



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

Diferenciación genómica de *Chaetodipus nelsoni* y su relación con variables del paisaje en la Reserva de la Biosfera de Mapimí

TESIS

PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LADY GISSELLA PINEDA SÁNCHEZ

TUTORA PRINCIPAL:

Dra. Ella Vázquez Domínguez, Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dr. Luis Eguiarte Fruns, Instituto de Ecología, UNAM
Dr. Ricardo López Wilchis, Departamento de Biología, UAM



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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA
OFICIO CPCB/572/2020
ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **15 de junio de 2020**, aprobó el siguiente jurado para la presentación de examen para obtener el grado de **MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, de la estudiante **PINEDA SÁNCHEZ LADY GISSELLA**, con número de cuenta: **517492332**, con la tesis titulada **“DIFERENCIACIÓN GENÓMICA DE *Chaetodipus nelsoni* Y SU RELACIÓN CON VARIABLES DEL PAISAJE EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA DE MAPIMÍ”**, bajo la dirección de la **DRA ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
Vocal: DRA. BERTHA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO
Secretario: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Suplente: DRA. VERÓNICA FARÍAS GONZÁLEZ
Suplente: DRA. YESSICA RICO MANCEBO DEL CASTILLO

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

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 14 de septiembre de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

El presente trabajo se llevó a cabo gracias al apoyo del Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM; a la beca No 661803 para estudios de maestría otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT); al proyecto PAPIIT No 201716; a los apoyos PAEP 2017 y 2018 del Posgrado en Ciencias Biológicas; y a la valiosa asesoría del comité tutor integrado por la Dra. Ella Vázquez Domínguez, Dr. Luis Eguiarte Fruns y Dr. Ricardo López Wilchis.

Agradecimientos a título personal

A mis padres, porque a pesar de la distancia siempre apoyaron mis sueños.

A Ella Vázquez, por ofrecerme más que un apoyo académico durante mi maestría, amistad, gratitud y cariño total.

Al Dr. Eguiarte y al Dr. Ricardo Wilchis, por acompañar siempre con la mejor disposición mi proceso de aprendizaje.

A Ricardo Medina por el gran apoyo, el amor y la compañía.

Al equipo que me acompañó a campo, Alex, Marco, Tania y Madi, por apoyarme y enseñarme estrategias de campo y de Catan.

Al equipo jurado de mi tesis, cada uno realizó aportes valiosos y me enseñaron que siempre existen nuevas posibilidades.

A todos los integrantes del Laboratorio estudiante, profesores, técnicos y administrativos, quienes estuvieron presentes durante mi estadía en la UNAM, la amabilidad, disposición y apoyo me hicieron sentir como en familia.

INDICE

Resumen.....	6
Abstract.....	7
1. Introducción.....	8
1.1 Genética del paisaje.....	8
1.2 <i>Chaetodipus nelsoni</i>	9
1.3 Técnicas genómicas	10
2. Hipótesis.....	11
3. Objetivo general.....	11
3.1 Objetivos específicos.....	11
4. Materiales y métodos.....	12
4.1 Área de estudio y trabajo de campo.....	12
4.2 Análisis morfológico.....	13
4.3 Datos genómicos y llamado de SNPs.....	13
4.4 Análisis de variación y estructura genética.....	14
4.5 Variables del paisaje.....	15
4.6 Análisis de resistencia.....	18
5. Resultados.....	20
5.1 Trabajo de campo y trampeo.....	20
5.2 Diversidad y estructura genética.....	21
5.3 Genética del paisaje.....	24
6. Discusión.....	29
7. Conclusiones.....	33
Referencias.....	34
Anexo: Información suplementaria.....	39

RESUMEN

En los estudios de ecología, evolución y conservación de especies es importante entender el papel que juegan las variables del paisaje en la estructura y diversidad genética, más aún teniendo en cuenta la problemática de fragmentación y pérdida de hábitat que soportan actualmente los ecosistemas. La genética del paisaje analiza los efectos de la conectividad estructural (variables abióticas, geográficas, antropogénicas) sobre la de variación y estructura genética de las especies. En este estudio se usó como modelo biológico el ratón de abazones de Nelson, *Chaetodipus nelsoni*, distribuido a lo largo del desierto de Chihuahua, que se caracteriza por vivir en un hábitat heterogéneo en cuanto a vegetación y suelo. El muestreo se realizó a escala microgeográfica en un área de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. A través de herramientas genómicas de última generación (GBS) se realizó un llamado de SNPs y por medio de análisis de estructura, asignación y diversidad genéticos se identificaron dos grupos genéticos claramente separados. Asimismo, con el uso de datos de campo e imágenes satelitales Landsat se extrajo información sobre variables ambientales (altitud, vegetación, suelo) y presencia de caminos en el área de muestreo. Bajo la perspectiva de genética del paisaje y con base en análisis de resistencia, se identificaron patrones distintivos para cada grupo genético: los individuos del grupo 1 presentan menor resistencia al movimiento en las zonas altas (1250-1350 msnm), donde la vegetación es más dispersa y escasa y los suelos son predominantemente de tipo rocoso, mientras que una menor resistencia en el grupo 2 estuvo asociada con las zonas bajas (<1250 msnm), vegetación más densa y suelos más arenosos. Notablemente, dicho patrón estuvo además relacionado con diferencias morfológicas, donde el tamaño de la pata posterior en los individuos del grupo 1 es significativamente más pequeño que los del grupo 2. Ello permite sugerir la posibilidad de que existan procesos de adaptación local, reflejados en dos ecomorfos de *C. nelsoni* asociados con diferencias del hábitat, y sienta las bases para diseñar un estudio que lo evalúe explícitamente.

ABSTRACT

In studies of ecology, evolution and conservation of species, it is important to understand the role that landscape variables play in the structure and genetic diversity, even more so taking into account the problem of fragmentation and loss of habitat that ecosystems currently support. Landscape genetics analyzes the effects of structural connectivity (abiotic, geographic, anthropogenic variables) on that of variation and genetic structure of species. In this study, Nelson's pocket mouse, *Chaetodipus nelsoni*, distributed throughout the Chihuahuan desert, which is characterized by living in a heterogeneous habitat in terms of vegetation and soil, was used as a biological model. The sampling was carried out at a microgeographic scale in an area of the Mapimí Biosphere Reserve. Using Next generation sequencing tools (GBS), a SNPs call was made and through analysis of genetic structure, assignment and diversity, two clearly separated genetic groups were identified. Likewise, with the use of field data and Landsat satellite images, information was extracted on environmental variables (altitude, vegetation, soil) and the presence of roads in the sampling area. From the perspective of landscape genetics and based on resistance analysis, distinctive patterns were identified for each genetic group: individuals in group 1 present less resistance to movement in the high areas (1250-1350 m), where the vegetation is more scattered and scarce and the soils are predominantly rocky, while less resistance in group 2 was associated with the lower areas (<1250 m), denser vegetation and more sandy soils. Notably, this pattern was also related to morphological differences, where the size of the hind foot in individuals in group 1 is significantly smaller than those in group 2. This suggests the possibility of local adaptation processes, reflected in two ecomorphs of *C. nelsoni* associated with habitat differences, and lays the groundwork for designing a study that explicitly evaluates it.

1. INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica en su nivel más básico se mide en términos de diversidad genética, la cual es esencial para la adaptación de los individuos, la viabilidad de las poblaciones y la capacidad de los individuos y las especies para adaptarse a cambios ambientales (Primack 2014). Por tanto, entender las variables que modifican los patrones de diversidad y estructura genética en las poblaciones es clave en estudios de ecología, evolución y conservación de especies (Eguiarte et al. 2007; Balkenhol et al. 2016).

1.1 Genética del paisaje

El ambiente en el que se distribuyen los organismos es heterogéneo y dinámico, de tal forma que las variables del paisaje afectan la dispersión y el comportamiento de éstos, lo que influye directamente sobre los patrones de flujo génico y estructura genética dentro y entre las poblaciones (Fahrig 2003; Balkenhol et al. 2016). El flujo génico se refiere a los mecanismos que permiten el intercambio de alelos entre poblaciones de una especie, aunque también puede darse entre diferentes especies (Slatkin y Takahata 1985). El flujo génico, en conjunto con la selección, mutación, recombinación y deriva génica, conforman las fuerzas microevolutivas responsables del cambio de las frecuencias alélicas a lo largo del tiempo en las poblaciones (Simpson 1944; Hamilton 2009). Asimismo, el flujo génico es considerado como una fuerza homogenizadora, de manera que tiende a mantener las frecuencias alélicas similares entre las poblaciones (Slatkin y Takahata 1985; Hamilton 2009; Hedrick 2010).

El estudio de los patrones de flujo génico es cada día más relevante debido a la constante pérdida y fragmentación de los hábitats en ecosistemas naturales. Diversas condiciones como la fragmentación, la disponibilidad de recursos, así como las variables bióticas y abióticas facilitan o inhiben el flujo génico y, por consiguiente, la conectividad entre poblaciones e individuos. Si se pierde conectividad, se reduce parcial o totalmente la migración cuyo resultado es la estructuración (diferenciación) genética de las poblaciones, con la potencial disminución de su variación genética y asociado también a procesos como la deriva génica (Slatkin y Takahata 1985; Frankham 2010; LaPoint et al. 2015).

La genética del paisaje analiza el efecto que tienen las variables del ambiente incluyendo variables abióticas, geográficas y antropogénicas (*conectividad estructural*). Dichas variables afectan el movimiento de los individuos a través del paisaje y determinan los patrones de variación y flujo génico de los individuos (*conectividad funcional*) (Manel et al. 2003). En ecología, el paisaje es un ecosistema acotado espacialmente a nivel de mesoescala, heterogéneo y que presenta una estructura inherente, la cual está conformada por parches homogéneos en sus variables abióticas (tipo de suelo, topografía) (Balkenhol et al. 2016). Desde el punto de vista de la genética del paisaje, el paisaje, se considera desde la percepción y respuesta del individuo al ambiente, conocido como “*umwelt*” (Van Dick, 2012); asimismo el paisaje se refiere a un mosaico o área espacialmente heterogénea, compuesta de un conjunto de interacciones desde el nivel de individuo hasta de ecosistema (Manel et al. 2003; Segelbacher et al. 2010; Garrido-Garduño y Vázquez-Domínguez 2013; Balkenhol et al. 2016;). La teoría y métodos de análisis de la genética del paisaje han permitido evaluar la heterogeneidad ambiental, es decir su composición y configuración dentro de una matriz de paisaje, y posteriormente determinar estadísticamente la relación entre dichas variables paisajísticas y los patrones de estructura y flujo génico de los individuos dentro y entre poblaciones de una especie (Stéphanie Manel et al. 2003; Balkenhol et al. 2016).

En estudios de genética del paisaje, las variables ambientales que limitan o facilitan el flujo génico son típicamente modelados como aislamiento por Ambiente (Wang y Bradburd, 2014) y medidos como resistencia. Así, las diferentes variables del paisaje representaran un

mayor o menor costo (resistencia) al flujo génico a través de la matriz del paisaje (McRae 2006; LaPoint et al. 2015).

Con base en estudios de genética del paisaje realizados con roedores, se ha identificado que variables como precipitación, cobertura vegetal, altitud y temperatura, contribuyen significativamente en el movimiento de los individuos y específicamente en la conectividad estructural y funcional dentro y entre poblaciones (Peakall et al. 2003; Vignieri 2005; Castillo et al. 2014; Marrotte et al. 2014; Garrido-Garduño et al. 2016; Russo et al. 2016). Sin embargo, cabe resaltar que son pocos los estudios que han evaluado, por un lado, la genética del paisaje de roedores de desierto y, por el otro, la estructuración de sus poblaciones a escalas microgeográficas (Flores-Manzanero et al. 2019). Esta escala definida desde la percepción del individuo al ambiente (*unwelt*), el tamaño del área de muestreo o de pixel y la especie con movimiento de corta distancia como *Chaetodipus nelsoni*, detallada en los métodos.

1.2 *Chaetodipus nelsoni*

La familia Heteromyidae está compuesta por seis géneros de roedores (*Chaetodipus*, *Dipodomys*, *Heteromys*, *Liomys*, *Microdipodops* y *Perognathus*) y aproximadamente 57 especies, cuya distribución va desde el norte de la Columbia Británica, en Canadá, hasta la costa del Pacífico de Colombia y Ecuador (Dixon 2011). Esta familia habita principalmente ecosistemas áridos, por lo que presentan estrategias fisiológicas y conductuales particulares para poder sobrevivir ciclos estacionales de precipitación desde mínimas hasta extrema, seguidos de largos periodos de sequía (Vander-Wall 1995). Los heterómidos experimentaron una gran radiación durante el Mioceno temprano (Korth 1994; Savage y Russell 1983). La diversificación de los géneros *Perognathus* (que antes incluía *Chaetodipus*) y *Dipodomys* se dio en el Mioceno medio (Wahlert 1993), mientras que la diversificación posterior de los diferentes géneros de la familia se asocia al continuo aislamiento de las regiones de desiertos desde el Mioceno tardío hasta los recientes ciclos glaciales-interglaciales del Pleistoceno (Wahlert 1993). Inicialmente los géneros *Chaetodipus* y *Perognathus* se agrupaban dentro de la subfamilia Perognathinae, pero análisis filogenéticos subsecuentes los resolvieron como géneros separados (Riddle et al. 2000; Alexander y Riddle 2005).

Chaetodipus es un género de ratones de abazones formado por 17 especies endémicas de ambientes áridos de Norteamérica y México (Vaughan et al. 2000); presentan una longitud de cuerpo entre 80-125 mm, pesan de 15 a 47 g y se alimentan principalmente de semillas (Nowak 1999). La filogenia más aceptada muestra la monofilia del género, con una divergencia hace aproximadamente 15 millones de años (basado en reloj molecular; Hafner et al. 2007). Las especies de *Chaetodipus* en general parecen tener un sistema social en el que los adultos viven solos en ámbitos hogareños separados, sin evidencia de agrupación social, donde los individuos comúnmente presentan comportamientos agresivos (Eisenberg 1963; Jones 1993). Asimismo, los machos presentan mayor dispersión y ámbitos hogareños más grandes en comparación con las hembras, las cuales son más filopátricas (Aguilera-Miller 2007; Aguilera-Miller et al. 2018).

El ratón de abazones de Nelson, *Chaetodipus nelsoni*, se distribuye en el desierto de Chihuahua, desde el centro-norte de la meseta mexicana hasta el noroeste de Texas y el extremo sureste de Nuevo México. Parte de su distribución geográfica incluye la Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM), ubicada en el desierto de Chihuahua, que se creó con el propósito de proteger tanto las zonas desérticas frágiles como la diversidad de especies animales y vegetales que alberga, además de garantizar el aprovechamiento controlado de los recursos naturales (CONANP 2006). El hábitat de *C. nelsoni* se caracteriza por ser heterogéneo en cuanto a relieve, características del suelo y distribución espacial de la vegetación, donde se asocia principalmente con arbustos de desierto, cactáceas y laderas rocosas. Se asocia también con zonas donde predominan piedras, cantos rodados, grandes lozas y sustratos con

polvo y grano fino (Serrano 1987; Ceballos y Oliva 2005). Esta especie se alimenta principalmente de semillas, está activa durante todo el año y su época de reproducción inicia en febrero y los picos de gestación son entre marzo y julio (Ceballos y Oliva 2005; Geluso y Geluso 2013). Cabe resaltar que esta especie ha sido poco estudiada, y los trabajos que existen se concentran en EUA (Best 1994, Geluso y Geluso, 2015). En particular sobre aspectos genéticos, sólo existen un par de trabajos sobre el cariotipo ($2n=46$ y $2n=48$; Patton 1970; Modi 2003) y dos sobre sistemática de la especie (Patton et al. 1981, Neiswenter et al., 2019). asimismo, el único dato reportado del ambito hogareño de *C. nelsoni* señala un valor de 0.4-0.86 ha (Best, 1994; Dixon, 1958). Dada su amplia distribución y los pocos estudios que existen sobre *C. nelsoni*, está catalogada por la IUCN como de baja preocupación (Best 1994; Linzey et al. 2008). *C. nelsoni* es una especie clave en el ecosistema del desierto, dado que es dispersora de semillas, ayuda en el proceso de regeneración y remoción de suelos y es un importante componente de la cadena alimentaria; considerando su asociación con el ambiente heterogéneo donde se distribuye, y su abundancia que permite un buen éxito de captura, es una especie ideal para evaluar los procesos de la genética del paisaje.

1.3 Técnicas genómicas

Las técnicas de análisis genómico que se basan en la secuenciación masiva o secuenciación de siguiente generación (NGS por sus siglas en inglés) han cambiado la forma en la que se hace investigación, no solo sólo en el área biomédica o en agronomía, sino también en el estudio de la genética de poblaciones y la diversidad biológica (Ellegren 2013; López de Heredia 2016). Las plataformas de última generación que son complemento de la secuenciación tradicional Sanger, permiten analizar un gran número de individuos obteniendo mayor profundidad de secuenciación de los genomas o transcriptomas (Davey et al. 2011; Ellegren 2013; López de Heredia 2016). Estas herramientas cambian la escala a la cual los nucleótidos secuenciados son colectados y aseguran la obtención de un alto número de marcadores genéticos . Una de las principales ventajas de estos métodos es que no requieren información genética previa de la especie de estudio, lo cual aunado a los nuevos enfoques computacionales y bioinformáticos (Baker 2012), están revolucionando la escala y nivel de los estudios genéticos de especies silvestres (organismos no modelo) (Ellegren 2014; Good 2014). Es por ello que estas técnicas se utilizan actualmente para estudiar flora y fauna silvestre a escala individual y poblacional, para determinar entre otros, patrones de flujo genético, de estructura y adaptativos (Eguiarte et al. 2013; Ellegren 2013), de tal forma que ya se reconoce el concepto de genómica de poblaciones y del paisaje (Balkenhol et al. 2016; Jlang et al. 2016)

Métodos de secuenciación como Genotipado por Secuenciación (GBS por sus siglas en inglés) (Elshire et al. 2011; Narum et al. 2013) y la secuenciación de ADN asociada al sitio de restricción (RADseq; Miller et al. 2007), son populares para obtener miles de marcadores de polimorfismo de un solo nucleótido (SNP, por sus siglas en inglés) los cuales pueden además de neutrales y adaptativos ser deletéreos y letales pero los letales por su naturaleza no se podrían ver en individuos vivos (Narum et al. 2013). Sin embargo, el número de marcadores obtenidos y, por lo tanto, la capacidad de detectar patrones de flujo genético o genes bajo selección, puede ser influenciado por el método de preparación de la biblioteca, tamaño del genoma, genoma de referencia, así como los parámetros bioinformáticos aplicados al filtrado SNP (Lowry et al. 2017). Así, dado los costos más elevados de la secuenciación del genoma completo de múltiples muestras, la secuenciación de representación reducida es una elección apropiada e informativa para los objetivos de la mayoría de los proyectos de genómica del paisaje (Balkenhol et al. 2016).

Considerando que la distribución de *C. nelsoni* está asociada con variables y requerimientos específicos de hábitat, aunado a lo que se conoce sobre su ecología, nuestro objetivo en este trabajo fue determinar las variables del paisaje que limitasen o facilitaran el movimiento de

individuos en la Reserva de la Biosfera Mapimí, determinando la relación de dichas variables con sus patrones de variabilidad y flujo génico bajo un enfoque de aislamiento por resistencia. Para tal fin, se evaluó la estructura genética de *C. nelsoni* (organismo no modelo sin genoma de referencia cercano) a una escala microgeográfica, con base en el uso de marcadores genómicos nucleares (SNPs).

2. HIPÓTESIS

Dado que el tipo de suelo, tipo y configuración de la vegetación, altitud y topografía son variables clave en *Chaetodipus nelsoni* para la construcción de sus madrigueras, el movimiento de individuos y la alimentación, dichas variables determinarán sus patrones de dispersión, favoreciendo o limitando el flujo génico entre individuos. Ello, aunado a aspectos ecológicos y conductuales, como formación de grupos familiares, determinará su estructura genética e incluso su adaptación local

3. OBJETIVO GENERAL

Evaluar las variables del paisaje asociadas con la estructura genética de *Chaetodipus nelsoni*, a nivel de los individuos y a una escala microgeográfica, en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, México.

3.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Evaluar la diversidad y estructura genética de individuos de *Chaetodipus nelsoni* por medio de marcadores genómicos (polimorfismos de nucleótido simple, SNPs por sus siglas en inglés).
- Determinar las variables de la matriz del paisaje (conectividad estructural) en la zona de estudio de la población de *C. nelsoni* en la Reserva de la Biósfera de Mapimí.
- Evaluar la relación entre las variables Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI), clasificación fisiográfica, textura de suelos y la presencia de caminos con los patrones de estructuración genética de individuos de *C. nelsoni*.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO Y TRABAJO DE CAMPO

La Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM) se encuentra ubicada en el desierto de Chihuahua en norte de México (entre los 26°35'- 26°40'N y 103°45'-104°00'W), en la zona de convergencia de los estados de Chihuahua, Durango y Coahuila. La altitud va de los 135 a los 1,450 msnm, con una temperatura media de 18.9°C y precipitación anual de 242.8 mm. Es un área de conservación estratégica debido a la diversidad de especies animales y vegetales que alberga, además de ser una zona que requiere un manejo especial de desarrollo productivo sustentable (CONANP 2006). El estudio se llevó a cabo en un área de 15 km² en el rancho San Ignacio, en la parte baja de la ladera del cerro San Ignacio, que presenta vegetación xerófila y comunidades arbustivas (González 1983; Aragón et al., 2002).

El muestreo se realizó con trampas tipo Sherman, cebadas con avena, mantequilla de cacahuete y vainilla. Se realizaron transectos a lo largo de la pendiente del cerro San Ignacio, de forma que las capturas abarcaran la heterogeneidad del hábitat, en particular respecto al tipo de suelo y la vegetación. La primera sesión de captura se llevó a cabo al norte del cerro desde el 31 de mayo hasta el 07 de junio de 2015, allí se estableció una red de trampeo siguiendo el método de Flores-Manzanero et al. (2019), que consistió en un transecto lineal donde, a partir de un punto de origen (la localización de una madriguera), se establecieron cinco redes de trampeo (separadas entre sí por 50 metros). En cada red se colocaron cinco trampas Sherman en línea cada 5 m, formando una cruz desde el punto de origen (dirigidas hacia el N, S, E y W); es decir, en cada red había 20 trampas, con cinco redes por transecto (100 trampas); ello en tres transectos separados 500 m, para un total de 300 trampas (50 trampas por noche en promedio, durante 6 noches) (Fig. 1a).

La segunda sesión de muestreo se llevó a cabo desde el 19 hasta el 27 de mayo del 2017, donde se modificó el diseño para obtener un mayor número de muestras representativas de las diferentes zonas del paisaje. El muestreo se realizó al oeste y al sur del cerro San Ignacio, colocando cada noche, en un sitio diferente, tres transectos lineales separados entre sí 300 m; en cada transecto se colocó una trampa cada 10 m a lo largo de 300 metros, para un total de 90 trampas por noche, durante 6 noches para un total de 540 trampas (Fig. 1b).

En cada sitio de muestreo se registró el tipo de vegetación, las coordenadas geográficas y se tomaron fotografías del suelo. De cada individuo se tomaron las medidas morfológicas estándar usadas en pequeños mamíferos (Mills et al. 1995): longitud del cuerpo (LC), longitud de la cola (C), longitud de la pata trasera (LP), longitud de la oreja (O) y el peso (P); se calculó además el índice de masa corporal ($IMC=P/LC^2$). A los individuos capturados se les tomó una pequeña muestra de tejido por medio de una incisión en la oreja, que se preservó en etanol al 96% para su transporte al laboratorio; todos los individuos fueron liberados exactamente en el mismo lugar y en el mismo día de captura. Los protocolos de trampeo y de manipulación siguieron estrictamente lo establecido por la guía de la "American Society of Mammalogists" (Sikes 2016), con el correspondiente permiso de colecta FAUT 0168 (de Dra. Ella Vázquez Domínguez).

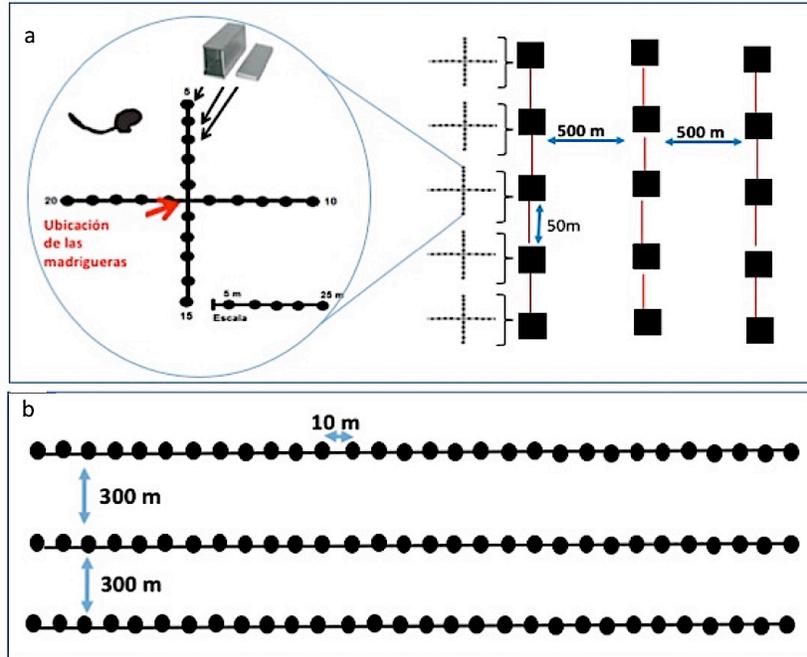


Figura 1. Redes de trampa para el muestreo de *Chaetodipus nelsoni* en la RBM. (a) Redes de trampa en cruz (primer muestreo en mayo de 2015). (b) Redes de trampa en transectos lineales (segundo muestreo en mayo de 2017).

4.2 ANÁLISIS MORFOLÓGICO

Se evaluó la distribución normal de las seis variables morfológicas por medio de una prueba de Shapiro-Wilk (Royston 1982) con Stats v.3.4.3 y una prueba de multicolinealidad con usdm v.1.1-18. Dado que los datos resultaron no normales, se realizó una prueba Kruskal-Wallis (Hollander and Wolfe 1973) para determinar diferencias entre sexos y entre las distintas texturas de suelo presentes en el área de estudio; esta última se evaluó también con un análisis de varianza de una vía basado en rangos (Hettmansperger and McKean 2011) con Rfit v.0.23. Se realizaron estos mismos análisis entre grupos genéticos (ver Resultados), con el fin de determinar diferencias morfológicas entre los mismos. Todos los paquetes se corrieron en el lenguaje de programación R v.3.4.3 (R Development Core Team 2018).

4.3 DATOS GENÓMICOS Y LLAMADO DE SNPs

Se extrajo ADN genómico de 95 muestras (23 del 2016 y 72 del 2017) con el kit de sangre y tejido QIAGEN DNeasy (Qiagen Inc., Valencia, CA, USA), siguiendo el protocolo del proveedor. Se seleccionaron 95 muestras para genómica, a las que se realizó el protocolo de digestión con la enzima Lambda DNA/HindIII Marker (Invitrogen, Carlsband, CA) y se evaluó la calidad e integridad del ADN en geles de agarosa al 1%. El ADN para análisis genómicos, además de requerir ciertos estándares de calidad, necesita valores de concentración óptimos para su posterior secuenciación; por lo tanto, se homogenizaron las muestras a una concentración promedio de 50ng/μl, medida con cuantificación fluorométrica en Quibit® (Invitrogen, Carlsband, CA). Las 95 muestras se enviaron al Sequencing Facility del Biotechnology Center de la Universidad de Wisconsin, EUA, donde se realizó el genotipado por secuenciación o GBS

(Elshire et al. 2011); para ello utilizaron la enzima ApeKI con sitio de corte C[AT]G en un secuenciador Illumina Hi-seq2500 bajo enfoque de single-end.

Dado que no contamos con genoma de referencia para *Chaetodipus nelsoni*, se realizó un ensamble *de novo*, así como el llamado de SNPs con el programa iPyrad (Eaton 2014), una herramienta bioinformática para el ensamble y análisis de datos genómicos para genética de poblaciones y estudios filogenéticos. El procesamiento incluyó análisis inicial de los datos crudos y de control de calidad con FastQC; posteriormente se realizaron los diferentes pasos para el ensamble con iPyrad, realizando múltiples evaluaciones y combinaciones de distintos valores en los parámetros Mindepth_statistical, Clust_threshold y min_samples_locus; para el resto de los parámetros de iPyrad se utilizaron los valores default. En la tabla 1 se presentan los valores más eficientes para los parámetros probados

Después del pre-procesamiento de los datos genómicos se obtuvo una base de 22,000 SNPs, sin embargo, debido al alto número de datos faltantes ('missing data') se hizo un primer filtrado con el programa VCFtools v.1.13 (Danecek et al. 2011), donde se eliminaron los individuos con más del 50% de datos faltantes y se filtró con un valor de -mac de 3, es decir el número de veces que aparece el alelo en todos los individuos de la muestra. Así, la base final que se obtuvo fue de 718 SNPs.

Tabla 1. Código de los parámetros, su descripción y el valor asignado a cada uno para el proceso de ensamble de novo y llamado de SNPs en iPyrad (Eaton 2014).

Parámetro	Descripción	Valor
Mindepth_statistical	Es la profundidad mínima a la que se realizan las llamadas de base por consenso.	10
Clust_threshold	Es el nivel de similitud de secuencia; nivel en el que dos secuencias se identifican como homólogas y, por lo tanto, se agrupan.	0.85
min_samples_locus	El número mínimo de muestras que deben tener datos en un lugar determinado para que se conserven en el conjunto de datos final.	46

4.4 ANÁLISIS DE VARIACIÓN Y ESTRUCTURA GENÉTICA

Para todos los análisis subsecuentes se usaron 718 SNPs y 67 individuos (18 del año 2015 y 49 del año 2017), los cuales fueron seleccionados con base en la calidad de las secuencias; también considerando que para los análisis que incluyen trabajar con capas raster es necesario usar un solo individuo por pixel, conservando la representación de toda el área de muestreo.

Para determinar la neutralidad de los loci utilizados en el análisis de flujo génico espacial, se utilizó el programa BayeScan v2.1 (Foll & Gaggiotti 2008) que utiliza las frecuencias alélicas para estimar la probabilidad posterior de escenarios con o sin selección, a través de un modelo mixto de cadenas de Markov y simulaciones de Montecarlo. Por lo tanto, permite detectar SNPs con señal de selección y así, ser descartados del dataset neutral para su posterior análisis. Aunque se ha sugerido que BayeScan puede tener una alta tasa de falsos outliers (FDR) y poco poder estadístico cuando las poblaciones están muy mezcladas o en presencia de alto flujo

génico (Luu et al. 2017), Foll & Gaggiotti (2008) sugieren que BayeScan tiene poco sesgo estadístico a la hora de utilizar pocas muestras debido a su estructura bayesiana, razón por la cuál se eligió para filtrar la presencia de loci con señal de selección. BayeScan se corrió bajo línea de comando en macOS Sierra v10.12.6 con los siguientes parámetros para la cadena: 50,000 iteraciones, 20 de intervalo de thinning, número de corridas piloto 20 con 10,000 de longitud, burnin de 100,000; los parámetros del modelo se dejaron por defecto. Para determinar la convergencia de las cadenas se utilizó el paquete coda v0.19-1 (Plummer et al. 2006).

Se evaluó el desequilibrio de ligamiento con poppr v.2.8.1 (Kamvar et al., 2014). Para estimar la variabilidad genética, se calcularon los índices de riqueza alélica con base en rarefacción, que considera el tamaño de la muestra y el éxito del genotipado, así como la heterocigosidad esperada y observada, la estadística de diferenciación poblacional (G_{st}) y el coeficiente de endogamia (F_{is}) con PopGenReport v.3.0 (Adamack and Gruber 2014).

Como una forma de explorar el comportamiento de los datos genómicos, y con base en el set de SNPs obtenido con los parámetros más estrictos (718; ver Resultados), se realizó un Análisis de Componentes Principales con pcadapt v.4.0.3 (Luu et al., 2017) y un Análisis Discriminante de Componentes Principales con adegenet v.2.1.1 (Jombart 2008) (PCA y DAPC respectivamente, por sus siglas en inglés).

Como segunda forma de evaluar la estructura genética se utilizó la función sNMF v2.0 (Frichot et al. 2014) del paquete LEA 2.0 (Frichot and François 2015), donde se calculan los coeficientes de ancestría con algoritmos rápidos de factorización de matriz dispersa no negativa, bajo un enfoque de verosimilitud; sNMF se recomienda cuando se tienen datos de poblaciones con probabilidad de endogamia y porcentajes altos de datos faltantes (Frichot et al. 2014), como los de este trabajo. Los parámetros del análisis fueron 100,000 iteraciones, 10 repeticiones, ploidía 2, y $K = 1-10$. Para cada valor de K se obtiene un promedio de mínima entropía cruzada, de los que se eligió el valor menor como el K óptimo para nuestros datos (Frichot et al. 2014). Como un análisis complementario, se evaluó la estructura genética con Structure 2.3.4 (Pritchard, Stephens, and Donnelly 2000), con los parámetros de admixia, frecuencias alélicas correlacionadas, una población asumida, burnin de 100,000 y 10,000 réplicas; para determinar la K más probable se utilizó el método de Evanno en Harvester (Earl and vonHoldt 2012).

Finalmente, se realizó un análisis para visualizar la estructura espacial basado en datos genéticos georreferenciados, con el programa EEMS (Estimated Effective Migration Surfaces), el cual implica una representación de la diferenciación genética en función de las tasas de migración, lo que permite inferir información de la conectividad del paisaje (Petkova et al., 2016). Los parámetros incluyeron 200 demes, 5,000,000 de iteraciones y 2,500,000 de burnin.

4.5 VARIABLES DEL PAISAJE

Se consideraron cinco variables del paisaje: altitud, índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI, por sus siglas en inglés), clasificación fisiográfica (Montaña 1988), textura del suelo y presencia de caminos, elegidas con base en la distribución y características de *Chaetodipus nelsoni*, que se asocia a zonas con piedras, cantos rodados, grandes lozas y sustratos con grano fino y se alimenta principalmente de semillas de la comunidad de plantas del desierto (Best 1994; Linzey et al. 2008). Asimismo, bajo la premisa de que variables como la topografía, la altitud, la cobertura vegetal y los caminos afectan la dispersión en diversas especies de roedores (Castillo et al. 2014; Garrido-Garduño et al. 2016) incluidas de zonas desérticas (Flores-Manzanero et al. 2019).

Cada una de las variables se representó en una capa raster del área de estudio con resolución espacial final de 15 m y georreferenciada en UTM. Para este proceso se usó la imagen LC80300422017147LGN00 del Satélite LandSat, con fecha de adquisición del 15 de junio de 2017 (Irons et al., 2012), la cual se descargó de la plataforma Earth explorer (<https://earthexplorer.usgs.gov>). Dado que las imágenes LandSat cubren un área de 185x185 km, se creó otra imagen de 4x3 km que abarca el área de estudio. Las imágenes están bajo datum horizontal WGS84 y proyección cartográfica UTM. El programa LandSat posee satélites desde 1972, donde el más reciente es el satélite LandSat 8, que fue lanzado al espacio en 2012; posee 11 bandas espectrales con resolución espacial de 30 m multiespectral y 15 m en pancromático. Cada banda es proyectada sobre un rango de longitud de onda específico, de manera que la absorción y reflectancia de los diversos objetos que se encuentran sobre la superficie de la tierra (suelo, vegetación, agua, edificios y otros) varían y pueden ser detectados por los sensores espaciales. La combinación de las bandas produce una gama de imágenes de colores que aumenta el potencial de sus aplicaciones (Barsi et al. 2014). En este proyecto se usaron las 7 primeras bandas espectrales de la imagen (1. Aerosol costero, 2. Azul, 3. Verde, 4. Rojo, 5. Infrarrojo cercano, 6. Infrarrojo medio y 7. Infrarrojo lejano), comúnmente usadas para la extracción de información de suelo y vegetación (Barsi et al. 2014). La resolución espacial de las imágenes es de 30 m, por lo que se realizó un remuestreo de los píxeles para incrementar la resolución a 15 m, con el fin de obtener información a mayor detalle. Lo anterior se realizó con los parámetros por defecto de la opción resample en ArcMap™ v.10.2.1 (Esri 2016). El procesamiento de las imágenes y de las capas obtenidas se hizo con la combinación de herramientas de los programas ERDAS IMAGINE 2016 v.16.1(Data ONE 2005) y ArcMap™.

Cada capa fue generada y/o derivada de forma independiente de la siguiente manera:

Altitud: esta variable no se obtuvo por medio de la imagen satelital. Los valores de altura del área de estudio se extrajeron del producto Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (CEM) del (INEGI 2013), disponible en línea a resolución espacial de 15 y 30 m. Después de descargar el raster de altitud de 15 m, se acotó al área de estudio y se reproyectó al sistema coordenado WGS84 en ArcMap. Los valores de la capa altitud son continuos y en metros (m).

Índice de Vegetación (NDVI): es un índice de vegetación usado como indicador de la cantidad y calidad de vegetación o la presencia de suelo en un área determinada (Rouse et al. 1974). El NDVI se basa en la energía absorbida o reflejada por la vegetación proveniente de distintas partes del espectro electromagnético, en este caso las bandas espectrales de la imagen Landsat. Las longitudes de onda visibles (bandas 1, 2 y 3 principalmente) son en su mayoría absorbidas por las hojas de las plantas, mientras que las del Rojo y el Infrarrojo Cercano son reflejadas de manera diferencial, dependiendo del estado de la vegetación y de la presencia de suelo en un área (Silleos et al. 2006). El NDVI varía entre 0 y 1, entre más cercano a 1 indica mayor cobertura de vegetación (menor presencia suelo descubierto). La respuesta espectral de la vegetación se calcula a través de la banda Roja e Infrarroja Cercana:

$$NDVI = \frac{\text{InfrarrojoCercano} - \text{Rojo}}{\text{InfrarrojoCercano} + \text{Rojo}}$$

Se estimó el NDVI para cada píxel de la imagen satelital con base en las bandas Roja e Infrarroja Cercana, con ERDAS IMAGINE, para obtener una capa raster de valores continuos de dicha variable.

Clasificación fisiográfica: describe los aspectos generales de la geología, geomorfología y suelos de un área (Breimer 1988). En este estudio no se realizó ningún tipo de análisis directo

para obtener la clasificación, por lo que se realizó y digitalizó una clasificación supervisada en ERDAS IMAGINE, con base en Montaña (1988), quien desarrolló una clasificación de suelos, fisiográfica y de vegetación de la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

La clasificación supervisada es un enfoque que permite evaluar el paisaje e identificar categorías usando imágenes satelitales. Agrupa clases espectrales en clases de información, asigna de manera automática todos los píxeles de una imagen de varias bandas a una imagen en clases de cobertura o temas, y como resultado se obtiene un mapa temático. Este enfoque usa campos de entrenamiento que son áreas representativas de clases conocidas. Así, se seleccionaron campos de entrenamiento de cada una de las categorías de suelo presentes en el área de estudio y extraídas del mapa de clasificación fisiográfica (Montaña 1988). Cada campo de entrenamiento evalúa la reflectancia de los píxeles que la conforma y genera una firma espectral única para cada campo o categoría; en base a este dato el programa extrapola y clasifica el resto de los píxeles que conforman la imagen. En la clasificación supervisada se usó Feature Space, un parámetro que indica si los píxeles están o no dentro del espacio de características definidos en los campos de entrenamiento, y SAM (Spectral Angle Mapper), parámetro que categoriza con base en las diferencias de los ángulos espectrales que hay en un espacio n-dimensional, donde la intensidad de la reflexión está representada por la longitud del vector, en comparación con un vector referencia deducido de la firma espectral (Data ONE 2005)

La capa raster de la variable categórica de clasificación fisiográfica incluyó las clases:

1. **Sb**: montañas y escarpes principales, basalto, incluyendo localmente toba volcánica
2. **Fb2**: pie de montaña, basalto, incluyendo localmente toba volcánica
3. **Bpg**: Bajadas con mucho sedimento de grava
4. **Bg3**: Bajadas con sedimento de grava
5. **Sa**: Montañas y escarpes principales, rocas volcánicas ácidas y andesita

Textura de suelos: es una clasificación basada en observaciones hechas en campo de la superficie del suelo. Se tomaron fotografías de la superficie de cada sitio donde fue capturado un individuo, se georreferenció y se registró si había presencia o ausencia de rocas. La textura del suelo se categorizó como:

1. **Rocoso**: áreas que en su mayoría presentan abundancia de rocas de diversos tamaños
2. **Intermedio**: áreas que en su mayoría presentan rocas de tamaño pequeño y arena
3. **Arenoso**: áreas que en su mayoría son arenosas con mínima presencia de rocas

Se obtuvo una capa raster de la variable categórica textura de suelo a través de clasificación supervisada en ERDAS IMAGINE (Data ONE 2005), usando el mismo enfoque realizado para obtener la capa de clasificación fisiográfica. Para este caso en particular, los campos de entrenamiento se basaron en las categorías Rocoso, Intermedio y Arenoso.

Presencia de caminos: es una clasificación binaria de la presencia o ausencia de caminos. Se ubicó el área de estudio con Google Earth, donde se dibujó una polilínea que recorría los caminos presentes en la zona, se salvó como archivo kml, se exportó a ArcMAP y se transformó a formato raster. La nueva capa raster de caminos fue de alta resolución (píxeles de 3 m), por lo que se realizó un remuestreo de píxeles y se acotó de acuerdo con las características de las capas raster de las otras variables (píxeles de 15 m). Finalmente, se obtuvo una capa donde los píxeles con valor de 1 corresponden a presencia de caminos y cero a todo lo demás

4.6 ANÁLISIS DE RESISTENCIA

Uno de los principales objetivos de la genética del paisaje es entender cómo los variables del paisaje afectan la conectividad funcional entre poblaciones; dado que no se tiene observación directa de la dispersión de los individuos, la conectividad funcional se obtiene por medio de la evaluación de resistencia (Cushman et al. 2006). Con el paquete ResistanceGA v.4.0 (Peterman 2018) se asignaron valores de resistencia a las variables del paisaje teniendo en cuenta los datos de diferenciación (distancia genética) de *Chaetodipus nelsoni*. Una superficie de resistencia es una capa espacial que asigna un valor a cada variable del paisaje, donde los valores representan la medida en que ese factor limita o facilita la conectividad de un organismo (Anderson et al. 2010). Una de las ventajas de ResistanceGA es que permite el uso de capas raster tanto de variables continuas como discretas, incluso permite realizar combinaciones de éstas. Para determinar los valores de resistencia de nuestras capas nos basamos en el protocolo de Peterman et al. (2014), el cual utiliza funciones monomoleculares y Ricker (Bolker 2008) para transformar superficies de resistencia continuas donde, a través de un algoritmo genético (Scrucca 2015), explora el espacio de los parámetros analizados, para maximizar la relación entre las distancias pareadas del paisaje y genéticas, sin tener ningún supuesto *a priori* sobre dicha relación.

La optimización de las superficies se realizó con la función `commuteDistance` de ResistanceGA, el cual es funcionalmente equivalente a Circuitscape (Kivimäki, Shimbo, and Saerens 2014), pero es computacionalmente más rápida y permite correr optimizaciones en paralelo; asimismo, calcula el valor que representa el número promedio de pasos necesarios para conmutar entre los nodos de un gráfico durante un recorrido aleatorio. Para las variables continuas (Altitud y NDVI) se llevaron a cabo las optimizaciones a través de las funciones disponibles en el programa (monomolecular, monomolecular reversa, monomolecular inversa, monomolecular inversa-reversa, Ricker, Ricker reversa, Ricker inversa y Ricker inversa-reversa), que se representan a través de gráficas de curva. Para las variables categóricas (fisiografía, textura y caminos) el programa hace estimados puntuales de resistencia para cada clase (ver Resultados, Tabla 5). Para ajustar los datos de las optimizaciones, ResistanceGA emplea un modelo lineal de efectos mixtos con máxima probabilidad de parametrización de efectos poblacionales (MLPE, por sus siglas en inglés), y para la selección de los mejores modelos se basa en el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) (Sakamoto et al. 1986).

Para estimar la distancia genética entre individuos se eligió la medida de alelos compartidos (D_{PS}), ya que es independiente de supuestos biológicos y es adecuada para hacer estimaciones de distancia genética a nivel de individuos, así como para poblaciones con diferentes niveles de ploidía o endogamia (Shirk et al., 2017). Para ello se estimó una matriz de disimilitud (Bowcock et al. 1994) con `adegenet`. Para generar las superficies de resistencia optimizadas en ResistanceGA, se designaron la distancia genética como la variable de respuesta, mientras que las variables predictoras fueron las distancias de resistencia calculadas con las capas raster de las cinco variables.

Considerando que las variables del ambiente pueden influir en los individuos de manera sinérgica, también se realizaron modelos multivariados con ResistanceGA, donde se sumaron las capas de las variables en las diferentes combinaciones posibles. Las optimizaciones se realizaron seis veces por cada capa y por combinación, para confirmar la convergencia y las estimaciones de los parámetros. Además, cada superficie de resistencia optimizada se contrastó contra un modelo nulo y un modelo de aislamiento por distancia.

Después de obtener todas las superficies de resistencia optimizadas, a las que nos referiremos como modelos, se llevó a cabo el proceso de "pseudo" bootstrap (10,000 iteraciones), el cual submuestra una proporción específica de los individuos de la muestra y reajusta el modelo MLPE, utilizando la superficie de resistencia previamente optimizada. ResistanceGA calcula el AICc (Criterio de información de Akaike corregido) en función del número de parámetros especificados. El objetivo de este procedimiento fue identificar los modelos que estuvieran mejor clasificados. Con ello se obtuvo el peso promedio del modelo, el rango promedio, el número de veces que un modelo fue el mejor modelo del conjunto y la frecuencia con la que un modelo fue mejor.

Los análisis de resistencia se llevaron a cabo como sigue: 1) cada variable (altitud, NDVI, fisiografía, textura y caminos) fue contrastada con una matriz de distancias genéticas que incluyó todos los individuos (n=67), para identificar aquellas variables que explican mejor el patrón genético en el área de muestreo en comparación con el modelo nulo y el de distancia geográfica; 2) con un enfoque multivariado se evaluó el efecto de la combinación de las variables; 3); finalmente, se contrastó cada variable contra cada grupo genético encontrado (ver Resultados), para identificar las diferencias en los patrones de resistencia.

5. RESULTADOS

5.1 Trabajo de campo y trampeo

Se documentaron seis especies de plantas asociadas a las madrigueras de *C. nelsoni*: *Agave* sp., *Euphorbia antisiphilitica*, *Jatropha dioica*, *Prosopis glandulosa*, *Opuntia* sp. y *Larrea tridentata*; esta última se encontró con mayor frecuencia asociada a los sitios con mayor éxito de captura (Fig. 2).

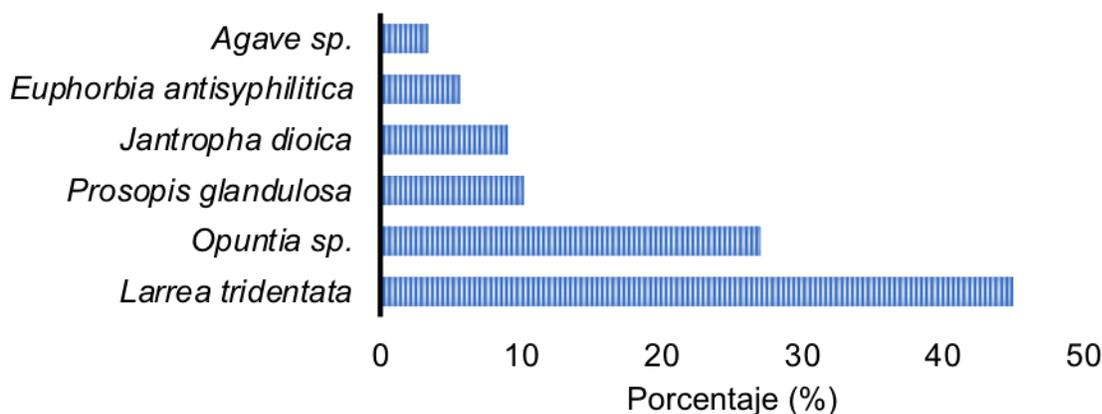


Figura 2. Plantas asociadas a las madrigueras de *Chaetodipus nelsoni* y con qué porcentaje se encontró cada especie respecto al éxito de captura.

Se capturó un total de 127 individuos de *C. nelsoni*, 58% fueron adultos; los análisis morfológicos se basaron en las medidas de los individuos adultos, ninguna de las cuales (ver Tabla 2) tuvo distribución normal (Shapiro-Wilk; Fig. S1), mientras que el índice de masa corporal presentó problemas de colinealidad, por lo que se excluyó de los análisis. No hubo diferencias significativas entre machos y hembras ni entre los distintos tipos de suelo (Kruskal-Wallis; Tabla S1). El análisis de varianza de una vía basado en rangos mostró diferencias significativas para el tamaño de la pata trasera (LP) (Fig. 3) y el tipo de suelo.

Tabla 2. Promedio y desviación estándar de las medidas morfológicas de 74 individuos adultos de *Chaetodipus nelsoni*. Longitud del cuerpo (LC), longitud de la cola (C), longitud de la pata trasera (LP), longitud de la oreja (O), peso (P), índice de masa corporal (IMC).

Variable	Promedio (mm)	Desviación estándar
LC	68.027	7.26
C	105.86	12.42
LP	19.64	1.49
O	7.83	1.27
P	15.95	1.99
IMC	0.0036	0.0018

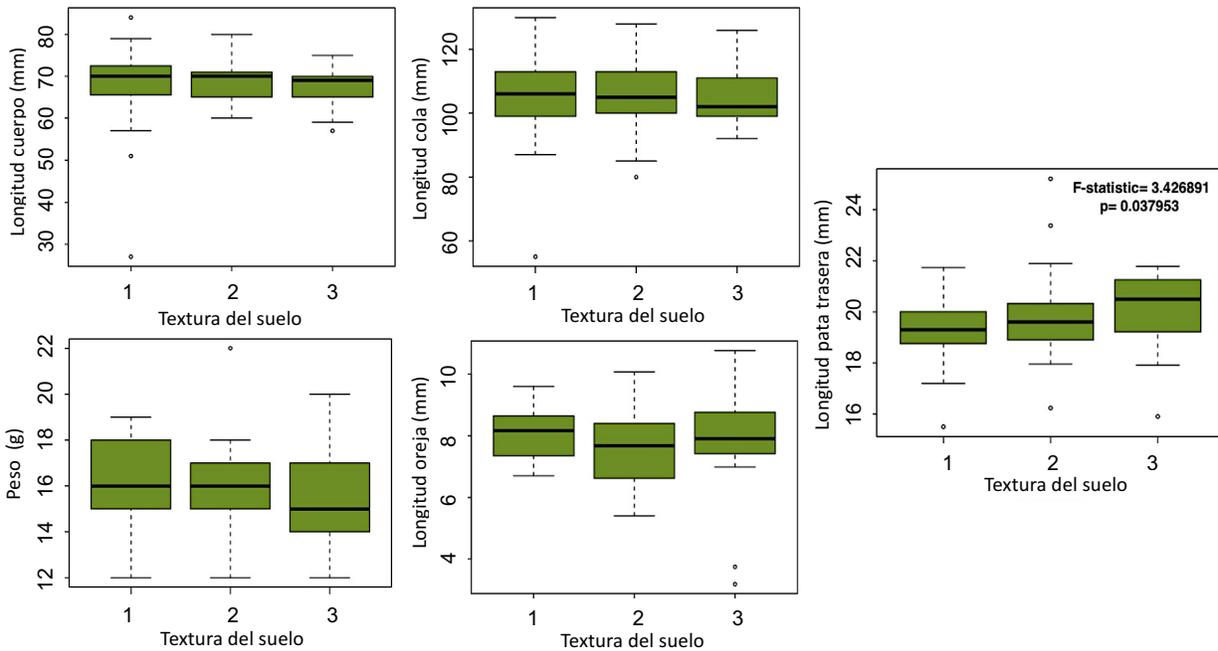


Figura 3. Diagramas de caja de la comparación de las variables morfológicas y las tres categorías de textura de suelo (1: rocoso, 2: intermedio, 3: arenoso) de *Chaetodipus nelsoni*. La longitud de la pata trasera presentó diferencias significativas (análisis de varianza de una vía basado en rangos).

5.2 Diversidad y estructura genética

La base final que se obtuvo para los análisis genéticos contó con 718 SNPs y un 16% de datos faltantes después del filtrado. El resultado de la identificación bayesiana de loci bajo selección estimado para los 718 SNPs mostró que el dataset utilizado no presenta loci estadísticamente significativos con señal de selección ($FDR < 0.05$), indicando que los subsecuentes resultados provienen de estimaciones basadas en loci neutrales.

Los resultados no mostraron evidencia de desequilibrio de ligamiento entre pares de loci (Fig. S2). Los resultados de diversidad genética incluyeron riqueza alélica de 1.8, heterocigosidad esperada baja ($He=0.115$) y significativamente diferente de la observada ($Ho=0.031$; $p<0.001$).

Los análisis exploratorios PCA (Fig. 4) y DAPC (Fig. S3) mostraron que los datos se separan en dos grupos genéticos: un grupo corresponde a individuos de la zona alta (grupo 1) y el otro a la zona baja (grupo 2) del cerro San Ignacio (Fig. 5b). El sNMF mostró que $K=2$ tuvo la menor entropía cruzada (Fig. 5a), seguido de $K=3$ (Fig. S4a), igual que los resultados de Structure donde se obtuvo una $K=2$ como el agrupamiento de mayor probabilidad (Fig. S5). Como una medida de diferenciación entre grupos se estimó la métrica de G_{ST} , que toma en consideración la presencia de múltiples alelos por locus (Nei 1972), cuyo valor fue de 0.0257; la F_{IS} calculada fue -0.085 para el grupo 1 y -0.096 para el grupo 2.

Los resultados del EEMS mostraron un patrón de migración efectiva correspondiente con los dos grupos genéticos encontrados (Fig. 5c), donde el nivel de migración es alta (color azul en figura 5c) entre individuos de un mismo grupo (es decir al interior del grupo 1 de zonas altas y del grupo 2 de zonas bajas), mientras que es básicamente nula (color naranja) entre grupos. La

diferenciación genética entre los dos grupos se complementa con la diferencia morfológica significativa ($p < 0.001$) que se detectó de la longitud de la pata trasera asociada con el tipo de suelo (Fig. 6). Los individuos del grupo 1 mostraron un tamaño promedio de pata trasera de 19.5 mm asociado al tipo de suelo rocoso de las zonas más altas del cerro; mientras que los individuos del grupo 2 mostraron un tamaño promedio de pata trasera de 21 mm asociados al tipo de suelo arenoso de las zonas más bajas del cerro.

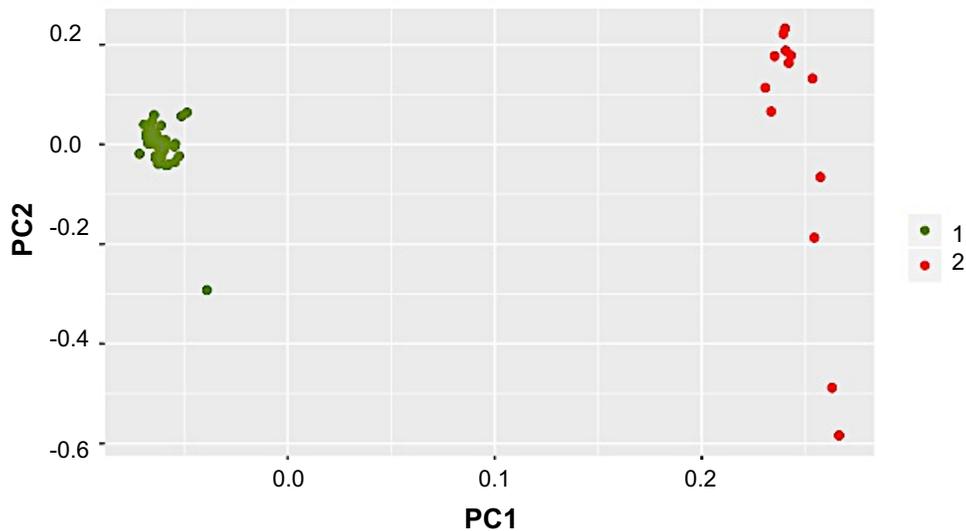


Figura 4. Análisis de componentes principales (PCA) basado en 718 SNPs, donde se observan dos grupos genéticos para *Chaetodipus nelsoni*. El eje 1 explica alrededor del 8% de la varianza, mientras que el eje 2 el 6%.

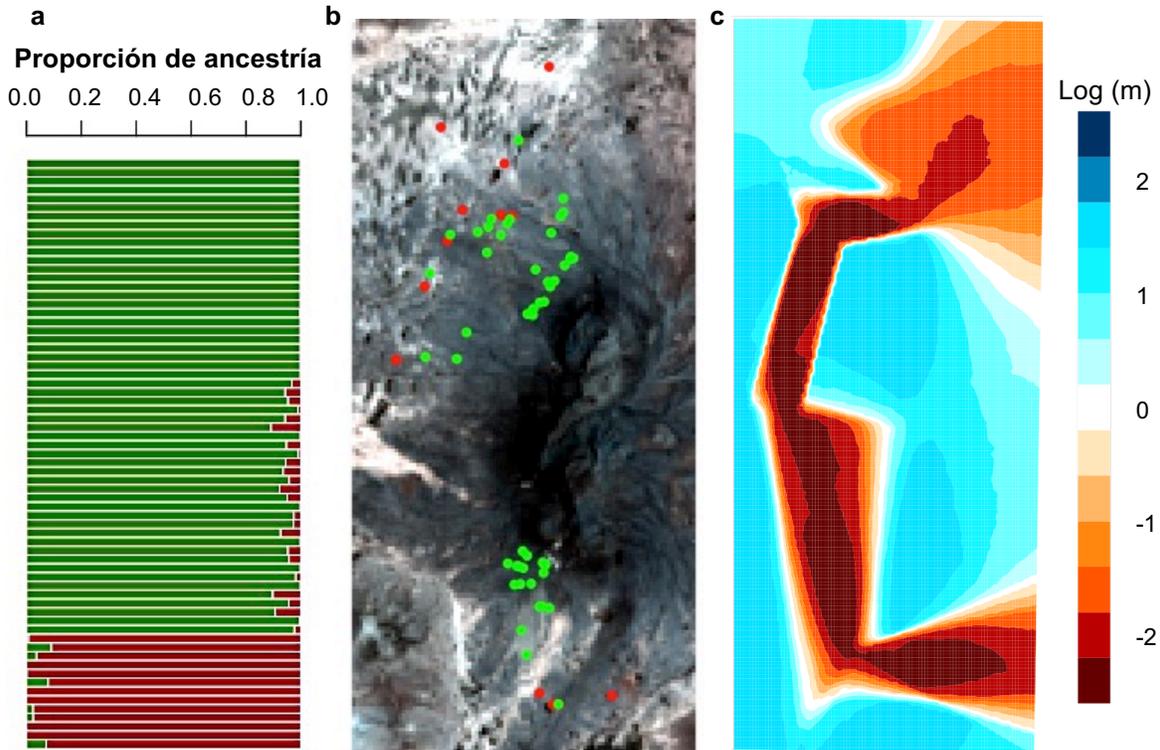


Figura 5. Resultados del análisis de agrupación basado en 718 SNPs de *Chaetodipus nelsoni*; (a) se muestran los dos grupos genéticos (verde/rojo) obtenidos con el análisis de sNMF de proporción de ancestría. (b) Imagen satelital Landsat que muestra la ubicación geográfica de los individuos muestreados, donde los círculos verdes pertenecen al grupo genético 1 y los rojos al grupo 2. (c) EEMS, los colores representan la tasa relativa de migración, que va de nula/baja migración (naranja) a alta (azul).

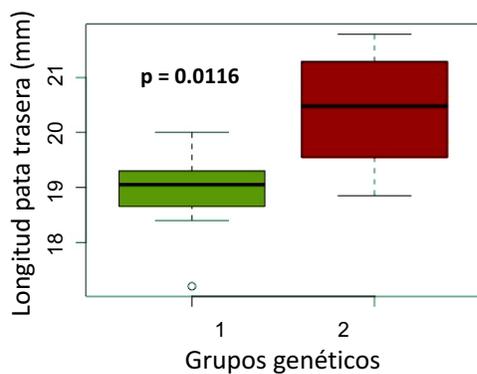


Figura 6. Diagrama de cajas de la comparación entre la variable morfológica Longitud de pata trasera y los dos grupos genéticos de *Chaetodipus nelsoni*. El color de las cajas corresponde a los grupos genéticos como en la figura 5a y 5b.

5.3 Genética del paisaje

Se pudo determinar la heterogeneidad paisajística de la zona de estudio, cuantificada por medio de las capas raster de las variables altitud, vegetación (NDVI), clasificación fisiográfica, textura del suelo y presencia de caminos. La capa de altitud representó valores entre 1,150 y 1,450 msnm (Fig. 7b), el índice de vegetación (NDVI) mostró valores bajos (0.05-0.15) lo que indica que la zona de muestreo presenta una baja cobertura vegetal y suelo mayormente mezclado con pequeñas porciones de arbustos (Fig. 7c). La clasificación fisiográfica indicó que la zona del cerro de San Ignacio donde se hizo el muestreo presenta cinco tipos de suelo, Sb, Sa y Fb2 en las zonas más altas y Bpg y Bg3 (ver Fig. 7d para código) en las zonas más bajas. La clasificación de la textura de suelo realizada con base en las observaciones de campo (Fig. 8) mostró que la parte más alta del cerro posee textura de tipo rocoso, siguiendo un gradiente de intermedio hasta llegar a arenoso en la parte más baja (Fig. 7e). La capa raster de presencia de caminos mostró un camino principal que atraviesa el área de muestreo de norte a sur, además de un par de caminos pequeños (Fig. 7f).

En ResistanceGA se consideró cada variable como un modelo para evaluar si ésta explicaba la estructura genética observada, y se comparó con respecto a un modelo nulo y a un modelo de distancia geográfica (Euclidiana). Los resultados mostraron que las variables altitud, NDVI, clasificación fisiográfica y textura de suelo tuvieron mejor ajuste de bondad que el modelo de distancia geográfica y el nulo, es decir éstas explican significativamente (valor $t > 1.96$) el patrón genético observado (distancia genética D_{PS}), mientras que la variable presencia de caminos no tuvo ningún efecto (Tabla 3).

Para la comparación hecha con análisis multivariado se combinaron las capas raster altitud, NDVI, clasificación fisiográfica y textura de suelo, con el fin de identificar el mejor modelo para el conjunto de datos genéticos. Los resultados de bootstrap indicaron que la combinación de fisiografía y textura de suelo fue el modelo con mejor bondad de ajuste y mayor peso con respecto a los demás (Tabla 4), es decir que estas variables combinadas se asocian significativamente con el patrón genético observado a nivel de los individuos.

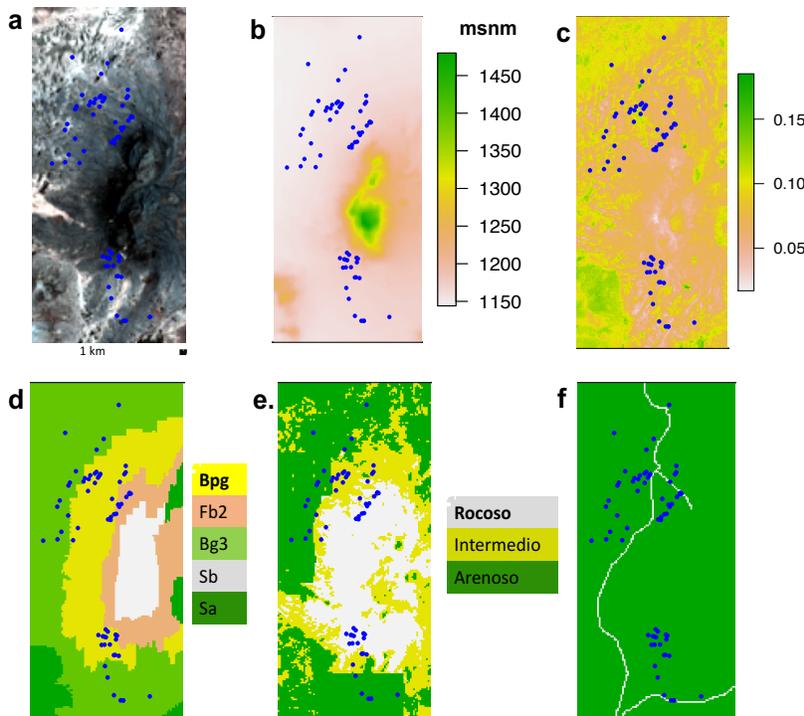


Figura 7. Capa raster del área de muestreo de *Chaetodipus nelsoni* y de las cinco variables del paisaje usadas en los análisis de resistencia (información obtenida por medio de percepción remota; ver materiales y métodos). Los puntos azules indican la posición geográfica de los individuos muestreados. (a) Imagen satelital Landsat con resolución espacial de 15 m. Capas de variables continuas (b) altitud y (c) NDVI, y capas de variables categóricas, que incluyen clasificación fisiográfica (d), textura de suelo (e) y presencia de caminos (f).



Figura 8. Imágenes de la clasificación de textura de suelo realizada en campo y por medio de fotografías. (a) Textura arenosa ubicada en la parte de menor altitud de la zona de muestreo, (b) textura intermedia y (c) textura rocosa ubicada en la parte más alta. La flecha roja muestra la ubicación un individuo de *Chaetodipus nelsoni*; la regla en la imagen (a) para comparativo del tamaño del individuo.

Tabla 3. Resultados de la selección de modelos lineales de efectos mixtos (MLPE) optimizados respecto a la distancia genética D_{PS} . Se muestran los resultados de cada variable, donde se indica con asterisco (*) aquellas variables que explican mejor en comparación con el modelo nulo y el modelo de distancia geográfica. Valores de $t > 1.96$ se consideran significativos.

Capa	AIC	AICc	Valor t
*Altitud	-1692.42957	-1691.784408	*4.4351
*NDVI	-1685.641197	-1684.996036	*3.4838
*Clasificación fisiográfica	-1712.458192	-1707.058192	*6.5465
*Textura del suelo	-1722.637542	-1721.99238	*7.5822
Modelo nulo	-1675.979348	-1679.91781	-
Modelo de Distancia	-1675.598288	-1679.410788	1.2693
Camino	-1677.507954	-1679.127002	1.6820

Tabla 4. Resultados del análisis multivariado de la combinación de variables (bootstrap) que mejor explican el patrón genético (distancia genética entre individuos; D_{PS}). Los modelos están ordenados de acuerdo con el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc); se muestra también el peso promedio, el rango promedio y el número de veces que un modelo fue el mejor del conjunto (n). * indica el modelo con la mejor bondad de ajuste.

Modelo	AICc Promedio	Peso promedio	Rango promedio	n
Fisiografía & textura*	-978.2679363	0.536386877	2.2026	6804
Altitud, fisiografía & textura	-972.1549632	0.031002491	4.58015	7
Altitud & textura	-971.1621687	0.08290332	5.303	285
Altitud, NDVI & fisiografía	-967.5164648	0.050825564	6.0166	435
Altitud & fisiografía	-966.9644734	0.084645176	6.5316	1170
Altitud, NDVI, fisiografía & textura	-966.7903016	0.030002718	6.9329	21
NDVI & fisiografía	-966.8040908	0.056504973	7.332	342
NDVI, fisiografía & textura	-966.6175143	0.035138254	7.5801	327
Textura	-961.1084418	0.051147782	7.8281	566
NDVI & textura	-960.6260017	0.001411053	9.847	0
Fisiografía	-954.0152863	0.004119961	10.982	9
Altitud	-940.4394562	0.003548237	12.1999	34
NDVI	-935.2268736	0.000230056	13.997	0
Altitud & NDVI	-934.8831516	0.000287695	14.2151	0
Distancia	-927.2951296	5.62E-05	17.88209333	0

Los resultados de los modelos de resistencia optimizados de las cinco variables en relación con los dos grupos genéticos obtenidos mostraron un patrón de resistencia diferencial entre los grupos (Figs. 9, 10 y Tabla 5). La variable altitud bajo la función Ricker inversa asignó alta resistencia a áreas del paisaje por abajo de los 1,200m, y la menor resistencia entre los 1,250 y 1,350 para el grupo genético 1 (Figs. 9a y 10a), mientras que en el grupo 2 la función fue Inverse-reverse monomolecular, donde la resistencia se incrementa con la altitud (hay menor resistencia sólo en la altitud más baja; Fig. 9b y 10b). Respecto al índice NDVI, la función resultante fue Ricker inversa, con alta resistencia donde no hay vegetación (<0.05), baja resistencia donde ésta es escasa (>0.05<0.1), con un incremento de la resistencia donde hay mayor presencia de vegetación (> 0.1) para el grupo 1 (Fig. 9c y 10c); el patrón difiere en el grupo 2 (Fig. 9d y 10d), donde la función fue Inverse-reverse Ricker, con menor resistencia donde predomina suelo arenoso y vegetación arbustiva (0.15).

Las clases Bpg y Fb2 (grava, basalto y toba volcánica) de la clasificación fisiográfica mostraron los valores de menor resistencia para el grupo genético 1, y para el grupo genético 2 fueron las clases Bpg y Bg3 (bajadas con sedimento de grava) (Fig. 9c, tabla 5). Como complemento, los análisis también mostraron resultados inversos en los patrones de resistencia con la variable textura; se observó menor resistencia para el suelo rocoso en el grupo genético 1 y mayor en el grupo 2 (Fig. 9d, tabla 5).

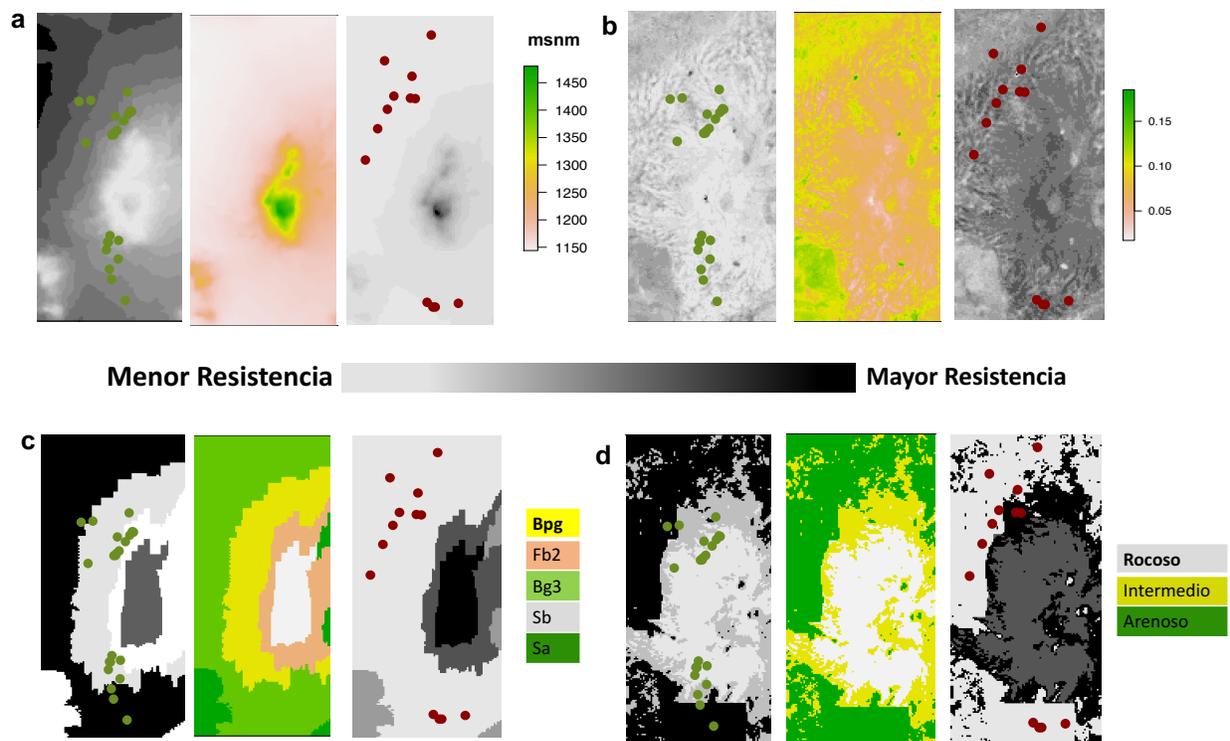


Figura 9. Resultados de las optimizaciones de resistencia que muestran patrones diferenciales de resistencia del paisaje entre grupos genéticos de *Chaetodipus nelsoni*. Los colores más claros de la escala de grises indican áreas con menor resistencia, mientras que los más oscuros denotan mayor resistencia. Los puntos verdes y rojos corresponden al grupo genético 1 y 2, respectivamente. Capas de variables continuas (a) altitud y (b) NDVI, y capas de variables categóricas (c) clasificación fisiográfica y (d) textura.

Tabla 5. Valores óptimos de resistencia obtenidos con ResistanceGA de las variables categóricas de clasificación fisiográfica (tipo de suelo) y textura del suelo en relación con los dos grupos genéticos. En negritas los valores que tienen la menor resistencia.

Variable	Clasificación fisiográfica					Textura del suelo		
CATEGORÍA	Bpg	Bg3	Sa	Fb2	Sb	Rocoso	Intermedio	Arenoso
VALOR DE RESISTENCIA Cluster 1	1	2012.15	411.38	13.16	1691.55	1	88.46	272.48
VALOR DE RESISTENCIA Cluster 2	1	1.1	1297.50	1867.82	2147.67	253.54	279.59	1

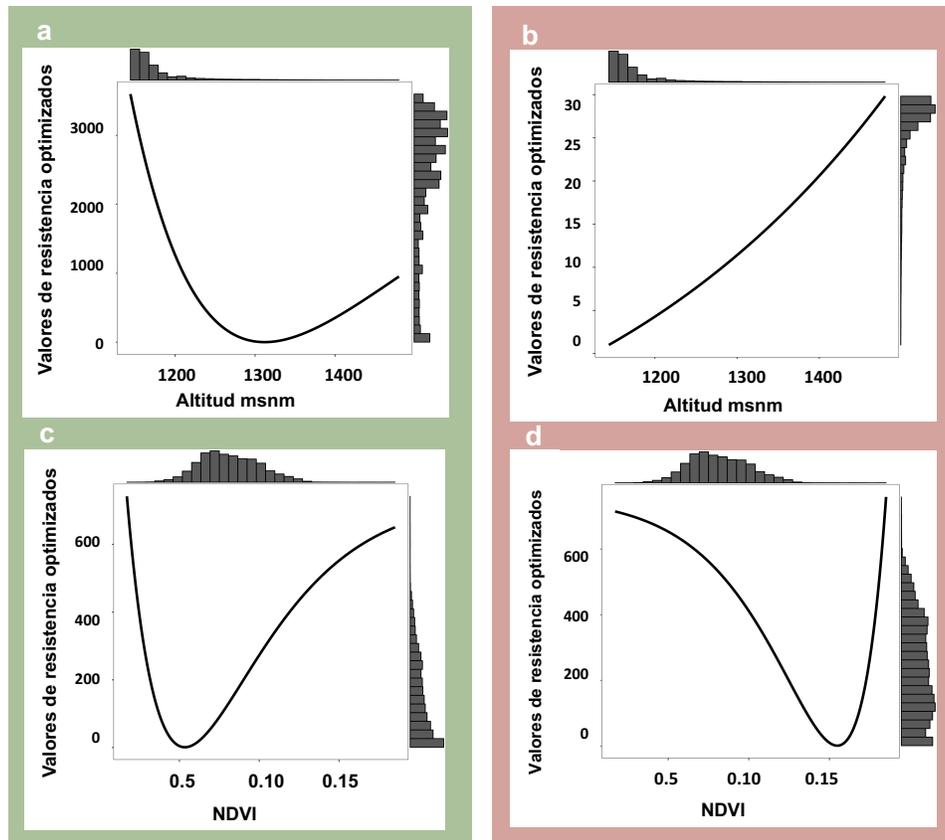


Figura 10. Curvas de respuesta de la optimización de las capas continuas para (a,b) altitud y (c,d) NDVI sobre la distancia genética (D_{PS}) de *C. nelsoni*. Los histogramas muestran la frecuencia de valores de la variable en cada eje. El modelo altitud, con la función Ricker inversa, asignó alta resistencia a áreas del paisaje por abajo de los 1,200 m, y la menor resistencia entre 1,250 y 1,350 para el grupo 1 (a). En el grupo 2 (*Inverse-reverse* monomolecular) la resistencia se incrementa con la altitud (b). Para NDVI (Ricker inversa), hay alta resistencia donde predomina el suelo sin vegetación (< 0.05) e incremento de la resistencia donde hay presencia de vegetación (> 0.1) para el grupo 1 (c); el grupo 2 (d) (*Inverse-reverse* Ricker) con menor resistencia donde predomina vegetación (0.015).

6. DISCUSIÓN

Los desiertos constituyen uno de los ambientes de mayor extensión en el planeta, ya que ocupan aproximadamente un tercio de la superficie terrestre, los cuales presentan una alta heterogeneidad de microhábitats en diversas escalas espaciales y temporales, y albergan un gran número de grupos taxonómicos, muchos de ellos endémicos (Whitford 2002; WWF 2019). En particular, la vegetación tiende a distribuirse en pequeños parches, lo que genera una matriz de paisaje altamente heterogénea; ello los hace sistemas ideales para evaluar hipótesis sobre conectividad estructural y funcional en el contexto de genética del paisaje (Manel y Holderegger 2013). Sin embargo, existen pocos trabajos publicados sobre el tema en desiertos, y si consideramos específicamente a los roedores (Flores-Manzanero y Vázquez-Domínguez, 2019), existen estudios sólo con dos especies de ratas canguro, *Dipodomys spectabilis* y *D. merriami*, y sólo una de éstas en desiertos mexicanos (Flores-Manzanero et al. 2019; Cosentino et al. 2015).

De igual forma, es muy poco lo que se sabe sobre el ratón de abazones de Nelson, *Chaetodipus nelsoni*, donde los trabajos publicados describen aspectos de taxonomía, distribución y morfológicos a partir de expediciones de naturalistas de mediados del siglo pasado (recopilado en Best 1994), y más recientemente algo sobre su ecología (Geluso y Geluso 2015). De éstos se puede resumir que tiene una amplia distribución en desiertos de Norteamérica, en zonas de ladera con cierta pendiente, preferentemente en zonas con poca vegetación y suelo rocoso, donde construye madrigueras bajo ciertas especies de plantas como *Astrolepis* sp., *Fouquieria splendens*, *Echinocereus*, *Agave lechuguilla*, *Acacia greggii*, *A. roemeriana*, *Mimosa biuncifera*, *Viguiera stenoloba*, *Dasylyrion* sp., *Parthenium incanum*.

Existe un estudio sobre el cariotipo de *C. nelsoni*, donde se describen dos citotipos, $2n=46$ y $2n=48$, presentes en poblaciones de Texas y de Colorado respectivamente; el primero se ha descrito para especímenes del sur de Coahuila, aunque no se tiene más información para México (Patton 1970). Asimismo, hay sólo un trabajo de genética de poblaciones con base en isoenzimas, donde reportan valores bajos de heterocigosidad (Patton et al. 1981). De tal manera que este es el primer estudio sobre genética de poblaciones y del paisaje para la especie, utilizando además técnicas genómicas. Es importante señalar también que se realizó en un área de gran significado biológico dada la alta biodiversidad que alberga la Reserva de la Biosfera Mapimí (RBM), con 39 especies reportadas de cactáceas, 200 de aves, cinco anfibios, 36 reptiles, dentro de los que se encuentra la tortuga endémica (*Gopherus flavomarginatus*) y 28 especies de mamíferos (CONANP 2006).

Las medidas morfológicas que documentamos para la población de *C. nelsoni* de la RBM (valores promedio de largo total=173 mm sd= 16.3; cola=105 mm sd=12.4 y peso=15.9 g sd=1.9) se encuentran dentro de los valores reportados para la especie a lo largo de su distribución (largo total=152-204 mm; cola=72-117 mm y peso=12-20 g) (Best 1994; Ceballos y Oliva 2005). Por otro lado, cabe resaltar que reportamos por primera vez la presencia de madrigueras de *C. nelsoni* asociadas a *Euphorbia antisiphilitica* y *Jatropha dioica*.

Es importante mencionar que el número de SNPs obtenidos aquí para *C. nelsoni* podría considerarse bajo, aunque al mismo tiempo es difícil tener un comparativo con otros estudios, en particular porque no existen trabajos con el género que hayan utilizado técnicas genómicas, por lo que no se puede descartar que la especie tenga valores naturalmente bajos. Asimismo, el número de SNPs puede relacionarse con la escala micro-geográfica en la que se realizó el estudio. El trabajo bioinformático, de filtrado y selección de SNPs fue riguroso, y el número de

individuos (en relación con la extensión del área de estudio) adecuado, por lo que tenemos confianza de la calidad de los datos. Por lo tanto, el obtener 718 SNPs puede ser resultado de una baja variabilidad genética intrínseca a la especie y/o porque el área estudiada es tan pequeña que no captura la variabilidad global de la misma. En un estudio en curso con la rata canguro *Dipodomys nelsoni*, también en la RBM y a escala microgeográfica, se observa el mismo patrón de pocos SNPs y baja estructuración (M. Luna-Bárceñas en preparación).

Dos especies de rata canguro estudiados en la RBM, en nuestra zona de estudio, presentan baja estructura genética, como un solo grupo genético *Dipodomys merriami* (Flores-Manzanero et al. 2019) y *D. nelsoni*, que tiene un mayor tamaño corporal y ámbito hogareño, se diferenciaron en dos grupos (Flores-Manzanero et al. en preparación). Es notable así el patrón de estructura genética que presenta *C. nelsoni*, a la escala microgeográfica analizada, reflejada tanto por los análisis exploratorios (PCA y DPCA) como los de ancestría, que muestran la presencia de dos grupos genéticos bien diferenciados ($G_{ST}=0.0257$), con riqueza alélica y heterocigosidad moderadas, valores similares a los encontrados en roedores del género *Dipodomys* (Busch et al., 2007; Flores-Manzanero et al. 2019). Asimismo, se observó un mayor movimiento de individuos dentro de cada grupo genético que entre grupos. Por tanto, la única interpretación biológica que podemos sugerir para nuestra especie es que la dispersión de los individuos es muy baja y que están pudiendo cubrir sus requerimientos (alimento, vivienda) a esa escala microgeográfica.

Chaetodipus nelsoni se considera una especie caracterizada por un sistema social de grupos familiares, por lo que podría esperarse señales de endogamia en poblaciones donde los individuos relacionados comparten madrigueras. Sin embargo, no se detectó endogamia ($F_{IS} = -0.085$ y -0.096 , grupo 1 y 2 respectivamente), lo cual coincide con lo observado para otras especies sociales (*Dipodomys nelsoni*, *D. spectabilis*) de la misma zona de estudio, así como en otras especies de roedores, incluyendo marmotas, algunas ardillas, perritos de la pradera y pikas (Schwartz y Armitage 1980; VanStaden 1994; Dobson 1998; Dobson y Wright 2000). Ello se ha explicado sobre todo por la dispersión diferencial entre sexos, donde los machos se dispersan largas distancias durante la época reproductiva (Flores-Manzanero et al. 2019, M. Luna-Bárceñas en preparación). Aunque no medimos el movimiento de individuos, se ha reportado que los machos adultos de *C. nelsoni* se dispersan más que las hembras durante la época reproductiva (Best 1994). La dispersión es un aspecto fundamental de la historia de vida de los organismos, ya que permite maximizar la adecuación optimizando el acceso a recursos, incluyendo alimento y parejas reproductivas, y minimizando el riesgo de depredación, todo lo cual está a su vez influenciado por el ambiente (Reding et al. 2013).

Los patrones de diversidad y estructura genética de *C. nelsoni*, a nivel individual y escala microgeográfica, se pueden asociar a la estructura social que tienen los roedores de desierto. Nuestros resultados identificaron dos grupos genéticos, de acuerdo con la altitud, donde un grupo (1, de color verde en las figuras) se distribuye predominantemente en las zonas altas del cerro San Ignacio, y el otro grupo (2, color rojo en las figuras) en las zonas bajas y planas del área de estudio (ver Figura 11). Si consideramos la menor resistencia en términos de facilitación de movimiento, los resultados apoyan la migración efectiva observada, dado que los individuos de cada grupo muestran mayor movimiento al interior de cada grupo; así, el bajo flujo génico entre grupos se refleja en dos grupos genéticamente distintos. Los valores de altitud aquí reportados coinciden con literatura previa que señala que *C. nelsoni* se distribuye, considerando su rango de distribución completo, entre los 370 y 2500 msnm (Ceballos y Oliva 2005; Geluso y Geluso 2015). Asimismo, la altitud está asociada, entre otras cosas, con la pendiente, un factor de importancia ecológica para *C. nelsoni* pues la variación de ésta está ligada a cambios en la vegetación y a la cantidad de rocas expuestas sobre el suelo (Geluso y Geluso 2015). De

acuerdo con ello, encontramos diferencias en los valores de resistencia asociados con la vegetación (NDVI), donde el grupo genético 1 muestra menos resistencia al movimiento en áreas con poca vegetación (0.05-0.1) y el grupo 2 en áreas con más vegetación (>0.15) (Figura 11).

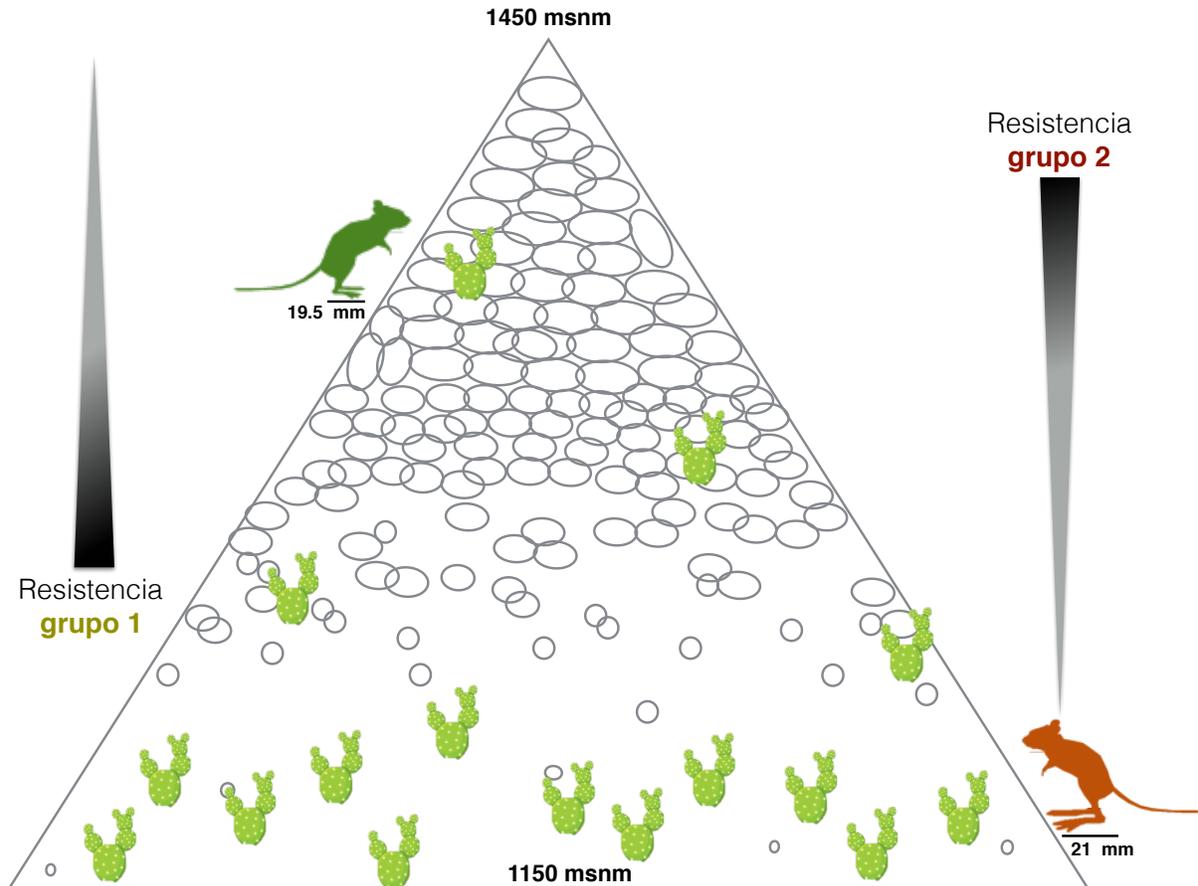


Figura 11. Diagrama que resume los resultados obtenidos. El triángulo más grande hace referencia al gradiente altitudinal de la zona de estudio (1150 a 1450 m); los círculos representan el tipo y la textura del suelo (desde arenoso a rocoso; específicos en la descripción de resultados), mientras que los cactus indican una mayor (en la base) a menor cobertura vegetal. Las siluetas del roedor están diferenciadas por el grupo genético al que pertenecen (verde para grupo 1 y rojo para grupo 2). También en cada silueta se muestra la pata trasera en los individuos de cada grupo genético, resaltando la diferencia (significativa) de tamaño. El triángulo en escala de grises representa la resistencia en cada grupo respecto a las variables del paisaje, donde la menor resistencia la muestra la punta del triángulo de coloración gris y la mayor la base (negro).

El suelo, tanto a nivel fisiográfico como de textura, mostró ser otra variable significativa aunada a la altitud y la vegetación, todas éstas importantes en cuanto a la conectividad funcional de roedores (Garrido-Garduño et al. 2016; Russo et al. 2016; Flores-Manzanero et al. 2019). De

nuevo los grupos genéticos mostraron valores de resistencia diferenciales, donde el grupo 1 tiene mayor movimiento en las zonas altas con presencia de basalto, toba volcánica y textura rocosa, mientras que el grupo 2 exhibe valores de resistencia menores a baja altitud, con sedimentos de grava y textura arenosa (Figura 11). Debido al tipo de locomoción de los roedores de desierto, y a que construyen madrigueras, el tipo de suelo y su textura son variables clave en la ecología de *C. nelsoni*. Es más, para algunas especies de roedores se ha reportado que la arquitectura y dimensión de las madrigueras varía entre los tipos de suelo (Kocher and Parshad 2003).

En conjunto, los resultados muestran que la estructuración de *C. nelsoni* en dos grupos genéticos está claramente asociada con variables del paisaje y del ambiente. Cabe resaltar que además identificamos un carácter morfológico asociado: la diferencia significativa de la longitud de la pata trasera entre los grupos genéticos, lo que sugiere la posibilidad de que exista diferenciación en ecomorfos asociados con potenciales procesos de adaptación local; para poder determinar si ello ocurre, se requeriría realizar análisis de asociación génica, loci sujetos a selección y de adaptación. Nuestros resultados muestran que la variación en la longitud de la pata puede estar asociada con las variables de textura y fisiografía del suelo, así como con las diferencias de resistencia al movimiento (Figura 11), lo que puede relacionarse con el hecho de que las patas traseras alargadas aumentan la longitud de la zancada al saltar o se asocian a apéndices más robustos para excavar (Verde-Arregoitia et al. 2017).

Así, en el presente trabajo describimos aspectos morfológicos, ecológicos y genéticos novedosos para *C. nelsoni* del desierto Chihuahuense, en la Reserva de la Biosfera Mapimí. Asimismo, mostramos por primera vez para esta especie la interacción entre aspectos de historia de vida y variables del paisaje asociadas con su diversidad y estructura genética.

7. CONCLUSIONES

- 1) El patrón de estructuración genética de *C. nelsoni* (en dos clusters genéticos) está asociado con las variables altitud, Índice de Vegetación de Diferenciación Normalizada (NDVI, por sus siglas en inglés), fisiografía y textura del suelo, además de una diferencia morfológica clave entre los grupos genéticos.
- 3) El grupo genético 1 mostró menor resistencia en: tierras más altas, con altitud entre 1,250-1,350m; suelo con poca vegetación, NDVI entre 0.05 y 0.1; con distribución en zonas de pie de montaña, sedimento de grava, basalto, incluyendo localmente toba volcánica, clasificación fisiográfica Bpg y Fb2; y textura de tipo rocosa. Los individuos presentan una longitud menor de pata trasera (18.5-19.5 mm).
- 4) El grupo genético 2 evidenció menor resistencia en: tierras bajas, altitud menor a 1,250m; suelo más arenoso y mayor vegetación arbustiva, NDVI >0.15; bajadas con mucho sedimento de grava, clasificación fisiográfica Bpg y Bg3; textura de tipo arenoso. Los individuos presentan una mayor longitud de la pata trasera (19.7-21 mm).
- 5) El Longitud de la pata trasera fue el único caracter morfológico que mostró diferencia significativa entre los dos grupos genéticos hallados en el presente estudio y entre los distintos tipos de suelo evaluados.
- 5) La conjunción de los patrones de estructura y variación genética, asociados con las variables del paisaje identificadas y la morfología entre los dos grupos genéticos, nos permite sugerir que se estén dando procesos de adaptación local, los cuales se ven reflejados en dos ecomorfos de *C. nelsoni*; sin embargo, para poder corroborar esto se requieren realizar análisis específicos.

REFERENCIAS

- Adamack A.T., Bernd G. 2014. PopGenReport: Simplifying basic population genetic analyses in R. *Methods in Ecology and Evolution* 5(4): 384-387.
- Aguilera-Miller E. 2016. Ethology may be related to the genetic structure of a population: *Chaetodipus siccus* as a study case. *Therya* 7: 371-371.
- Aguilera-Miller E., Alvarez-Castañeda Sergio T., Murphy R. 2018. Matrilineal genealogies suggest a very low dispersal in desert rodent females. *Journal of Arid Environments*. 152: 28-36.
- Alexander L., Riddle B. 2005. Phylogenetics of the New World rodent family Heteromyidae. *Journal of Mammalogy* 86. 366-379.
- Anderson C.D., Bryan K.E., Marie J.F., Holderegger R., James P.M., Rosenberg M.S., Scribner K.T., Spear S. 2010. Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow. *Molecular Ecology* 19(17): 3565-3575.
- Aragón E.E., Castillo B., Garza A. 2002. Roedores en la dieta de dos aves rapaces nocturnas (*Bubo virginianus* y *Tyto alba*) en el noreste de Durango, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 86: 29-50.
- Balkenhol N., Cushman S., Storfer A., Waits L. 2016. Landscape genetics: Concepts, methods and applications. Wiley Blackwell.
- Barsi J.A., Schott J.R., Hook S.J., Raqueno N.G., Markham B.L., y Radocinski R.G. 2014. Landsat-8 Thermal Infrared Sensor (TIRS) vicarious radiometric calibration. *Remote Sensing of Environment* 6(11): 11607-11626.
- Best T.L. 1994. *Chaetodipus nelsoni*. *Mammalian Species* 484: 1-6.
- Bolker B. 2008. Ecological models and data in R. Princeton University Press.
- Bowcock A.M., Ruiz-Linares A., Tomfohrde J., Minch E., Kidd J.R., Cavalli-Sforza L.L. 1994. High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites despite a constraint in allele length. *Nature* 368: 455-457.
- Breimer R.F. 1988. Physiographic soil survey. En: Estudio integrado de los recursos, vegetación, suelo y agua en la Reserva de La Biosfera de Mapimí. (C. Montaña, ed.) pp. 115-134. Instituto de Ecología, A.C.
- Busch J.D., Waser P.M., DeWoody J.A. 2007. Recent demographic bottlenecks are not accompanied by a genetic signature in banner-tailed kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *Molecular Ecology* 16(12): 2450-2462.
- Castillo J.A., Epps C.W., Davis A.R., Cushman S.A. 2014. Landscape effects on gene flow for a climate-sensitive montane species, the american pika. *Molecular Ecology* 23(4): 843-856.
- Ceballos G., Oliva G. 2005. Los mamíferos silvestres de México. Conabio/Fondo de Cultura Económica, México D.F.P. 988
- CONANP. 2006. Programa de conservación y manejo, Reserva de La Biosfera Mapimi. Ciudad de Mexico.
- Cosentino B.J., Schooley R.L., Bestelmeyer B.T., McCarthy A.J., Sierzega K. 2015. Rapid genetic restoration of a keystone species exhibiting delayed demographic response. *Molecular Ecology* 24(24): 6120-6133.
- Cushman S.A., McKelvey K.S., Hayden J., Schwartz M.K. 2006. Gene flow in complex landscapes: testing multiple hypotheses with causal modeling. *The American Naturalist* 168: 486-499.
- Data ONE. 2005. Erdas Imagine. Imagine.
- Danecek P., Auton A., Abecasis G., et al. 2011. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics* 27(15):2156-2158.
- Dixon K.L. 1958. Rodent population studies. In Ecological survey of the Big Bend Area. Report of work accomplished, 1957-1958; Administrative report submitted to the Texas Game and Fish Commission by the Department of Wildlife Management, Texas A. & M.

- Dixon M.D. 2011. Population genetic structure and natal philopatry in the widespread North American bat *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy* 92:1343–1351.
- Dobson F.S. 1998. Social structure and gene dynamics in mammals. *Journal of Mammalogy* 79(3): 667-670.
- Dobson M., Wright A. 2000. Faunal relationships and zoogeographical affinities of mammals in Northwest Africa. *Journal of Biogeography* 27: 417-424.
- Earl D.A., VonHoldt B.M. 2012. Structure Harvester: A website and program for visualizing structure output and implementing the evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4(2): 1-3.
- Eaton D.A. 2014. PyRAD: Assembly of de novo RADseq loci for phylogenetic analyses. *Bioinformatics* 30: 1844-1849.
- Eisenberg J. F. 1963. The behavior of heteromyid rodents. *University of California Publications in Zoology* 69:1–100
- Eguiarte L.E., Souza V., Aguirre X. 2007. Ecología Molecular. México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología. 592: 23
- Eguiarte, L.E., Aguirre-Liguori J.A., Jardón-Barbolla L., Aguirre-Planter E. Souza V. 2013. Genómica de poblaciones: nada en evolución va a tener sentido si no es a la luz de la genómica, y nada en genómica tendrá sentido si no es a la luz de la evolución. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 16(1):42-56.
- Ellegren H. 2014. Genome Sequencing and Population Genomics in Non-Model Organisms. *Trends Ecology and Evolution* 29(1):51-63.
- Elshire R.J., Glaubitz J.C., Sun Q., Poland J.A., Kawamoto K., Buckler E.S., Mitchell S.E. 2011. A robust, simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS ONE* 6(5): e19379
- Esri. 2016. ArcMap 10.4.1. ESRI.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology* 487-515.
- Flores-Manzanero A., Vázquez-Domínguez E. 2019. Landscape genetics of mammals in American ecosystems. *Therya* 10(3): 381-393.
- Flores-Manzanero A., Luna-Bárceñas M.A., Dyer R.J., Vázquez-Domínguez E. 2019. Functional connectivity and home range inferred at a microgeographic landscape genetics scale in a desert-dwelling rodent. *Ecology and Evolution* 9: 437-453.
- Frankham R. 2010. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. *Biological Conservation* 143(9): 1919-1927.
- Frichot E., François O. 2015. LEA: An R Package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 925-929.
- Frichot E., Mathieu F., Trouillon T., Bouchard G., François O. 2014. Fast and efficient estimation of individual ancestry coefficients. *Genetics* 4: 973-983.
- Fall M., Gaggiotti O.E. 2008. Genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a Bayesian perspective. *Genetics*.180(2):977-993.
- Garrido-Garduño T., Téllez-Valdés O., Manel S., Vázquez-Domínguez E. 2016. Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest. *Journal of Zoology* 298(4): 293-302.
- Garrido-Garduño T., Vázquez-Domínguez E. 2013. Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84(3): 1031-1054.
- Geluso K.N., Geluso K. 2015. Distribution and natural history of Nelson's pocket mouse (*Chaetodipus nelsoni*) in the Guadalupe mountains in southeastern New Mexico. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University* 332: 1-20

- González E.S. 1983. La Vegetación de Durango. Serie: Cuadernos de Investigación Tecnológica. Durango.
- Hamilton M.B. 2009. Population genetics. First edition. John Wiley & Sons.
- Hafner J.C., Light J.E., Hafner D.J., Hafner M.S., Reddington E., Rogers D.S., Riddle B.R. 2007. Basal Clades and Molecular Systematics of Heteromyid Rodents, *Journal of Mammalogy*, 88 (5): 1129–1145.
- Hedrick P.W. 2010. Genetics of populations. Jones & Bartlett Learning.
- Hettmansperger T.P., McKean J.W. 2011. Robust nonparametric statistical methods. 2nd edition. CRC press.
- Hollander M., Wolfe D.A. 1973. Nonparametric statistical methods. John Wiley & Sons, Inc.
- INEGI. 2013. Continuo de elevaciones mexicano 3.0. INEGI.
- Irons J.R., Dwyer J.L., Barsi J.A. 2012. The next Landsat satellite: the landsat data continuity mission. *Remote Sensing of Environment* 122: 11-21.
- Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. 2016. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyschensis* from two distantly related species. *BMC Plant Biology* 16: 89.
- Jombart T. 2008. Adegenet: A R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24(11): 1403-1405.
- Jones W.T. 1993. The social systems of heteromyid rodents. Pp. 575–595 en Biology of the Heteromyidae (Genoways, H. H., y J. H. Brown, eds.). Special Publications No. 10. The American Society of Mammalogists. Shippensburg, EE. UU
- Kamvar Z.N., Tabima J.F., Grünwald N.J. 2014. Poppr: An R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction. *PeerJ* 4: 281.
- Kivimäki I., Shimbo M., Saerens M., 2014. Developments in the theory of randomized shortest paths with a comparison of graph node distances. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications* 393: 600-616.
- Kocher D., Parshad V.R. 2003. Structural and functional analysis of burrows of three rodent species in wheat fields in sandy and loamy soils in Punjab (India). *Mammalia* 67(4): 603-605.
- Korth W.W. 1994. Heteromyidae. In: The Tertiary Record of Rodents in North America. Topics in Geobiology, vol 12. Springer, Boston, MA
- LaPoint S., Balkenhol N., Hale J., Sadler J., Van der Ree R. 2015. Ecological connectivity research in urban areas. *Functional Ecology* 29(7): 868-878
- Linzey A.V., Timm R., Álvarez-Castañeda S.T., Castro-Arellano I., Lacher T. 2008. *Chaetodipus nelsoni*. The IUCN Red List of Threatened Species.
- Lowry D., Hoban S., Kelley J., Lotterhos K., Reed L., Antolin M., Storfer A. 2016. Breaking RAD: An Evaluation of the utility of restriction site associated DNA sequencing for genome scans of adaptation. *Molecular Ecology Resources* 17(2): 142–152.
- Luu K., Bazin E., Blum G.B. 2017. Pcadapt: An R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. *Molecular Ecology Resources* 17(1): 67-77.
- Manel S., Holderegger R. 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 28(10): 614-621.
- Manel S., Schwartz M.K., Luikart G., Taberlet P. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 189-197.
- Marrotte R.R., Gonzalez A., Millien V. 2014. Landscape resistance and habitat combine to provide an optimal model of genetic structure and connectivity at the range margin of a small mammal. *Molecular Ecology* 23(16): 3983-3998.
- McRae B.H. 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60(8): 1551-1561.

- Mills J., Yates T.L., Childs J.E., Parmenter R.R., Ksiazek T.G., Rollin P.E., Peters C.J. 1995. Guidelines for working with rodents potentially infected with hantavirus. *Journal of Mammals* 76: 716-722.
- Montaña C. 1988. Estudio integrado de los recursos de vegetación, suelo y agua en la Reserva de La Biósfera de Mapimí. Instituto de Ecología, A.C.
- Narum S.R., Buerkle A.C., Davey J.W., Miller M.R., Hohenlohe P.A. 2013. Genotyping-by-sequencing in ecological and conservation genomics. *Molecular Ecology* 22(11): 2841-2847.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106: 283-292.
- Neiswenter S.A., Hafner D.J., Light J.E., Cepeda G.D., Kinzer K.C., Alexander L.F., Riddle B.R. 2019. Phylogeography and taxonomic revision of Nelson's pocket mouse (*Chaetodipus nelsoni*). *Journal of Mammalogy*, 100(6):1847–1864.
- Nowak R.M. 1999. Walker's mammals of the world, 6th ed. Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE. UU.
- Patton J.L. 1970. Karyotypes of five species of pocket mouse, *Perognathus* (Rodentia: Heteromyidae), and a summary of chromosome data for the genus. *Mammalian Chromosome Newsletter* 11:3-8.
- Patton J.L., Sherwood S.W., Yang S.Y. 1981. Biochemical systematics of chaetodipine pocket mice, genus *Perognathus*, *Journal of Mammalogy* 62:477-492.
- Peakall R.R., Lindenmayer B.D. 2003. Spatial autocorrelation analysis offers new insights into gene flow in the Australian bush rat, *Rattus fuscipes*. *Evolution* 57(5): 1182-1195.
- Peterman W.E. 2018. ResistanceGA: An R package for the optimization of resistance surfaces using genetic algorithms. *Methods in Ecology and Evolution* 9(6): 1638-1647.
- Petkova D., Novembre J., Stephens M. 2016. Visualizing spatial population structure with estimated effective migration surfaces. *Nature Genetics* 48: 94-100.
- Plummer M., Best N., Cowles K., Vines K. 2005. CODA: Convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R News*. 6(1): 7-11.
- Primack R.B. 2014. Essentials of conservation biology. 6th ed. Sunderland: Sinaur Associates.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155(2): 945-959.
- R Development Core Team, R. 2018. R: A language and environment for statistical computing. r foundation for statistical computing. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-74686-7>.
- Reding D.M., Cushman S.A., Gosselink T.E., Clark W.R. 2013. Linking movement behavior and fine-scale genetic structure to model landscape connectivity for bobcats (*Lynx rufus*). *Landscape Ecology* 28(3): 471-486
- Riddle B.R., Hafner D.J., Alexander L.f. 2000. Comparative Phylogeography of Baileys' Pocket Mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* Species Group: Historical Vicariance of the Baja California Peninsular Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17(2): 161-172.
- Rouse J.W., Haas R.H., Schell J.A. y Deering D.W. 1974. Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS. Conference Paper: NASA, Goddard Space Flight Center 3d ERTS 1: 309-317.
- Royston J.P. 1982. An extension of Shapiro and Wilk's w tests for normality to large samples. *Applied Statistics* 31: 115-124.
- Russo I.R., Sole C.L., Barbato M., Von Bramann U., Bruford M.W. 2016. Landscape determinants of fine-scale genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape (Hluhluwe-IMfolozi Park, South Africa). *Scientific Reports* 6(29168): 1-14.
- Sakamoto Y., Ishiguro M., Kitagawa G. 1986. Akaike information criterion statistics. D. Reidel, Dordrecht.
- Savage D.E., Russell D.E. 1983. Mammalian Paleofaunas of the World. London: Addison-Wesley.

- Schwartz O.A., Armitage K.B. 1980. Genetic variation in social mammals: the marmot model. *Science* 207: 665-667.
- Scrucca L. 2015. GA: A package for genetic algorithms in R. *Journal of Statistical Software* 53(4): 1-37.
- Segelbacher G., Cushman S., Epperson B., Fortin M.J., François O., Hardy O., Holderegger R., Taberlet P., Waits L., Manel S. 2010. Applications of landscape genetics in conservation biology: Concepts and challenges. *Conservation Genetics* 11: 375-385.
- Serrano V. 1987. Las comunidades de roedores desertícolas del Bolsón de Mapimi. *Acta Zoológica Mexicana* 1 (20): 1-22.
- Shimbo K.I.M., Saerens M. 2014. Developments in the theory of randomized shortest paths with a comparison of graph node distances. *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications* 393: 600-616.
- Shirk A.J., Landguth E.L., Cushman S. A. 2017. A comparison of individual-based genetic distance metrics for landscape genetics. *Molecular Ecology Resources* 17(6): 1308-1317.
- Silleos G., Thomas A., Ioannis G., Konstantinos., K. 2006. Vegetation indices: Advances made in biomass estimation and vegetation monitoring in the last 30 years. *Geocarto International* 21: 21-28.
- Sikes R.S. 2016. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy* 97(3): 663-688.
- Simpson G.G. 1944. Tempo and mode in evolution. Columbia University Press.
- Slatkin M., Takahata N. 1985. The average frequency of private alleles in a partially isolated population. *Theoretical Population Biology* 28: 314-331.
- Vander Wall S.B. 1995. Influence of substrate water on the ability of rodents to find buried seeds. *Journal of Mammalogy* 76:851-856
- VanStaaen J.M. 1994. *Suricata suricatta*. *Mammalian Species* 483(2): 1-8.
- Vaughan T.A., Ryan J.A., Czaplewski N.J. 2000. Mammalogy, fourth ed. Harcourt College Publishers. EE. UU
- Verde-Arregoitia L.D., Fisher D.O., Schweizer M. 2017. Morphology captures diet and locomotor types in rodents. *Royal Society Open Science* 4(1): 2054-5703.
- Vignieri S.N. 2005. Streams over mountains: influence of riparian connectivity on gene flow in the pacific jumping mouse (*Zapus trinotatus*). *Molecular Ecology* 14: 1925-1937.
- Wahlert J.H. 1993. The fossil record. Pp. 1–37 in Biology of the Heteromyidae (H. H. Genoways and J. H. Brown, eds.). Special Publication, American Society of Mammalogists 10:1–719.
- Wang I.J., Bradburd G.S. 2014. Isolation by environment. *Molecular ecology* 23 (23): 5649-5662.
- Whitford W.G. 2002. Ecology of desert systems. Academic Press.
- Wright S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28(2): 114-138.

ANEXO. INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA

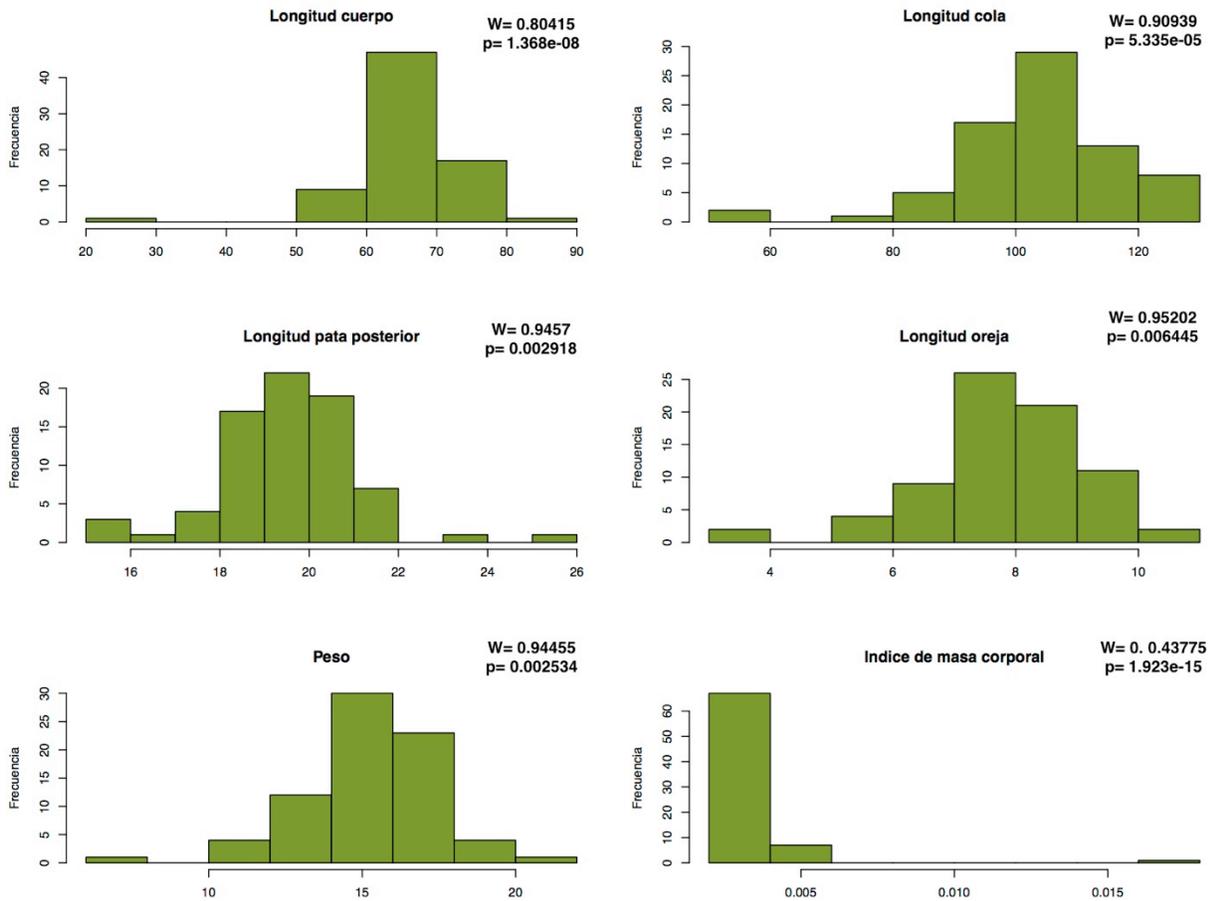


Figura S1. Histograma de frecuencias de las variables morfológicas de *Chaetodipus nelsoni* y resultado de la prueba de Shapiro-Wilk (W) con su respectivo valor de significancia (p).

Tabla S1. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para la comparación entre sexos de *Chaetodipus nelsoni* (1 grado de libertad) y entre suelos (2 grados). No hubo diferencias significativas en ningún caso. Longitud del cuerpo (LC), longitud de la cola (C), longitud de la pata trasera (LP), longitud de la oreja (O), peso (P), Índice de masa corporal (IMC).

Variable morfológica	Prueba Kruskal-Wallis	
	Entre sexos	Entres suelos
LC	Chi2= 0.0011031 p= 0.9735	Chi2=0.83332 p= 0.6592
C	Chi2=0.0050554 p= 0.433	Chi2=0.17168 p=0.9177
LP	Chi2=2.0751 p= 0.1497	Chi2= 5.7296 p= 0.057
O	Chi2=0.87045 p=0.3508	Chi2=2.9214 p=0.23
P	Chi2=0.35009 p=0.5541	Chi2= 3.6759 p=0.1591

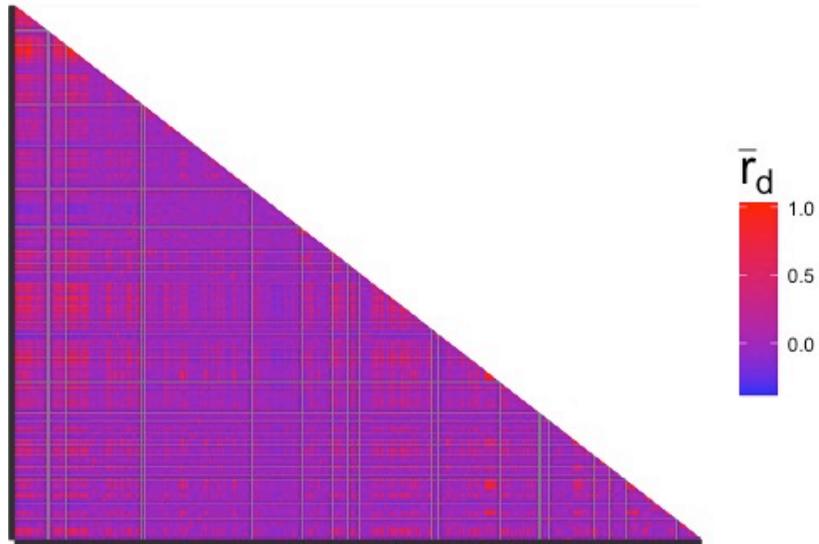


Figura S2. Análisis de segregación independiente, donde se muestra que no hay desequilibrio de ligamiento en la población de *Chaetodipus nelsoni* con base en 718 SNPs.

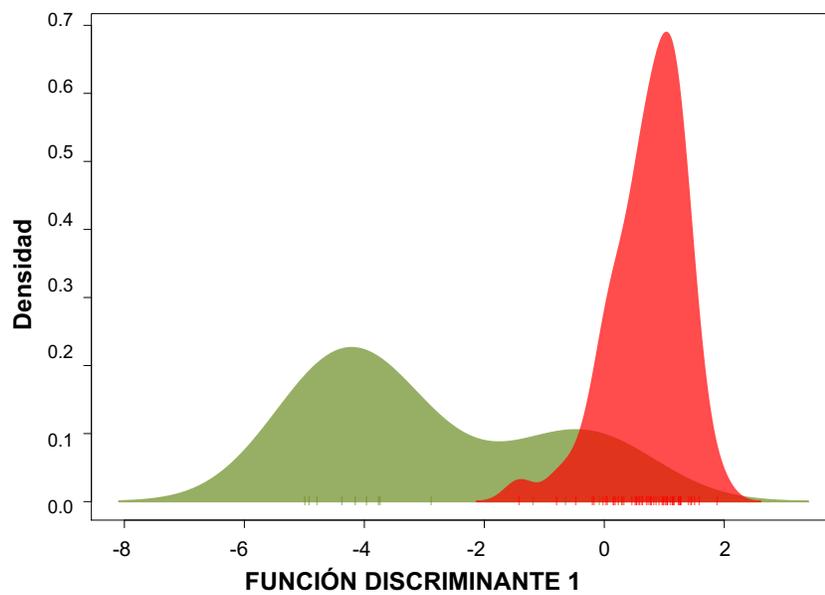


Figura S3. Función discriminante 1 del análisis de DAPC donde se muestran dos grupos de densidad diferente para *Chaetodipus nelsoni*, basado en 718 SNPs.

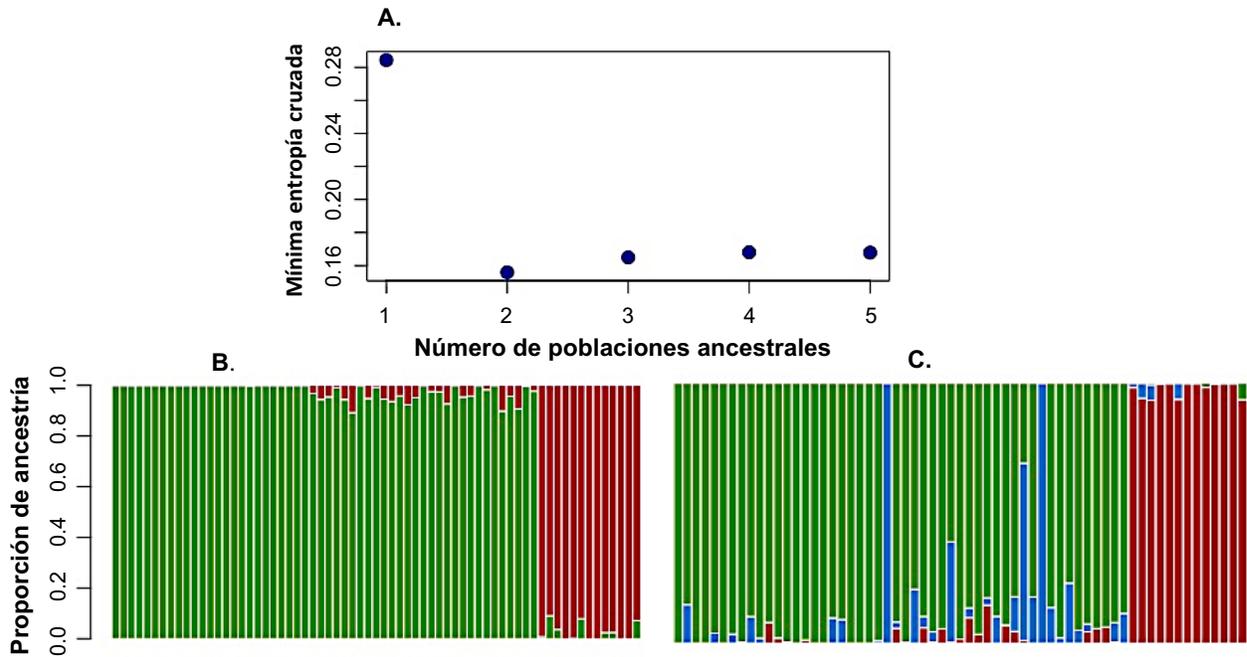


Figura S4. (a). Promedio de mínima entropía cruzada donde se muestra el valor de $K=2$, seguido de $K=3$. Gráficas de barras de la proporción de ancestría para $K=2$ (b) y $K=3$ (c).



Figura S5. Proporción de ancestría de *Chaetodipus nelsoni*, basada en análisis de asignación con Structure ($K=2$).