Los grupos genéticos con menor tamaño efectivo son afectados más significativamente por deriva génica, lo que conduce a mayor diferenciación (Coz1-Coz3: 0.30; SaMi1-SaMi3: 0.20). Cabe resaltar que pese al bajo tamaño efectivo los niveles de endogamia son bajos. Aunque las poblaciones de *M. musculus* son comúnmente endogámicas (Boursot 1996; Dean, 2006; Harr, 2016), en Cozumel el 86.7% de los individuos estudiados no estuvieron relacionados.

La ausencia de señal de cuello de botella reciente y ancestral en la mayoría de los grupos genéticos de *R. rattus* y *M. musculus* sugiere que el cuello de botella al momento de la introducción debió ser breve, patrón común en especies con altas tasas reproductivas, tiempo de gestación corto, y con fuerte presión de propágulo. Asimismo, la introducción continua de individuos, provenientes de diferentes fuentes geográficas, también contribuye a borrar la señal del cuello de botella inicial, además de incrementar la diversidad genética global. *M. musculus* introducido experimentalmente en Isla Saddle, Nueva Zelanda se estableció y colonizó la isla en seis meses, hasta alcanzar la capacidad de carga lo que evidenció que pese al pequeño número de fundadores (un macho y una hembra) esta especie es capaz de establecerse rápidamente (Nathan, 2015). Por su parte en Estados Unidos un test de expansión histórica indicó que la diversidad genética de *R. rattus* es resultado de una expansión poblacional rápida subsecuente a la introducción y un cuello de botella posterior ocasionado por la exclusión competitiva que generó la introducción de *R. norvegicus* (Lack *et al.*, 2013).

Se detectó señal de cuello de botella reciente en dos grupos genéticos SaMi3 y Coz3. El establecimiento de SaMi3 (*M. musculus*) es relativamente reciente, por lo que podría conservar la señal de cuello de botella. En el caso de Coz3 (*R. rattus*), grupo localizado en la zona hotelera, podría

estar asociado con los eventos de fumigación constantes que realizan los consorcios hoteleros. Así, estos dos grupos genéticos pueden tener aún un tamaño efectivo pequeño —y por ello el bajo éxito de captura que se tuvo en este estudio— lo que hace que la intensidad con la que actúa la deriva génica sea mayor. La pérdida de variación genética ocasionada cuello de botella fue registrada en Isla Poirier, Archipiélago de Santa Anne, producto de una erradicación fallida de *R. rattus* (Abdelkrim *et al.*, 2007).

8.5 El dilema: control o erradicación

La Estrategia Nacional sobre Especies Invasoras en México establece como objetivo estratégico detectar las vías de introducción y dispersión de las especies invasoras. Así, el presente trabajo ha permitido en base a la estructura de las poblaciones sugerir las principales vías de dispersión en Isla Cozumel de dos especies invasoras de alta preocupación, la rata negra y el ratón casero. Asimismo, se sugieren algunas vías potenciales de introducción, las cuales podrán determinarse con mayor detalle a través de estudios genéticos dirigidos (ver más adelante).

Asimismo, CONABIO (2010) indica que deben llevarse a cabo acciones de prevención, detección temprana, control y erradicación de especies invasoras en todo el país, sobre todo en islas debido a sus altas tasas de endemismo. Sin embargo, los recursos económicos asignados para ello en México son bajos y la normatividad establecida al respecto es insuficiente (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2009).

Una de las estrategias comúnmente empleadas para el control de especies invasoras es la erradicación, sin embargo, 20.6% de los esfuerzos de erradicación en mamíferos han fallado (Abdelkrim, 2007). En particular para *M. musculus*, el éxito de dichos esfuerzos es menor, pues han fallado en un 38% (exitoso en 66 islas, N=96); para el caso de *Rattus* sp. han sido exitosos en un 90% (fallido en 38 islas, N=360) (Angel, 2009; DIISE, 2015; Rusell *et al.* 2017). La base de datos de la erradicación de especies invasoras en islas (DIISE, por sus siglas en inglés), indica que las acciones de erradicación de *Rattus* sp. realizadas con cebos tóxicos dispersados por vía aérea (el más utilizado es el anticoagulante bromafacoum) han tenido éxito en el 96.5% de islas de clima templado y en 89% de las islas tropicales (Keitt *et al.*, 2015).

Uno de los principales problemas de la erradicación de pequeñas especies por medio de envenenamiento, una de las estrategias más utilizadas, sobre todo en roedores, es que puede eliminar especies nativas o endémicas (Angel, 2009), por ello, ésta debe ir acoplada con acciones de restauración ambiental (CONABIO, 2010). Una estrategia de reciente aplicación es la inmunización, en el cual se induce al sistema inmune a atacar las células reproductivas, conduciendo a la esterilidad (Courchamp, 2003). Este método requiere el uso de virus altamente específicos como vectores para diseminar la infección y aprovecha el flujo genético de las

poblaciones blanco para hacerlo. Los virus transformados portan un gen que codifica para una proteína de la zona pelúcida que induce la producción de anticuerpos específicos (Campbell, 2015).

En México, hasta el año 2010 se había logrado la erradicación exitosa (Cuadro 1) de *R. rattus* en las islas San Jorge, San Pedro Mártir, San Roque, Farallón de San Ignacio, Rasa e Isabel, mientras que estaban en marcha proyectos de erradicación para *M. musculus* en la isla San Benito Oeste y para *R. rattus* en las islas del arrecife Alacranes y Cayo Norte Mayor (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2011). Como puede apreciarse, los esfuerzos de erradicación se han centrado en islas del Golfo de California, con excepción del Arrecife Alacranes (Golfo de México) y Cayo Norte Mayor (Banco Chinchorro).

Dado el estado de invasión de estos roedores en la isla, y su amplia distribución, la erradicación parece no ser viable por su elevado costo y la continua introducción de propágulos. Por ello sería muy útil determinar unidades de exclusión inicial (erradicación local). Nuestro estudio es muy útil en este sentido, pues permitió ubicar zonas específicas de distribución y abundancia de ambas especies que podrían atenderse con prioridad. Dado que éstas se ubicaron dentro y fuera de la zona urbana, pueden planearse estrategias diferentes, adecuadas para cada caso. Para garantizar una erradicación exitosa es recomendable complementar esta información con estudios ecológicos que determinen la tasa de crecimiento poblacional y ámbito hogareño de ambos roedores (Russell *et al.*, 2017).

Otra actividad necesaria encaminada al control de estos roedores es determinar unidades de erradicación para evitar una re-invasión, lo cual puede hacerse evaluando escenarios de probabilidad de introducción única o múltiple. Ello implica determinar los posibles sitios de origen de los propágulos, que puede suponerse son desde Playa del Carmen, Puerto Morelos y Cancún en la costa, así como islas del Caribe como Cuba, Puerto Rico, Aruba o Islas Caimán, así como de islas frecuentadas por los cruceros que llegan diariamente a Cozumel. Para ello, es necesario obtener muestras de poblaciones de dichos sitios, para con éstas realizar análisis genéticos con marcadores moleculares como DNA mitocondrial, para determinar la procedencia y frecuencia de introducción de individuos de las dos especies.

Las estrategias de control poblacional implican limitar la densidad, por medio de un esfuerzo constante y sostenido a largo plazo (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2009). Sin embargo, es necesario tener en cuenta que algunas especies, como *M. musculus*, muestran reproducción densodependiente, es decir, a baja densidad poblacional la tasa de reproducción per cápita es mayor (Nathan *et al.*, 2015). Los cebos tóxicos en dispensadores de alimento suelen usarse como métodos efectivos de control de plagas en zonas urbanas, en Cozumel en particular los utilizan en hoteles y centros comerciales. No extraña entonces que en dichos sitios nuestro éxito de captura fue muy bajo. Cabe resaltar que, dado que los hoteles se encuentran en la frontera con selva conservada, el uso de cebos tóxicos resulta

alarmante para la conservación de pequeñas especies nativas y endémicas, no sólo de roedores sino de reptiles también. En estos sitios sería necesario sustituir este tipo de trampas por trampas de captura, para realizar una erradicación selectiva de especies.

En la isla opera un programa de control de especies exóticas (Cuarón, 2009), el cual debe continuar pero es necesario y prioritario mejorar las medidas de control en los vehículos de carga y transporte de pasajeros que llegan a la isla. También es imperativo realizar monitoreos constantes y trampeos permanentes en los probables sitios de entrada (puertos, muelles y vías de comunicación primarias principalmente). Así como emprender campañas de trampeo para el control poblacional al interior de la ciudad, sobre todo en las zonas de bajos recursos económicos. Otra estrategia, usada más comúnmente en carnívoros pequeños y animales de granja, pero que dadas las características reproductivas de estos roedores podría dar buenos resultados es la inmunocontracepción.

Además, es necesario realizar un plan estratégico de crecimiento y desarrollo urbano, que controle y limite espacial y temporalmente su crecimiento sin impactar negativamente la economía local, y que establezca además zonas de amortiguamiento alrededor de los sitios impactados para limitar la dispersión de los individuos. De igual forma, es imperante concientizar a las autoridades y a la población sobre los efectos de especies invasoras sobre la fauna nativa y sobre los factores de riesgo en términos de salud pública para establecer medidas sanitarias de control en la generación y transporte de basura. Para todo ello se necesita generar un compromiso participativo entre los sectores social, político, económico y científico.

Curiosamente, otros factores que contribuyen al control poblacional de los roedores invasores en Cozumel son los perros, gatos y boas, especies introducidas, son abundantes y ampliamente distribuidas en la isla (Vázquez-Domínguez *et al.*, 2012; Espindola *et al.*, 2014). Lo anterior crea la paradoja sobre que otras especies exóticas deben controlarse y, en el mejor de los casos, erradicarse, pese a que éstas son especies que potencialmente ayudan a controlar las poblaciones de *R. rattus* y *M. musculus*. La especie nativa *Ctenosaura similis* (iguana negra) también contribuye a regular la densidad poblacional, ya que *R. rattus* y *M. musculus* constituyen presas potenciales de esta especie. Es importante resaltar que efectivamente no se obtuvieron capturas en los sitios de muestreo al interior de la ciudad donde existían poblaciones estables de esta iguana.

9 Conclusiones y perspectivas

Mus musculus y *Rattus rattus* son especies comensales del humano e invasores generalistas. Las dos especies han invadido exitosamente Isla Cozumel. La diversidad y estructura genética observada en las poblaciones de *M. musculus* y *R. rattus* mostraron una fuerte asociación a sitios urbanizados o con alto impacto antropogénico. Dicha asociación se evidenció en su estructuración en diferentes grupos genéticos. Las dos especies mostraron una diversidad genética moderada mediada por actividades humanas, por ejemplo, introducciones múltiples producto de la intensa actividad turística en la isla, así como por procesos evolutivos y ecológicos como cuellos de botella recientes y tamaños efectivos diversos entre los grupos genéticos.

La estructura genética en *R. rattus* fue determinada por el nivel de impacto antropogénico, reflejada en tres grupos genéticos, uno en la zona urbana, otro en la zona de vegetación conservada y el tercero en la frontera entre estos dos ambientes, los cuales mostraron flujo genético diferencial. Contrario a lo esperado, las hembras mostraron mayor flujo genético que los machos. Esta especie mostró una mayor capacidad de dispersión respecto a *M. musculus*.

M. musculus mostró tres grupos genéticos, cuya estructura está determinada por el patrón espacial y temporal de crecimiento de la mancha urbana San Miguel Cozumel. Los machos evidenciaron una mayor tasa de flujo genético, como es de esperarse en una especie filopátrica y con una fuerte estructura jerárquica.

Los patrones de diferenciación y movimiento de individuos en ambas especies son básicos para establecer medidas apropiadas de manejo y control en Cozumel. Dado el estado de invasión de estos roedores, es necesario profundizar en la ecología y genética de estos organismos en la isla. Deben determinarse sus poblaciones de origen (poblaciones fuente) antes de aplicar medidas drásticas como la erradicación, sin embargo, mientras ello ocurre se recomienda aplicar medidas de control poblacional y de ingreso de nuevos individuos. Es necesario también un programa de concientización de la población para que conozcan los impactos negativos de *M. musculus* y *R. rattus* (en salud y sobre la fauna nativa); además, se requiere un mejor ordenamiento y transporte de la basura y también una regulación sobre el uso de cebos de veneno que pueden estar siendo ingeridos por la fauna nativa.

Referencias

- Abdelkrim J., Pascal M., Calmet C., Samadi S.; 2005. Importance of assessing population genetic structure before eradication of invasive species: Examples from Insular Norway rat populations. *Conservation Biology* 19: 1509-1518.
- Abdelkrim J., Pascal M., Samadi S.; 2007. Establishing causes if eradication failure based on genetics: case study of ship eradication in Ste Anne Archipelago. *Conservation Biology* 21(9): 719-230.
- Abdelkrim J., Byron A. E., Gemell N. J.; 2010. Fine-scale genetic structure of mainland invasive *Rattus rattus* populations: implications for restauration of forested conservation areas in New Zealand. *Conservation Genetics* 11: 1953-1969.
- Aguirre-Muñoz A., Mendoza R.; 2009. Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía. En: Dirzo R., González R., March I. J. (eds.). *Capital natural de México Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. CONABIO, México.
- Aguirre-Muñoz A., Samaniego-Herrera A., Luna-Mendoza L., Ortiz-Alcaraz A., Rodríguez-Malagón M., Félix-Lizárraga M., Méndez-Sánchez F., González-Gómez R., Torres-Gracia F., Hernández-Montoya J. C., Barredo-Barberena J. M., Latofski-Robles M.; 2011. Eradications of invasive mammals on islands in Mexico: the roles of history and the collaboration between government agencies, local communities and a non-government organization. En: Veitch, C. R., Clout, M. N. and Towns, D. R. (eds.). *Island invasives: eradication and management*. IUCN, Gland, Suiza.
- Aguirre-Muñoz A., Samaniego-Herrera A., Luna-Mendoza L., Ortiz-Alcaraz A., Rodríguez-Malagón M., Félix-Lizárraga M., Méndez-Sánchez F., González-Gómez R., Torres-Gracia F., Hernández-Montoya J. C., Barredo-Barberena J. M., Latofski-Robles M.; 2011. Island restoration in Mexico: ecological outcomes after systematic eradications of invasive mammals. En: Veitch, C. R., Clout, M. N. and Towns, D. R. (eds.). *Island invasives: eradication and management*. IUCN, Gland, Suiza.
- Aguirre-Muñoz A. y Samaniego-Herrera A.; 2016. La restauración ambiental exitosa de las Islas de México: una reflexión sobre los avances y los retos porvenir. En: Ceccon E. y Martínez-Garza C. (eds.). *Experiencias mexicanas en la restauración de ecosistemas*. CONABIO, México.
- Allendorf F. W., Luickart G., Aitken S. N.; 2013. *Conservation and the genetics of population*. 2° edición, Willey-Blackwell. Oxford, Reino Unido, 599 pp.

- Álvarez-Romero J. G., Medellín R. A., Oliveras de Ita A., Gómez de Silva H., Sánchez O.; 2008. Animales exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, UNAM, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F., 518 pp.
- Amos W. y Harwood J.; 1998. Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 353(1366): 177-186.
- Angel A., Wanless R. M., Cooper J.; 2009. Review of impacts of the introduced house mouse on island in the Southern Ocean: are mice equivalent to rats? *Biological Invasions* 11: 1743-1754.
- Aplin K. P., Suzuki H., Chinen A. A., Chesser R. T., Ten-Have J., Donellan S. C., Austin J., Frost A., Gonzalez J. P., Herbreteau V., Catzeflis F., Soubrier J., Fang Y. P., Robins J., Matisoo-Smith E., Bastos A. D., Maryanto I., Sinaga M. H., Denys C., Van Den Bussche R. A., Conroy C., Rowe K., Cooper A.; 2011. Multiple geographic origins of commensalism and complex dispersal history of black rats. *PlosOne* 6(11): e26357.
- Babiker H., Tautz D.; 2015. Molecular and phenotypic distinction of the very recently evolved insular subspecies *Mus musculus helgolandicus* ZIMMERMANN 1953. *BMC Evolutionary Biology* 15: 160.
- Balloux F., Lugon-Moulin N.; 2002. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology* 11: 155-165.
- Banks P.B. y Smith H. M.; 2015. The ecological impacts of commensal species: black rats, *Rattus rattus*, at the urban-bushland interface. *Wildlife Research* 42: 86-97.
- Bastos A. D., Nair D., Taylor P. J., Brettshneider H., Kirsten F., Monsert E., Von Maltitz E., Lamb J. M., Van Hooft P., Belmain S. R., Contrafatto G., Downs S., Chiminba C. T.; 2011. Genetic monitoring detects an overlooked cryptic species and reveals the diversity and distribution of three invasive *Rattus* congeners in South Africa. *BMC Genetics* 12: 26
- Belkhir K., Chikhi L., Raufaste N., Bonhomme F.; 2004. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Blackburn T. M., Pysek P., Bacher S., Carlton J. T., Duncan R. P., Jarosik V., Wilson J. R. U., Richardson D. M.; 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 27(7): 333-339.

- Blouin M.S.; 2003. DNA-based methods for pedigree reconstruction and kinship analysis in natural populations. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (10): 503-511.
- Bonhomme F., Orth A., Cucchi T., Rajabi-Maham H., Catalan J., Bouersot P., Auffray J-C., Britton-Davidian J.; 2010. Genetic differentiation of the house mouse around the Mediterranean basin: matrilineal footprints of early and late colonization. *Proceedings of the Royal Society B* 278(1708): 1034-1043.
- Boursot P., Din W., Anand R., Darviche D., Dod B., Von Deimling F., Talwar G. P., Bonhomme F.; 1996. Origin and radiation of the house mouse: mitochondrial DNA phylogeny. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 391-415.
- Bradford M. W., Wayne R. K.; 1993. Microsatellites and their application to population genetic studies. *Development* 3: 939-943.
- Brookfield J. F.; 1996. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Molecular Ecology* 5: 453-455
- Brouat C., Tollenaere C., Estoup A., Loiseau A., Sommer S., Soanandrasana R., Rahalison L., Rajerson M., Piry S., Goodman S. M., Duplantier J.-M.; 2014. Invasion genetics of a human commensal rodent: the black rat *Rattus rattus* in Madagascar. *Molecular Ecology* 23: 4153-4167.
- Calmet C; Pascal M., Samadi S.; 2001. Is it worth eradicating the invasive pest *Rattus norvegicus* from Molene archipelago? Genetic structure as a decision making tool. *Biodiversity and Conservation* 10: 911-928.
- Callen D. F., Thompson A. D., Shen Y., Phillips H. A., Richards R. I., Mulley J. C., Sutherland G. R.; 1993. Incidence and origin of null alleles in the (AC)_n microsatellite markers. *American Journal of Human Genetics* 52 (5): 922-927.
- Campbell K. J., Beek J., Eason C. T., Glen A. S., Godwin J., Gould F., Holmes N. D., Howald G. R., Madden F. M., Ponder J. B., Threadgill D. W., Wegmann A. S., Baxter G. S.; 2015. The next generation of rodent eradication: innovative technologies and tools to improve species specificity and increase their feasibility on islands. *Biological Conservation* 185: 47-58.
- Campos J. L., Granadeiro J. P.; 1999. Breeding biology of the white-faced storm-petrel on Salvagem Grande Island, North-East Atlantic. *Waterbirds* 22: 199-206.
- Carmona-Gasca C. A., I-Ko A., Ahmed N., De la Peña-Moctezuma A.; 2013. Isolation and molecular characterization of *Lectospora borgpetersenii* SEROVAR ballum. *Tropical and Subtropical Agrosystems* 16: 143-153.

- Caut S., Courchamp F.; 2008. Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. *Journal of Applied Ecology* 45: 428-437.
- Chown S.L. y Smith V. R.; 1993. Climate change and the short-term impact of feral house mice at the Sub-Antartic Prince Edwards Islands. *Oecologia* 96: 508-516
- Clair J.; 2011. The impacts of invasive rodents on island invertebrates. *Biological Conservation* 144: 68-81.
- Clancy S.; 2008. Genetic recombination. *Nature education* 1(1):40.
- Clout M. N., Russel J. C.; 2008. The invasion ecology of mammals: a global perspective. *Wildlife Research* 35 (3): 180-184.
- CONABIO; 2010. Estrategia Nacional sobre Especies Invasoras en México: prevención, control y erradicación. México.
- Cornuet J. M., Luikart G.; 1996. Description and power analysis of two test for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144 (4): 2001-2014.
- Courchamp F., Chapuis J.-L., Pascal M.; 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78: 347-383.
- Cuarón A.D.; 2009. Cozumel. p. 203-206. En: Gillespie R. and D.A. Clague (eds.). *Encyclopedia of Islands*. University of California Press, Berkeley, Estados Unidos.
- Dakin E. E., Avise J. C.; 2004. Microsatellite null alleles in parentage analysis. *Heredity* 93(5): 504-509.
- Dean M. D., Ardlie K. G., Nachman M. W.; 2006. The frequency of multiple paternity suggest that sperm competition is comun in house mouse (*Mus domesticus*). *Molecular Ecology* 15: 4141-4151.
- Dietrich W., Katz H., Lincoln S. E., Shin H. S., Friedman J., Dracopoli N. L., Lander E. S.; 1992. A genetic map of the mouse suitable for typing intraspecific crosses. *Genetic* 131: 423-447.
- DIISE, 2015. The Database of Island Invasive Species Eradications, developed by Island Conservation, Coastal Conservation Action Laboratory UCSC, IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, University of Auckland and Landcare Research New Zealand. Disponible en <http://diise.islandconservation.org>. Consultado 21 abril de 2017.
- Do C., Waples R.S., Peel D., Macbeth G. M., Tillet B. J., Ovenden R.; 2014. Ne Estimator V2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (Ne) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* 14: 209-214.
- Donihue C. M. y Lambert M. R.; 2015. Adaptative evolution in urban ecosystems. *AMBIO* 44: 194-203.

- Donlan C. J. y Wilcox C.; 2008. Diversity, invasive species and extinctions in insular ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 45: 1114-1123.
- Dugloch K. M. y Parker I. M.; 2008. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptative evolution and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology* 17: 431-449.
- Eguiarte L. E., Aguirre-Planter E., Schneivar E., González-González A., Souza V.; 2015. Flujo génico, diferenciación y estructura genética de las poblaciones, con ejemplos en especies de plantas mexicanas. En: Becerra Bracho A., Castañeda Sortibràn A., Piñero Dalmau D. (eds.). *Evolución Orgánica*. UNAM, México.
- Ellegren H.; 2004. Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature Reviews Genetics* 5: 435-445.
- England P. R., Cournet J.-M., Berthier P., Tallmon D. A., Luikart G.; 2005. Estimating effective population size from linkage disequilibrium: severe bias in small samples. *Conservation Genetics* 7: 303-308.
- Espindola S.; 2013. Estructura y variabilidad genética de dos especies de roedores endémicos de la Isla Cozumel, Quintana Roo. Instituto de Ecología, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. Tesis de Maestría. México.
- Espindola S., Cuarón A. D., Gaggiotti O. E., Vázquez -Domínguez E.; 2014. High genetic structure of the Cozumel Harvest mice, a critically endangered island endemic: conservation implications. *Conservation Genetics* 15: 1343-1402.
- Estoup A., Guillemaud T.; 2010. Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? *Molecular Ecology* 19: 4113-4130.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S.; 2005. Arlequin (versión 3.0): An integrated software package for population genetic data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1: 45-50.
- Falush D, Stephe M., Pritchard J. K.; 2007. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes* 7: 574-578.
- Faubet P., Waples R. S., Gaggiotti O. E.; 2007. Evaluating the performance of multilocus Bayesian method for the estimation of migration rates. *Molecular Ecology* 16: 1149-1166.
- Ficetola G. F., Bonin A., Miaud C.; 2008. Population genetics reveals origin and number of founders in a biological invasion. *Molecular Ecology* 17: 773-782.

- Förster D. W., Gündüz I., Nunes A. C., Gabriel S, Ramalhinos M. G., Mathias M. L., Britton-Davidian J., Searle B.; 2009. Molecular insights into the colonization and chromosomal diversification of Madeiran house mice. *Molecular Ecology* 18: 4477-4494.
- Frankham R.; 1998. Inbreeding and extinction: Island Population. *Conservation Biology* 12(3): 665-675.
- Frankham R.; 2005. Resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity* 94(4): 385.
- Futuyma D. J., 2013. *Evolution*. 3^o edición, Sinauer Associates, Sunderland, Estados Unidos, 656 p.
- Gabriel S.I., Johannesdottir F., Jones E. P., Searle J. B.; 2010. Colonization mouse-style. *BMC Biology* 8: 131.
- Gabriel S., Matías M. L., Searle J. B.; 2015. Of mice and the age of Discovery: the complex history of colonization of the Azorean archipelago by the mouse (*Mus musculus*) revealed by mitochondrial DNA variation. *Journal of Evolutionary Biology* 28: 130-145.
- Gaggioti O.E., Lange K., Rassmann K., Gliddons c.; 1999. A comparison of two indirect methods for estimating average levels of gene flow using microsatellite data. *Molecular Ecology* 8: 1513-1520.
- Gardner-Santana L. C., Norris D. E., Fornadel C. M., Hinson E. R., Klein S. L, Glass G. E.; 2009. Commensal ecology, urban landscapes, and their influence on the genetic characteristics of city-swelling Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Molecular Ecology* 18: 2766-2778.
- Goudet J., Raymon M., Meuss de T., Rousset F.; 1996. Testing differentiation in diploid populations. *Genetics* 144: 1933-1940.
- Guillot G., Mortier F., Estoup A.; 2005. GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 712-715.
- Guillot G., Santos F., Estoup A.; 2008. Analysing georeferenced population genetics data with geneland: a new algorithm to deal with null alleles and a friendly graphical user interface. *Bioinformatics* 24(11): 1406-1407.
- Gurevitch J., Padilla D. K.; 2004. Are invasive species the major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19(9): 470-474.
- Hardouin E. A., Chapuis J-L., Stevens M. I., Van Vuuren J. B., Quillfeldt P., Scavetta R. J., Teschke M., Tautz D.; 2010. House mouse colonization patterns on the sub-Antarctic Kerguelen

- Archipelago suggest singular primary invasions and resilience against re-invasion. *BMC Evolutionary Biology* 10: 325.
- Hardouin E. A., Orth A., Teschke M., Darvish J., Tautz D., Bonhomme F.; 2015. Eurasian house mouse (*Mus musculus* L.) differentiation at microsatellite loci identifies the Iranian plateau as a phylogeographic hotspot. *BMC Evolutionary Biology* 15:26.
- Harper G. A., Cabrera L.F.; 2010. Response of mice (*Mus musculus*) to the removal of black rats (*Rattus rattus*) in arid forest of Sanra Cruz Island, Galapagos. *Biological Invasions* 12: 1449-1452.
- Harr B., Karakoc E., Neme R., Teshke M., Pfeigle C., Pezer Z., Babiker H., Linnenbrink M., Montero I., Scavetta R., Reza-Abai M., Puente-Molins M., Schlegel M., Ulrich R. G., Altmüller J., Franitza M., Bûntge A., Kûnzels S., Tautz D.; 2016. Genomic resources for wild populations of the house mouse *Mus musculus* and its close relative *Mus spretus*. *Scientific Data* 3, 160075.
- Hedrick P. W.; 2011. Genetic of populations. 4^o edición. Jones and Bartlett Publishers, Massachusetts, Estados Unidos, 675 pp.
- Heller R. y Siegmund R.; 2009. Relationship between three measures of genetic differentiation G_{st} , D_{st} and $G'st$: how strong have we been? *Molecular Ecology* 18: 2080-2083.
- Huang S-W., Yu H-T., 2003. Genetic variation of microsatellite loci in the major histocompatibility complex (MHC) region in the southeast Asian house mouse (*Mus musculus castaneus*). *Genetica* 119: 201-218.
- Hulme-Beaman A., Dobney K., Cucchi T., Searle J.B.; 2016. An ecological and evolutionary framework for commensalism in anthropogenic environments. *Trends and Ecology and Evolution* 31(8): 633-645.
- Ihle S., Ravaoarimanana I., Thomas M., Diethard T.; 2006. An Analysis of signatures of selective sweeps in natural populations of the house mouse. *Molecular Biology and Evolution* 23(4): 790-797.
- Jacob H. J., Brown D. M., Bunker R.K., Daly M. J., Dzau V. J., Goodman A., Koike G., Kren V., Kurtz T., Lernmark A., Levan G., Mao Y.-P., Petterson A., Pravenec M., Simon J. S., Szpicer C., Szpicer J., Trolliet M. R., Winer E. S., Lander E. S.; 1995. A genetic linkage map of the laboratory rat, *Rattus Norvegicus*. *Nature Genetics* 9: 63-69.

- Jing M., Yu H-T, Bi X., Lai Y-C., Jiang W., Huang L.; 2014. Phylogeography of Chinese house mice (*Mus musculus musculus/castaneus*): distribution, routes of colonization and geographical regions of hybridization. *Molecular Ecology* 23: 4387-4405.
- Jones E. P., Jensen J-K., Magnussen E., Gregersen N., Hansen H. S., Searle J. B.; 2011. A molecular characterization of the charismatic Faroe house mouse. *Biological Journal of the Linnean Society* 102: 471-482.
- Kalinowski S., Wagner A. P., Taper M. L.; 2006. ML-RELATED: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes* 6: 576-579.
- Keitt B., Griffiths R., Boudjelas S., Broome K., Cranwell S., Millett S., Pitt W., Samaniego-Herrera A.; 2015. Best practice guidelines for rat eradication on tropical islands. *Biological Conservation* 185: 17-26.
- King C.M.; 2016. How genetics, history and geography limit potential explanation of invasions by house mice (*Mus musculus*) in New Zealand. *Biological Invasions* 18: 1533-1550.
- Konecny A., Estoup A., Duplantier J. M., Bryja J., Ba K., Galan M., Tatar C., Cosson J. F.; 2013. Invasion genetics of the introduced black rat (*Rattus rattus*) in Senegal, West Africa. *Molecular Ecology* 22(2): 286-300.
- Kraus F.; 2009. Alien Reptiles and Amphibians. En: James A. (eds.) *A Scientific Compendium and Analysis*. Drake Series Editor. Springer, Estados Unidos.
- Kraus F.; 2015. Impacts from invasive reptiles and amphibians. *Annual Review in Ecology and Evolution system* 46: 75-97.
- Lack J.B., Hamilton M. J., Braun J. K., Mares M. A., Van Den Bussche R. A.; 2013. Comparative phylogeography of invasive *Rattus rattus* and *Rattus norvegicus* in the U.S. reveals distinct colonization histories and dispersal. *Biological Invasions* 15: 1067-1087.
- Lambrinos J. G., 2004. How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. *Ecology* 85 (8): 2061-2070.
- Lawson L-J., Estoup A., Evans D.M., Thomas C. E., Lombaert E., Facon B., Aebi A., Roy H.E.; 2011. Ecological genetics of invasive alien species. *Biocontrol* 56: 409-428.
- Li Y. C., Korol A. B., Fahima T., Berles A., Nevo E.; 2002. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review. *Molecular Ecology* 11: 2453-2465.

- Lippens C., Estoup A., Hima M. K., Loiseau A., Tatar C., Dalecky A., Ba K., Kane M., Diallo M., Sow A., Niang Y., Piry S., Berthier K., Leblois R., Duplantier J-M., Brouat C.; 2017. Genetic structure and invasion history of the house mouse (*Mus musculus domesticus*) in Senegal, West Africa: a legacy of colonial and contemporary times. *Heredity* 1-12.
- Loiseau A., Rahelinirina S., Rahalinson L., Konecny A., Duplantier J. M., Brouat C.; 2008. Isolation and characterization of microsatellites in *Rattus rattus*. *Molecular Ecology Resources* 8: 916-918.
- López M., Foronda P., Feliu C., Hernández M.; 2013. Genetic characterization of black rat (*Rattus rattus*) of the Canary Islands: origin and colonization. *Biological Invasions* 15: 2367-2372.
- López-González C., Márquez-Linares M. A.; 2004. Corrección Secuencial de Bonferroni para el ajuste del nivel de significancia en pruebas estadísticas simultaneas. *Vertebrata Mexicana* 14: 21-28.
- Lucaccioni H., Granjon L., Dalecky A., Fossati O., Le Fur J., Duplantier J-M., Handschumacher P.; 2016. From human geography to biological invasions: the black rat distribution in the changing southeastern of Senegal. *Plos One* 11(9): e0163547.
- Luikart G., Allendorf F. W., Cornuet J-M., Sherwin W. B.; 1998. Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity* 89 (3): 238-247.
- Luikart G. y Cornuet J-M.; 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottleneck populations from allele frequency data. *Conservation Biology* 12 (1): 228-237.
- Matthysen E.; 2012. Multicausality of dispersal: a review. In: Globert J. Baguette M., Benton T. G., Bullock J. M. (eds.). *Dispersal Ecology and Evolution*, Oxford University Press, Oxford, Reino Unido , 462 pp.
- McDonald David; 2008. University of Wyoming, <http://www.uwyo.edu/dbmcd/molmark/waap.html>. Consultado el 8 de agosto de 2016.
- Meirmans P.G. y Hedrick P.W.; 2011. Assessing population structure: Fst and related measures. *Molecular Ecology Resources* 11: 5-18.
- Meirmans P. G.; 2014. Non convergence in Bayesian estimation of migration rates. *Molecular Ecology Resources* 14: 726–733.
- Mangombi J.B., Brouat C., Loiseau A., Banga O., Leroy E. M., Bourgarel M., Duplantier J. M.; 2016. Urban population genetics of the invasive black rats in Franceville, Gabon. *Journal of Zoology* 299: 183-190.

- Miller A. P. y Webb P.I.; 2001. Diet of house mouse (*Mus musculus L.*) on coastal sand dunes, Otago, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 28: 49-55.
- Morgan E.; 2009. Disponible en <http://genepop.curtin.edu.au/>. Consultado el 20 de mayo de 2016.
- Muckelbauer G.; 1990. The shelf of Cozumel, Mexico: Topography and organisms. *Facies* 23: 185-240.
- Nathan H. W., Clout N. M. , MacKey J. W., Murphy E.C., Rusell J. C.; 2015. Experimentl island invasion of house mice. *Population Ecology* 57: 363-371.
- Nei M., Roychoudhury A. K.; 1974. Sampling variance of heterozigosity and genetic distance. *Genetics* 76: 379-390.
- Nei M.; 1986. Definition and estimation of fixation index. *Evolution* 40(3): 643-645.
- Nelson D. L., Cox M. M., 2009. *Lehninger Principios de Bioquímica*. 5° edición. Ediciones Omega, Barcelona, España.
- Nielsen R., Slatkin M.; 2013. *An introduction to population genetics. Theory and applications*. 1° edición, Sinauer Associates, Massachusetts, Estados Unidos
- Nomura T.; 2008. Estimation of effective number of breeders from molecular coancestry of single cohort simple. *Evolutionary Applications* 1(3):462–474.
- Ortega-Reyes J.; 2006. Estudios Moleculares en murciélagos: Inferencias basadas en ADN mitocondrial y microsatélites. En: Vázquez-Domínguez E, Hafner D. J. (eds). *Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin No. 32, Albuquerque, Estados Unidos.
- Panty-May J. A., Carvalho-Pereira T. S. A., Serrano S., Pedra G. G., Taylor J., Pertile A. C., Minter A., Airam V., Carvalho M., Júnior N. N., Rodrigues G., Reis M. G., Ko A. I., Childs J. E., Begon M., Costa F.; 2016. A two year ecological study of norway rats (*Rattus norvegicus*) in a Brazilian Urban Slum. *Plos One* 11, 3: e0152511.
- Peakall R. y Smouse P. E.; 2012. GenAlex 6.5: genetic analysis in Excel: population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28: 2537-2539.
- Prenter J., MacNeil C., Dick J. T. A., Dunn A. M.; 2004. Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 19(7): 385-390.

- Piry S., Luickart G., Cornuet J. M.; 1999. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity* 90: 502-503.
- Programa Rector de Desarrollo Costero del Estado de Quintana Roo (PRORED Quintan Roo), 2008. Secretaría de Comunicaciones y Transportes. México.
- Puckket E. E., Park J., Combs M., Blum M. J., Bryant J. E., Caccone A., Costa F., Deinum E. E., Esther A., Himsworth C. G., Keightley P. D., Ko A., Lundkvist A., McElhinney L. M., Morand S., Robins J., Rusell J., Strand T. M., Suarez O., Yon L., Munshi-South; 2016. Global population divergence and admixture of the Brown rat (*Rattus norvegicus*). *Proceedings of the Royal Society B* 283 (1841):20161762.
- Raymond M, Rousset F.; 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49(6): 1280-1283.
- Reaser J. K., Meyerson L. A., Cronk Q., Poorter M., Eldrege L. G., Green E., Kairo M., Latasi P., Mack R. N., Mauremootoo J., O`dowd G., Orapa W., Satroumoto S., Saunders A., Shine c., Thrainsson S., Vaiutu L.; 2007. Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Enviromental Conservation* 34(2): 98-111.
- Reed D., Frankham R.; 2003. Correlation between fitness and diversity genetic. *Conservation Biology* 17: 230-237.
- Richarson J. L., Burak M. K., Hernandez C., Shirvell J. M., Mariani C., Carvalho-Pereira T. S. A., Pertile A. C., Panti-May J. A., Pedra G. G., Serrano S., Taylor J., Carvalho M., Rodrigues G., Costa F., Childs J. E., Ko A. I., Caccone A.; 2016. Using fine scale of Norway rats to improve control efforts and reduce leptospirosis risk in urban slum enviroments. *Evolutionary Applications* 10(4):323-337.
- Romero-Nájera I.; 2004. Distribución, abundancia y uso de hábitat de Boa constrictor introducida en Cozumel. Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. Tesis de maestría. México.
- Rousset F.; 2008. Genepop`007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8: 103-106.
- Rusell J. C., Binnie H. R., Oh J., Anderson D. P., Samaniego-Herrera A.; 2017. Optimizing confirmation of invasive species eradication with rapid eradication assessment. *Journal of Applied Ecology* 54: 160-169.

- Ryman N., Leimar O.; 2009. Gst is still a useful measure of genetic differentiation – a comment on Jost's D. *Molecular Ecology* 18: 2084-2087.
- Samaniego-Herrera A., Aguirre-Muñoz A., Rodríguez-Malagón M., González-Gómez R., Torres-García F., Méndez-Sánchez F., Félix-Lizárraga M., Latofski-Robles M.; 2011. Rodent eradication on Mexican islands: advances and challenges. En: Veitch, C. R.; Clout, M. N. and Towns, D. R. (eds.). *Island invasives: eradication and management*. IUCN, Gland, Suiza.
- Schoener T. W., Losos J. B., Spiller D. A.; 2005. Island biogeography of populations: An introduced species transforms survival patterns. *Science* 310 (5755): 1907-1809.
- Selkoe K. A., Toonen R. J.; 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters* 9: 615-629.
- Shiels A. B., Flores C. A., Khamsing A., Krushelnycky P. D., Mosher S. M., Drake D. R.; 2013. Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R. exulans*, *M. musculus*). *Biological Invasions* 15: 1037-1048.
- Siahsarvie R., Auffray J.-C., Darvish J., Rahabi-Maham H., Yu H.-T., Agret S., Bonhomme F., Claude J.; 2012. Patterns of morphological evolution in the mandible of the house mouse *Mus musculus* (Rodentia: Muridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 635-647.
- Simberloff D.; 2009. Invasion or introduced species. En: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley and sons, Ltd: Chichester.
- Simberloff; 2009b. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 81-102.
- Sotomayor J.; 2009. Asociación de *Leptospira* con los roedores nativos y exóticos de la isla Cozumel, México. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM. Tesis de licenciatura. México.
- Starrfelt J., Kokko H.; 2012. The theory of dispersal under multiple influences. En: Globert J. Baguette M., Benton T. G., Bullock J. M. (eds.). *Dispersal ecology and evolution*, Oxford University Press, Oxford, Reino Unido, 462 pp.
- Staubach F., Lorenc A., Messer P. W., Tang K., Petrov D. A., Tautz; 2012. Genome patterns of selection and introgression of haplotypes in natural populations of the house mouse (*Mus musculus*). *Plos Genetics* 8(8):e1002891
- Suarez A., Tsutsui N.; 2008. The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology* 17: 351-360.

- Trejo de la Paz V.; 2014. Transformaciones espaciales de la Ciudad de Cozumel, Quintana Roo, 1980-2010. Facultad de Filosofía y Letras, Colegio de Geografía, UNAM. Tesis de Licenciatura. México.
- Torchin M., Michell C.; 2004. Parasites, pathogens and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology Enviromental* 2(4): 183-190.
- Van Oosterhound C., Hutchinson W., Wills D., Shipley P.; 2004. MicroChecker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4: 535-338.
- Varudkar A. y Ramakrishnan U.; 2015. Commensalism facilitates gene flow in mountains: a comparison between two *Rattus* species. *Heredity* 115: 253-261.
- Vázquez-Domínguez E., Suarez-Atilano M., Booth W., González-Baca C., Cuarón A.; 2012. Genetic evidence of a recent successful colonization of introduced species of islands: *Boa constrictor imperator* on Cozumel islands. *Biological Invasions* 14: 2101-2116.
- Waples R., Do C.; 2008. LDNE: a program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Resources* 8: 753-756.
- Wilson G., Rannala B.; 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163(3): 1177-1191.
- Williamson C. M.; 1996. *Biological invasions*. 197 pp. Chapman y Hall. 1° edición, Gran Bretaña.
- Williamson C. M., Lee W., Curley J. P.; 2016. Temporal dynamics of social hierarchy formation and maintenance in male mice. *Animal Behavior* 115: 259-272.
- Yu H-T, Peng Y-H; 2002. Population differentiation and gene flow revealed by microsatellite DNA markers in the house mouse (*Mus musculus castaneus*) in Taiwan. *Zoological Science* 19 (4): 475-483.

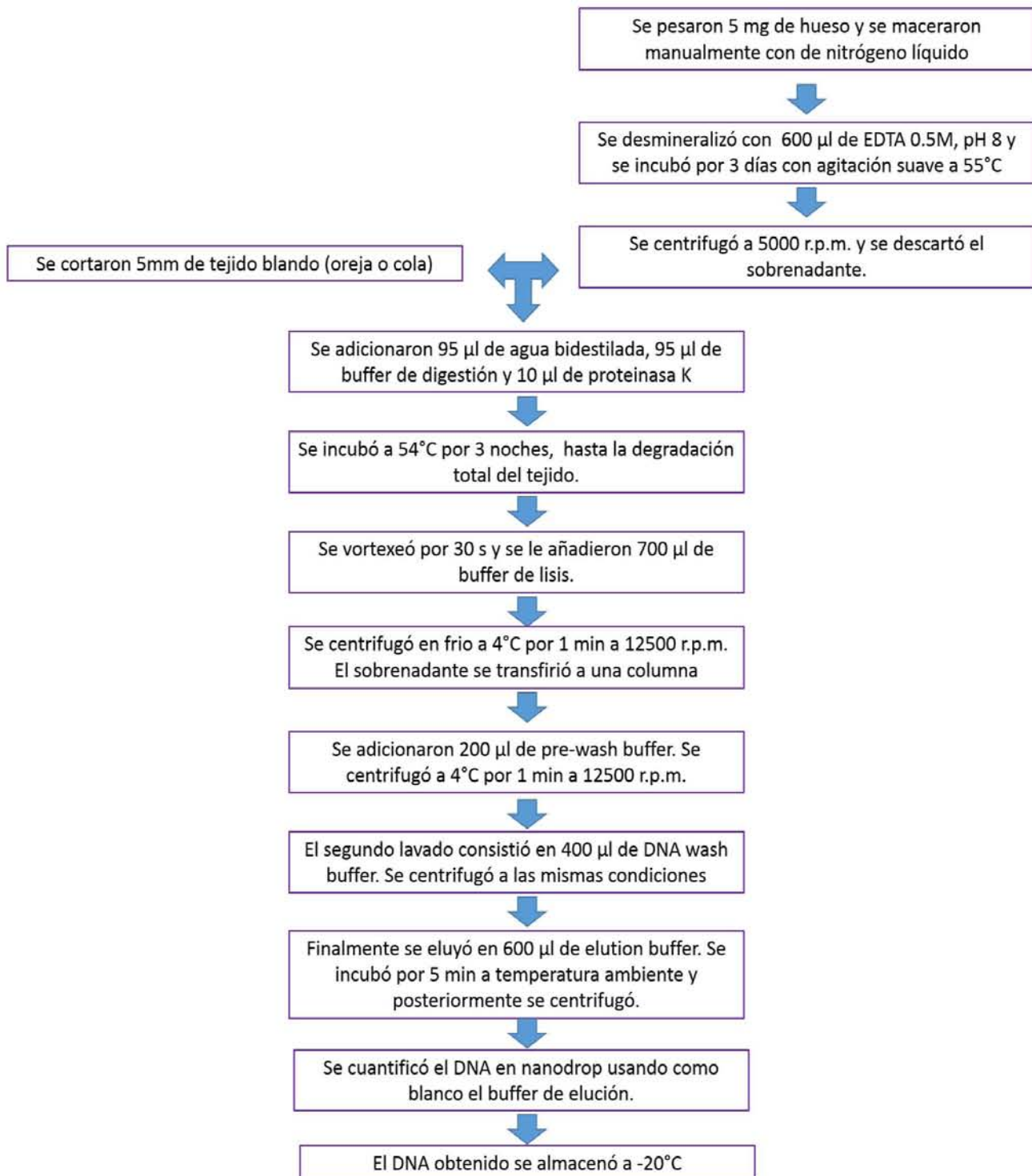
Anexos

Anexo1. Esfuerzo de muestreo por localidad y éxito de captura

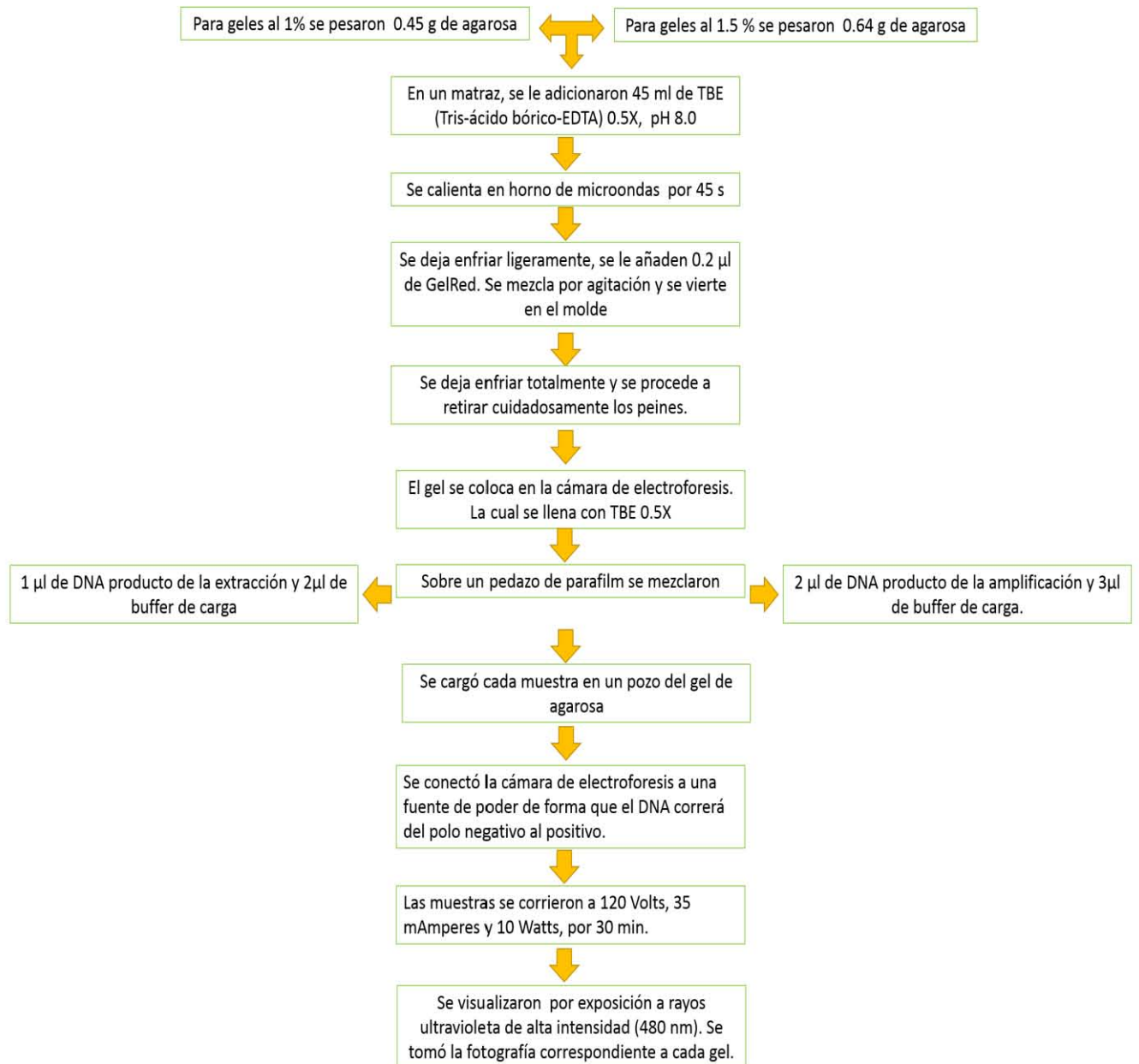
Localidad	Tipo de establecimiento	Latitud	Longitud	# trampas	Capturas Especie (No. individuos)
10 de abril	Casa habitación	20°30.415	86°56.863	5	<i>Mus musculus</i> (7)
10 de abril	Casa habitación	20°30.430	86°56.894	5	<i>Rattus rattus</i> (2)
10 de abril	Casa habitación	20°30.433	86°56.861	5	Sin capturas
10 de abril	Establecimiento comercial	20°30.401	86°56.877	3	Sin capturas
San Miguel II	Avenida 65	20°29.855	86°56.630	--	<i>Rattus rattus</i> (1)
CAMAR	Establecimiento comercial	20°29.638	86°55.842	5	<i>Rattus rattus</i> (1)
Capitanía de Puerto	Casa habitación	20° 30.802	86° 56.813	5	Sin capturas
5 sur	Casa habitación	20°29.818	86°56.502	5	Sin capturas
CBTIS #28	Espacio abierto	20°30.706	86°56.265	10	Sin capturas
Centro (CONANP)	Casa habitación	20°30.624	86°56.721	5	<i>Rattus rattus</i> (2)
Centro	Casa habitación	20°30.206	86°57.250	5	Sin capturas
Centro	Casa habitación	20°30.546	86°56.933	5	<i>M. musculus</i> (5)
Centro	Casa habitación	20°30.749	86°56.511	Donación	<i>Rattus rattus/Mus musculus</i> (5 /1)
Club náutico Banco Playa	Espacio abierto	20°31.648	86°56.355	20	Sin capturas
Colonos cuzamil	Casa habitación	20°29.806	86°57.457	5	<i>Rattus rattus</i> (5)
El cedral	Casa habitación	20°22.169	86°59.500	5	<i>Rattus rattus</i> (5)
El Cedral 2	Casa habitación	20°22.133	86°59.556	5	<i>Rattus rattus</i> (1)
Emiliano Zapata	Casa habitación	20°30.165	86°55.956	5	<i>Mus musculus</i> (4)
Flamingos II	Casa habitación	20°29.479	86°56.699	5	Sin capturas
Fundación de parques y museos	Espacio abierto	20°28.410	86°57.386	20	Sin capturas
Independencia	Casa habitación	20°29.938	86°57.457	5	<i>Rattus rattus</i> (1)
Isla de la Pasión	Casa habitación	20°32.672	86°52.862	3	<i>Orizomys couesi</i> (1)
La cabaña del Pescador	Establecimiento comercial	20°32.800	86°55.711	10	Sin capturas
Mercado municipal	Establecimiento comercial	20°30.409	86°56.867	10	<i>Rattus rattus</i> (1)
Muelle fiscal Terminal Marítima	Establecimiento comercial	20°30.689	86°57.005	20	Sin capturas

San Miguel					
Punta Sur 1	Establecimiento comercial	20°17.942	86°59.307	5	Sin capturas
Punta Sur2	Establecimiento comercial	20°17.860	87°00.268	5	Sin capturas
Punta Sur 3	Establecimiento comercial	20°16.870	87°00.157	5	Sin capturas
Punta Sur 4	Establecimiento comercial	20°16.871	87°00.155	5	Sin capturas
Rancho Chichihualco	Espacio abierto	20°32.411	86°55.899	20	Sin capturas
Rancho los Gatos Km 11	Casa habitación	20°26.556	86°51.904	5	<i>Rattus rattus</i> (1)
Rastro	Establecimiento comercial	20°28.419	86°57.377	10	<i>Rattus rattus</i> (1)
Recicladora Baasha	Establecimiento comercial	20°30.706	86°57.040	5	<i>Rattus rattus/Mus musculus</i> (8 /1)
Relleno sanitario	Espacio abierto	20°22.128	86°54.261	25	<i>Rattus rattus/Mus musculus</i> (9 /18)
San Gervasio	Casa habitación	20°29.522	86°56.297	5	Sin capturas
San Gervasio	Casa habitación	20°29.595	86°56.072	5	<i>Rattus rattus</i> (2)
San Miguel	Casa habitación	20°30.175	86°56.224	5	<i>Mus musculus</i> (19)
San Miguel I	Casa habitación	20°29.617	86°57.226	5	<i>Mus musculus</i> (7)
Taller de carros alegóricos	Establecimiento comercial	20°26.502	86°51.897	5	Sin capturas
Tapicería Av. 65	Establecimiento comercial	20°29.584	86°56.886	5	Sin capturas

Anexo 2. Protocolos de extracción de DNA a partir de tejido blando y tejido óseo



Anexo 3. Protocolo de preparación de geles de agarosa para la integridad del ADN y los productos



Anexo 4. Características de los primers empleados para la amplificación de 10 loci de microsatélites

a) *R. rattus*

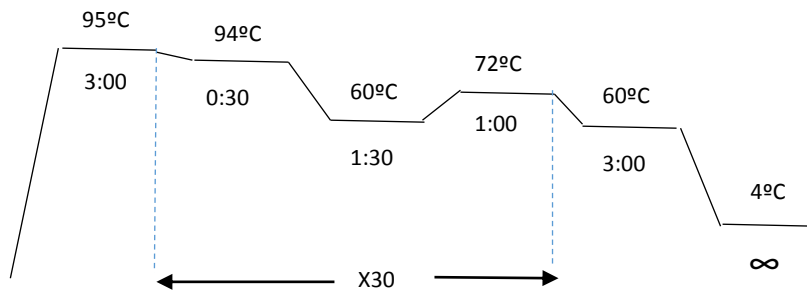
Locus	Motivo	Primers		Tamaño del producto		
		Forward	Reverse	Reportado	Cozumel	Genebank
Rr14	(GT) ₁₅	/5HEX/ CTGGCTGGGACAGTGGAG	CGTCATCACTTCTCAGGACAG	98-131	105-137	EU272138
Rr17	(CA) ₂₀	/56FAM/ CGTGTGGCATAGGTGAAGG	TGCAGGAAACTGGTAGGACA	209-216	200-218	EU272136
Rr21	(GT) ₂₃	/56FAM/ AGTCAGTGTGGAGCAGGCA	GAGAAATTCAAACCTCAACTGC	207-236	218-232	EU272139
Rr22	(CA) ₁₄	/5HEX/ CCGTAAGTAGAAGCTGGTTGAG	CTGGTCTTCTGAGGCTCTCT	338-353	344-370	EU272140
Rr67	(GT) ₂₁	/56FAM/ CATCCTGTGACCTTGAAGTG	ACATGTAAGGCAGAGGATGG	173-189	176-186	EU272142
Rr68	(GT) ₁₂	GACTTCCTATCCAGACAGAG	/5HEX/ CTGAAGCTATAAAGTGAGATCTA	99-137	97-101	EU272143
Rr107	(CT) ₂₉ (GT) ₇	/5HEX/ CTGACAAAGGCAGCCAGTG	CATCTGGATGTCTGCAGGATG	261-295	261-307	EU272145
Rr114	(CT) ₂₀ (GA) ₂₁	GCTGTGGCTAGAATCCAAGG	/56FAM/ ATGAGGCCTGTGGACGGTA	335-374	344-362	EU272137
D16Rat81	(GT) ₂₄	/56FAM/ AAACAGAGCCTTAGCACAGTGGCTT	TATACATGCACATGTGGGCCCAAC	191	192-194	NW_007906002.1
D5Rat83	(GT) ₂₂	/5HEX/ ATCACACTTGGAAACAGGGAGATGG	ACATTGCCATCCTGAAGACCAAAAC			NW_007905818.1

b) *M. musculus*

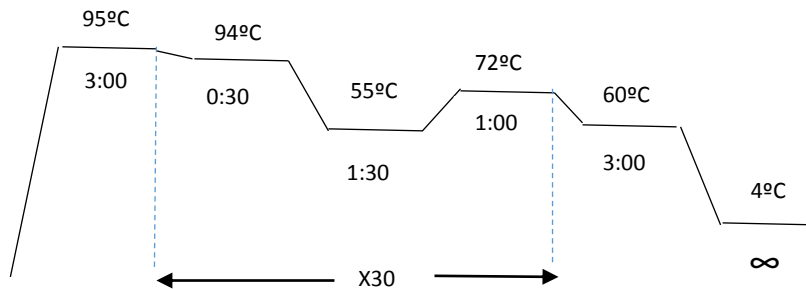
Locus	Motivo	Primers		Tamaño del producto			Genebank
		Forward	Reverse	Reportado	Cozumel	Cromosoma	
D5Mit149	(GT) ₂₄	/56FAM/TCAGGAAGTGATCTTCCAACG	ATCTGATGCCTCTGACCTTCA	060-182	124-150	5	NT_039305.8
D6Mit309	(GT) ₁₉	/5HEX/TATGCTTTTTTCAAATCTGTTGC	CACTAGGAAACCCACCTGA	072-127	84-110	6	NT_039353
D9Mit54	(AC) ₂₀	/5HEX/TGGGGATACTATGCCTTCTACTG	CAGGTCAAGGCTACTTTTATTTTC	108-166	118-158	9	NT_039474.8
D13Mit61	(GT) ₂₁	/56FAM/TGCTCCAATACAACAAGGTCC	CCAGCCAAGGTGTGTTGAC	157-208	171-196	13	NT_039580.8
D15Mit98	(AC) ₁₇	/56FAM/AGCACATTCTCCAACAACC	CAAAACAAGCACAAAACAAATACA	120-169	128-154	15	NT_039618.8
EG22992	(GA) ₁₅	/5HEX/TAGAGCGTGAAGAAGAGGGC	AAGACTGACCAACATTACGG	209-253	221-285	3	-----
PP4A02		/56FAM/TCCAGTCCCAGTTGCCAGACAC	AACCTGGTCTCAGAGGCTGTCTG	253-304	270-286	11	-----
PP7B08		/5HEX/ACTAGCAGAGCCACTTCGGGAG	TCCCAGGATCGTCCAGCTCAGG	170-298	196-248	16	-----
PP10A02		/5HEX/AGAAAGCAGCTTACAGTCCCAG	TGGATTGGGATGAGCCTTGAAC	280-329	277-307	8	-----
PP10E08		/56FAM/AGGCTCCACCACGGAGCACCTC	GGAGGTTGAGTCCAGCCTAGTC	343-413	355-397	4	-----

Anexo 5. Ciclos de amplificación de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR)

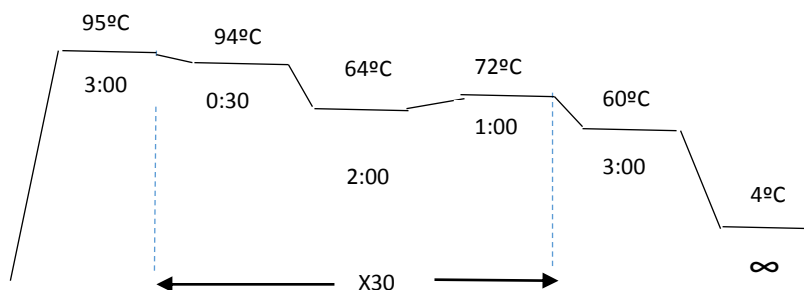
Para amplificar los loci Rr14, Rr17, Rr21, Rr22, Rr67, Rr68, Rr07, Rr114 de *R. rattus* y la totalidad de los loci de *M. musculus* se aplicó el siguiente ciclo de reacción.



Para la amplificación del locus D16Rat81 se utilizó el ciclo:



Y para el locus D5Rat83



Anexo 6: Desequilibrio de Ligamiento entre pares de loci para cada grupo genético y Cozumel (*P<0.05 bajo corrección Bonferroni)

a) *Rattus rattus*

		Coz 1		Coz 2		Coz 3	
Pares de loci		P	E.E.	P	E.E.	P	E.E.
R 14	R17	0.935811	0.002308	0.661341	0.002482	-	-
R 14	R21	0.891995	0.003240	0.898429	0.001230	-	-
R17	R21	0.577534	0.004919	0.406478	0.001781	0.599898	0.000477
R 14	R22	0.706506	0.002878	0.248050	0.001331	-	-
R17	R22	0.500830	0.002351	0.501506	0.001212	1.000000	0.000000
R21	R22	0.518728	0.002423	0.828354	0.000836	1.000000	0.000000
R 14	R67	0.809985	0.002029	1.000000	0.000000	-	-
R17	R67	0.267972	0.001781	1.000000	0.000000	0.399966	0.000404
R21	R67	0.765739	0.001857	1.000000	0.000000	0.200027	0.000219
R22	R67	0.915833	0.000495	1.000000	0.000000	1.000000	0.000000
R 14	R68	0.479143	0.003296	0.200340	0.001142	-	-
R17	R68	0.381177	0.002041	0.390588	0.001081	0.399915	0.000413
R21	R68	0.901619	0.001282	1.000000	0.000000	0.200622	0.000234
R22	R68	0.491445	0.001401	0.465466	0.000796	1.000000	0.000000
R67	R68	0.784785	0.000905	1.000000	0.000000	0.200228	0.000193
R 14	R107	0.061477	0.003999	0.784807	0.001360	-	-
R17	R107	0.082693	0.003926	0.408598	0.001269	1.000000	0.000000
R21	R107	0.262436	0.006410	0.695595	0.001147	0.599803	0.000310
R22	R107	0.966616	0.000905	0.187874	0.000697	1.000000	0.000000
R67	R107	0.098679	0.001720	1.000000	0.000000	0.400350	0.000186
R68	R107	0.631227	0.002991	1.000000	0.000000	0.400231	0.000173
R 14	R114	0.119827	0.002936	0.685749	0.001414	-	-
R17	R114	0.300852	0.002660	0.380360	0.001125	1.000000	0.000000
R21	R114	0.316819	0.003230	0.883041	0.000665	1.000000	0.000000
R22	R114	0.718461	0.001463	0.696866	0.000683	1.000000	0.000000
R67	R114	0.018656	0.000334	0.066420	0.000205	1.000000	0.000000
R68	R114	0.197315	0.001271	0.799039	0.000637	1.000000	0.000000
R107	R114	0.077640	0.002136	0.895719	0.000439	0.400189	0.000179
R 14	D16Rat81	0.563038	0.001015	0.219954	0.000552	-	-
R17	D16Rat81	0.171544	0.000599	0.199938	0.000425	0.400576	0.000392
R21	D16Rat81	0.104276	0.000446	0.800058	0.000393	0.199853	0.000257
R22	D16Rat81	0.010704	0.000102	0.860271	0.000246	1.000000	0.000000
R67	D16Rat81	0.711141	0.000380	0.399913	0.000181	0.199924	0.000193
R68	D16Rat81	1.000000	0.000000	0.142998	0.000254	0.200032	0.000205
R107	D16Rat81	0.159736	0.000841	0.245063	0.000451	0.400268	0.000172
R114	D16Rat81	0.225414	0.000434	0.692619	0.000358	1.000000	0.000000

b) *Mus musculus*

Pares de loci		SaMi1		SaMi2		SaMi3		Cozumel	
		P	E.E.	P	E.E.	P	E.E.	P	E.E.
D5Mit149	D6Mit309	0.154644	0.001455	0.939327	0.000622	0.466746	0.000285	0.575122	0.003181
D5Mit149	D9Mit54	0.391260	0.001417	0.002659	0.000099	0.599997	0.000156	0.000191*	0.000041
D5Mit149	D13Mit61	0.607950	0.001885	0.039051	0.000657	0.466586	0.000288	0.016115	0.000574
D5Mit149	D15Mit98	0.297024	0.001554	0.705150	0.001588	0.733526	0.000263	0.208821	0.002361
D5Mit149	EG22992	0.050732	0.000444	0.533091	0.001260	1.000000	0.000000	0.046238	0.000673
D5Mit149	PP4A02	0.099819	0.000982	0.572546	0.000799	0.733002	0.000156	0.166395	0.001635
D5Mit149	PP7B08	0.138067	0.001443	0.350110	0.001968	0.066518	0.000147	0.000067*	0.000035
D5Mit149	PP10A02	0.719084	0.001566	0.935318	0.000490	1.000000	0.000000	0.119585	0.001826
D5Mit149	PP10E08	0.200473	0.001972	0.662634	0.001221	0.199966	0.000136	0.040146	0.001213
D6Mit309	D9Mit54	0.694247	0.001462	0.817800	0.000819	0.657036	0.000120	0.865940	0.001535
D6Mit309	D13Mit61	0.216982	0.001916	0.073138	0.000818	1.000000	0.000000	0.336149	0.003088
D6Mit309	D15Mit98	0.963905	0.000594	0.819981	0.001167	0.333499	0.000245	0.915370	0.001524
D6Mit309	EG22992	0.233185	0.001026	0.112823	0.000766	0.428618	0.000171	0.046957	0.000818
D6Mit309	PP4A02	0.694454	0.001576	0.814858	0.000521	1.000000	0.000000	0.435615	0.002421
D6Mit309	PP7B08	0.320918	0.002405	0.983135	0.000345	0.123939	0.000144	0.147796	0.003302
D6Mit309	PP10A02	0.931906	0.000888	0.825311	0.000792	0.713895	0.000232	0.881613	0.001873
D6Mit309	PP10E08	0.699312	0.002908	0.637930	0.001158	0.657089	0.000120	0.306479	0.004168
D9Mit54	D13Mit61	0.862330	0.000962	0.306067	0.001154	1.000000	0.000000	0.192765	0.001675
D9Mit54	D15Mit98	0.427730	0.001476	0.941378	0.000462	0.142680	0.000104	0.470689	0.002291
D9Mit54	EG22992	0.133053	0.000632	0.058450	0.000423	1.000000	0.000000	0.005664	0.000165
D9Mit54	PP4A02	0.351031	0.001392	0.112972	0.000392	1.000000	0.000000	0.022696	0.000463
D9Mit54	PP7B08	0.643206	0.001621	0.343560	0.001438	0.428797	0.000127	0.042810	0.001152
D9Mit54	PP10A02	0.148570	0.001059	0.737609	0.000791	1.000000	0.000000	0.152390	0.001675
D9Mit54	PP10E08	0.923734	0.000885	0.103557	0.000602	0.485546	0.000084	0.012349	0.000537
D13Mit61	D15Mit98	0.104740	0.001180	1.000000	0.000000	0.714119	0.000231	0.521806	0.002802
D13Mit61	EG22992	0.914239	0.000510	0.000148*	0.000024	1.000000	0.000170	0.034048	0.000556
D13Mit61	PP4A02	0.188470	0.001596	0.121212	0.000533	0.771597	0.000183	0.053149	0.000922
D13Mit61	PP7B08	0.099136	0.001529	1.000000	0.000000	0.771472	0.000188	0.132466	0.002668
D13Mit61	PP10A02	0.460208	0.002051	0.784127	0.000949	0.142958	0.000191	0.240149	0.002520
D13Mit61	PP10E08	0.754533	0.002535	0.856549	0.000799	0.257102	0.000126	0.291749	0.003436
D15Mit98	EG22992	0.366731	0.000974	0.699139	0.001257	0.428617	0.000000	0.235853	0.001625
D15Mit98	PP4A02	0.357476	0.001723	0.676164	0.000769	1.000000	0.000000	0.064686	0.001036
D15Mit98	PP7B08	0.141563	0.001533	0.148236	0.001752	0.333151	0.000240	0.003125	0.000297
D15Mit98	PP10A02	0.423519	0.001875	0.333132	0.001415	1.000000	0.000000	0.033831	0.000969
D15Mit98	PP10E08	0.739652	0.002332	0.300762	0.001462	0.142908	0.000103	0.028653	0.001047
EG22992	PP4A02	0.236785	0.000875	0.513476	0.000591	1.000000	0.000000	0.232732	0.001284
EG22992	PP7B08	0.401866	0.001207	0.422635	0.001616	1.000000	0.000000	0.026112	0.000711
EG22992	PP10A02	0.311828	0.000981	0.748916	0.000794	0.285511	0.000167	0.232732	0.001690
EG22992	PP10E08	0.888156	0.000734	0.163267	0.000806	0.428464	0.000078	0.034065	0.000767
PP4A02	PP7B08	0.808547	0.001553	0.864049	0.000576	1.000000	0.000000	0.695742	0.002772
PP4A02	PP10A02	0.642918	0.001531	0.693250	0.000575	0.714185	0.000231	0.069519	0.001155
PP4A02	PP10E08	0.915681	0.001137	0.229859	0.000576	1.000000	0.000118	0.079452	0.001473
PP7B08	PP10A02	0.124894	0.001632	0.280104	0.001418	0.714020	0.000237	0.005096	0.000448
PP7B08	PP10E08	0.649820	0.003148	0.516963	0.001716	0.428515	0.000127	0.019531	0.001432
PP10A02	PP10E08	0.248930	0.002561	0.953850	0.000347	0.257283	0.000000	0.079455	0.002031

Anexo 7: Diferenciación alélica y genotípica entre poblaciones apareadas, por loci con corrección Bonferroni (* $p < 0.05$)

a) *Rattus rattus*

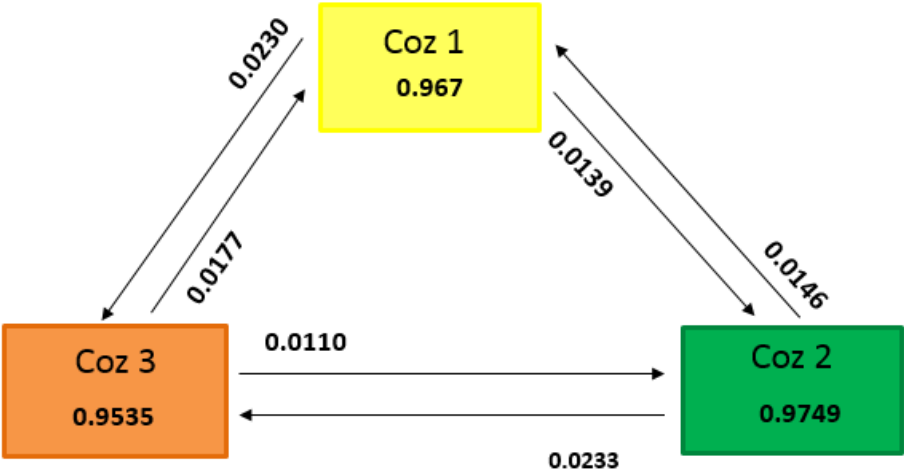
Locus	Diferenciación alélica			Diferenciación genotípica		
	Coz 1-Coz 2	Coz 1-Coz 3	Coz 2-Coz 3	Coz 1-Coz 2	Coz 1-Coz 3	Coz 2-Coz 3
R14	0.00000*	0.00000*	0.00000*	0.00005*	0.00001*	0.00007*
R17	0.00188*	0.00000*	0.00006*	0.00421*	0.00004*	0.00032*
R21	0.00114*	0.33218	0.00008*	0.00205*	0.35720	0.00021*
R22	0.02336*	0.00023*	0.00084*	0.11999	0.01071*	0.03090
R67	0.00001*	0.05523	1.00000	0.00001*	0.08088	1.00000
R68	0.43513	0.74647	0.50459	0.58966	0.86181	1.00000
R107	0.00007*	0.00095*	0.0000*	0.00027*	0.00651*	0.00006*
R114	0.02121*	0.00003*	0.00008*	0.03977*	0.00043*	0.00201*
D16Rat81	0.07854	1.0000	0.25416	0.04530	1.00000	0.16826

b) *Mus musculus*

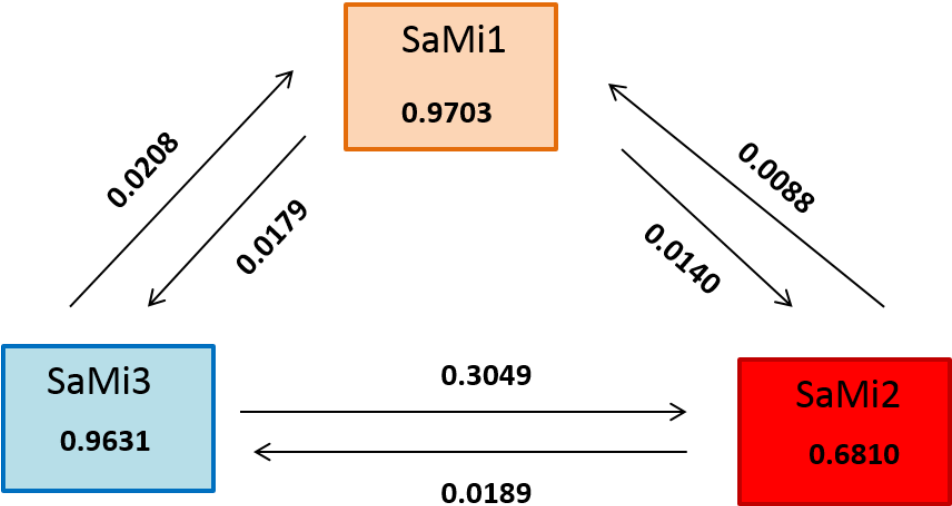
Locus	Diferenciación alélica			Diferenciación genotípica		
	SaMi 1-SaMi 2	SaMi 1-SaMi 3	SaMi 2-SaMi 3	SaMi 1-SaMi 2	SaMi 1-SaMi 3	SaMi 2-SaMi 3
D5Mit149	0.00004*	0.00062*	0.08374	0.00174*	0.01401*	0.12484
D6Mit309	0.01732*	0.00003*	0.0333*	0.02450*	0.00008*	0.05211
D9Mit54	0.00000*	0.00002*	0.054495	0.00001*	0.00015*	0.05793
D13Mit61	0.00186*	0.00003*	0.00018*	0.00401*	0.00007*	0.0004*
D15Mit98	0.00302*	0.05727	0.00023*	0.02047*	0.22925	0.00381*
EG22992	0.00000*	0.00291*	0.00001*	0.00000*	0.01287*	0.00010*
PP4A02	0.00000*	0.00090*	0.34485	0.00004*	0.00558*	0.39755
PP7B08	0.00000*	0.00000*	0.00125*	0.00003*	0.00065*	0.03797*
PP10A02	0.00017*	0.00138*	0.01270*	0.00048*	0.00868*	0.39755
PP10E08	0.00000*	0.00004*	0.00000*	0.00000*	0.00149*	0.00003*

Anexo 8: Diagramas bayesianos de la tasa de migración entre grupos genéticos y su direccionalidad

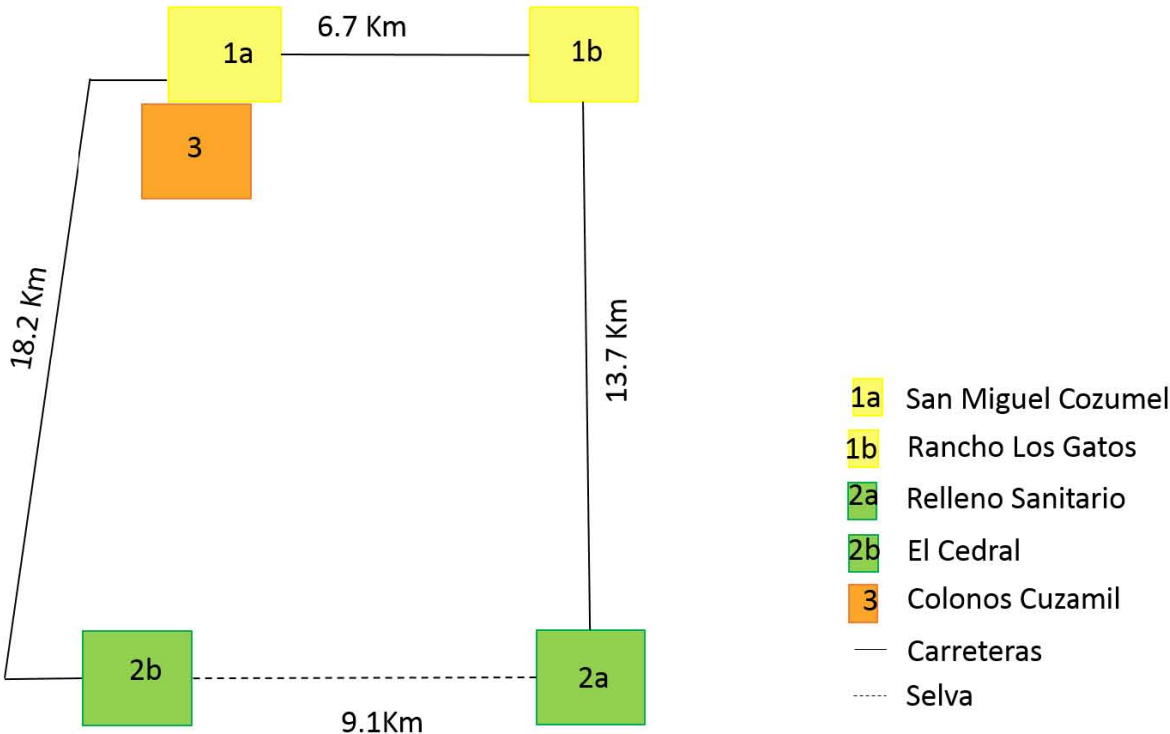
a) *Rattus rattus*



b) *Mus musculus*



Anexo 9: Distancias geográficas entre los grupos genéticos de *R. rattus*



Anexo 10: Cuello de botella ancestral bajo diferentes modelos de mutación IAM, SMM, TPM (90% SMM, 10% IAM) y TPM (70% SMM, 30% IAM).

a) *Rattus rattus*

	I.A.M	S.M.M.	T.P.M (10-90)	T.P.M (30-70)
Coz1	0.10156	0.97559	0.91797	0.71484
Coz2	0.32617	0.87500	0.78711	0.63281
Coz3	0.12500	0.52734	0.47266	0.32031

b) *Mus musculus*

	I.A.M	S.M.M.	T.P.M (10-90)	T.P.M (30-70)
Pop1	0.10156	0.71484	0.93457	0.97559
Pop2	0.32617	0.63281	0.65234	0.87500
Pop3	0.12500	0.32031	0.72168	0.52734