



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL



**Centro Interdisciplinario de Investigación para el
Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca**

**Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de
Recursos Naturales**

(Patrones y Procesos para la Biodiversidad del Neotrópico)

**FILOGEOGRAFÍA DE LA RATA CANGURO ENDÉMICA DE
MÉXICO (*Dipodomys phillipsii*)**

TESIS

QUE PRESENTA PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

Izchel Gabriela Vargas Jiménez

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Miguel Ángel Briones Salas

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, Noviembre del 2017



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 11:00 horas del día 6 del mes de noviembre del 2017 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:

Filogeografía de la rata canguro endémica de México (*Dipodomys phillipsii*)

Presentada por el alumno:

Vargas
Apellido paterno
Nombre(s) Izchel Gabriela

Jiménez
Apellido materno

Con registro:

B	1	5	0	5	1	6
---	---	---	---	---	---	---

aspirante de:

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

Director(a) de tesis


Dr. Miguel Ángel Briones Salas

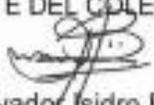

Dr. Sergio Tigul Álvarez
Castañeda


Dr. Rafael Felipe del Castillo
Sánchez


Dr. Marko Aurelio Gómez
Hernández


M.C. Sonia Trujillo Argueta

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES


Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de México, D.F. el día 21 del mes de noviembre del año 2017, el (la) que suscribe VARGAS JIMÉNEZ IZCHEL GABRIELA alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES, con número de registro B150516, adscrito(a) al **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca**, manifiesto(a) que es el (la) autor(a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del (de la, de los) **Dr. Miguel Ángel Briones Salas** y cede los derechos del trabajo titulado "Filogeografía de la rata canguro endémica de México (*Dipodomys phillipsii*)", al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del (de la) autor(a) y/o director(es) del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a las siguientes direcciones posgradoox@hotmail.com ó izchelvargasjimenez@gmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

VARGAS JIMÉNEZ IZCHEL GABRIELA
Nombre y firma del alumno(a)



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
LPA.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Por contribuir en mi formación académica, al posgrado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales del CIIDIR-Oaxaca.

Por la estancia de Investigación realizada, al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Por la donación de tejido y por el tiempo brindado, a la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM (CNMA), Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (ENCB), Colección de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAMI), Colección mastozoológica de la Universidad Autónoma de Aguascalientes (CMUAA), Colección de mamíferos de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (EB-BUAP), Colección Regional Mastozoológica de Oaxaca (OAXMA), Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB) y al Museum of Natural Science, Louisiana State University, (LSUMZ).

Al M. en C. Alejandro Flores Manzanero y al Dr. Marco Alejandro Suárez Atilano del Laboratorio de Genética y Ecología del Instituto de Ecología, UNAM, Por sus asesorías y por compartir con humildad sus conocimientos.

Por sus asesorías para enriquecer éste trabajo y por sus atinados comentarios para enriquecer esta tesis, por darme siempre ese ánimo para continuar trabajando al Dr. Miguel Ángel Briones Salas, Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda, M en C Sonia Trujillo Argueta, Dr. Rafael F. Del Castillo y al Dr. Marko Aurelio Gómez Hernández.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES Y DEDICATORIA

Por brindarme su apoyo en todo momento, al grupo de mastozoología del CIIDIR-Oaxaca a los maestros en ciencias Natalia Martín Regalado, Mario C. Lavariega, Margarita García Luis, a las biólogas Rocío García Paz, Magaly Gómez Contreras y Gabriela Elena Medina.

A quienes me acompañaron campo a corretear ratas canguro Joel Crisanto Juárez, Teresa Hernández Velasco, Julio Rodolfo López López y a Lucia Elizabeth Reyes Martínez.

Agradezco las atenciones brindadas durante mi estancia en el CIBNOR, a la M. en C Griselda Gallegos Simentel, a la Dra. Patricia Cortés Calva, a la Biól. Mayra de la Paz Cuevas, al Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda, a Francisca Concepción Ramírez Aburto.

A la familia Manzanero que nunca dejó de darme ánimo y apoyo para culminar este trabajo. Gracias por sus consejos M en C Gladys Manzaneo Medina

Nuevamente, al M. en C. Alejandro Flores Manzanero por darme ánimo para continuar y por todos los consejos para enriquecer este trabajo.

Dedico esta trabajo a mi mamá, a mis hermanos por estar siempre cuando más los necesito, gracias por apoyarme.



ÍNDICE

	Páginas
RESUMEN.....	5
ABSTRACT.....	6
1. INTRODUCCIÓN.....	7
2. HIPÓTESIS.....	¡ERROR! MARCADOR NO DEFINIDO.1
3.	
JUSTIFICACIÓN.....	122
4.	
OBJETIVOS.....	112
4.1 OBJETIVO GENERAL.....	12
4.2 OBJETIVOS PARTICULARES.....	12
5.	
MÉTODOS.....	122
5.1 OBTENCIÓN DE MUESTRAS.....	122
5.2 TRABAJO DE CAMPO.....	133
5.3 TRABAJO DE LABORATORIO.....	144
5.3.1 EXTRACCIÓN, AMPLIFICACIÓN Y SECUENCIACIÓN DEL ADN.....	144
5.4 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS.....	155
5.5 TIEMPO DE DIVERGENCIA.....	188
5.6 DATACIÓN MOLECULAR.....	19
5.7 RED FILOGENÉTICA.....	19
6.	
RESULTADOS.....	200
6.1 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS.....	200
6.2 TIEMPOS DE DIVERGENCIA.....	211
6.3 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS LINAJES.....	211
7. DISCUSIÓN.....	29
7.1 RELACIONES FILOGENÉTICAS Y DIVERSIFICACIÓN DE <i>D. PHILLIPSII</i>	29
7.2 IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN.....	32
8. CONCLUSIÓN.....	¡ERROR! MARCADOR NO DEFINIDO.3
I	
9. LI TERATURA CONSULTADA.....	345
ANEXO.....	45

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA.....	9
FIGURA 2 FILOGRAMA DISTANCIAS GENÉTICAS.....	23
FIGURA 3 FILOGRAMA MÁXIMA VEROSIMILITUD.....	24
FIGURA 4 FILOGRAMA INFERENCIA BAYESIANA.....	25
FIGURA 5 ÁRBOL BAYESIANO CON EL MÉTODO DE ESPECIACIÓN YULE.....	26
FIGURA 6 RED RETICULADA.....	27
FIGURA 7 DISTRIBUCIÓN.....	28
FIGURA 8 RED DE HAPLOTIPOS.....	32

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. SECUENCIAS TOMADAS DEL GENBANK.....	20
TABLA 2. ESTIMACIONES DE LA DIVERGENCIA EVOLUTIVA.....	33

RESUMEN

La filogeografía es la disciplina encargada de examinar la distribución de los linajes de genes, es importante realizar estos estudios para el conocimiento y conservación de la biodiversidad, particularmente de los mamíferos mexicanos, ya que permiten entender mejor los procesos temporales, espaciales y evolutivos de sus poblaciones con el fin de preservarlas a corto y largo plazo. La rata canguro de Phillips (*Dipodomys phillipsii*) contiene a tres subespecies, de las cuales *D. p. oaxacae* es la que tiene la distribución más sureña. *Dipodomys phillipsii* se encuentra amenazada de acuerdo con la NOM-059, debido al cambio de uso de suelo y a la destrucción de su hábitat. El escaso conocimiento de los aspectos genéticos de dicho roedor ha dificultado el establecimiento de las estrategias efectivas para su conservación. El objetivo de este trabajo fue determinar el patrón filogeográfico de las poblaciones de *D. phillipsii* y estimar su divergencia genética con base en ADN mitocondrial (*cyt b*). Realizamos análisis de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana. Recuperamos dos clados distintos, uno conformado por *D. p. perotensis*-*D. p. phillipsii* y el segundo por *D. p. oaxacae*. Ambos, presentan consistencia geográfica. *D. phillipsii* es un grupo monofilético, con especiación simpátrica. De acuerdo con nuestras estimaciones el tiempo de divergencia entre ambos clados (uno que habita en las provincia de la Faja Volcánica Transmexicana y el otro en la provincia de la Depresión del Balsas), fue de 2.02 millones de años con un nivel de divergencia del 2.8% sustituciones por sitio.

ABSTRACT

Phylogeography is the discipline in charge of examining the distribution of gene lines, it is important to carry out these studies for the knowledge and conservation of biodiversity, particularly of Mexican mammals, since they allow to better understand the temporal, spatial and evolutionary processes of their populations in order to preserve them in the short and long term. The kangaroo rat of Phillips (*Dipodomys phillipsii*) is subdivided in three subspecies, of which *D. p. oaxacae* is the one with the southernmost distribution. *Dipodomys phillipsii* is threatened in accordance with Mexican Official Norm NOM-059, mainly due to the change in land use and the degradation of its habitat. Scarce knowledge of the genetic aspects of this rodent has hindered the establishment of effective strategies for its conservation. The objective of this study was to determine the phylogeographic pattern of *D. phillipsii* populations and to estimate their genetic divergence between them, based on mitochondrial DNA (cyt b). We conducted maximum likelihood and Bayesian inference analysis to assess phylogenetic relationships between populations and to estimate the time since its divergence. We recovered two clades, one conformed by *D. p. perotensis*-*D. p. phillipsii* and other conformed exclusively by *D. p. oaxacae*. Both clades showed geographical consistency. *D. phillipsii* is a monophyletic group, with subsequent sympatric speciation. According to our estimates, the divergence time between both clades (one inhabits the Trans-Mexican Volcanic Belt province and the other the Depression of the Balsas province), was 2.02 million years ago with a level of divergence of 2.8 % substitutions per site.

1. INTRODUCCIÓN

La filogeografía es la disciplina encargada de examinar la distribución de los linajes de genes, lo que permite describir los patrones geográficos de la diversidad genética y determinar los procesos históricos y evolutivos que dieron origen a las poblaciones naturales (Avice, 2000). Asimismo, las aproximaciones filogeográficas pueden ser útiles para determinar fronteras entre especies (Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009). Por otro lado, los estudios filogeográficos son primordiales para el conocimiento y conservación de la biodiversidad, particularmente de los mamíferos mexicanos, ya que permiten entender mejor los procesos temporales, espaciales y evolutivos de sus poblaciones con el fin de preservarlas a corto y largo plazo (Vázquez-Domínguez y Vega 2006). Estos aspectos son necesarios para comprender la evolución de las especies y para identificar poblaciones que podrían estar en alguna categoría de riesgo (Serna-Lagunes *et al.*, 2015).

La realización de estudios filogeográficos ha sido posible gracias al uso de marcadores moleculares. Estas herramientas son biomoléculas que funcionan como caracteres distintivos entre individuos de un grupo y entre diferentes taxones (Baker y Bradley, 2006). El más empleado es el ADN mitocondrial (ADNmt), debido a que tiene altas tasas de mutación, no es recombinante y sus secuencias se mantienen de una generación a otra, características que la vuelven clave para entender las relaciones evolutivas entre los individuos, poblaciones y especies (Kocher *et al.*, 1989). Entre los marcadores de ADNmt, el gen citocromo b (*cyt b*) ha sido extensamente estudiado dentro del grupo de los mamíferos, tiene un tamaño de 1140 pares de bases (pb), una tasa de mutación de 2.0×10^{-8} sustituciones por sitio por generación en mamíferos, y se ha utilizado en numerosos estudios de sistemática de vertebrados (Farias *et al.*, 2001).

En México, los roedores conforman el grupo más diverso de mamíferos, la mayoría son de amplia distribución y se encuentran en diversos tipos de vegetación (Villa y Cervantes, 2003). De ellos, la familia Heteromyidae está conformada por linajes que diversificaron principalmente durante el Mioceno (hace

22 milloneas de años, Ma.), y que actualmente ocupan una gran variedad de ambientes (Hafner *et al.*, 2007). Uno de los géneros representativos es *Dipodomys*, el cual diversificó hace 11.4 Ma (Hafner *et al.*, 2007) e incluye especies conocidas comúnmente como ratas canguro (Williams *et al.*, 1993). Actualmente se reconocen 10 especies de *Dipodomys* en México (Ramírez-Pulido *et al.*, 2014): *Dipodomys compactus* (True, 1889), *D. deserti* (Stephens, 1887), *D. gravipes* (Huey, 1925), *D. merriami* (Mearns, 1890), *D. nelsoni* (Merriam, 1907), *D. ordii* (Woodhouse, 1853), *D. ornatus* (Merriam, 1894), *D. phillipsii* (Gray, 1841), *D. simulans* (Merriam, 1904), y *D. spectabilis* (Merriam, 1890).

La rata canguro de Phillips (*Dipodomys phillipsii*) está clasificada como “amenazada” por la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT, 2010), y como de preocupación menor (Least Concern) por la International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2016). Es una especie monofilética y altamente divergente (Fernández *et al.*, 2012), se distribuye en regiones áridas o semiáridas, con matorrales espinosos y suelos arenosos, caracterizados por gramíneas cortas, nopales y cactus (Genoways y Jones, 1971). Actualmente se reconocen tres subespecies: *D. p. phillipsii* (Gray, 1841), *D. p. perotensis* (Merriam, 1894) y *D. p. oaxacae* (Hooper, 1974).

Las subespecies de *D. phillipsii*, pueden distinguirse por el tamaño de la anchura mastoidea, maxilar y la interorbitaria y por sus caracteres morfológicos externos como el tamaño corporal que varía entre 230 y 304 mm, el largo de la cola (149 a 192 mm), el largo de la pata (36 a 45mm), y el tamaño de la oreja (12 a 16 mm). Otra característica es el área basal del báculo (hueso peneano), la cual es casi redonda en la sección transversal, puede tener tuberosidades irregulares en la superficie y el eje se estrecha gradualmente terminando en punta (Lidicker 1960; Genoways y Jones, 1971; Best y Schell, 1974). La coloración dorsal es otro carácter para separar a las subespecies (Genoways y Jones, 1971; Fernández *et al.*, 2012). La coloración de las poblaciones de *D. p. phillipsii* del Valle México tienen una coloración dorsal oscura (Genoways y Jones, 1971; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2015). Las poblaciones de *D. p. perotensis* de la cuenca oriental (Puebla,

Tlaxcala y Veracruz) tienen una coloración ocráceo oscuro (González-Ruiz, 2012) y presentan dimensiones corporales y de pata trasera más grandes (>37 mm; Fernández *et al.*, 2012). Finalmente, las poblaciones de *D. p. oaxacae* que se localizan al sur, se caracterizan por tener una coloración dorsal más pálida (ocráceo amarillento; Genoways y Jones, 1971), sus dimensiones corporales y de pata trasera son menores (<37 mm; Fernández *et al.*, 2012), adicionalmente un aspecto para diferenciar a estas subespecies es la punta del báculo, la cual en *D. p. oaxacae* está inclinada hacia arriba a diferencia de las otras dos subespecies que no terminan con la punta hacia arriba (Burt, 1960).

La distribución de *D. p. phillipsi* y *D. p. perotensis* comprende la provincia biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana (Morrone *et al.*, 2017), específicamente al suroeste de Hidalgo, Estado y Valle de México, Tlaxcala, Veracruz y Puebla. El rango altitudinal de *D. p. phillipsii* y *D. p. perotensis* va de 2000 a 3000 msnm (Genoways y Jones, 1971; Fig. 1). Casi todos los tipos de vegetación están presentes en esta provincia, destacando los bosques de coníferas, encinos, pastizales, vegetación ribereña, tierras urbanas y de cultivo (Gámez *et al.*, 2012). Por su parte, *D. p. oaxacae* tiene la distribución más sureña, habita en la provincia biogeográfica de la Depresión del Balsas, específicamente en el Valle de Tehuacán Cuicatlán al sur de Puebla y al norte de Oaxaca, en un rango altitudinal de 500 a 1,500 msnm (Jones y Genoways, 1975; Fernández *et al.*, 2012; Briones-Salas *et al.*, 2015; Fig. 1).

El área que actualmente comprende la distribución de las subespecies de *D. phillipsii* es interesante desde una perspectiva filogeográfica. Por un lado, el levantamiento de la Sierra Madre Oriental hace 14 Ma, dio inicio a un proceso de desertificación que se extendió hasta el centro de México, llegando a los actuales estados de Hidalgo y Querétaro (Alexander, 2004). Posteriormente, el surgimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante el Pleistoceno (hace 5 Ma), elevó los valles de Puebla, Perote y Apan por encima de los 2200 m (Ferrari, 2000; Morrone *et al.*, 2017). Esta separación física provocó también un cambio en el clima de la región, lo que propició que donde ahora es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán,

evoluciona de manera independiente del desierto Chihuahuense (Dietz y Holden, 1970). El Valle de Tehuacán-Cuicatlán posee altos niveles de diversidad y endemismo (De la Maza Elvira, 2001; Trejo, 2004). Esta diversidad fue enriquecida con el ingreso periódico de organismos provenientes de otras regiones, cuyas poblaciones tuvieron acceso durante épocas climáticas propicias (Fernández et al., 2012). Cuando las condiciones climáticas cambiaron, estas poblaciones quedaron aisladas, lo que a su vez dio origen a un proceso de evolución de millones de años que resultó en la diversificación de diferentes grupos de organismos y que actualmente forman parte de los endemismos de la zona (Halffter et al., 2008).

Por lo tanto, el presente trabajo representa un aporte a la historia evolutiva de *D. phillipsii*, donde el objetivo principal fue determinar el patrón filogeográfico de las poblaciones y estimar su divergencia genética con base en ADN mitocondrial (*cyt b*). A pesar de la importancia que han demostrado tener los estudios moleculares para diferentes especies de roedores y particularmente del género *Dipodomys*, hasta la fecha no hay un trabajo específico para *D. phillipsii* que evalúe la diversidad y estructura genética de sus poblaciones en un contexto geográfico. Lo anterior ayudará a determinar los procesos históricos y evolutivos que dieron origen a sus poblaciones, y contribuirá al conocimiento del estado genético de sus poblaciones, información que posteriormente puede ser utilizada para estrategias de conservación que le permita a la especie persistir a mediano y largo plazo.

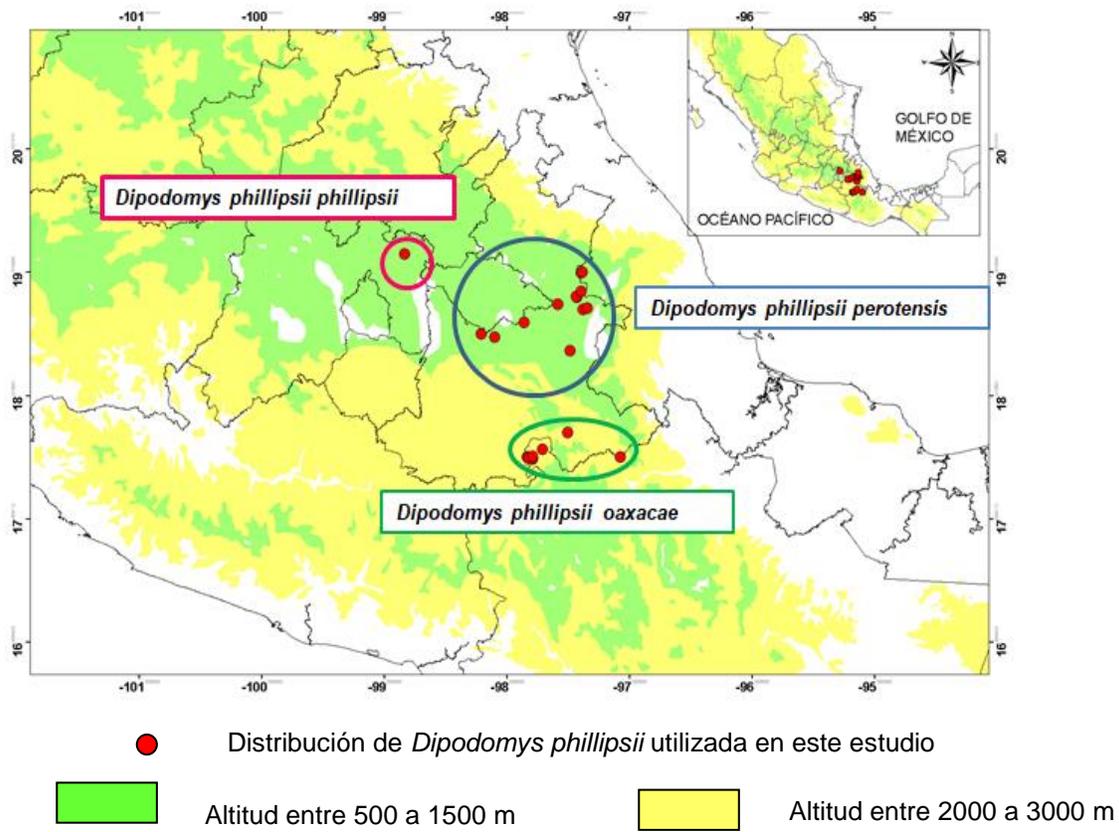


Figura. 1. Distribución geográfica de *D. p. phillipsii* y *D. p. perotensis* en zonas entre 2000 a 3000 msnm y *D. p. oaxacae* entre los 500 a 1500 msnm.

2. HIPÓTESIS

Debido a que *D. p. phillipsii* y *D. p. perotensis* habitan en una región (provincia biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana) con características ecológicas diferentes a la región que habita *D. p. oaxacae* (provincia biogeográfica de la Depresión del Balsas), existirá un patrón de diferenciación genética concordante con la distribución geográfica de las subespecies de *D. phillipsii*.

Si esta hipótesis es correcta, se observarán dos clados independientes en donde *D. phillipsii oaxacae* representará un grupo que ha ido evolucionando de manera distinta, lo que a su vez se verá reflejado en las distancias genéticas y en el tiempo de divergencia.

3. JUSTIFICACIÓN

El estudio filogeográfico de especies como la rata canguro *D. phillipsii*, es importante para conocer los diferentes procesos (históricos y ecológicos) que han contribuido al surgimiento, establecimiento y evolución de sus poblaciones. Asimismo, el estudio de sus poblaciones es de carácter imperativo, ya que la fragmentación de su hábitat y las presiones antropogénicas lo hacen un grupo vulnerable. Los resultados derivados de este tipo de estudios, tendrán implicaciones en la toma de decisiones para la conservación de especies, particularmente aquellas que están en alguna categoría de riesgo.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Evaluar los patrones filogeográficos de *D. phillipsii*

4.2 Objetivos particulares

- 1) Realizar análisis filogenéticos utilizando al *cyt b* para reconstruir una hipótesis sobre su historia evolutiva
- 2) Ubicar filogenéticamente a las poblaciones de *D. phillipsii* respecto a otros miembros del género
- 3) Estimar la divergencia de *D. phillipsii* utilizando el *cyt b*

5. MÉTODOS

5.1 Obtención de muestras

Se realizó una búsqueda de ejemplares en las bases de datos VerNet (www.vernet.com) y de gbig.es (www.gbif.es), que albergan información de colecciones científicas tanto internacionales como nacionales. A partir del listado de los ejemplares depositados en colecciones se solicitó la donación de muestras de tejido de diversas colecciones científicas de México y Estados Unidos. De esta forma, se obtuvieron muestras de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNMA), Escuela

Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional (ENCB), Colección de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAMI), Colección de Mamíferos de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (EB-BUAP), Colección Mastozoológica de Oaxaca (OAXMA), Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB), Museum of Natural Science, Louisiana State University (LSUMZ).

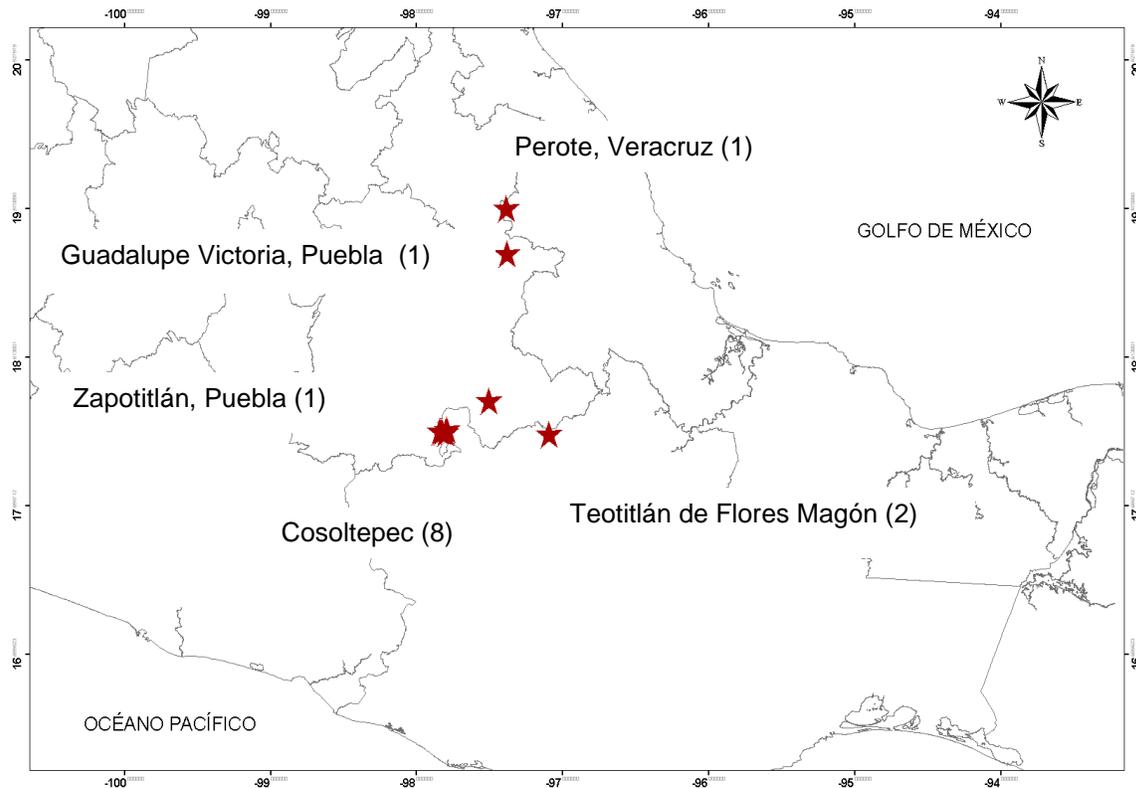


Figura 2. Localidades de colecta de ejemplares de *D. phillipsii*, entre paréntesis está el número de individuos colectados.

5.2 Trabajo de campo

Con el fin de incrementar el tamaño de muestra y tratar de cubrir toda la distribución de la especie, se realizaron diez salidas de campo: cinco al municipio de Teotitlán de Flores Magón (29 de abril al 3 de mayo del 2016) y cinco al municipio de Cosoltepec (21 al 25 de agosto del 2016), ambas localidades en el estado de Oaxaca y corresponden a lugares donde previamente se ha registrado la presencia y captura de individuos (Cervantes y Riveros-Lara, 2012; Genoways y Jones, 1971; Fig. 2). Durante cada salida se utilizaron 110 trampas Sherman en

cada sitio de colecta las trampas fueron colocadas al atardecer a lo largo de 11 transectos lineales a una distancia de 10 m de separación entre cada una y fueron cebadas con una mezcla de avena y esencia de vainilla. El esfuerzo de muestreo fue de 7700 trampa/noche. Los individuos fueron colectados con el permiso FAUT-0044. A cada individuo se le tomaron las medidas somáticas: Longitud total (LT), longitud de cola (LC), longitud de oreja (LO), longitud de pata trasera (LP), y peso (g). Los organismos fueron sacrificados siguiendo las normas de manejo y cuidado de la fauna silvestre establecidas por la Sociedad Americana de Mastozoología (Sikes *et al.*, 2016). De cada ejemplar se obtuvo aproximadamente 0.5 mg de hígado, y las muestras fueron conservadas en alcohol al 95% para su posterior análisis en el laboratorio. Los ejemplares fueron preparados y catalogados debidamente para su ingreso a la Colección Mastozoológica de Oaxaca (OAXMA).

5.3 Trabajo de laboratorio

5.3.1 Extracción, amplificación y secuenciación del ADN

La extracción de ADN se llevó a cabo mediante el protocolo de NaCl y cloroformo (Green y Sambrook, 2012) con algunas modificaciones. Se retiró el alcohol y cada muestra fue secada en una centrífuga de vacío a 30°C por 7 minutos. Cada muestra fue colocada en un tubo eppendorf con 500µl de buffer de lisis (100 mM NaCl, 50 mM Tris PH 8.0, 100 mM de EDTA, 90 µl de SDS al 10%) y 20 µl de proteinasa K (solución stock de 10 mg/ml; sigma No cat P-2308), y se incubó por tres horas a 65°C y se revisaron cada treinta minutos para homogenizarlas con un pistilo de plástico. Posteriormente, a cada tubo se adicionó 200 µl de NaCl (a 6 M) y se agitó por 2 minutos. Se incubó en baño de hielo durante 10 minutos para después centrifugar a 10 000 revoluciones por minuto (RPM) durante diez minutos. Se transfirieron 500 µl del sobrenadante a un microtubo limpio y se adicionaron 350 µl de cloroformo (Alcohol isoamilico 24:1). La solución se agitó por 2 minutos para posteriormente centrifugar a 14000 RPM durante 5 minutos. Posteriormente se transfirieron 500 µl a un tubo limpio y se adicionaron 1000 µl de etanol al 100%. Se mezcló por inversión y se dejó reposar 13 horas a -20°C. Posteriormente, se centrifugó a 14 000 RMP durante diez minutos, se decantó el

alcohol y se adicionaron 500 µl etanol al 80%. Después de mezclar en el vórtex, se centrifugó a 14000 RMP durante cinco minutos y se volvió a decantar. El precipitado se dejó secar en la centrífuga de vacío a 30°C durante 7 minutos y después se añadieron 70 µl de agua tibia para eluir el ADN. Se mezcló en vórtex y finalmente se hizo una dilución 1:10, tomando 10 µl de la elución y 90 µl de agua destilada. El ADN se almacenó a -20°C.

De cada extracción de ADN se amplificaron los fragmentos del gen *cyt b* (800 pb) con los primers MVZ05 (CGA AGC TTG ATA TGA AAA ACC ATC GTT)/ MVZ16 (AAA TAG GAA RTA TCA YTC TGG TTT RAT) mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en un termociclador mastercycler® pro, vapo.protect™, eppendorf®. Cada reacción de PCR utilizó los siguientes reactivos: 9.24 µl de trehalosa 10%, 4.34 µl de H₂O, 1.0 µl de MgCl₂, 0.1 µl de dNTP (a una concentración de 100 mM), 1.85 µl de buffer para PCR (a 10X) y 0.19 µl de cada primer (a una concentración de 10 µM), 0.09 y Taq platinum (Invitrogen™; 5 u/ µl). Las condiciones utilizadas en el termociclador fueron: desnaturalización a 93 °C por 2 min por 32 ciclos de doble cadena y 35 ciclos para la amplificación de una sola cadena (Smith y Patton, 1993). Los productos de PCR se verificaron en un gel de agarosa al 2% con ayuda de un transiluminador de luz UV. Los productos amplificados fueron enviados para su secuenciación al Museo de Zoología de Vertebrados de la Universidad de California en Berkeley.

5.4 Análisis filogenéticos

Las secuencias de *cyt b* fueron revisadas en el programa SnapGene® v3.3.4 (GSL Biotech, Chicago, IL), posteriormente editadas de forma manual y alineadas con con el algoritmo CLUSTAL W en el programa BioEdit versión 7.0.0 (Hall, 1999) utilizando la secuencia del *cyt b* de *D. phillipsii oaxacae* como referencia (JN183906) obtenida del GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Para los análisis subsecuentes también se incluyeron secuencias de otras especies de *Dipodomys* (Tabla 1).

Tabla 1. Secuencias de *cyt b* tomadas del Genbank. De izquierda a derecha, primera columna muestra los números asignados a los individuos, segunda columna las especies, la tercera columna corresponde al número de acceso al Genbank y la última columna se refiere a las localidades donde fue colectada la rata canguro.

	Especie	cyt <i>b</i>	Localidad de colecta
2	<i>Dipodomys phillipsii oaxacae</i>	JN183906	Puebla: 4 km San José ajusco
5	<i>Dipodomys phillipsii oaxacae</i> (14)	JN183910	Puebla: 2.7 Km San José Buenavista
6	<i>Dipodomys phillipsii oaxacae</i> (4)	JN183912	Aguascalientes: 8.8 Km N, Las Fraguas
7	<i>Dipodomys phillipsii oaxacae</i> (1)	JN183913	Durango: 5.8 km N, 2.1 km E Vicente Guerrero
8	<i>Dipodomys phillipsii oaxacae</i> (2)	JN183914	Durango: 2.2 km S, 2.5 km E Vicente Guerrero
9	<i>Dipodomys phillipsii oaxacae</i> (5)	JN183915	Jalisco: 4 km W Guadalupe Victoria
11	<i>Dipodomys phillipsii oaxacae</i> (3)	JN183917	Zacatecas: 2 miles E San Jeronimo
12	<i>Dipodomys phillipsii oaxacae</i>	JN183918	Zacatecas: Berriozábal, 22.5
13	<i>Dipodomys phillipsii perotensis</i> (10)	JN183899	Puebla: 4.5 km S, 9.5 km San José Alchichica
14	<i>Dipodomys phillipsii perotensis</i> (11)	JN183904	Puebla: 2 km W Guadalupe Victoria
15	<i>Dipodomys phillipsii perotensis r</i> (12)	JN183898	Puebla: 3.1 km SW Veladero
16	<i>Dipodomys phillipsii perotensis</i> (16)	JN183900	Puebla: 11 km (by road) SW Alchichica
17	<i>Dipodomys phillipsii perotensis</i> (13)	JN183901	Puebla: 6.7 km E Techachalco
18	<i>Dipodomys phillipsii perotensis</i> (8)	JN183902	Tlaxcala: 2.5 km NW El Carmen Tequexquitla
19	<i>Dipodomys phillipsii perotensis</i> (17)	JN183903	Tlaxcala: 6 km NE Cuapiaxtla
20	<i>Dipodomys phillipsii perotensis</i> (9)	JN183905	Veracruz: 3 km S El Frijol Colorado
21	<i>Dipodomys phillipsii phillipsii</i> (7)	JN183911	Mexico: 5 km SE Nopaltepec,
22	<i>Dipodomys agilis</i>	U65303	Baja California: 6 km S, 17 km E, Valle de la Trinidad
23	<i>Dipodomys californicus</i>	AY926368	California: Tehama County, 2.5 miles S, 0.2 miles E Paynes Creek
24	<i>Dipodomys compactus</i>	AY926379	Texas: Cameron County, 4.5 miles N, 3.6 miles E Port Isabel
25	<i>Dipodomys deserti</i>	AY926381	Nevada: Clark County, Corn Creek Desert Wildlife Refuge
26	<i>Dipodomys elator</i>	AF172834	Texas: Cottle County, 1.6 km N, 1.8 km E
29	<i>Dipodomys heermanni</i>	AY926369	California: San Luis Obispo County, 15.0 miles S, 8.2 miles E Simmler
30	<i>Dipodomys merriami</i>	AF173502	Arizona: Maricopa County, 11.2 km N Gila Bend
34	<i>Dipodomys microps</i>	AY926385	California: Inyo County, 6.0 miles N, 0.5 miles W Bishop
35	<i>Dipodomys nelsoni</i>	AY926364	Coahuila: 5 km S, 16 km W General Cepeda
36	<i>Dipodomys nelsoni</i>	JN661648	Durango: 3 miles N Lázaro Cárdenas
38	<i>Dipodomys ordii</i>	AF173501	New México: Grant County, 2.6 miles N, 1.8 miles E Redrock
40	<i>Dipodomys ordii</i>	JN661647	New México: Luna County, 4.0 miles S, 9.5 miles W Deming
41	<i>Dipodomys panamintinus</i>	AY926384	California: San Bernardino County, 8.9 miles N
42	<i>Dipodomys spectabilis</i>	AF173503	New México: Hidalgo County, 6 miles SE Portal (Cochise County, Arizona)

Para determinar las relaciones genealógicas y la diversificación entre los haplotipos mitocondriales (*cyt b*). Las secuencias de *Dipodomys* fueron analizadas con tres métodos: UPGMA (siglas en inglés de Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic mean), Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana (ML y BI por sus siglas en inglés de Máximum Likelihood y Bayesian inference respectivamente). Se usaron los tres métodos con la finalidad de comparar entre las topologías de los árboles obtenidos, si son concordantes, la hipótesis es considerada robusta. El modelo evolutivo de las secuencias se determinó con el programa jModeltest 2.1.3 (Darriba *et al.*, 2012), con base en el criterio de información de Akaike (AIC), el cual fue utilizado para los análisis de ML e BI.

El método UPGMA se basa en una matriz de distancias genéticas para construir un árbol filogenético con base en la similitud de las secuencias. Este análisis se realizó con el modelo de evaluación Kimura 2 parámetros (K2P) usando 1000 repeticiones de bootstrap para dar soporte a los nodos en el software MEGA 7. (Molecular Evolutionary Genetics Analysis; Kumara *et al.*, 2016). El análisis de ML e BI, son métodos estadísticos basados en modelos de evolución molecular de las secuencias de nucleótidos. El análisis de ML estima la probabilidad de qué tan bien la matriz de caracteres es explicada por los árboles filogenéticos (Felsenstein, 2004). El soporte del árbol filogenético fue valorado a partir de 1000 pseudoréplicas de bootstrap con el programa PhyML 3.0 (Guindon y Gascuel, 2003). Finalmente, el análisis de inferencia bayesiana (BI) estimó la probabilidad de qué tan bien los árboles filogenéticos son explicados por la matriz de caracteres (Brooks *et al.*, 2007), este método selecciona los árboles con mayor probabilidad a posteriori en el programa MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.*, 2011), usando los siguientes parámetros para calcular la probabilidad del modelo de evolución para cada subconjunto (1;Lset), para aplicar el modelo GTR+I+G en la posición 6 del codón (Nst=6 Rates=gamma); para desvincular los parámetros de escala (prset revmatpr=fixed; 1.2913, 6.6061, 2.9919, 0.5222, 15.0391, 1.0000), la frecuencia con la que MrBayes escribe la salida de los archivos (statefreqpr=fixed; 0.3061, 0.3184, 0.1128, 0.2627), el parámetro para especificar el prior para el parámetro de la forma gamma/lnorm para la variación de la tasa entre sitios

(Shapepr=fixed; 1.0790), la frecuencia con la que Mr. Bayes imprime la salida en la pantalla: Pinvarpr=fixed (0.5190). Se corrieron 20 millones de generaciones en dos corridas independientes con cuatro cadenas de Markov cada una. Los árboles fueron muestreados cada 1000 generaciones después de un burn-in (cuando los parámetros del modelo y las puntuaciones de los árboles son estacionarios) de 25%. Los árboles obtenidos por ML e BI fueron visualizados y editados con el programa Figtree v1.4.2, utilizando la secuencia de *D. deserti* (GenBank: AY926381) para enraizarlos.

Se elaboró una red de haplotipos con la cual fue posible observar las asociaciones geográficas entre haplotipos por medio del algoritmo Median Joining Network (MJ) (Bandelt et al., 1999) en el software PopART (Leigh y Bryant, 2015), con la secuencia de *D. p. oaxacae* con número de referencia del Genbank: JN183906 como grupo raíz.

5.5 Tiempo de divergencia

El tiempo de divergencia entre los clados se estimó como el número neto de sustituciones de nucleótidos por sitio (D_a) bajo el modelo Jukes y Cantor con el programa DnaSP v5 (Librado y Rozas, 2009). Esta medida se basa en el modelo de alelos infinitos sin tomar en cuenta las tasas mutacionales y el tamaño poblacional, por lo tanto tiene una mayor probabilidad de converger y representar una topología correcta (Destro-Bisol et al., 2000; Suárez-Atilano et al., 2014). Se calculó la distancia genética utilizando el método de sustitución K2P en el programa MEGA 7 (Kumara et al., 2016), considerando el valor de la distribución gamma como otro estimador de la diferenciación entre clados. Se seleccionó este parámetro porque se ha usado en estudios filogenéticos con *Dipodomys* y para fines comparativos con estudios previos (Baker y Bradley, 2001; Fernández et al., 2012).

5.6 Datación molecular

Se estimaron los tiempos de diversificación de los linajes mitocondriales en el programa Beast v1.8.4 (Drummond y Rambaut, 2007). El tiempo hasta el ancestro común más cercano (MRCA: Most Recent Common Ancestor), se obtuvo mediante la búsqueda de las cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) utilizando el modelo de evolución GTR+I+G, con un tamaño de población constante y fechas de calibración log normal, con muestras representativas de cada clado, utilizando un análisis filogenético bayesiano y un reloj relajado. Estos análisis estimaron la forma del árbol y las fechas de divergencia para todos los nodos y se muestrearon cada milésima iteración durante 30 000 000 generaciones, con el 10% de las muestras iniciales descartadas como burn-in. Para el método relajado se usaron puntos de calibración y estimaciones de errores derivados de una distribución lognormal. Se usaron las edades de cuatro nodos de la divergencia estimada para Heteromyidae (Hafner *et al.*, 2007). Los puntos de calibración de los registros fósiles fueron probados juntos y por separado para garantizar la coherencia: el primer punto de calibración fue para separar el clado basal de la subfamilia Perognathinae de Heteromyinae (20.19 Ma), el segundo fue la separación de la subfamilia Perognathinae (19.91 Ma) conformada por *Perognathus merriami merriami* (FJ514931), *P. parvus* (AY926407), *Chaetodipus baileyi baileyi* (AY926393) y *C. hispidus hispidus* (AF172832). El tercero fue la separación de la subfamilia Heteromyinae (14.63 Ma) conformada por *Heteromys desmarestianus desmarestianus* (DQ450099), *Heteromys salvini* (DQ168546), *H. gaumery* (GU646999) y *H. irruratus* (GU647037). El último punto de calibración fue para la subfamilia Dipodomysinae (15.4 Ma; Hafner *et al.*, 2007). Finalmente, el árbol fue visualizado y editado en FigTree.

5.7 Red filogenética

Para conocer la relación entre haplotipos únicos, se construyó una red no arraigada con el algoritmo Neighbor-Net en el programa SplitsTree V4.14.5 (Huson y Bryant, 2017; Huson y Bryant. 2006), basada en distancias topológicas corregidas por el modelo de evolución GTR+I+G, usando como grupo externo a:

D. merriami (AF172837), *D. deserti* (AY926381) y *D. ornatus* (JN183904). Las redes reticuladas describen explícitamente una historia evolutiva putativa en donde los nodos internos corresponden a taxones ancestrales, y los bordes representan patrones de descendencia (Huson y Bryan, 2012).

6. RESULTADOS

Se amplificaron 776 pares de bases (pb) del gen *cyt b* de 13 individuos. El modelo evolutivo que mejor se ajustó al conjunto de secuencias fue el Tiempo General Reversible (General Time Reversible) con sitios invariables y una distribución gamma entre los sitios (GTR+I+G; $-\ln L = 5872.3973$, Tavaré, 1986. Anexo 1). Este modelo asume frecuencias diferentes de las bases nucleotídicas, y diferencias en las tasas de sustitución para cada par de bases. La letra I indica que el programa asumirá la presencia de sitios invariables y la letra G indica que el programa tomará en cuenta el parámetro Gamma dentro del alineamiento. La composición de nucleótidos fue 30.6% para adenina (A), 31.8% para citosina (C), 11.2% para guanina (G) y 26.2% timina (T). Los nucleótidos analizados se componen de 19 sitios parsimoniosamente informativos, 32 sitios variables y 744 sitios únicos entre 13 secuencias analizadas de *D. phillipsii*.

6.1 Análisis filogenéticos

La topología del árbol mediante UPGMA mostró dos clados: uno conformado casi exclusivamente por muestras de Oaxaca (grupo *D. p. oaxacae*, soporte BS de 68%), y otro que incluye muestras de *D. p. perotensis* y *D. p. phillipsii* con un soporte BS de 72% (grupo *D. p. perotensis*). La separación de ambos clados tuvo un alto valor de BS (100%), lo que sugiere una alta probabilidad de ser clados verdaderos (flecha negra en Fig. 3). El análisis de ML también mostró dos clados; es importante destacar que el clado de *D. p. oaxacae* contiene a poblaciones de Veracruz y Puebla (Fig. 4). Finalmente, el análisis de BI mostró la misma topología que los anteriores. El clado *D. phillipsii oaxacae* tuvo un soporte alto (BS de= 100%) y también incluye poblaciones de Veracruz y Puebla que a su vez exhibieron un alto valor de soporte (BS= 94%, Fig. 5).

Otra manera de encontrar las relaciones filogenéticas, es utilizando el método de redes de haplotipos en donde se generan árboles no enraizados para observar las relaciones entre los haplotipos (secuencias diferentes) y sus frecuencias. Al no necesitar árboles enraizados no son necesarios los individuos como grupo externo. La red de haplotipos del gen *cyt b* de *D. phillipsii* nos muestra las diferencias entre los grupos encontrados, En la red se identificaron 5 haplotipos únicos. Los haplotipos de *D. p. o* colectados en Oaxaca 7-9, 14-15, 30-31, 6-8 se caracterizan por tener secuencias similares. Hay 8 pasos mutacionales entre *D. p. oaxaca* y *D. p. perotensis* (Fig. 9).

6.2 Tiempos de divergencia

La divergencia neta (D_a) entre los dos linajes fue de 1.97. Por su parte, la distancia genética entre los clados de *D. phillipsii oaxaca* y *D. p. perotensis*, utilizando el método de sustitución K2P fue de 2.80% (Tabla 2), muy similar al obtenido con el método JC (2.85%). De acuerdo con las estimaciones del tiempo de divergencia, el grupo *D. p. oaxaca* se separó del grupo *D. p. perotensis* hace 2.02 Ma. Una diversificación subsecuente al interior de cada uno de estos grupos ocurrió hace 1.33 Ma (*D. p. perotensis*) y 1.12 Ma (*D. p. oaxaca*; Fig. 6). El análisis de redes mostró el mismo patrón que los análisis de reconstrucción filogenética, con dos linajes bien definidos con altos niveles de soporte. Es importante mencionar que hacia el clado *D. p. perotensis* se observan ramas más cortas, lo que indica una diversificación más reciente (Fig. 7).

6.3 Distribución geográfica de los linajes

Hay una congruencia geográfica de acuerdo con las provincias biogeográficas de Morrone *et al.* (2017) y los clados recuperados mediante ML e BI. Hay un patrón filogeográfico donde *D. p. phillipsii* y *D. p. perotensis* habitan en las provincias de la Faja Volcánica Transmexicana, mientras que *D. p. oaxaca* se encuentran en la provincia de la Depresión del Balsas (Fig. 8).

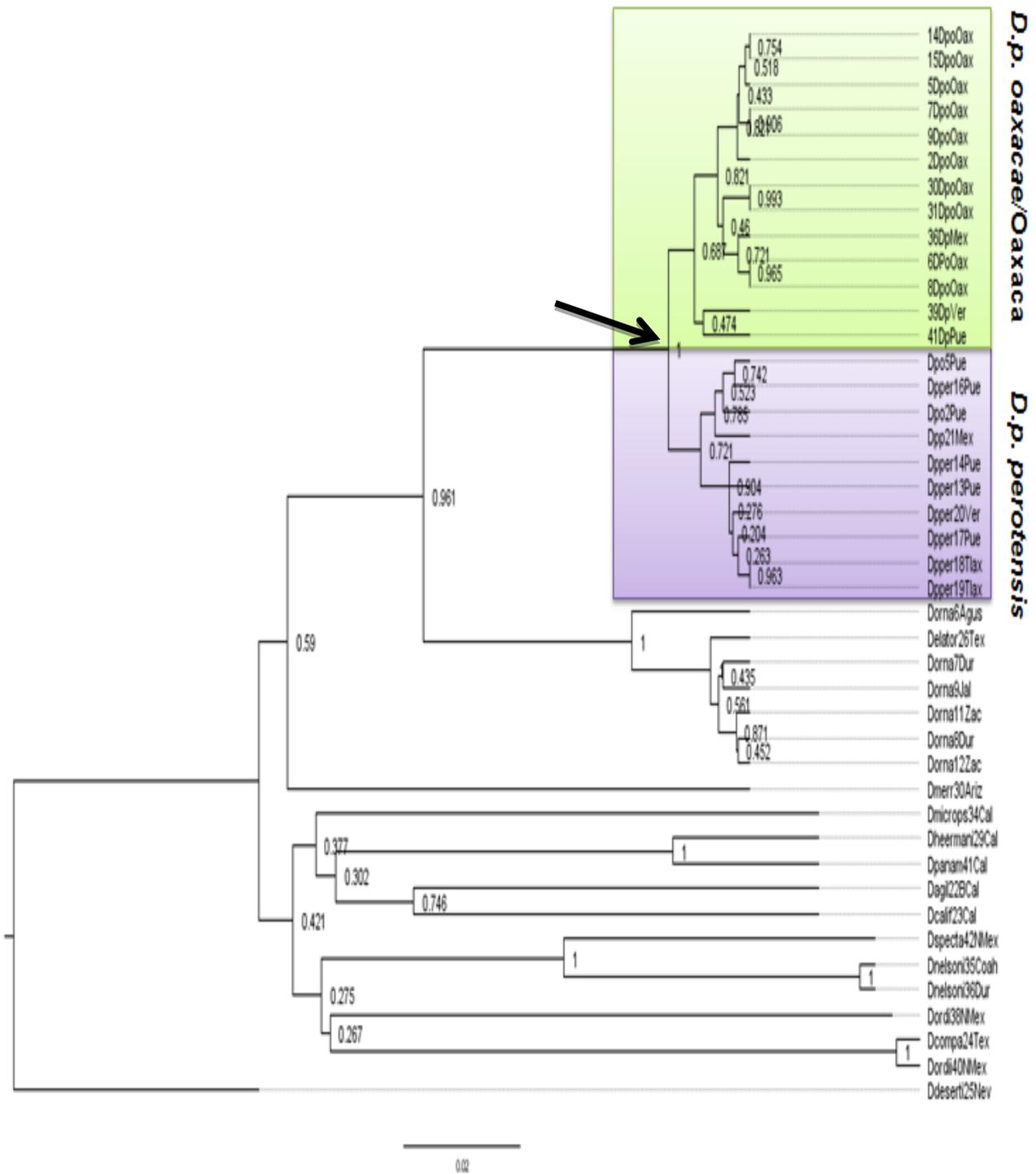


Figura.3 Árbol filogenético de distancias genéticas (UPGMA) del gen *cyt b* para *Dipodomys phillipsii*. Los números en los nodos se refieren a valores de soporte Bootstrap (BS).

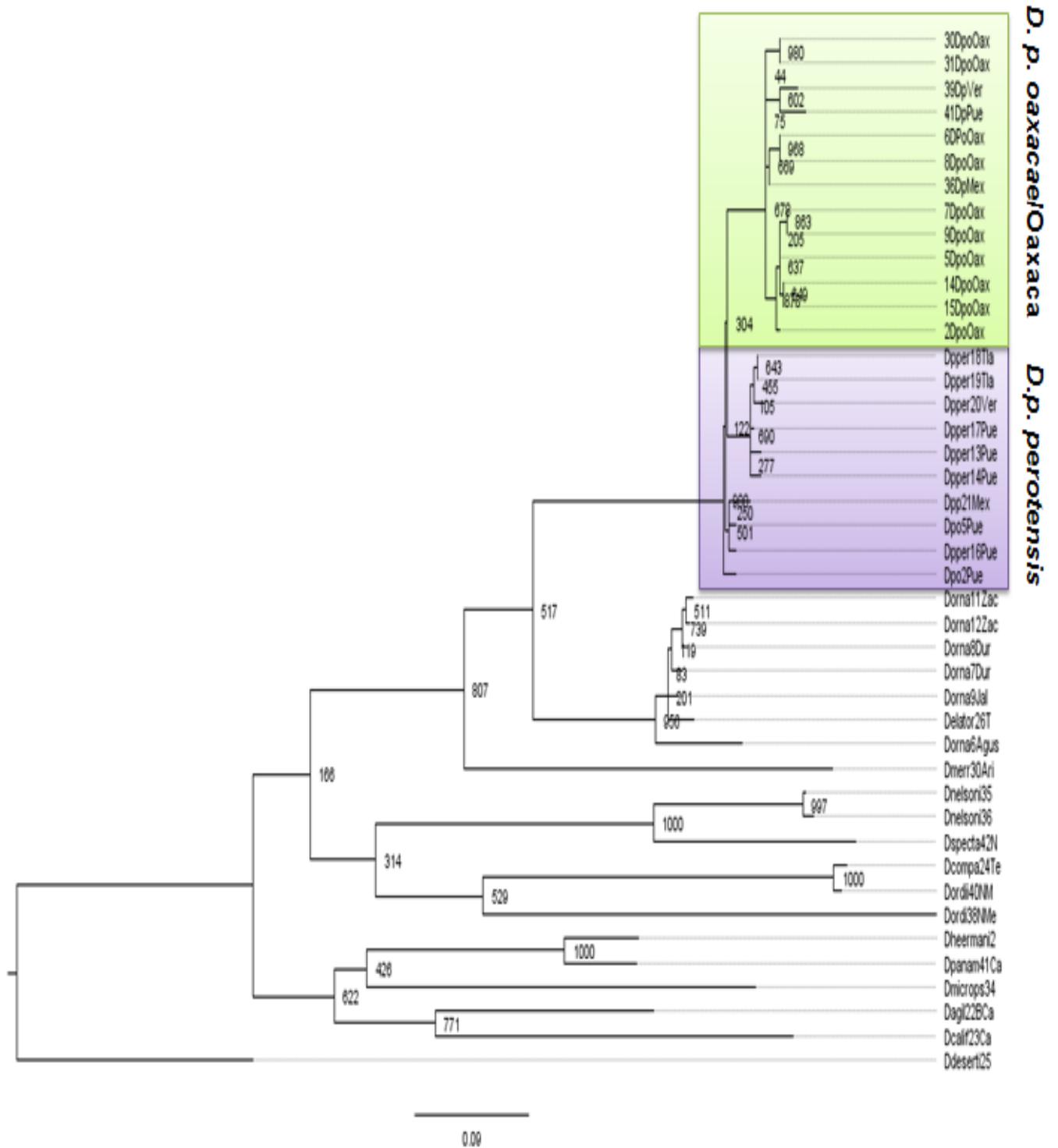


Figura. 4 Árbol filogenético de ML del gen *cyt b* para *Dipodomys phillipsii* los números en los nodos se refieren a valores de soporte Bootstrap (BS).

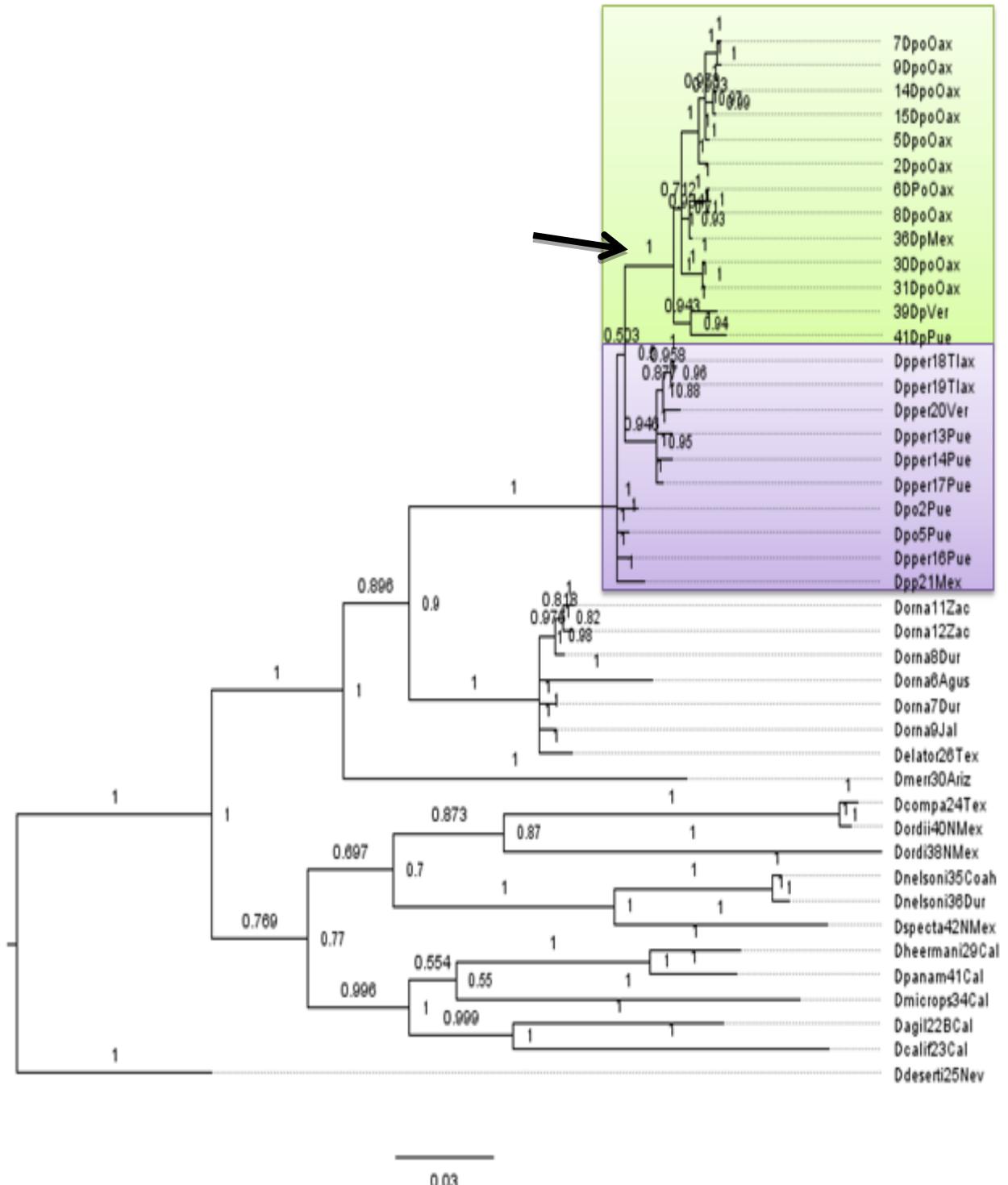


Figura. 5 Árbol filogenético de BI de *cyt b* para *Dipodomys phillipsii*. Los números en los nodos indican el valor de soporte y los números sobre las ramas indican las probabilidades posteriores.

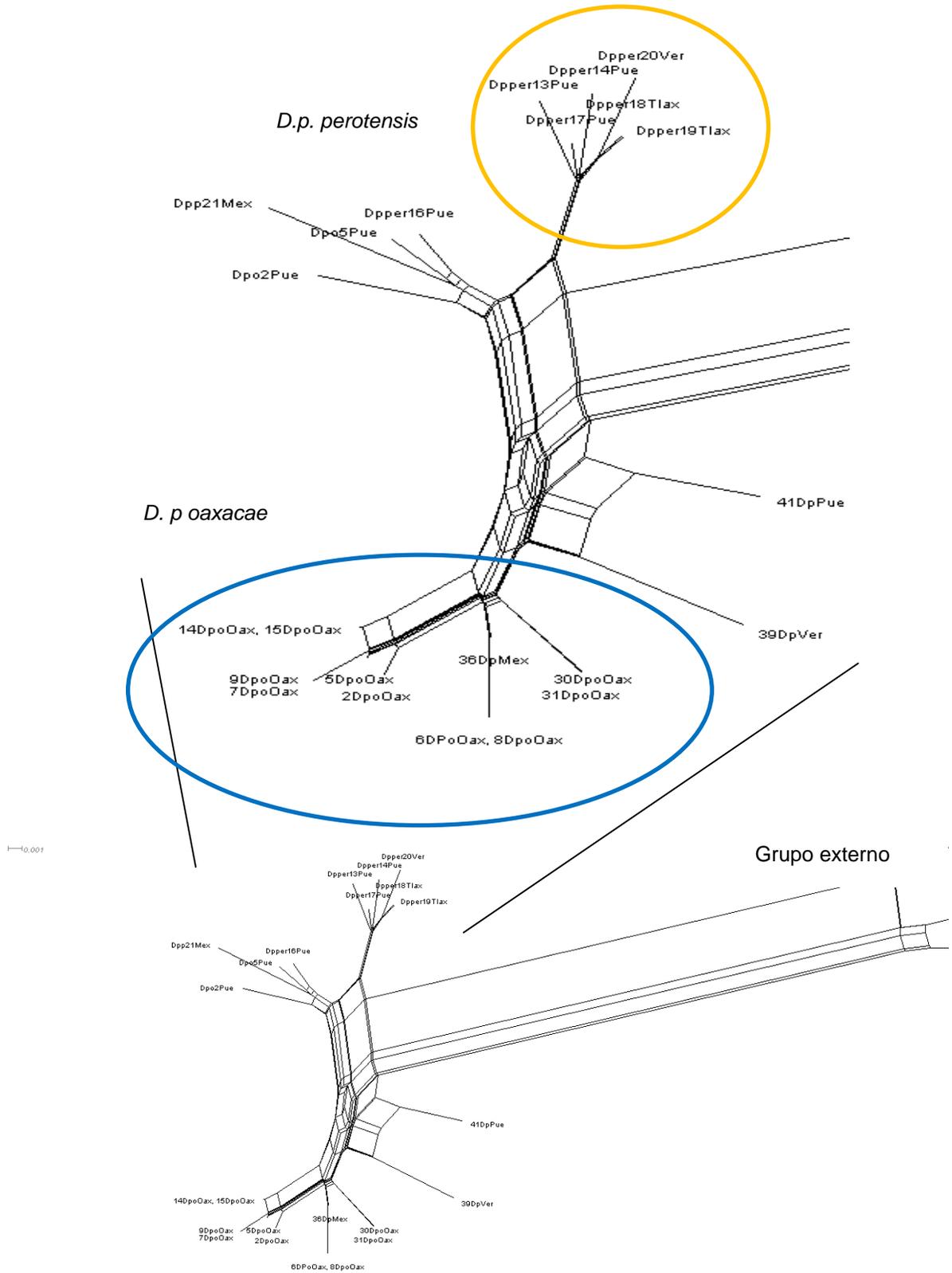
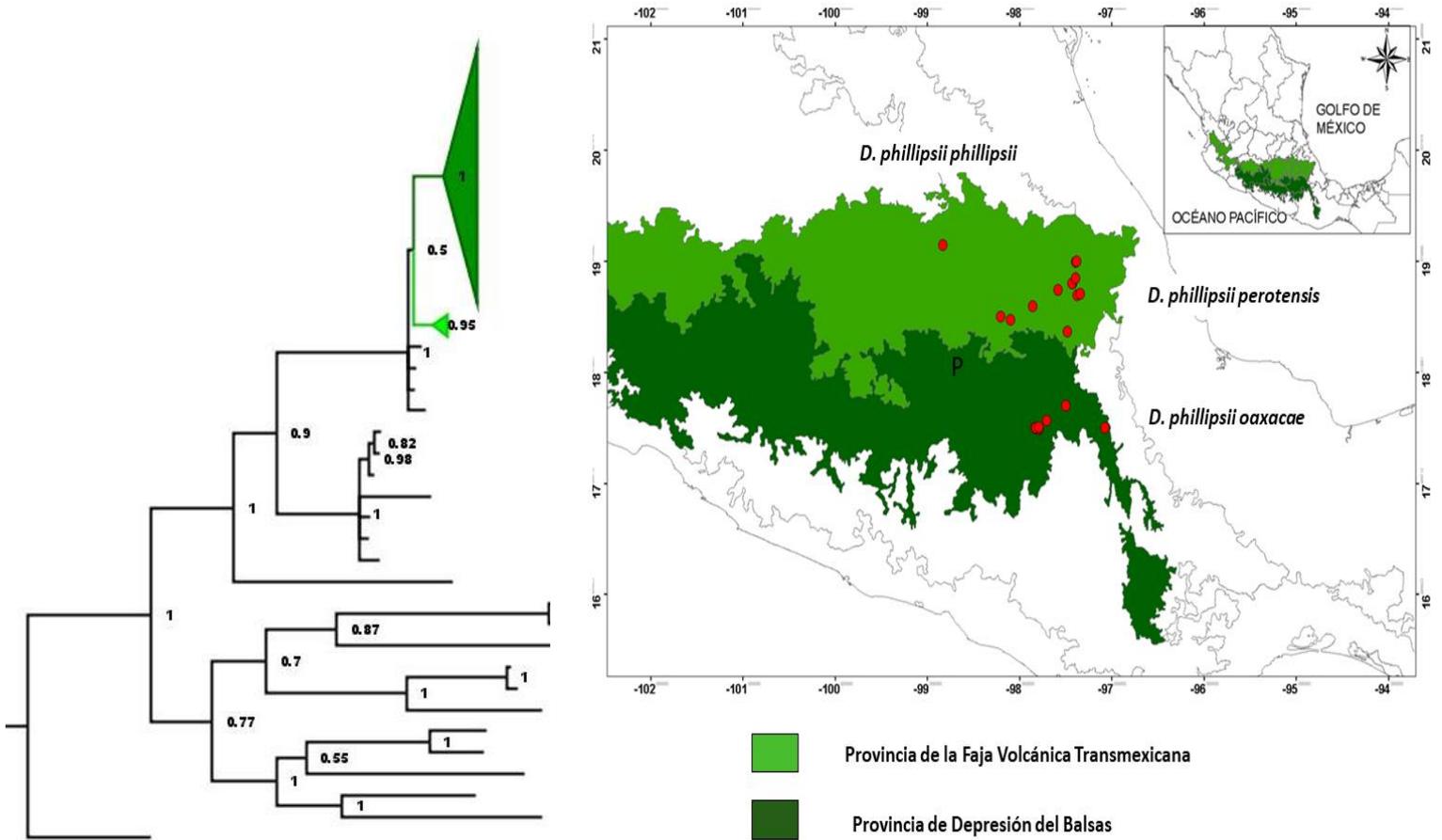


Figura.7 Red reticulada que muestra la separación de los dos clados de *Dipodomys phillipsii*. El grupo externo corresponde a *D. ornatus*, *D. deserti* y *D. merriami*.



A)

B)

Figura 8. Distribución de *Dipodomys phillipsii*. A) Clados recuperados con ML representando una congruencia geográfica de acuerdo con las provincias biogeográficas, los números en los nodos son los valores de soporte de bootstrap B) *D. p. phillipsii* y *D. p. perotensis* habitan en las provincias de la Faja volcánica Transmexicana, mientras que *D. p. oaxacae* se encuentran en la Depresión del Balsas.

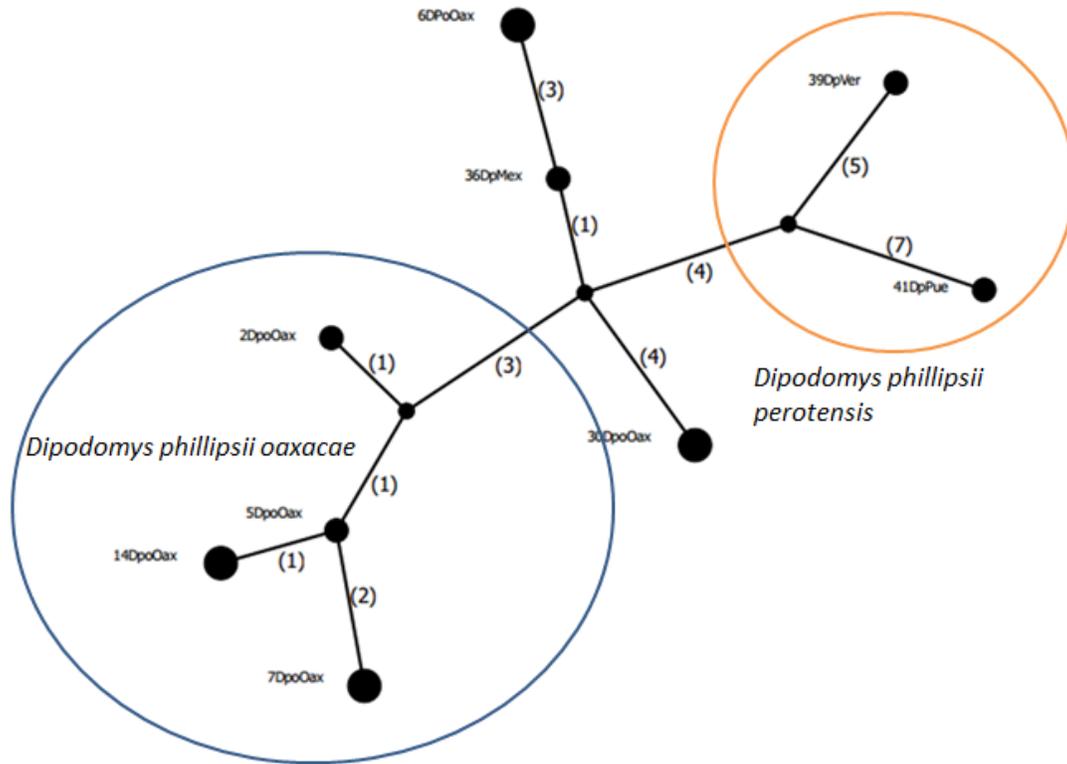


Figura. 9 Red de haplotipos mostrando las relaciones para *D. p. oaxacae* construida con el algoritmo MJ a partir de la variación del gen *cyt b*. Los haplotipos están representados por círculos y el área de los círculos es proporcional a la frecuencia del haplotipo. El número indica los pasos mutacionales entre los haplotipos conectados.

Distancias genéticas

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
1DpoP																								
2DpoO	0.03																							
3DpoO	0.03	0.00																						
4DpoO	0.03	0.01	0.01																					
5DpoO	0.03	0.01	0.00	0.01																				
6DpoO	0.03	0.01	0.01	0.00	0.01																			
7DpoO	0.03	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01																		
8DpoO	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00																	
9DpoO	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00																
10DpoO	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01															
11DpoO	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01														
12DpMx	0.02	0.01	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01													
13DpVr	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02												
14DpP	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02											
15DpoP	0.01	0.02	0.02	0.02	0.03	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.03									
16DpeP	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02								
17DpeP	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02							
18DpeP	0.01	0.02	0.02	0.02	0.03	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.01	0.02	0.02							
19DpeP	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.02	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01				
20DpeT	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00			
21DpeT	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00		
22DpeV	0.02	0.03	0.03	0.03	0.04	0.03	0.04	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01		
23DppM	0.01	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.01	0.02	0.02	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	

Tabla 2. Estimaciones de la divergencia evolutiva entre secuencias, se muestra el número de sustituciones de bases por sitio entre secuencias. Los análisis se realizaron con el modelo K2P.

7. DISCUSIÓN

7.1 Relaciones filogenéticas y diversificación de *D. phillipsii*

El presente trabajo evaluó las relaciones filogenéticas de *Dipodomys phillipsii*, roedor endémico de México (SEMARNAT, 2010), tomando en consideración a la población más sureña de su distribución (*D. p. oaxacae*), lo que permite tener un mejor entendimiento de su historia evolutiva.

Los tres métodos de reconstrucción filogenética implementados en este estudio (UPGMA, ML, e BI) mostraron la misma topología, recuperando dos grandes grupos al interior de *D. phillipsii*: uno conformado por *D. p. oaxacae* y el otro que incluye a *D. p. phillipsii* y *D. p. perotensis*. Al incluir las muestras de la población de Cosoltepec, este grupo (*D. p. oaxacae*) se resolvió con buen soporte estadístico. Adicionalmente, la red reticulada describe el mismo patrón, donde *D. p. oaxacae* es un grupo que se separa de *D. p. perotensis* y *D. p. phillipsii*. La red de haplotipos mostró un mismo patrón al separar a *D. p. perotensis* y *D. p.*

oaxacae. Estudios previos han tratado de resolver las relaciones filogenéticas al interior de la familia Heteromyidae (Mantooth *et al.*, 2000; Alexander y Riddle, 2005; Hafner *et al.*, 2007) y específicamente de *Dipodomys phillipsii* (Fernández *et al.*, 2012). A partir de los trabajos anteriores, actualmente se sabe que la separación de los géneros *Dipodomys* y *Microdipodops* ocurrió durante el Mioceno medio (Alexander y Riddle, 2005). Hafner *et al.* (2007) estimaron que este evento ocurrió hace 15.4 Ma, mientras que la diversificación del género *Dipodomys* ocurrió hace 11.4 Ma. Por su parte, Fernández *et al.* (2012) estimaron que hace 4.19-4.29 Ma ocurrió la divergencia del grupo que incluye a *D. phillipsii*, *D. merriami* y *D. elator* y con base en sus resultados, proponen la separación de *D. ornatus* a partir de *D. phillipsii*. También sugieren que la diversificación de las especies *D. phillipsii*, *D. merriami*, *D. elator* y *D. ornatus* están asociadas a los procesos tectónicos que originaron la Faja Volcánica Transmexicana; sin embargo, no proporcionan un estimado de divergencia para *D. phillipsii* ni lograron resolver las relaciones al interior del grupo.

En este trabajo se detectaron dos grupos al interior de *D. phillipsii*, uno conformado por *D. p. perotensis*-*D. p. phillipsii* y otro por *D. p. oaxacae*, lo que refleja un patrón geográfico de las poblaciones que coincide con las subespecies actualmente reconocidas. Asimismo, se estimó un tiempo de divergencia entre estos dos grupos de aproximadamente 2.02 Ma y un nivel de divergencia de 2.8 %, con base en el estimador K2P. Previamente y con base solamente en una revisión morfológica, González-Ruiz (2012) sugirió que podría tratarse de especies diferentes debido a que no hay zonas de contacto entre estos grupos, y particularmente entre *D. p. oaxacae* y *D. p. perotensis* la distancia que las separa es de 86 km. Con ayuda de marcadores moleculares como el *cyt b*, se han sugerido valores de divergencia para determinar límites entre especies de mamíferos usando el estimador K2P (Bradley y Baker, 2001). Particularmente para roedores se ha sugerido un promedio de 7.3 % (Baker y Bradley, 2006). Por su parte, Fernández *et al.* (2012) obtuvieron 9.8 % entre los dos clados de *D. phillipsii* que analizaron, lo que les permitió sugerir elevar a nivel de especie a *D. p. ornatus*. En el presente estudio, el valor de divergencia entre los clados *D. p.*

oaxacae y *D. p. perotensis*-*D. p. phillipsii* es notoriamente menor (2.8 %). Sin embargo, factores como el aislamiento geográfico entre ambos clados, algunas diferencias morfológicas muy marcadas en ellos (González-Ruiz, 2012), y el tiempo que llevan separadas (2.02 Ma), en conjunto podrían sugerir que cada grupo ha seguido un camino evolutivo distinto. Por ejemplo, una característica morfológica distintiva para *D. p. oaxacae* es el hueso peneano con terminación en punta, la cual no presenta *D. p. perotensis* y *D. p. phillipsii* (Lidicker 1960), y a su vez podría contribuir al aislamiento reproductivo (Ruiz, 1988). Estudios similares para tratar de inferir nuevos clados, por ejemplo Best y Janecek, (1992) obtuvieron una distancia genética de 7 % entre *D. merriami*, *D. m. insularis* y *D. nitratoides* pero análisis morfométricos indicaron que *D. m. insularis* es distinta de las especies *D. merriami* y *D. nitratoides*. Sin embargo *D. m. insularis* se consideró subespecie de *D. merriami* debido a sus similitudes aloenzimáticas, misma conclusión a la que llegaron Patton (2005) y Álvarez-Castañeda *et al.* (2009). Hafner y Upham (2011) sus resultados arrojaron una divergencia de 2-4 Ma (Pleistoceno) entre *M. megacephalus* y *M. pallidus*, y una divergencia media para el gen *cyt b* del 8 % entre los filogrupos de *M. megacephalus*, lo que les permitió separarlos en cuatro clados.

Estos procesos de diversificación se han atribuido principalmente a los eventos asociados a la formación y expansión de hábitats desérticos que predominaron durante esas épocas, principalmente los semi-desiertos y pastizales arbustivos (Riddle *et al.*, 2000; Morrone, 2005). *D. p. oaxacae* tiene la distribución más sureña en el Valle de Tehuacán Cuicatlán, zona que quedó aislada hace 10 Ma debido principalmente a eventos que provocaron la evolución independiente al desierto Chihuahuense (Dietz y Holden, 1970). Las poblaciones que lograron establecerse en el Valle de Tehuacán Cuicatlán, quedaron aisladas cuando las condiciones climáticas cambiaron, lo que resultó en la diversificación de diferentes grupos de organismos que actualmente forman parte de los endemismos del Valle de Tehuacán Cuicatlán (Halffter *et al.*, 2008). Muchas de las subespecies que viven en esta zona, por ejemplo: *Reithrodontomys fulvescens infernalis*, *Baiomys musculus infernalis*, *Heteromys irruratus torridus* (González-Ruiz, 2012), *Hodomys*

alleni vetulus, *Peromyscus aztecus oaxacensis*, *Peromyscus leucopus affinis* (Briones-Salas, 2000) se diferencian de las otras subespecies por su tamaño corporal y craneal más pequeño, además de tener una coloración más clara (González-Ruiz, 2012), características que comparte *D. p. oaxacae* respecto a las poblaciones que se encuentran en la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana. *D. p. oaxacae* habita en la provincia de la Depresión del Balsas a una altitud entre 500 a 1,500 m a diferencia de *D. p. perotensis* y *D. p. phillipsii* que habitan en la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana a una altitud entre 2000 y 3000 m. Estos factores influyeron en sus poblaciones al quedar aisladas por factores ecológicos. Por lo tanto, *D. p. oaxacae* puede tratarse de un derivado reciente de *D. phillipsii* debido a un efecto por aislamiento a causa de barreras ecológicas.

7.2 Implicaciones para la conservación

La mayoría de esfuerzos de conservación se centran en especies carismáticas, o más grandes dejando a un lado a los roedores, sin embargo estos juegan un papel principal brindando servicios ecosistémicos, por ejemplo, la rata canguro al construir sus madrigueras permiten la aireación del suelo y la filtración de agua, lo cual promueve el crecimiento de las plantas, son grandes dispersores de semillas las cuales transportan y almacenan para después consumirlas, algunas de estas semillas son olvidadas en las madrigueras, favoreciendo que muchas de ellas germinen, también sirven de alimento para mamíferos más grandes.

Las poblaciones de *D. phillipsii* así como otros 27 miembros de la familia Heteromyidae se encuentran en peligro de extinción, debido a factores antropogénicos y a la falta de conocimiento acerca de su distribución actual (Fernández *et al.*, 2014). Nosotros colectamos a *D. p. oaxacae* en la localidad tipo (Teotitlán de Flores Magón), después de más de 50 años de no haber sido colectada (Genoways y Jones, 1971) probablemente porque sus poblaciones se están reduciendo (Briones-Salas, 2010). Debido a que hay muy pocos estudios con esta especie, da lugar a información incompleta o incluso errónea, por ejemplo, *D. p. oaxacae* no es endémica de Oaxaca como afirma Briones-Salas

(2010), pues sus poblaciones aparte de encontrarse en el valle Tehuacán-Cuicatlán, también se encuentran al sur de Puebla, Cosoltepec y Teotitlán de Flores Magón (Genoways y Jones, 1971).

Dado lo anterior, como investigadores debemos centrarnos en realizar estudios en especies endémicas, poco estudiadas, así podremos plantearnos una variedad de preguntas y contribuir con la conservación de la Biodiversidad. Las autoridades correspondientes deben prestar especial interés en las subespecies endémicas y en categoría de riesgo como lo son *D. p. phillipsii*, *D. p. perotensis* y *D. p. oaxacae* y doblar esfuerzos en localidades como Cosoltepec donde a *D. p. oaxacae* se le considera plaga y la matan por causar daños en la cosecha de maíz.

8. CONCLUSIÓN

Los análisis de reconstrucción filogenética a partir de los genes *cyt b* detectaron dos grupos al interior de *D. phillipsii* reflejando un patrón geográfico de las poblaciones que coincide con las subespecies actualmente reconocidas: *D. p. oaxacae* habita la provincia de la Depresión del Balsas y *D. p. perotensis*-*D. p. phillipsii* habita la provincia de la Faja volcánica Transmexicana. *Dipodomys phillipsii* es una especie monofilética con especiación simpátrica. Nuestros resultados sugieren que el tiempo de divergencia entre las subespecies que habitan en la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana y en la Depresión del Balsas fue en el Plioceno hace 2.02 Ma, con un nivel de divergencia del 2.8 %. Es necesario realizar salidas al campo adicionales para poder comprender la estabilidad temporal de estas poblaciones pequeñas y aisladas. Actualmente las claves no incluyen información para separar a las subespecies de *D. phillipsii*, en campo, se sugiere seguir la clave de Fernández *et al.* (2012), donde separa a las subespecies por el tamaño de la pata.

9. LITERATURA CITADA

Alexander, L. F. 2004. Evolutionary and biogeographic histories in a North American rodent family Heteromyidae. Universidad de Nevada, Las Vegas.

Alexander, F. L., B, R. Riddle. 2005. Phylogenetics of the new world rodent family heteromyidae. *Journal of Mammalogy*, 86(2):336-379.

Allendorf, F. W. y G. Luikart. 2007. Conservation and the genetics of populations. Blackwell Publishing. UK. 642 p.

Álvarez Solórzano, J. T. 1961. Sinopsis de las especies Mexicanas del género *Dipodomys* Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 21:391–424.

Álvarez-Castañeda, S. T., E. Ríos. 2011. Revision of *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161:213–228.

Álvarez-Castañeda, S. T., Jr. W. Z. Lidicker., E. Ríos. 2009. Revision of the *Dipodomys merriami* complex in the Baja California Peninsula, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 90(4): 992–1008.

Álvarez-Castañeda, S. T., W. R., Murphy. 2014. The endemic insular and peninsular species *Chaetodipus spinatus* (Mammalia Heteromyidae) breaks patterns for Baja California. *PLoS ONE* 9 (12).

Álvarez-Castañeda, S., T., T. Álvarez, N. González- Ruiz. 2015. Guía para la identificación de los mamíferos de México en campo y laboratorio. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México.

Andersen, J. J., J. E. Light. 2012. Phylogeography and subspecies revision of the hispid pocket mouse, *Chaetodipus hispidus* (Rodentia: Heteromyidae). *Journal of Mammalogy*, 93(4):1195–1215.

Aragón, E., E. B. Castillo y A. Garza. 2002. Roedores en la dieta de dos aves rapaces nocturnas (*Bubo virginianus* y *Tyto alba*) en el noroeste de Durango, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 86: 29-50.

Arellano, E., D. S. Rogers, F. X. González-Cózatl. 2006. Sistemática molecular del género *Reithrodontomys* (Rodentia: Muridae) En: E. Vásquez-Domínguez y D.J. Hafner (eds.). *Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro*. New México Museum of Natural History and Science Bulletin No. 32. Albuquerque, New México, USA. Pp. 67-73.

Arita, H. T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. pp. 109-125 En: Medellín, R., A. y Ceballos, G. Avances en el estudio de los mamíferos de México. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México. Pp 464.

Avise J.C. y J. L. Hamrick. 1996. Conservation Genetics: case histories from Nature. Chapman & Hall, New York. 512 p.

Avise, J. C. 2000. Phylogeography: The history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge. Massachusetts. United States of America. 447p.

Bandelt, H. P., A. Forster. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Molecular Biology and Evolution 16: 37-48.

Best T. L. y G. D. Shenell. 1974. Bacular variation in Kangaroo rats (Genus *Dipodomys*). The American Midland Naturalist. Notre Dame, Indiana. 91(2): 257-270.

Best, T. L. y L. L. Janecek. 1992. Allozymic and morphologic variation among *Dipodomys insularis*, *Dipodomys nitratoides* and two populations of *Dipodomys merriami* (Rodentia: Heteromyidae). The Southwestern Naturalist, 37 (1):1-8.

Booy, G., R. J. Hendriks, M. J. Smulders, J. M. Van Groenendael, B. Vosman. 2000. Genetic Diversity and the Survival of Populations. Plant Biology, 2-379.

Bradley, R. y R. Baker. 2001. A test of genetic species concept: cytochrome *b* sequence and mammals. Journal of Mammalogy. 82:960-973.

Bradley, R. y R. Baker. 2006. Spetiation in mammals and the genetic species concept. Journal of Mammalogy. 1, 87(4):643-662.

Braun, E. S. 1985. Home range and activity patterns of the giant Kangaroo rat, *Dipodomys ingens* Journal of Mammalogy, 67:111-112.

Briones-Salas, M. 2000. Lista anotada de los mamíferos de la región de la cañada, en el Valle de Tehuacán Cuicatlán, Oaxaca, México. Acta zoológica de Mexicana, núm. 81, pp. 83-103. Xalapa, México.

Briones-Salas, M., M. Cortés-Marcial, M. C. Lavariega. 2015. Diversidad y distribución geográfica de los mamíferos terrestres del estado de Oaxaca, México. Revista Mexicana de Biodiversidad. 86, 685-710.

Brooks D.R., J. Bilewitch, C. Condy, et al. 2007. Quantitative Phylogenetic Analysis in the 21st Century. Revista Mexicana de Biodiversidad, 78, 225–252.

Burt, W. H. 1960. Bacula of North American mammals. Miscellaneous Publication, University of Kansas, Museum of Natural History, 113:1-76.

Busch, J. D., P. M. Waser, J. A. Dewoody. 2008. Characterization of expressed class II MHC sequences in the banner-tailed kangaroo rat *Dipodomys spectabilis* reveals multiple DRB loci. Immunogenetics 60:677-688.

Castañeda-Rico, S., L. León-Paniagua, A. L. Ruedas, E. Vázquez-Domínguez. 2011. High genetic diversity and extreme differentiation in the two remaining populations of *Habromys simulatus*. Journal of Mammalogy 92(5):963-973.

Ceballos G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp. 167-198 in Topics in Latin American mammalogy: history, biodiversity, and education (M. A. Mares y D. J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, 468 pp.

Cervantes, F. A. y M. Castañeda. 2012. Efecto genético del aislamiento geográfico de la liebre negra (*Lepus insularis*), endémica de Isla Espíritu Santo, Baja California Sur, México. THERYA, 3(2):151-170.

Cervantes, S. F. B. Riveros-Lara. 2012. Mamíferos el municipio de Cosoltepec, Oaxaca, México. THERYA, 3(3):311-325.

Charlesworth, B., P. Sniegowski and W., Stephan. 1994. The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes. Nature 371:215–220.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), 1998. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/cni250kgw.xml? xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc.html.xsl& indent=no>.

CONABIO 2006. Capital Natural y Bienestar Social, Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.

Corona, Ma., A., Toledo., H.,V., Morrone, J., J. 2007. Does the Trans-mexican volcanic belt represent a natural biogeographical unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. Journal of Biogeography 34, 10008-1015.

Culumber, W., Z., Tobler, M. 2016. Ecological divergence and conservatism: spatiotemporal patterns of niche evolution in a genus of livebearing fishes (Poeciliidae: *Xiphophorus*). BMC Evolutionary Biology 16:44.

Darriba D, G., L. Taboada, R. Doallo and D. Posada. 2012. Dedicated to reconstructing and analysing phylogenetic relationships between molecular sequences.

De la Maza Elvira, R. 2001. El Valle de Tehuacán Cuicatlán, Biodiversidad y ecosistemas. En: El Valle de Tehuacán Cuicatlán, patrimonio natural y cultural, Fundación ICA, Fomento cultural BANAMEX A.C., Fundación Cuicatlán.

Destro-Bisol, G., G. Spedini, y V. L Pascali. 2000. Application of different genetic distance methods to microsatellite data. *Human Genetics*, 106, 130–132.

Dietz, S. R. y C. Holden. 1970. The breakup of Pangea. *Scient. American*. 222(4):30-41.

Domínguez- Domínguez, O. y E. Vázquez- Domínguez. 2009. Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. *Animal Biodiversity and Conservation*, 32.1: 59-70.

Escalante, T., G. Rodríguez., N. Gámez, L. León-Paniagua, O. Barrera, V. Sánchez-Cordero. 2007. Biogeografía y conservación de los mamíferos. Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, UNAM, México, D.F.

Espinosa-Gayosso, C. V. and S. T. Álvarez-Castañeda. 2006. Status of *Dipodomys insularis*, and endemic species of San José Island, Gulf of California, México. *Journal of Mammalogy*, 87 (4):677-682.

Felsenstein, J. 2004. Inferring phylogenies. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Farias, I. P., G. Ortiz, I. Sampaio, H. Schneider, A. Meyer. 2001. The cytochrome *b* as a phylogenetic marker: the limits of resolution for analyzing relationships among cichlid fishes. *Journal of Molecular Evolution*, 53:89-103.

Fernández, A. J., A. F. Cervantes, M. Hafner. 2012. Molecular systematics and biogeography of the Mexican endemic Kangaroo rat, *Dipodomys phillipsii* (Rodentia: Heteromyidae). *Journal of Mammalogy*. 93 (2):560-571.

Fernández, J. A., M. S. Hafner, D. J. Hafner, F. A. Cervantes. 2014. Conservation status of rodents of the families Geomyidae and Heteromyidae of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:576-588.

Ferrari, L. 2000. Avances en el conocimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante la última década. *Boletín de la Sociedad Geologica Mexicana* V. LIII, 84-92.

Francis, C. M., A. V. Borisenko, N. V., Ivanova., J. I., Eger, B. K., Lim., A., Guillén-Servent., S., V., Kruskop., I. Mackie., P. D. N., Hebert. 2010. The role of DNA barcodes in understanding and conservation of mammal diversity in southeast Asia. *PlosOne*. 5(9): 12575.

Frankham, R., J. D. Ballou, D. A. Briscoe. 2010. Introduction to Conservation Genetics. Second edition. Cambridge University Press. New York, United States of America.

Gámez, N., T. Escalante., G. Rodríguez., M. Linaje., J. J. Morrone. 2012. Caracterización biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana y análisis de los patrones de distribución de su mastofauna. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:258-272.

Genoways, H. H., J. y J. K. Jone, Jr. 1971. Systematics of southern banner-tailed kangaroo rats of the *Dipodomys phillipsii* group. *American Society of Mammalogists*.

Gernhard, T. 2008. *Journal Theoretical Biology*, 253, 769-778 [Yule Process]. Yule GU (1925) *Phil Trans R Soc Lond B Biol Sci* 213, 21-87 [Yule Process].

González Ruiz Noé. 2012. Distribución, diversidad y conservación de los roedores silvestres de Puebla, México. Tesis de doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana, UAM. 298 p.

González-Ruiz, N., y S. T. Álvarez-Castañeda. 2005. *Peromyscus bullatus*. *Mammalian Species* 770:1–3.

Good, S. V., D. F. Williams, K. Ralls, R. C. Fleischer. 1997. Population structure of *Dipodomys ingens* (Heteromyidae): the role of spatial heterogeneity in maintaining genetic diversity. *Evolution*, 51(4):1296-1310

Gray, J. E. 1841. *Annals and Magazine of Natural history*, ser, 1, 7:522.

Green, R. M., J. Sambrook. 2012. *Molecular Cloning: A laboratory Manual*, 4th edición. Cold Spring Harbor Laboratory.

Guindon, S., O. Gascuel. 2003. PhyML: “A simple, fast and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood”, *Systematic Biology*, 52(5).

Guindon, S., J. F. Dufayard, V. Lefort, M. Anisimova, W. Hordijk, O. Gascuel. 2010. New algorithms and methods to estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0 *Systematic Biology* 59:307-321.

Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*. 41:95-98.

Hafner, C. J., N. S. Upham, E. Reddington, C. W. Torres. 2008. Phylogeography of the pallid kangaroo mouse, *Microdipodops pallidus*: a sand-

obligate endemic of the Great Basin, western North America. *Journal of Biogeography*. 35, 2102-2118.

Hafner, M. S., J. E. Light, D. J. Hafner, S. V. Brant, T. A. Spradling, y J. W. Demastes. 2005. Cryptic species in the mexican pocket gopher *Cratogeomys merriami*. *Journal of Mammalogy*, 86:1095–1108.

Haftner, C., J. Light, E., J. Hafner, D. J. Hafner, S. M. Reddington, E. Rogers, S. D. Riddle, R. B. 2017. Basal clades and molecular systematics of heteromyd rodents. *Journal of mammalogy*, 88(5):1129-1145.

Halffer, G., J. Llorente-Bousquets y J.J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeografía histórica, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 67-86.

Hafner, J., N. S. Upham. 2011. Phylogeography of the dark kangaroo mouse, *Microdipodops megacephalus*: cryptic lineages and dispersal routes in North America's Great Basin. *Journal of Biogeography*. 38, 1077-1097.

Hooper, E. T. 1947. Notes on Mexican mammals. *Journal of mammalian*. 28:40-57.

Huson, D. H. and D. Bryant, *Application of Phylogenetic Networks in Evolutionary Studies*, *Molecular Biology and Evolution*, 23(2):254-267, 2006. software available from www.splitstree.org

Irwin, D. M., T. D. Kocher, A. C. Wilson. 1991. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution*, 32:128-144.

IUCN (International Union for Conservation of Nature) 2016. *Dipodomys phillipsii*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-1

Jones, K. J. Jr., H., H., Genoways. Hugh. 1975. *Dipodomys Phillipsii*. *Mammalian Species No. 51*. Pp 1-3.

Kimura M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16:111-120.

Kocher, T. D., W. K. Thomas, A. Meyer, S. V. Edwards, S. Pääbo, F.X. Villablanca, A. C. Wilson. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 86:6196-6200.

Kumar, S., G. Stecher, and K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33:1870-1874.

Leigh W J. y D. Bryant. 2015. Popart: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*.

Lemen, A., C., M. L. Rosenzweig. 1978. Microhabitat Selection in two species of heteromyid rodents. Berlin. *Oecología* 33, pp 127-135.

Levin, H. L. 1978. *The earth through time*. W. B. Saunders Company, Philadelphia.

Librado, P. y J. Rozas, 2009. DnaSP v5. Software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.

Lidicker Jr. W. Z. 1960. The baculum of *Dipodomys ornatus* and implication for superspecific groupings of Kangaroo rats. *Journal of Mammalogy*. Vol 41. N.4 pp. 495-499.

Loew, S. S., D. F. Williams, K. Ralls, K. Pilgrim, R. C. Fleischer. 2005. Population structure and genetic variation in the endangered giant kangaroo rat (*Dipodomys ingens*). *Conservation Genetics*, 6:495:510.

Lorenzo, C., S. T. Álvarez-Castañeda, S. G. Pérez-Consuegra, J. L. Patton. 2016. Revision of the chiapan deer mouse, *Peromyscus zarhynchus*, with the description of a new species. *Journal of Mammalogy*, 1–9.

Luna, V., I., O. Alcantara y R., Contreras-Medina. 2004. Patterns of diversity, endemism ad conservation: an example with Mexican species of Ternstroemiaceae Mirb. Ex DC. (Tricolpates: Ericales). *Biodiversity and conservation* 13: 2723-2739.

MacDonald, D. 2008. Glossary of terms in population and molecular genetics, systematic. En: <http://www.uwyo.edu/dbmcd/molmark/mcdgloss.html#GeneticMarker> (Fecha de consulta: 06/11/2014).

Mantooth, S. J., C. Jones, R. D. Bradley. 2000. Molecular systematics of *Dipodomys elator* (Rodentia: Heteromyidae) and its phylogeographic implications. *Journal of Mammalogy*, 81(3):885-894.

Martínez-Meyer, E., E. J. Sosa-Escalante, F. Álvarez. 2014. El estudio de la Biodiversidad de México: ¿una ruta con dirección? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 5(S1):S9-S12.

Mathis, V. L., M. S. Hafner, D. J. Hafner, and J. W. Demastes. 2013 Resurrection and redescription of the pocket gopher *Thomomys sheldoni* from the Sierra Madre Occidental of Mexico. *Journal of Mammalogy* 94:544–560.

Matocq, M. D., J. L. Patton, M. N. Da Silva, 2000. Population genetic structure of two ecologically distinct amazonian spiny rats: separating history and current ecology. *Evolution* 54:1423-1432.

McClenaghan, Jr. L. R., E. Taylor. 1993. Temporal and Spatial Demographic Patterns in *Dipodomys stephensi* from Riverside County, California. *Journal of Mammalogy*, 74 (3):636-645.

McClenaghan, Jr. L. R., H. D. Truesdale. 2002. Genetic Structure of Endangered Stephens Kangaroo Rat Populations in Southern California. *The Southwestern Naturalist* 47(4): 539-549.

McNeely, J. A., K. R. Miller, W. Reid, R. Mittermeier, T. B. Werner. 1990. *Conserving the world's Biological Diversity International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), World Resources Institute, Conservation International, World Wildlife fund (WWF), World Bank. Washington DC, United States of America.*

Metcalf, A. E., L. Nunney, B. Hyman. 2001. Geographic patterns of genetic differentiation within the restricted range of the endangered Stephens' kangaroo rat *Dipodomys stephensi*. *Evolution*, 55(6):1233–1244.

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76 (2): 207-252.

Morrone, J.J., T. Escalante y Rodríguez-Tapia, G. 2017. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa* 4277(2): 277-279.

Neiswenter, S. A., B. R. Riddle. 2010. Diversification of the *Perognathus flavus* species group in emerging arid grasslands of western North America. *Journal of Mammalogy*, 91(2):348-362.

Patton, J. L. 2005. Heteromyidae. Pp. 844–858 in *Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3rd ed. (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.

Posada, D. 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25:1253-1256.

Ramírez-Pulido, J., N. A. L. González-Ruiz, A. L., Gardner y J., Arrollo Cabrales. 2014. List of recent land mammals of Mexico. *Special Publications Museum of Texas Tech University* 63:1-69.

Rico, Y., C. Lorenzo., S. López. 2008. Diferenciación poblacional en la talla corporal de la liebre de Tehuantepec (*Lepus flavigularis*). *Acta Zoológica Mexicana* 24(3):179-189.

Riddle, B. R. y D. J. Hafner. 2006. Biogeografía histórica de los desiertos cálidos de Norteamérica. *In* *Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro*,

E. Vázquez-Domínguez, D. J. Hafner (eds.). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. 32:57-65.

Riddle., B., R. 1995. Molecular biogeography in the pocket mice (*Perognathus and Chaetodipus*) and grasshopper mice (*Onychomys*): The late Cenozoic development of North American aridlands rodent guild. Journal Mammal: 76:283-301.

Riddle, B. R., D. J. Hafner, L. F. Alexander, and J. Jaeger. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. Proceedings of the National Academy of Sciences 97:14438–14443.

Rogers, A. R., y H. C. Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences, Molecular Biology and Evolution, 9:552-569.

Ronquist, R., J. Huelsenbeck Telesko. 2011. MrBayes versión 3.2 Manual: Tutorials and model summaries.

Ronquist, F., J. P. Huelsenbeck. 2003. Mr. Bayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics 19:1572-1574.

Rzedowski J. 2006. 1ª Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Ruiz, R. 1988. Especiación: teorías, modelos y polémicas. En: Nuñez-Farfán, J., L., E. Eguiarte. (1ª edición). 1999. La evolución biológica. Ciudad de México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología.

Schmidtly, D. J., K. T. Wilkins y J. N. Derr. 1993. Biogeography In Biology of the Heteromyidae, Special publication 10, H. H. Genoways y J. H. Brown (eds.). American Society of Mamalogists, Shippensburg, Pennsylvania. p. 319-356.

SEMARNAT (2011). Biodiversidad conocer para conservar Serie ¿y el medio ambiente? Pp. 1-49.

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). Norma oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestre Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, jueves 30 de diciembre, 2010. 1-77.

Serna-Lagunes., R., F. Clemente-Sánchez., C. M. Becerril-Pérez., C. Ramírez-Herrera., J. Salazar-Ortiz. 2015. La filogeografía aplicada en la conservación de fauna silvestre: Revisión y resultados En: AP Agroproductividad, Vol 8, Número 5. Pg: 34-40.

Serrano, V. 1987. Las comunidades de roedores desertícolas del bolsón de Mapimi, Durango. Instituto de Ecología, A.C. Acta Zoológica Mexicana. (ns), 20.

Sikes, S., and the animal care and use committee of the american society of mammalogists. 2016. Guidelines of the American Society of Mammalogist for the use of wild mammals in reserch and education. Journal of Mammalogy, 97(3):663-688.

Smith, F. M., J. L. Patton., 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of Sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome *b*. J. Mammalogy Evolution 6(2):89-128.

Smith, F., M., Patton , J. L. 1993. The diversification of south Amrican murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. Biological Journal of the Linnean Society. 50:149-177.

Suárez-Atilano, M., F. Burbink, E. Vázquez-Domínguez. 2014. Phylogeographical Structure within *Boa constrictor imperator* across the lowlands and mountains of Central America and Mexico. Journal of Biogeography.

Tajima, F. 1989. Statistical method fot testing the neutral mutation hypothesis by DNA Polymorphysm Genetics 123:585-595.

Tavaré, S. 1986. Some probabilistics and stadistical problems in the analysis of DNA sequences, In: Miura, R., M., ed., some mathematical question in biology DNA sequences analysis, providence, RI: American Mathematics Society, 57-86.

Thomas, W. K., S. Pibo, F. X. Villablanca, A. C. Wilson. 1990. Spatial and temporal continuity of kangaroo rat populations shown by sequencing mitochondrial DNA from museum specimens. Journal of Molecular Evolution, 31:101-112.

Trejo, I. 2004. Clima. Pp. 67-85 in Biodiversidad de Oaxaca (García-Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez, y M. Briones-Salas, eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México -Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. Ciudad de México, México.

Trujano-Álvarez, A. L., H. Ortiz-Santillán, S.T. Castañeda-Álvarez. 2010. Efecto del pastoreo en el área de actividad y uso del hábitat de una comunidad de heterómidos en el matorral sarcocaula de Baja California Sur.

Vázquez-Domínguez E. y R. Vega 2006. ¿Dónde estamos y hacia dónde vamos en el conocimiento genético de los mamíferos mexicanos? En: E. Vázquez-Domínguez y D.J. Hafner (eds.). Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro. New México Museum of Natural History and Science Bulletin No. 32. Albuquerque, New Mexico, USA. Pp. 67-73.

Vázquez-Domínguez, E., S. Castañeda-Rico., T. Garrido-Garduño., T. A. Gutiérrez-García. 2009. Avances metodológicos para el estudio conjunto de la

información genética, genealógica y geográfica en análisis evolutivos y de distribución. *Revista chilena de Historia Natural* 82: 277-297.

Vázquez-Domínguez., E., T. Garrido-Garduño., T. A. Gutiérrez-García., M. Suárez-Atilano. Variación geográfica. Filogeografía. En: *Evolución orgánica*. 2015. Becerra Bracho., A., Castañeda Sortibrán., A. Piñero., Dalmau., D. Universidad Autónoma de México. Pp. 49-69.

Velasco de León, P., M., J. A., Arellano., P., Silva y S., Y. Guarneros. 2007. Aspectos geológicos y paleontológicos. Pp. 25-38 en *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana* (I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa., eds.), CONABIO, México.

Villa, R. B. y F. A. Cervantes. 2003. *Los mamíferos de México*. Grupo Editorial Iberoamericana e Instituto de Biología, UNAM, México.

Weber, N. J., E. H. Hoekstra. 2009. The evolution of burrowing behaviour in deer mice (genus *Peromyscus*). *Animal Behaviour* 77:603-609.

Wilson, D. E., y Reeder, D., M., (eds.) 2005. *Mammals Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*, Tercera Edición, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Williams, D. F., H. H. Genoways, J. K. Braun. 1993. "Taxonomy" from biology of th *Heteromyidae*. *Mammalogy papers*: University of Nebraska State Museum. Paper 112.

Youfen, L., Jeong-Soon, P., Jian-Hong, D., Yidong, B. 2006. Cytochrome C oxidasa subunit IV is essential for asembly and respiratory function of the enzyme complex. *Journal of Bionergetics Biomembranes*. 38(5-6): 283-291.

Anexo

jModeltest 2.1

(c) 2011-onwards D. Darriba, G.L. Taboada, R. Doallo and D. Posada,
 (1) Department of Biochemistry, Genetics and Immunology
 University of Vigo, 36310 Vigo, Spain.
 (2) Department of Electronics and Systems
 University of A Coruna, 15071 A Coruna, Spain.
 e-mail: ddarriba@udc.es, dposada@uvigo.es

Thu Apr 27 11:59:38 CDT 2017

Windows 10 10.0, arch: x86, bits: 32, numcores: 4

Citation: Darriba D, Taboada GL, Doallo R and Posada D. 2012. "jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing".
 Nature Methods 9, 772.

Notice: This program may contain errors. Please inspect results carefully.

[Back to top](#)

Settings

Arguments =
 Input Alignment: "C:\ANÁLISIS_TESIS\Vamos_denuuevo_ana\tesis_dipophillipsii\Dipodomys_phillipsii\dipomorifas.fas"
 NumTaxa = 56
 Length = 776
 Phyml version = 3.0
 Phyml binary = PhyML_3.0_win32.exe
 Candidate models = 88
 number of substitution schemes = 11
 including models with equal/unequal base frequencies (+F)
 including models with/without a proportion of invariable sites (+I)
 including models with/without rate variation among sites (+G) (nCat = 4)
 Optimized free parameters (K) = Substitution parameters + 109 branch lengths + topology
 Base tree for likelihood calculations = Maximum Likelihood
 Tree topology search operation = NN1

AICc Selection Results

Model selected

Model	GTR+I+G	
partition	012345	
-lnL	5872.3973	
K	120	
freqA	0.3061	R(a) 1.2913
freqC	0.3184	R(b) 6.6061
freqG	0.1128	R(c) 2.9919
freqT	0.2627	R(d) 0.5222
ti/tv	-	R(e) 15.0391
		R(f) 1.0000
p-inv	0.5190	gamma 1.0790

Best model tree

```
{Dordi39fMex:0.00000000,Dordi40fMex:0.00000000,(Dcompa24fTex:0.00509406,
{Dordi38fMex:0.14936518,((Dspecta42fMex:0.07738346,(Dnelsoni35fCoah:0.00118688,
{Dnelsoni36fDur:0.00000000,Dnelsoni37fDur:0.00000000):0.00394256):0.05193448):0.10076865,
{((Dmicrops34fCal:0.06230169,Hiruratus43fPue:0.79852218):0.06945507,
{(Dheermani29fCal:0.02732848,Dpanam41fCal:0.02536619):0.07446576,
{Dagi122fCal:0.07831654,Dcal123fCal:0.12188472):0.03445549):0.01152068):0.03159422,
{Ddeserti25fNev:0.16755236,((Dmerr32fCoah:0.00000000,Dmerr33fDur:0.00000000):0.01435996,
{Dmerr31fTex:0.01136186,Dmerr30fAriz:0.03565856):0.00411458):0.11307592,((Dorna7fDur:0.00000000,
{Dorna8fDur:0.00130879,(Dorna11fZac:0.00259593,Dorna12fZac:0.00129817):0.00132428):0.00384409,
{(Dorna9fJal:0.00397434,Delator26fTex:0.00937976):0.00000004,Dorna6fAgus:0.03625215):0.00129693):0.
00402617):0.03943839,((Delator28fTex:0.00000012,
```

Display best model tree in PhyloWidget

-lnL: negative log likelihood
 K: number of estimated parameters
 AICc: Corrected Akaike Information Criterion
 delta: AICc difference
 weight: AICc weight
 cumWeight: cumulative AICc weight

Confidence interval

There are 88 models in the 100.00% confidence interval:
 GTR+I+G TIM3+I+G TPM3uf+I+G TVM+I+G TIM2+I+G
 TPM1uf+I+G TIM1+I+G GTR+G TPM2uf+I+G TIM3+G HKY+I+G
 TPM3uf+G TPM2uf+G TrN+I+G TPM1uf+G TVM+G HKY+G TIM2+G
 TIM1+G TrN+G SYM+I+G TIM2ef+I+G SYM+G TIM2ef+G GTR+I
 TVM+I TPM2uf+I TIM2+I TPM3uf+I TIM3+I TIM1+I TPM1uf+I
 TrN+I HKY+I SYM+I TIM3ef+I+G TIM2ef+I TrNef+I+G TIM3ef+G
 TIM1ef+I+G TVMef+G TrNef+G TVMef+I+G TIM1ef+G TPM2+I+G
 TPM2+G TIM3ef+I TrNef+I TIM1ef+I TPM3+I+G K80+G TPM3+G
 TPM1+I+G K80+I+G TVMef+I TPM1+G TPM2+I F81+I+G K80+I
 F81+G TPM3+I TPM1+I F81+I JC+G JC+I+G JC+I GTR TIM2 TVM
 TIM2ef SYM TPM2uf TIM3 TrN TIM1 TPM3uf TPM1uf HKY TrNef
 TIM1ef TIM3ef TPM2 TVMef K80 TPM3 TPM1 F81 JC

Model	-lnL	K	AICc	delta	weight	cumWeight
GTR+I+G	5872.3973	120	12028.1306	0.0000	0.9539	0.9539
TIM3+I+G	5879.0319	118	12036.8096	7.6791	0.0205	0.9744
TPM3uf+I+G	5880.6509	117	12037.2652	8.1347	0.0163	0.9907
TVM+I+G	5878.9494	119	12039.4353	10.3048	0.0055	0.9962
TIM2+I+G	5880.7026	118	12040.3310	11.2005	0.0035	0.9998
TPM1uf+I+G	5886.0078	117	12047.9791	18.8486	0.0001	0.9998
TIM1+I+G	5884.7835	118	12048.3128	19.1822	0.0001	0.9999
GTR+G	5884.0688	119	12049.6741	20.5435	0.0000	0.9999
TPM2uf+I+G	5887.3562	117	12050.6759	21.5454	0.0000	1.0000
TIM3+G	5887.5602	117	12051.0838	21.9533	0.0000	1.0000
HKY+I+G	5889.3583	116	12051.9062	22.7756	0.0000	1.0000
TPM3uf+G	5889.5593	116	12052.3082	23.1777	0.0000	1.0000
TPM2uf+G	5893.0286	116	12059.2470	30.1164	0.0000	1.0000
TrN+I+G	5892.1040	117	12060.1754	31.0409	0.0000	1.0000
TPM1uf+G	5895.4897	116	12064.1690	35.0384	0.0000	1.0000
TVM+G	5893.3980	118	12063.5418	36.4112	0.0000	1.0000
HKY+G	5898.7268	115	12067.8778	38.7473	0.0000	1.0000
TPM2+G	5896.4171	117	12068.7977	39.6672	0.0000	1.0000
TPM1+G	5899.6419	117	12073.2473	46.1167	0.0000	1.0000
TrN+G	5906.7520	116	12086.6937	57.5631	0.0000	1.0000
SYM+I+G	5924.8573	117	12125.6782	96.5476	0.0000	1.0000
TIM2ef+I+G	5929.9663	115	12130.3560	101.2263	0.0000	1.0000
SYM+G	5937.1050	116	12147.3998	118.2692	0.0000	1.0000