



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO ASOCIADO A
FILOPATRÍA COMO POSIBLE EXPLICACIÓN DE UNA
ESTRUCTURA GENÉTICA

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación: Ecología)

Presenta
Eduardo Felipe Aguilera Miller.

La Paz, Baja California Sur, Junio de 2016

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12 horas del día 2 del Mes de junio del 2016, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO ASOCIADO A FILOPATRÍA COMO POSIBLE EXPLICACIÓN DE UNA ESTRUCTURA GENÉTICA"

Presentada por el alumno:

Eduardo Felipe Aguilera Miller

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN Ecología

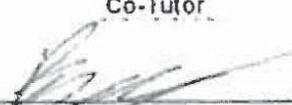
Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

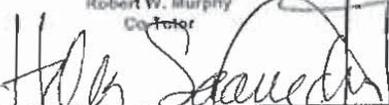

Seglo Ticul Álvarez Castañeda
Director de Tesis


Patricia Cortés Calva
Co-Tutor


Pedro Cruz Hernández
Co-Tutor


Burton K. Lim
Co-Tutor


Robert W. Murphy
Co-Tutor


Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

COMITÉ TUTORIAL

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Director de Tesis
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, B.C.S., México

Dra. Patricia Cortés Calva
Co- Tutora
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, B.C.S., México

Dr. Pedro Cruz Hernández
Co- Tutor
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, B.C.S., México

Dr. Robert W. Murphy
Co-Tutor
Royal Ontario Museum, Toronto, Ontario, Canadá

Dr. Burton K. Lim
Co- Tutor
Royal Ontario Museum, Toronto, Ontario, Canadá

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Dra. Patricia Cortés Calva
Dr. Pedro Cruz Hernández
Dr. Robert W. Murphy
Dr. Burton K. Lim

JURADO EN EXAMEN DE GRADO

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Dra. Patricia Cortés Calva
Dr. Pedro Cruz Hernández
Dr. Pedro Peña Garcillán
Dr. Gustavo Arnaud Franco

RESUMEN

La filopatría es una característica conductual que se presenta ampliamente entre los mamíferos. Las interpretaciones más generalizadas hacen referencia a la permanencia de un individuo en su sitio de nacimiento aún después de haber alcanzado la madurez e independencia parental; permitiendo principalmente a las hembras el acceso a territorios y recursos críticos para la crianza de su prole. Estudios de comportamiento en roedores heterómidos desérticos han descrito la presencia de agresividad y territorialidad entre individuos y también el establecimiento de jerarquías de dominancia, siendo elementos estrechamente relacionados a la filopatría. Los estudios socio-genéticos han propuesto que las conformaciones sociales entre individuos influyen directamente en las discontinuidades genéticas de las poblaciones naturales. A partir del estudio de estructura genética de *Chaetodipus siccus*, se identificaron 31 haplotipos únicos mitocondriales con el Citocromo *b* (*Cytb*) distribuidos en un área aproximada de 270 km². La restricción geográfica de los linajes matrilineales sugiere estructuración genética en la población, resultado de panmixia o cruzamiento aleatorio limitado. La posible explicación a esta condición puede ser de naturaleza etológica, por lo que especies filopátricas, altamente territoriales mediante comportamientos agonísticos, afectan la dispersión y reducen la panmixia dentro del área de distribución de *Chaetodipus siccus*. Para determinar si los comportamientos agonísticos relacionados con filopatría son diagnósticos de estructura genética en *C. siccus*, se evaluó la estructura genética de un fragmento del gen mitocondrial Citocromo *c* oxidasa subunidad I (COI). Además se emplearon experimentos etológicos, para evaluar la agresividad entre hembras a partir del análisis de matrices de dominancia y con ello describir los comportamientos agonísticos, con lo que se evaluó dominancia directa, dominancia a través del tiempo y dominancia con base en la defensa del recurso alimenticio entre las hembras de *C. siccus*. Los resultados obtenidos sugieren que

la estructura genética en linajes matrilineales es un patrón generalizado en *C. siccus*, ya que fue posible identificar 17 haplotipos de COI. Los experimentos etológicos permitieron identificar una relación dominante-subordinada entre diadas de hembras, la cual permaneció constante bajo diversas condiciones y sin importar parentesco cercano ni familiarización. Existieron jerarquías de dominancia y territorialidad entre diadas de hembras, a partir de niveles significativos de agresividad. El experimento etológico de dominancia basada en la defensa del recurso alimenticio sugiere que el alimento es un recurso crítico entre hembras de heterómidos desérticos y que éstas presentan agresividad hacia machos conespecíficos. Este estudio apoya la presencia de linajes matrilineales delimitados geográficamente con posible flujo restringido entre ellos y promovidos por el carácter agresivo y territorial de las hembras de *C. siccus*.

Palabras clave: agresividad, COI, dominancia, heterómidos, roedores.

ABSTRACT

Philopatry is a behavioral trait present in a wide variety of animal species, among which mammals stand out. The most widespread interpretations refer to the permanence of an individual in its birthplace even after having reached maturity and establishing independence from parents. Philopatry allows females access to territories and resources to raising their offspring. From behavioral studies of heteromyids, it has been described aggressiveness and territoriality among individuals, as well as the establishment of hierarchies of dominance. These elements are closely related with philopatry. On the other hand, previous socio-genetic studies have proposed that social conformations among individuals influence the genetic discontinuities of natural populations. The genetic microstructure study of *Chaetodipus siccus*, an endemic heteromyid of the southern tip of the Baja California peninsula, showed a high variety of unique matrilineal lineages (*Cytb*; 31) distributed in an area of 270 km² approximately. The geographical restriction of these unique haplotypes suggests genetic structuring in the population. The possible explanation of this genetical trait could be of ethologic nature; so territorial philopatric species may have an effect on the dispersal, which would reduce panmixia. To prove this hypothesis we set the following objectives: determine whether agonistic behaviors are diagnostic of genetic structure in *C. siccus*, determine the presence of genetic structure in a fragment of the COI mitochondrial gene and determine the presence of agonistic behaviors evaluating direct dominance, dominance over time and dominance based on the defense of food resource among females of *C. siccus*. We performed ethological experiments to evaluate the aggressiveness among individuals by analyzing matrices of dominance. Our results suggest genetic structuring in matrilineal lineages as a generalized pattern in *C. siccus*. The experiments of direct dominance and dominance over time allowed us to identify a clear dominant-dominated relationship between dyads of females, which remained constant under different conditions. We observed the establishment of hierarchies

of dominance and territoriality between dyads by high aggressive behaviors. The experiment of dominance based on the defense of food resource suggests that this resource is critical among heteromyid females and opposite to expectations they presented high aggressive behaviors toward males. This study supports the presence of matrilineal lineages geographically delimited and a possible restricted gene flow among them.

Key words: aggressiveness, COI, dominance, heteromyids, rodents.

DEDICATORIA

*A mi mamá,
a mi hermana y
a Laura
por su amor y apoyo incondicional.*

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. como institución receptora de los estudios de posgrado y por el apoyo recibido para la participación en congresos.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgar la Beca de Manutención (CONACYT 236065).

Al Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda por darme nuevamente la oportunidad de continuar formándome con él como científico, por su paciencia, sus consejos, su confianza y apoyo incondicional que me ha brindado a lo largo de siete años de conocerlo.

A la Dra. Patricia Cortés Calva por brindarme siempre su consejo y confianza.

Al Dr. Pedro Cruz Hernández por su gran apoyo y orientación en la elaboración de esta tesis.

Al Dr. Robert W. Murphy por sus valiosos e interesantes puntos de vista y aportaciones a este trabajo y a los artículos.

Al Dr. Burton K. Lim por su apoyo y dedicación en la revisión de los artículos y de este trabajo.

Al Laboratorio de Mastozoología del CIB y al grupo de trabajo de éste por el apoyo tanto en campo como en el laboratorio.

A Mayra de la Paz Cuevas por apoyarme en el campo y durante la preparación de especímenes de museo.

A Izmene Gutiérrez Rojas por su amistad y su apoyo en el campo y en diversas actividades dentro y fuera del laboratorio.

A Laura Nájera Cortazar por su paciencia y amor.

A la M. en C. Griselda Gallegos Simental por su enseñanza, guía y apoyo en las diferentes técnicas moleculares, necesarias para llevar a cabo esta tesis, así como al Nodo CIBNOR Código de Barras por el espacio y soporte técnico brindado durante la extracción y amplificación de DNA.

A Horacio Sandoval por su apoyo en el área de cómputo y para reservar espacios para reuniones tutoriales.

A Tania, Claudia, Susi, Lic. Osvelia, Lic. Lety, Lupita, Dra. Elisa Serviere y Dra. Norma Hernández por todo su apoyo, orientación y atención a lo largo de estos cuatro años y medio.

A mis amigos Gaylor, Lety, Bety, Angélica, Toms y Nadia por su amistad y apoyo.

CONTENIDO	
RESUMEN	i
ABSTRACT	iii
DEDICATORIA	v
AGRADECIMIENTOS	vi
LISTA DE FIGURAS	x
LISTA DE TABLAS	xi
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1 El estudio del comportamiento en roedores	4
2.2 Estudios genéticos y socio-genéticos	6
3. JUSTIFICACIÓN	10
4. HIPÓTESIS	11
5. OBJETIVOS	12
5.1 Objetivo general	12
5.2 Objetivos particulares	12
6. MATERIAL Y MÉTODOS	13
6.1 Estructura genética	13
6.2 Filopatría	15
6.3 Procedimientos generales	19
6.3.1 Alojamiento de los animales	19
6.3.2 Encuentros	21
6.3.3 Análisis de datos	21
7. RESULTADOS	23
7.1 Estructura genética	23
7.2 Filopatría	27
7.2.1 Experimento de Dominancia directa (Exp. 1)	29
7.2.2 Experimento de Dominancia a través del tiempo (Exp. 2)	32
7.2.3 Experimento de Dominancia con base en la defensa del recurso alimenticio (Exp. 3)	34

8. DISCUSIÓN	38
8.1 Estructura genética.....	38
8.2 Filopatría.....	41
9. CONCLUSIONES	46
10. LITERATURA CITADA	48
11. ANEXOS	60

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Red de abarcamiento mínimo para secuencias de 800 pb del gen Citocromo <i>b</i> (<i>Cytb</i>) de <i>Chaetodipus siccus</i>	9
Figura 2. Sitio de estudio	18
Figura 3. Los individuos fueron alojados y mantenidos en cajas sociales durante los experimentos etológicos	20
Figura 4. Red de abarcamiento mínimo para secuencias de 650 pb del gen Citocromo <i>c</i> oxidasa subunidad I (COI) de <i>Chaetodipus siccus</i>	24
Figura 5. Superposición de los haplotipos de COI y la red de abarcamiento mínimo de <i>Cytb</i> para mostrar la correspondencia entre los haplotipos de los dos genes	26
Figura 6. Frecuencia de comportamientos durante el experimento 1	32
Figura 7. Dominancia a través del tiempo	33
Figura 8. Frecuencia de comportamientos durante el experimento 3	37

LISTA DE TABLAS

Tabla I. La prueba de normalidad de datos de Shapiro-Wilk para los experimentos 1 y 3	28
Tabla II. La prueba de signos de Wilcoxon para los individuos dominante y subordinado para cada condición del experimento 1.....	31
Tabla III. La prueba de signos de Wilcoxon para los individuos dominante y subordinado para cada condición del experimento 3.....	36

1. INTRODUCCIÓN

La filopatría es un rasgo conductual presente en una amplia variedad de especies animales, entre los que destacan los mamíferos (Waser y Jones, 1983), las aves (Welty y Baptista, 1988), los reptiles (Meyland *et al.*, 1990) y los peces (Gold *et al.*, 1999). Las interpretaciones más generalizadas hacen referencia a la permanencia (mamíferos) o el retorno al sitio de nacimiento (aves, reptiles y peces) de un individuo. Debido a sus varias connotaciones, aquí usaremos la idea descrita por Waser y Jones (1983), la cual se refiere a la permanencia de un individuo en su lugar de nacimiento aún después de haber alcanzado la madurez e independencia parental. La filopatría es considerada de importancia central como un método para promover y extender las interacciones entre individuos relacionados, así como un prerrequisito de muchos fenómenos comunes entre especies gregarias (Holekamp *et al.*, 2012). La filopatría también se encuentra presente en especies solitarias. El hecho de que una especie sea considerada como solitaria no significa que los integrantes de ésta no sean sociales (Yoerg, 1999). Parte importante en la comprensión de cómo complejos grupos sociales han evolucionado, es el entendimiento de las condiciones que han dado lugar a filopatría en vertebrados (Leutermann *et al.*, 2006; Lacey y Ebensperger, 2007).

Los patrones filopátricos, por lo general, se encuentran sesgados hacia un sexo y están relacionados a los sistemas de apareamiento de cada especie. El sexo filopátrico es aquél que más se beneficia de la familiaridad con el área en la que habita. En consecuencia, el sexo menos involucrado en la adquisición de recursos será aquel que se disperse (Greenwood, 1980; Lawson Handley y Perrin, 2007). Una característica común en especies con machos filopátricos es la defensa de cualquier recurso crítico relacionado con la adquisición de parejas y sitios de anidamiento. La competencia entre machos por las hembras se basa en la habilidad de mantener el recurso limitado, en lugar de la defensa de las hembras (Greenwood, 1980). En especies con hembras filopátricas, la característica generalizada es tener acceso a recursos que permitan a la hembra

la crianza de la progenie. Así, las hembras forman núcleos estables para mantener y defender sitios de refugio y alimentación, mientras que los machos adoptan estrategias para maximizar el acceso a estos grupos (Schradin y Lindholm, 2011).

En muchos vertebrados, los individuos jóvenes parten de su lugar de nacimiento sin haber alcanzado la madurez sexual, recorriendo distancias significativas antes de establecerse como individuos reproductores (Waser y Jones, 1983). La selección natural debería favorecer a estos individuos por diversas razones. Aquellos que se dispersan se podrían beneficiar a través de una mayor frecuencia de encuentros con individuos del sexo opuesto, con la crianza de progenie genéticamente variable y con el acceso a hábitats disponibles entre otros. Por otro lado, los individuos que no se dispersan y permanecen en el sitio de su nacimiento, cuentan con ventajas como asegurar un territorio de calidad o evitar depredadores (Solomon, 2003; van Noordwijk *et al.*, 2012).

Dentro de este marco conceptual, algunos elementos han sido considerados como causas de la presencia de filopatría. Los conceptos que han sobresalido por haber recibido mayor atención se han enfocado en tres factores principales: 1) Variables en las historias de vida (Arnold y Owens, 1998; Pen y Weissing, 2000; Kokko y Lundberg, 2001; Solomon, 2003; Nutt, 2008; Maher, 2009) –ciertas taxa están predispuestos a permanecer filopátricos debido a las características propias de la especie. Estas variables se relacionan con dominancia entre individuos, reproducción, tasa de desarrollo y sobrevivencia. 2) Restricciones ecológicas (Brown, 1974; Koenig y Pitelka, 1981; Emlen, 1982; Koenig *et al.*, 1992; Jarvis *et al.*, 1994; Solomon, 2003; Schradin *et al.*, 2010) –los individuos permanecen filopátricos debido al alto costo que sugiere la dispersión. Estos costos se asocian con la disponibilidad de alimento, territorio, sitios de refugio y conespecíficos del mismo sexo. 3) Beneficios de la filopatría (Stacey y Ligon, 1987, 1991; Kokko y Johnstone, 1999; Solomon, 2003) –los individuos retrasan la dispersión y permanecen filopátricos debido a los beneficios obtenidos en su adecuación (fitness), ya sea de manera directa o indirecta. Estos beneficios

se relacionan a la herencia de territorios, el apareamiento con individuos no emparentados pertenecientes al mismo grupo y adecuación directa.

Los ambientes áridos también han sido propuestos como promotores en la formación de grupos de individuos y filopatría (Jarvis *et al.*, 1994; Solomon, 2003; Sichilima *et al.*, 2008). Las condiciones extremas, las impredecibles y escasas precipitaciones, así como los patrones irregulares de distribución de los recursos alimenticios en los ambientes áridos pueden imponer severas restricciones para la dispersión. Debido a esto, los individuos están forzados a permanecer en su sitio de nacimiento, dando lugar a la presencia de filopatría y la formación de grupos familiares. Todas estas hipótesis han sido frecuentemente propuestas como explicaciones alternativas de filopatría (Solomon, 2003).

2. ANTECEDENTES

2.1 El estudio del comportamiento en roedores

La comparación de patrones conductuales entre especies estrechamente emparentadas ha sido un método exitoso en el estudio del comportamiento de los mamíferos (Randall, 1993; Faulkes y Bennett, 2007; Meshriy *et al.*, 2011). Como ejemplos, los estudios entre ardillas (Sciuridae) han sido de ayuda en el desarrollo de modelos conductuales para explicar la evolución de las organizaciones sociales, sistemas de apareamiento y presencia de filopatría en esta familia (Michener, 1983). Los heterómidos han sido empleados como organismo modelo para estudios involucrados en ecología fisiológica, macroevolución y comportamiento social entre otros (Genoways y Brown, 1993; Randall, 1993).

La mayoría de los estudios de comportamiento en roedores heterómidos desérticos se han enfocado en el género *Dipodomys* (Randall, 1984 a, b; Bleich y Price, 1995; Newmark y Jenkins, 2000; Winters y Waser, 2003; Cooper y Randall, 2007; Meshriy *et al.*, 2011), mientras que para otros géneros como *Perognathus*, *Microdipodops* y *Chaetodipus*, existe poca información de este tipo (*i.e.* Allred y Beck, 1963; Eisenberg, 1963; MacMillen, 1964; Maza *et al.*, 1973; O'Farrell y Blaustein, 1974). Estudios comparativos efectuados con *Dipodomys* han generado información relacionada a la evolución de diversos patrones de comportamiento, incluyendo filopatría. Los heterómidos son residentes de los desiertos de Norteamérica, presentan hábitos nocturnos y sus comunidades pueden ser muy complejas (Vaughan *et al.*, 2000). Su presencia en sitios abiertos, su rápida familiarización con los humanos y su tendencia filopátrica son características que los hacen organismos ideales para el estudio conductual *in situ* (Randall, 1984b). Otra ventaja en el estudio del comportamiento de heterómidos es su adaptación a condiciones de cautiverio. Experimentos de laboratorio con variables controladas permiten probar diferentes hipótesis basadas en observaciones hechas en campo. El comportamiento de los heterómidos ha sido

descrito en el laboratorio, incluyendo conductas agonísticas en encuentros experimentales entre diadas (pares) de individuos (e.g. Eisenberg, 1963; Newmark y Jenkins, 2000; Shier y Randall, 2007). El resultado de tales experimentos fue la identificación de altos niveles de agresividad entre individuos. Randall (1989), describió el comportamiento de la rata canguro (*Dipodomys merriami*) en el campo, a partir de experimentos de reconocimiento entre roedores vecinos y encontró poca agresión entre ellos pero no hizo referencia a la existencia de dominancia entre ellos. A partir de encuentros agonísticos entre diadas de animales en cautiverio con un proceso de familiarización incluido, es probable observar el establecimiento de jerarquías de dominancia, las cuales, eventualmente serán el medio para evitar costosos encuentros agonísticos para ambos individuos.

Aunque los heterómidos representan un grupo de especies solitarias, estos roedores han establecido sólidos sistemas sociales con individuos estrechamente relacionados (Cooper y Randall, 2007). Los machos y las hembras crían a su progenie en sus propios territorios, patrón que sugiere restricciones significantes para la dispersión y promueve la asociación entre individuos (Jones, 1989). La superposición de territorios entre individuos es un fenómeno común, promotor de organización espacial y social entre las poblaciones naturales (Shier y Randall, 2004; Vázquez y Álvarez-Castañeda, 2011). Adicionalmente, el tiempo generacional relativamente largo y la permanencia en la misma madriguera a través de este tiempo, también promueven relaciones duraderas entre individuos. En algunas especies, las hembras comparten e incluso heredan las madrigueras a sus hijas (Zeng y Brown, 1987; Waser, 1988; Vázquez y Álvarez-Castañeda, 2011). Los juveniles de rata canguro (*Dipodomys*) que heredan las madrigueras parentales tienen más probabilidades de sobrevivir hasta la edad reproductiva en comparación con individuos que se han dispersado (Jones, 1986).

A menudo, las comunidades de roedores desérticos se integran hasta por seis especies diferentes de heterómidos (Brown y Harney, 1993; Vaughan *et al.*, 2000). En general los heterómidos son agresivos hacia los conoespecíficos

(Eisenberg, 1963; Randall, 1993); esto confirma que la defensa de madrigueras entre las especies de esta familia es un comportamiento común. A pesar de ello, algunos autores han descrito comportamientos agonísticos entre individuos de la misma especie (e.g. Shier y Randall, 2007) y jerarquías de dominancia (e.g. Bleich y Price, 1995). Tanto la dominancia como las interacciones agonísticas resultan importantes para mediar la prioridad de acceso a los recursos, así como para influir en la variación de adecuación individual (Newmark y Jenkins, 2000). Las interacciones agonísticas sugieren altos costos energéticos y de tiempo (Hoogland, 1995) y en ambientes áridos, los costos se incrementan (Ebensperger, 2001, 2003). Para los roedores desérticos, que compiten por alimento, oportunidades de apareamiento o sitios de crianza, las jerarquías de dominancia pueden ser el medio para explicar por qué ciertos individuos resultan más exitosos que otros. En especies solitarias, que presentan un contacto regular entre individuos conocidos, las hembras frecuentemente establecen asociaciones dominante-subordinada (Rowell, 1974; Kaufmann, 1983). A partir del establecimiento de una jerarquía, las hembras pueden monopolizar los recursos como sitios de crianza o de forrajeo y de esta manera permanecer filopátricas.

2.2 Estudios genéticos y socio-genéticos

Los patrones genéticos que presentan las poblaciones que habitan áreas con importante actividad geológica o paleoclimática pueden ser muy complejos. Sin embargo, la estructura genética de una población puede ser menos compleja en el caso de poblaciones que tienen una alta tasa de migración o en las que su aislamiento geológico es relativamente reciente. Los cambios en la estructura genética pueden tener fuertes consecuencias evolutivas y de comportamiento (Bossart y Prowell, 1998). Procesos poblacionales primarios como especiación (Doebeli y Dieckmann, 2003), flujo génico (Bohonak, 1999; Richardson *et al.*, 2002), extinción local (Hedrick, 2001) o asociación de individuos (Clobert *et al.*,

2001; Krause y Ruxton, 2002; Wang *et al.*, 2011), afectan y se reflejan en los patrones de sub estructuración genética (Fredsted *et al.*, 2004).

El hecho de que el aislamiento geográfico pueda producir estructuración genética al interior de una población se encuentra bien aceptado actualmente. Sin embargo, es menos claro si las agrupaciones sociales son promotoras de estructuración al interior de colonias locales u otros tipos de subpoblaciones (Dobson, 1998).

A partir de estudios socio-genéticos se ha sugerido que los sistemas sociales de la mayoría de los mamíferos se caracterizan por un método de apareamiento polígamo, con la presencia de filopatría femenina, la conformación de grupos de hembras estrechamente relacionadas y dispersión por parte de los machos (Kleiman, 1977; Chepko-Sade y Sade, 1979; Greenwood, 1980; Clutton-Brock, 1989; Packer *et al.*, 1991; Lehman *et al.*, 1992; Girman *et al.*, 1997; Ishibashi *et al.*, 1997; SurrIDGE *et al.*, 1999; Fernando y Lande, 2000; Kappeler *et al.*, 2002). En particular, los estudios llevados a cabo en algunos roedores, sugieren subdivisiones genéticas significativas entre familias o grupos poligínicos pequeños al interior de subpoblaciones (Schwartz y Armitage, 1980; Patton y Feder, 1981; Chesser, 1983). Por otra parte, las poblaciones de muchos mamíferos se subdividen en grupos de crianza conductualmente segregados y mantenidos por filopatría sesgada sexualmente y por la exclusión territorial de inmigrantes (Clutton-Brock, 1989; Solomon, 2003). Las restricciones del flujo genético socialmente reguladas, en combinación con el apareamiento polígamo, son la causa de tamaños efectivos poblacionales reducidos (N_e ; Chesser *et al.*, 1993; Nunney, 1993; Sugg y Chesser, 1994). Aunque estas afirmaciones han sido difíciles de probar directamente, es posible predecir que las conformaciones sociales presentes en mamíferos promueven la subdivisión genética y la endogamia (Storz, 1999). Finalmente, la mayoría de los mamíferos son especies solitarias (Fredsted *et al.*, 2004).

Los estudios enfocados a la descripción de la estructura genética han empleado una variedad de marcadores moleculares (Avisé, 1994; Mitton, 1994).

Cada marcador puede diferir de otro en términos de (N_e), modo en el que se hereda, nivel de polimorfismo y la naturaleza de la selección a la que se encuentra sujeto. Es así que cada uno puede sugerir información diferente acerca de la estructura genética y sus determinantes (Ross *et al.*, 1997). Marcadores para los cuales las relaciones evolutivas de sus variantes pueden ser inferidas, como en el caso del DNA mitocondrial, agregan una efectiva perspectiva histórica, ya que los análisis se basan en filogenias de genes (Avice, 1994).

En el estudio de estructura genética de *Chaetodipus siccus*, se encontraron 56 haplotipos mitocondriales del gen Citocromo *b* (*Cytb*), no obstante de su distribución disyuntiva, entre la península de Baja California (limitada a ~270 km²) y la Isla Cerralvo (Aguilera-Miller *et al.*, sometido). Con respecto a los haplotipos peninsulares, 31 de ellos son únicos con distribución muy restringida. Para especies caracterizadas por bajas tasas de migración y limitado flujo genético es posible observar una clara estructuración genética (Peakall *et al.*, 2003; Cutrera *et al.*, 2005). El hecho de que haplotipos únicos de herencia materna de *C. siccus* se distribuyan en sitios separados por menos de 1.7 km, puede ser indicativo de dispersión insignificante entre áreas y de presencia de filopatría entre hembras. Adicionalmente, el gran número de haplotipos únicos, los cuales siguen un patrón de estrella en la red de abarcamiento mínimo para 800 pares de bases (pb) de *Cytb*, sugiere estructuración genética (Avice, 2000; Figura 1).

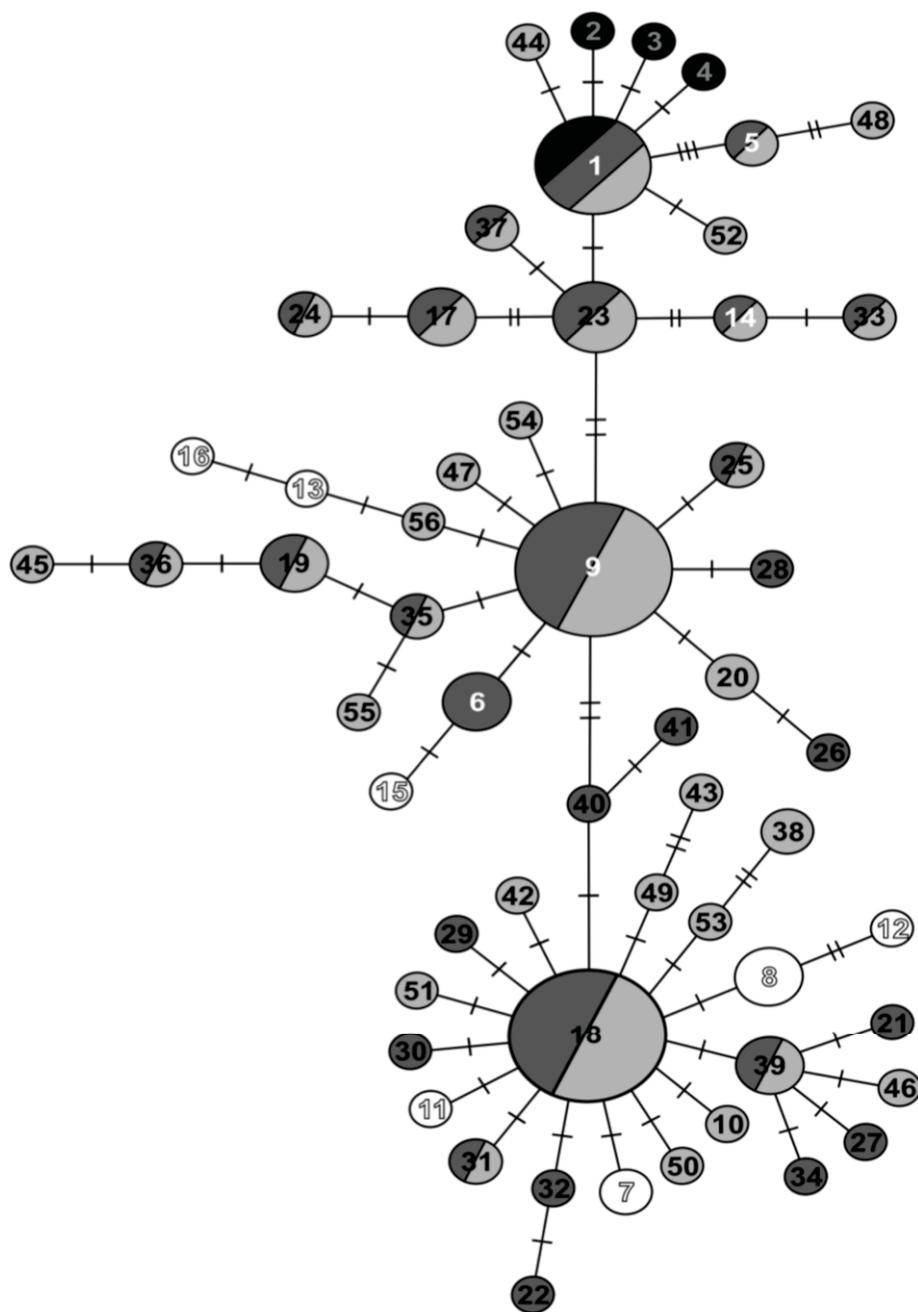


Figura 1. Red de abarcamiento mínimo para secuencias de 800 pb de *Cytb* de *Chaetodipus siccus*. El color de cada círculo indica el área de ocurrencia de cada haplotipo de acuerdo a la distribución de *C. siccus*: gris oscuro, área central; gris claro, área periférica; negro, Isla Cerralvo; blanco (número y círculo), área de matorral halófilo. El tamaño del círculo indica en número de individuos en cada haplotipo (Aguilera-Miller *et al.* sometido).

3. JUSTIFICACIÓN

Los comportamientos individuales como la dominancia, la territorialidad o la filopatría, se conjugan de diferentes maneras para promover de forma significativa las discontinuidades genéticas observables entre las poblaciones naturales. Es por esto que la información proporcionada por el estudio de comportamientos agonísticos entre hembras, proporcionará nuevo conocimiento acerca de cómo un rasgo conductual influye en los singulares patrones genéticos detectados en la población del roedor endémico *Chaetodipus siccus*.

4. HIPÓTESIS

La estructura genética de las poblaciones es el resultado de panmixia limitada. La explicación probable a esta condición puede ser de naturaleza etológica. Donde especies filopátricas, altamente territoriales mediante comportamientos agonísticos, pueden insidir directamente en la segregación espacial de linajes matrilineales, lo que reduce la panmixia dentro del área de distribución.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

- Determinar si comportamientos agonísticos relacionados con filopatría son diagnósticos de estructura genética en *Chaetodipus siccus*.

5.2 Objetivos particulares

- Determinar la estructura genética en linajes matrilineales a partir de la secuenciación de un fragmento del gen Citocromo c oxidasa subunidad I.
- Determinar los comportamientos agonísticos entre hembras mediante experimentos etológicos donde se evalúe:
 - a) dominancia directa entre hembras.
 - b) dominancia entre hembras a través del tiempo.
 - c) dominancia entre hembras con base en la defensa del recurso alimenticio.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Estructura genética

Para determinar la presencia de estructura genética como un patrón generalizado en linajes matrilineales de *C. siccus*, se secuenció un fragmento de 650 pb del gen mitocondrial Citocromo *c* oxidasa subunidad I (COI), el cual fue comparado con el previamente conocido *Cytb* del estudio de Aguilera-Miller *et al.* (sometido). Se utilizó el DNA de los mismos especímenes empleados en los análisis de *Cytb* o se extrajo DNA nuevo de tejido muscular almacenado en 90% de etanol a -20 °C y depositado en la Colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB). Con el fin de corroborar los linajes de las hembras empleadas en los experimentos etológicos 1 (*Dominancia directa*) y 2 (*Dominancia a través del tiempo*), se practicó una biopsia de tejido auricular para extraer DNA genómico y posteriormente secuenciar fragmentos de 800 pb de *Cytb*.

El protocolo de extracción de DNA empleado fue el de NaCl y Cloroformo (Miller *et al.*, 1988; Sambrook *et al.*, 1989) con modificaciones. Los pasos fueron los siguientes: se retiró el alcohol de la muestra y se secó en centrifuga de vacío. Posteriormente se adicionaron 300 μL de buffer de lisis (100 mM NaCl, 50 mM Tris pH 8.0, 100 mM EDTA, 90 μL de SDS 10%) y 20 μL de Proteinasa K. La muestra fue incubada durante 2 h a 65 °C y homogeneizada cada 30 min. Pasado este tiempo, se adicionaron 120 μL de NaCl ~6M saturado y se agitó durante 5 min. Inmediatamente después se incubó en hielo durante 10 min y se centrifugó a 7378 xg por 10 min. Una vez centrifugada la muestra, se transfirieron 700 μL del sobrenadante a tubos nuevos y se adicionaron 350 μL de cloroformo–alcohol isoamílico (24:1). Se volvió a agitar durante 5 min y se centrifugó a 14462 xg durante 5 min. Se transfirieron 200 μL del sobrenadante y se adicionó 1 ml de etanol para mezclarse por inversión. La muestra fue centrifugada al vacío para secar el alcohol y posteriormente se adicionaron 90 μL de agua destilada

conformándose así los *stocks* de DNA. Finalmente se hicieron diluciones 1:10 del *stock* de DNA.

Fragmentos de 650 pb de COI fueron amplificados mediante la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR, por sus siglas en Inglés) utilizando el protocolo para la amplificación de COI del Canadian Centre for DNA Barcoding (CCDB; Ivanova y Grainer, 2007). Los reactivos utilizados para la amplificación de COI fueron los siguientes: 9.24 μL de Trehalosa al 10%, 4.34 μL de agua de grado molecular (ddH_2O), 1.85 μL de solución Buffer para PCR 10X [10 mM KCl, 10 mM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 20 mM Tris-HCl (pH 8.8), 2 mM MgSO_4 , 0.1% Triton X-100], 1.0 μL de MgCl_2 (50 mM), 0.19 μL de cada cebador (CCDB-F y R, 10 μM), 0.1 μL de dNTPs (10 mM), 0.09 μL de DNA *Taq* Polimerasa 5U/ μL (New England Biolabs) y 2 μL de DNA (1:10). Las condiciones de amplificación consistieron en una activación inicial a 94 °C por 5 min seguida de 5 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 30 s, el alineamiento del cebador a 50 °C por 45 s, extensión de la cadena a 72 °C por 1 min, 35 ciclos a 94 °C por 30 s, 54 °C por 40 s y extensión final de 72 °C por 10 min. Los productos de PCR no fueron purificados y se prosiguió directamente a la secuenciación (Ivanova y Grainer, 2007). Los productos de PCR fueron obtenidos en el nodo CIBNOR Código de Barras. La secuenciación se realizó en el Museo de Zoología de Vertebrados en la Universidad de California-Berkeley con los mismos cebadores, utilizando el d-Rhodamine Dye Terminator Kit y el Big Dye Terminator Kit. La secuenciación se llevó a cabo en un equipo automático ABI 337 siguiendo los protocolos del fabricante.

Fragmentos de 800 pb de *Cytb* fueron amplificados mediante PCR en el nodo CIBNOR Código de Barras. Los reactivos utilizados para la amplificación de *Cytb* fueron los siguientes: 0.7 μL de Betaína 1M, 12.0 μL de agua de grado molecular (ddH_2O), 1.8 μL de solución Buffer para PCR 10X [10 mM KCl, 10 mM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 20 mM Tris-HCl (pH 8.8), 2 mM MgSO_4 , 0.1% Triton X-100], 1.0 μL de MgCl_2 (50 mM), 0.2 μL de cada cebador (MVZ05 / MVZ16, 10 μM ; da Silva y Patton, 1993), 0.1 μL de dNTPs (2.5 mM), 0.1 μL de DNA *Taq* Polimerasa 5U/ μL

(New England Biolabs) y 1 μ L de DNA (1:10). Las condiciones de amplificación consistieron en una desnaturalización inicial a 94 °C por 3 min seguida de 37 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 45 s, el alineamiento del cebador a 50 °C por 1 min, extensión de la cadena a 72 °C por 1 min. Los productos amplificados fueron purificados con el kit QIAquick PCR Purification (QIAGEN). Los productos de PCR fueron secuenciados con los mismos cebadores. La secuenciación se llevó a cabo en el Museo de Zoología de Vertebrados en la Universidad de California-Berkeley en un equipo automático ABI 337 siguiendo los protocolos del fabricante.

Las secuencias de nucleótidos fueron alineadas, visualmente revisadas y traducidas a aminoácidos para confirmar su correcto alineamiento con ayuda de SEQUENCHER v.3.1 (Gene Codes Corp., Ann Arbor, Michigan). Los datos faltantes fueron codificados con un signo de interrogación. Para evaluar la presencia de haplotipos no redundantes se empleó COLLAPSE v.1.1 (<http://darwin.uvigo.es>). Los niveles de variación genética de *C. siccus* fueron calculados en términos de número de sitios polimórficos, diversidad nucleotídica (Φ nucleótidos por sitio, por decir, la probabilidad de que difieran dos nucleótidos homólogos escogidos al azar; Nei, 1987), diversidad haplotídica (h) y número de haplotipos únicos mediante ARLEQUIN v.3.0 (Excoffier *et al.*, 2005).

6.2 Filopatría

Para el estudio filopátrico de las hembras de *C. siccus* y valorar la dominancia, se llevaron a cabo experimentos etológicos a partir de encuentros entre diadas de hembras, dentro de arenas neutrales. Este tipo de experimento se ha utilizado frecuentemente en investigaciones de interacciones agonísticas entre roedores (Harper y Batzli, 1996; Johannesen *et al.*, 2002; Shier y Randall, 2007) y entre musarañas (Oleinichenko, 2000; Rychlik y Zwolak, 2006). La agresión parece ser una adaptación primaria para hacer frente a la competencia (Moynihan, 1998), así,

la cantidad de comportamiento agonístico dirigido hacia un competidor debe reflejar el grado de competencia verdadera (MacArthur, 1997).

Se condujeron tres experimentos diferentes bajo cuatro condiciones. La captura de los individuos y los experimentos se detallan a continuación:

En la primera semana de septiembre de 2012, se colectaron 16 hembras en dos localidades (ocho por localidad) separadas por 5 km, dentro de la cuenca de Los Planes (23.878056° N, -109.960278° W y 24.124722° N, -110.0025° W) en el estado de Baja California Sur, México (Figura 2). Previo a la captura de los individuos, se conocía que en las dos localidades no había individuos que compartieran haplotipos (Aguilera-Miller *et al.*, sometido), así, asumimos que las hembras capturadas no se conocían entre sí o tuvieran parentesco cercano. En cada una de las cuatro condiciones, los individuos fueron emparejados con el mismo compañero para obtener un total de seis encuentros de ocho diadas.

(1) *Dominancia directa*. Mediante este experimento se pretendió demostrar que existe menos agresión entre hembras familiarizadas de la misma localidad a diferencia de hembras no familiarizadas de diferente localidad, donde se presentará máxima agresividad:

-condición *a*: entre dos hembras de la misma localidad.

-condición *b*: entre dos hembras de la misma localidad con proceso de familiarización.

-condición *c*: entre dos hembras de diferente localidad.

-condición *d*: entre dos hembras de diferente localidad con proceso de familiarización.

(2) *Dominancia a través del tiempo*. Mediante este experimento se pretendió demostrar que existe una relación dominante-subordinado que deberá permanecer constante a lo largo del tiempo:

-condición *a*: entre dos hembras de la misma localidad.

-condición *b*: entre dos hembras de la misma localidad con proceso de familiarización.

-condición *c*: entre dos hembras de diferente localidad.

-condición *d*: entre dos hembras de diferente localidad con proceso de familiarización.

En la última semana de junio de 2013, se colectaron 16 hembras en dos localidades (ocho por localidad) separadas por 5 km, dentro de la cuenca de Los Planes (Figura 2). Se proporcionaron 2g de hojuelas de avena (aproximadamente 10% del peso corporal de los roedores) a cada individuo, tres minutos previos a cada encuentro. Esta avena fue el recurso a defender. En cada condición, los individuos fueron emparejados con el mismo compañero para obtener un total de cuatro encuentros de ocho diadas.

(3) *Dominancia basada en la defensa del recurso alimenticio.* Con este experimento se pretendió probar que existe agresión entre hembras para defender el recurso, sin presentar agresión hacia el macho, ya que éstas son el sexo filopátrico mientras que los machos son los que comúnmente se dispersan y no representarían una amenaza:

-condición *a*: entre dos hembras en ayuno de 24 h.

-condición *b*: entre dos hembras alimentadas *ad libitum*.

-condición *c*: entre dos hembras, la dominante alimentada *ad libitum* y la subordinada en ayuno de 24 h.

-condición *d*: entre dos hembras alimentadas *ad libitum*, con la presencia de un macho.

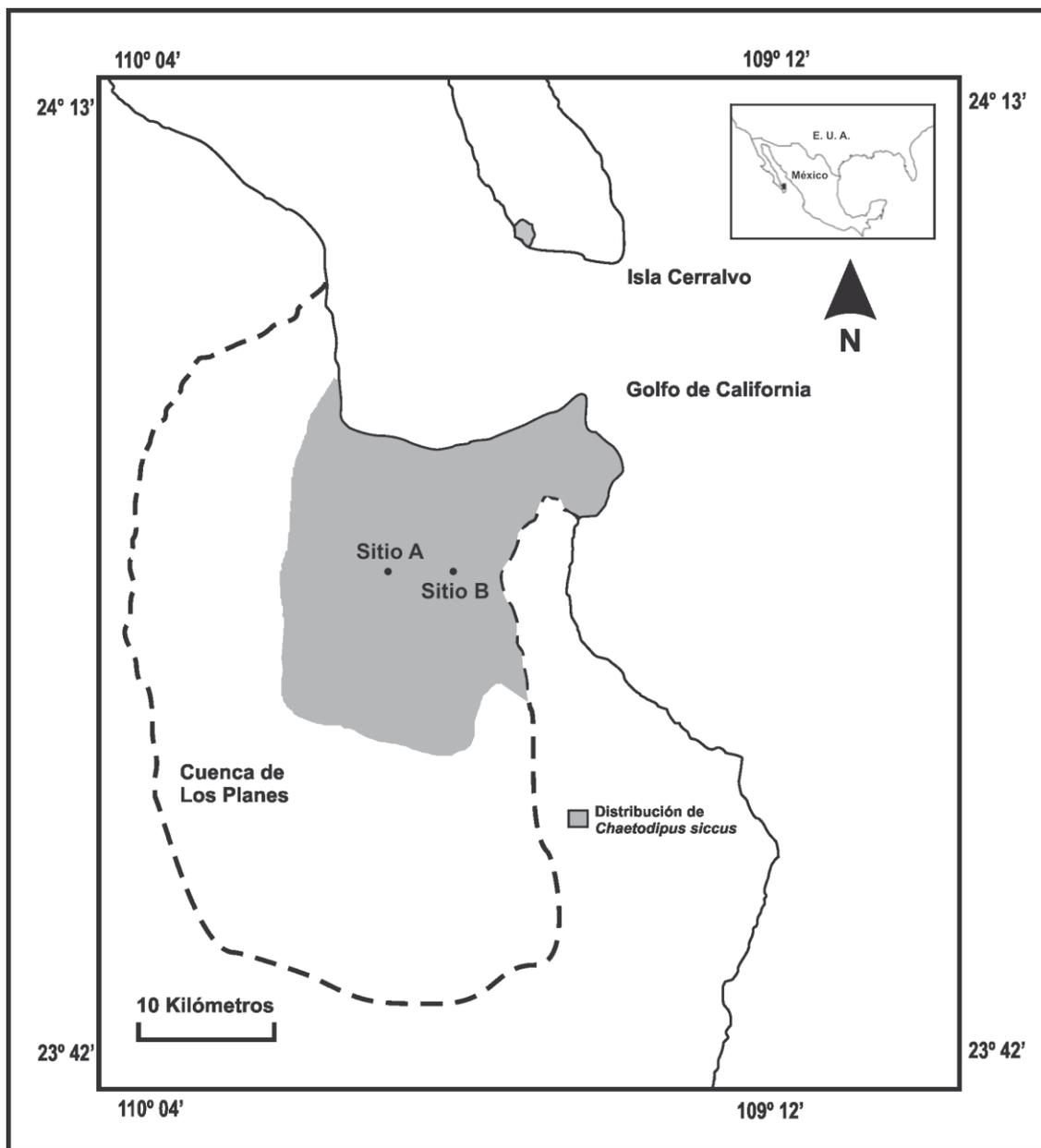


Figura 2. Los roedores (*Chaetodipus siccus*) utilizados en los experimentos fueron colectados en dos sitios diferentes, separados por 5 km, dentro de la cuenca de Los Planes, Baja California Sur, México.

6.3 Procedimientos generales

Una vez efectuadas las capturas de los individuos mediante el uso de trampas para captura de roedores vivos (tipo Sherman), los animales fueron transportados al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), donde fueron mantenidos durante 24 h dentro de las trampas y se les proporcionaron hojuelas de avena. Posteriormente fueron trasladados a cajas sociales donde fueron alojados individualmente.

6.3.1 Alojamiento de los animales

Debido a que el cautiverio y el aislamiento han mostrado incrementar los niveles de agresividad en heterómidos, todos los individuos fueron alojados en cajas sociales (Figura 3) durante los experimentos (Yoerg, 1999; Yoerg y Shier, 2000). Las cajas sociales son de acrílico transparente (20 X 20 X 20 cm) y tienen dos orificios de 1 cm de diámetro, situados en la base de cada caja. Los ratones vecinos tuvieron la oportunidad de intercambio visual, olfativo y auditivo pero interacción táctil limitada. Todo individuo tuvo al mismo compañero como vecino a lo largo de cada experimento. Estas características permitieron a cada ratón establecer familiaridad con su vecino. La familiaridad entre vecinos es un mecanismo que mitiga la agresión y promueve la tolerancia mutua entre individuos (Randall, 1993). Cada caja social contuvo 5 cm de arena absorbente para gato como substrato y un tubo de plástico de 10 cm de largo por 5 cm de diámetro como refugio. Durante los experimentos (1) *Dominancia directa* y (2) *Dominancia a través del tiempo*, los ratones fueron alimentados *ad libitum* con hojuelas de avena y semillas de girasol al ser regresados a su respectiva caja social, al término de cada encuentro. Durante el experimento (3) *Dominancia basada en la defensa del recurso alimenticio*, los ratones fueron alimentados como se describió en el procedimiento experimental respectivo. Las cajas sociales fueron instaladas en una habitación con buena ventilación y luz natural para permitir un fotoperiodo normal.

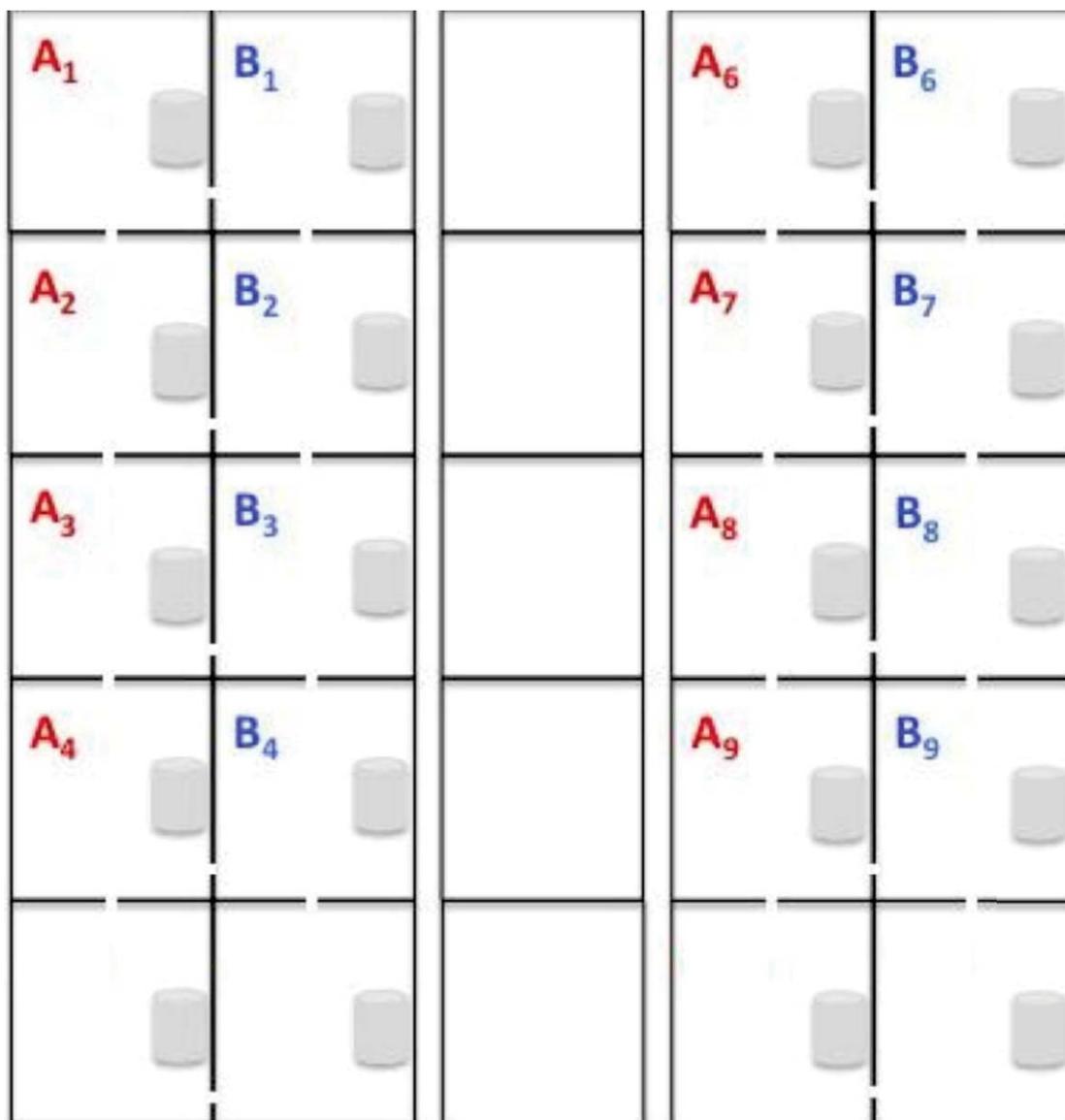


Figura 3. Cajas sociales en las que fueron alojados los individuos durante los experimentos. Las cajas contuvieron arena absorbente para gato como substrato y un tubo de plástico como refugio. Las letras corresponden a los dos sitios de colecta y los subíndices corresponden a cada uno de los diferentes individuos.

6.3.2 Encuentros

Los individuos permanecieron durante 48 h en su respectiva caja social, entre cada experimento etológico. Los encuentros se llevaron al cabo cada tercera noche, dentro de cajas de triplay (62 X 62 X 30 cm) colocadas sobre el suelo. Una partición de madera dividió cada caja en partes iguales, manteniendo a los individuos separados durante 10 min antes de cada encuentro. Durante este periodo, los individuos exploraron el área mientras reconocían la arena del encuentro. Posteriormente se removió la partición y el encuentro empezó, durando 10 min. No se cambió el suelo entre encuentros debido a que el substrato impregnado con el olor de otros ratones, probablemente les es más familiar que el substrato limpio (Shier y Randall, 2007). Los encuentros fueron grabados con cámaras de visión nocturna (960 TVL Bullet Camera, Q-See) para posteriormente analizar los videos e identificar las conductas agonísticas. Las peleas fueron usualmente momentáneas (1-2 s) y nunca resultaron en heridas visibles o muerte. Se marcó a cada ratón en la espalda con tinta indeleble para reconocer a cada uno. Una vez que concluyeron los encuentros de cada noche, los ratones fueron devueltos a su respectiva caja social.

6.3.3 Análisis de datos

Se identificaron los comportamientos agonísticos presentados por los individuos de acuerdo a Shier y Randall (2007). Los valores asignados a los comportamientos agonísticos fueron: 1 (huida), 2 (movimiento), 3 (acercamiento), 4 (revolcón), 5 (olfateo), 6 (persecución), 7 (estocada), 8 (ataque) y 9 (pelea). Los valores bajos reflejan comportamientos sumisos mientras que los valores altos se refieren a comportamientos agresivos. Los valores presentados por cada diada de hembras en cada una de las condiciones de cada experimento fueron sumados para integrar matrices de dominancia. La ocurrencia de cualquier comportamiento agresivo de un individuo seguido de un comportamiento sumiso por parte del otro, permitió resolver la relación dominante-subordinado en cada encuentro de cada

condición (Shier y Randall 2007). Los datos de cada condición expresaron la acción del individuo dominante y la reacción del individuo subordinado, entonces, se obtuvieron datos pareados. Los análisis estadísticos fueron realizados con el software STATISTICA v.8.0 (Wiess, 2007).

7. RESULTADOS

7.1 Estructura genética

Se obtuvieron fragmentos de 650 pb del gen mitocondrial Citocromo *c* oxidasa subunidad I (COI) de 138 de los 153 especímenes utilizados en el estudio con *Cytb* de microestructura de Aguilera-Miller *et al.* (sometido), más dos especímenes no utilizados en dicho estudio. Se identificaron 17 haplotipos ($h = 0.628 \pm 0.039$; $\pi = 0.004 \pm 0.002$) entre 140 especímenes secuenciados. La proporción promedio de transiciones-transversiones para COI fue 6.54, 54 sitios fueron variables (8.29%) y 34 fueron parsimoniosamente informativos (5.22%). Las frecuencias nucleotídicas fueron A = 34.22%; C = 16.54%; G = 23.97%; T = 25.39%. Los valores de F_s de Fu y D de Tajima fueron -2.26 ($P = 0.25$) y -0.96 ($P = 0.17$) respectivamente, pero no fueron estadísticamente significantes.

La red de abarcamiento mínimo de COI representó las relaciones entre los haplotipos, conectados entre sí por un máximo de 18 pasos mutacionales (Figura 4). En las localidades ubicadas en la península, 15 haplotipos estuvieron presentes, de los cuales, seis corresponden a haplotipos únicos (6, 9, 13, 14, 15 y 17), distribuidos en una sola localidad, separados por 10.2 km en promedio. De los haplotipos únicos peninsulares, cinco (6, 9, 13, 14 y 15) coinciden con los de *Cytb* (32, 10, 34, 28 y 30, respectivamente; Figura 5), más un haplotipo único solo para COI (17). En la parte insular se identificaron dos haplotipos únicos (2 y 16). Los haplotipos restantes se presentan en un promedio de 3.5 localidades tanto en el centro como en la periferia de la distribución de *C. siccus*, según Aguilera-Miller *et al.* (sometido).

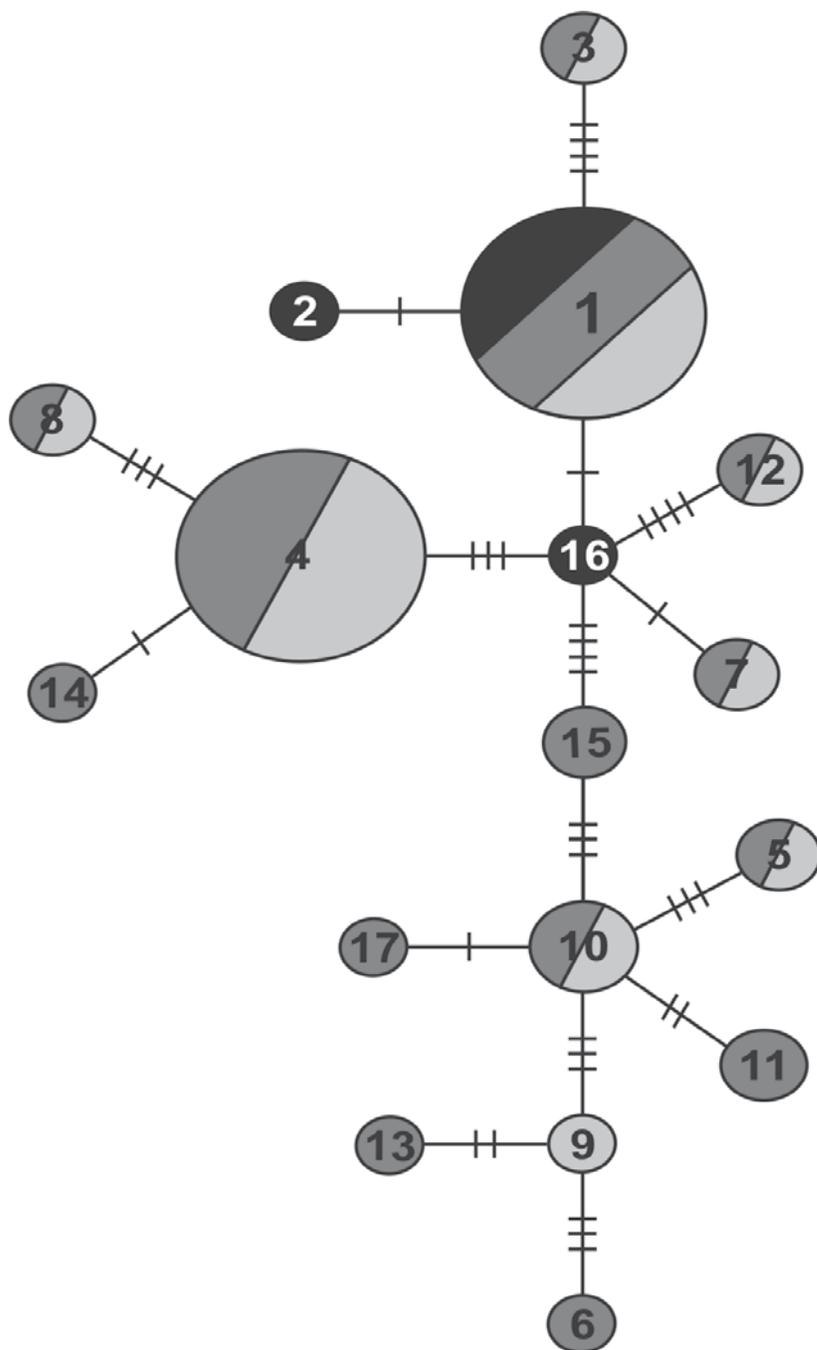


Figura 4. Red de abarcamiento mínimo para 650 pb de COI de *C. siccus* (el color de los círculos indica el área de distribución de cada haplotipo: gris oscuro, centro; gris claro, periferia; negro, Isla Cerralvo). El tamaño de cada círculo indica el número de individuos en cada haplotipo (Aguilera-Miller *et al.*, sometido).

La superposición de los haplotipos de COI y la red de abarcamiento mínimo de *Cytb* muestra la correspondencia entre los dos haplotipos de cada gen (Figura 5). Dos haplotipos de *Cytb* (22 y 51) no presentan contraparte con COI debido a que los dos especímenes que sustentan estos haplotipos no se incluyeron en el análisis de COI. Así mismo, los especímenes que sustentan los haplotipos 16 y 17 de COI no fueron incluidos en el estudio de estructura de Aguilera-Miller *et al.* (sometido).

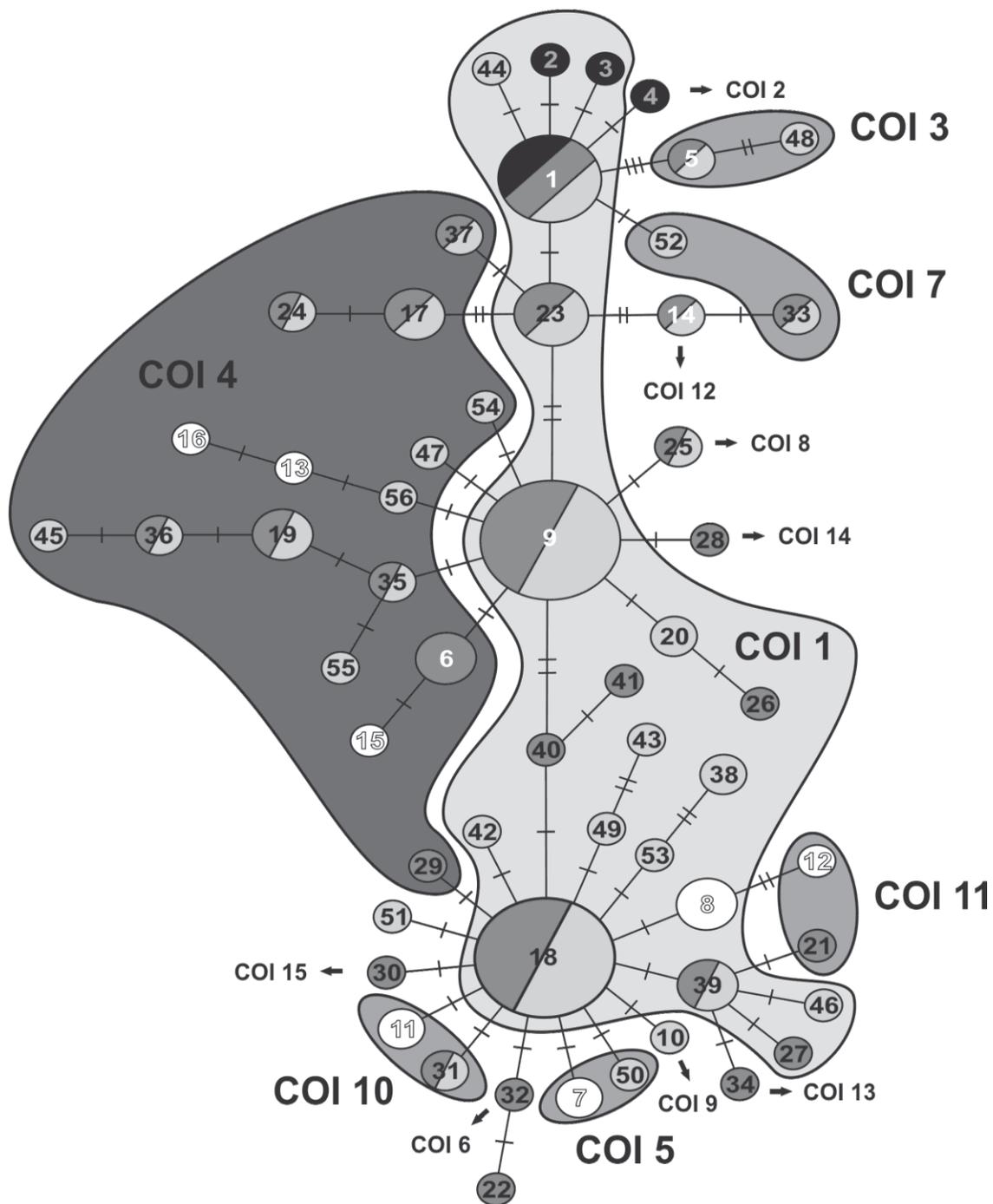


Figura 5. Superposición de los haplotipos de COI con la red de abarcamiento mínimo de *Cytb* para mostrar la correspondencia entre los haplotipos de los dos genes.

7.2 Filopatría

Los datos genéticos de las 16 hembras empleadas en los experimentos de *Dominancia directa* y *Dominancia a través del tiempo* mostraron la presencia de 15 haplotipos de *Cytb*. Esta información sugiere que solo dos hembras comparten el mismo haplotipo. Sin embargo, los dos individuos que comparten haplotipo fueron capturados en sitios separados por 5 km. Esta información indica que individuos colectados en la misma localidad y considerados como del mismo linaje matrilineal no necesariamente comparten haplotipos por lo que no tienen parentesco cercano. Por otro lado, también sugieren la presencia de varios linajes matrilineales y apoyan la existencia de estructura genética en *C. siccus* y la presencia de filopatría entre hembras.

Se utilizó la prueba estadística de Shapiro-Wilk para contrastar la normalidad de los datos obtenidos durante las observaciones del experimento etológico (Shapiro y Wilk, 1965; Tabla I). Se plantea como hipótesis nula que una muestra x_1, \dots, x_n proviene de una población normalmente distribuida. La hipótesis nula se rechazará si el estadístico W es demasiado pequeño.

Tabla I. La prueba de Shapiro-Wilk para distribución normal de los datos de los experimentos 1 y 3 y su correspondiente condición.

Experimento 1			Experimento 3		
<i>Exp. 1a</i>	D	s	<i>Exp. 3a</i>	D	s
N	1195	1195		781	781
W	0.871	0.547		0.765	0.44
P	< 0.001	< 0.001		< 0.001	< 0.001
<hr/> <i>Exp. 1b</i>			<hr/> <i>Exp. 3b</i>		
N	952	952		824	824
W	0.89	0.686		0.831	0.482
P	< 0.001	< 0.001		< 0.001	< 0.001
<hr/> <i>Exp. 1c</i>			<hr/> <i>Exp. 3c</i>		
N	1257	1257		873	873
W	0.807	0.488		0.874	0.51
P	< 0.001	< 0.001		< 0.001	< 0.001
<hr/> <i>Exp. 1d</i>			<hr/> <i>Exp. 3d</i>		
N	997	997		473	473
W	0.892	0.497		0.857	0.403
P	< 0.001	< 0.001		< 0.001	< 0.001

Hembra dominante (D), hembra subordinada (s), número de comportamientos observados durante cada encuentro (N), estadístico de referencia para la prueba de Shapiro-Wilk (W) y significancia estadística (P). Condiciones del experimento 1a: entre dos hembras de la misma localidad; 1b: entre dos hembras de la misma localidad con un proceso de familiarización; 1c: entre dos hembras de diferente localidad; y 1d: entre dos hembras de diferente localidad con un proceso de familiarización. Condiciones del experimento 3a: entre dos hembras en ayuno de 24 horas; 3b: entre dos hembras alimentadas *ad libitum*; 3c: entre dos hembras, la dominante alimentada *ad libitum* y la subordinada en ayuno de 24 horas; 3d: entre dos hembras alimentadas *ad libitum* con un macho presente.

Se compararon las medianas de los valores de agresividad / sumisión de los individuos dominante y subordinado para cada condición por separado mediante la prueba de signos de Wilcoxon (Wilcoxon, 1945). Esta prueba no paramétrica fue necesaria debido a la distribución no normal de los datos.

7.2.1 Experimento de Dominancia directa (Exp. 1)

Fue posible la identificación de dominancia de un individuo sobre otro en todas las condiciones de este experimento. Hubieron diferencias significativas en la dominancia directa entre hembras de la misma localidad (prueba de los signos de Wilcoxon: $Z = 29.177$, $N = 1195$, $P < 0.001$); dominancia directa entre hembras familiarizadas de la misma localidad ($Z = 20.85$, $N = 952$, $P < 0.001$); dominancia directa entre hembras de diferente localidad ($Z = 27.868$, $N = 1257$, $P < 0.001$); y dominancia directa entre hembras familiarizadas de diferente localidad ($Z = 25.976$, $N = 997$, $P < 0.001$) observadas en los encuentros (Tabla 2).

El individuo dominante mostró un intervalo de comportamientos más amplio, a diferencia del individuo subordinado que mostró comportamientos de sumisión más frecuentemente. Esto se atribuye a que la hembra subordinada mostró reacción (valores bajos) para evitar la agresión con más frecuencia que mostrar comportamientos agresivos (Figura 6).

Los comportamientos más frecuentes presentados por el individuo dominante a lo largo de los encuentros fueron persecución (0.435), acercamiento (0.216), estocada (0.091), movimiento (0.084) y revolcón (0.056). Estos comportamientos representaron el 88% de todas las conductas exhibidas por la hembra dominante durante el experimento 1. Los comportamientos mostrados con mayor frecuencia por parte del individuo subordinado a lo largo de los encuentros fueron huida (0.627), movimiento (0.293), acercamiento (0.026), persecución (0.016) y revolcón (0.015). Estas conductas conformaron el 98% de todos los comportamientos mostrados por el individuo subordinado durante el experimento 1.

No se presentó cambio entre las medianas de los valores de comportamiento del individuo dominante a lo largo de las cuatro diferentes condiciones del experimento 1 (mediana = 6; Tabla II). Estos datos pueden sugerir que el proceso de familiarización no surtió efecto en los niveles de agresividad presentados por el individuo dominante.

Tabla II. Prueba de los signos de Wilcoxon de los individuos dominante y subordinado del experimento 1.

<i>Exp. 1</i>	Medianas		Prueba de los signos de Wilcoxon			
	<i>Condición</i>	D	s	Z	N	P
<i>a</i>		6	1	29.177	1195	< 0.001
<i>b</i>		6	2	20.849	952	< 0.001
<i>c</i>		6	1	27.868	1257	< 0.001
<i>d</i>		6	1	25.976	997	< 0.001

Las condiciones del experimento de dominancia directa fueron *1a*: entre dos hembras de la misma localidad; *1b*: entre dos hembras de la misma localidad con un proceso de familiarización; *1c*: entre dos hembras de diferente localidad; y *1d*: entre dos hembras de diferente localidad con un proceso de familiarización. Individuo dominante (D), individuo subordinado (s), estadístico de referencia (Z), número de comportamientos observados durante cada condición (N) y significancia estadística (P).

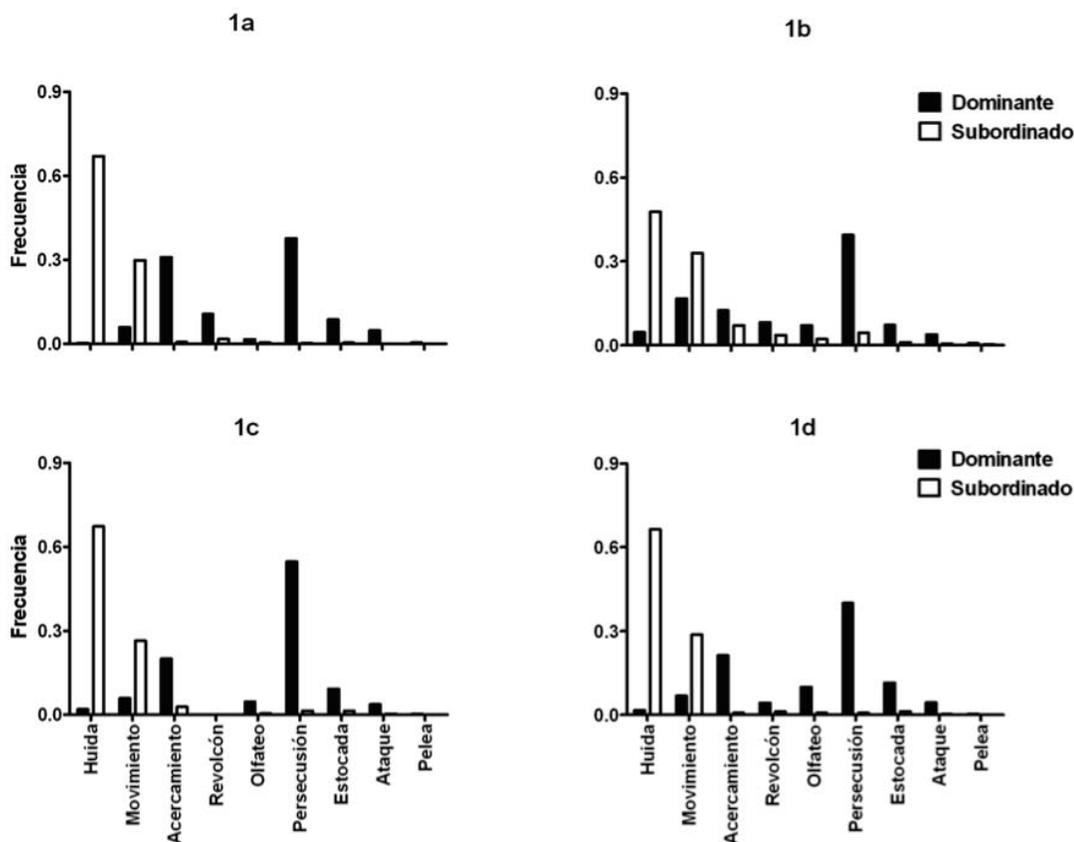


Figura 6. Frecuencia de comportamientos de los individuos dominantes (barras negras) y de los individuos subordinados (barras blancas) presentadas en las condiciones del experimento 1 (a: dominancia directa/misma localidad; b: dominancia con proceso de familiarización/misma localidad; c: dominancia directa/diferente localidad; d: dominancia con proceso de familiarización/diferente localidad).

7.2.2 Experimento de Dominancia a través del tiempo (Exp. 2)

Las hembras establecieron una clara relación dominante–subordinada, la cual permaneció constante a través de los seis encuentros (Figura 7). Hubieron diferencias significativas ($P < 0.001$) entre las medianas de los comportamientos mostrados por los individuos probados: hembras de la misma localidad; hembras de la misma localidad con proceso de familiarización; hembras de diferente localidad; y hembras de diferente localidad con un proceso de familiarización.

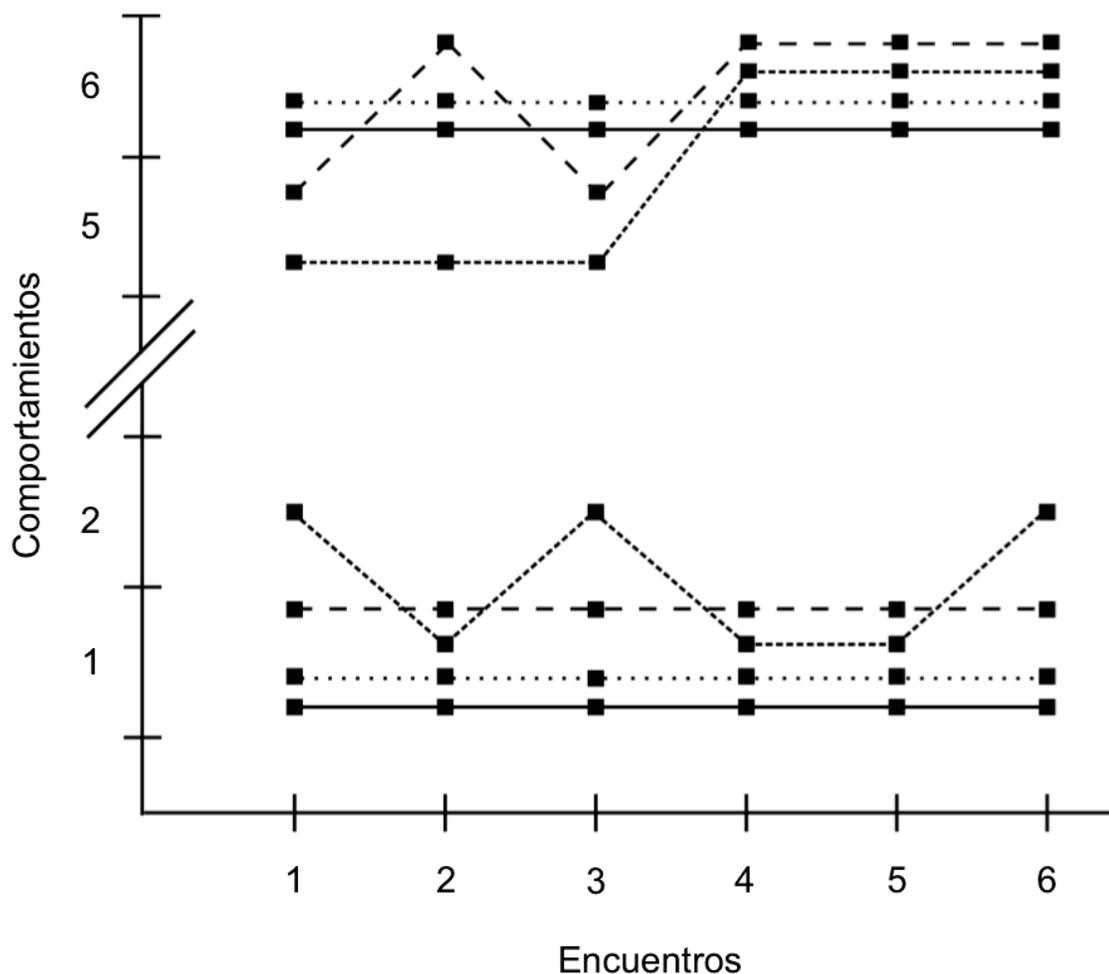


Figura 7. Las medianas de los valores de comportamiento del experimento de dominancia a través del tiempo (seis encuentros) entre hembras de la misma localidad (línea continua), entre hembras de la misma localidad con proceso de familiarización (línea punteada), entre hembras de diferente localidad (línea de guiones largos) y entre hembras de diferente localidad con proceso de familiarización (línea de guiones cortos). Las diferencias entre las medianas fueron significativas ($P < 0.001$).

7.2.3 Experimento de Dominancia basada en la defensa del recurso alimenticio (Exp. 3)

La dominancia de un individuo sobre otro fue observada en todas las condiciones del tercer experimento. Hubieron diferencias sustanciales en: la dominancia entre dos hembras en ayuno de 24 horas (prueba de los signos de Wilcoxon: $Z = 23.263$, $N = 781$, $P < 0.001$); dominancia entre dos hembras alimentadas *ad libitum* ($Z = 21.828$, $N = 824$, $P < 0.001$); dominancia entre dos hembras, la dominante alimentada *ad libitum* y la subordinada en ayuno de 24 horas ($Z = 18.053$, $N = 873$, $P < 0.001$); y dominancia entre dos hembras alimentadas *ad libitum*, con la presencia de un macho ($Z = 17.079$, $N = 473$, $P < 0.001$), observadas en los encuentros (Tabla III). Así como en el experimento 1, el individuo dominante mostró un intervalo más amplio de conductas que el individuo subordinado, el cual expuso comportamientos sumisos con más frecuencia (Figura 8).

Los comportamientos más frecuentes presentados por el individuo dominante a lo largo de los encuentros fueron persecución (0.346), acercamiento (0.344), ataque (0.148), movimiento (0.065) y estocada (0.044). Estos comportamientos representaron el 95% de todas las conductas exhibidas por la hembra dominante en el experimento 3. Los comportamientos mostrados con mayor frecuencia por parte del individuo subordinado a lo largo de los encuentros fueron movimiento (0.522), huida (0.388), acercamiento (0.046), ataque (0.017) y persecución (0.011). Estos comportamientos conformaron el 98% de todos los comportamientos presentados por el individuo subordinado durante el experimento 3.

En la condición donde las dos hembras se enfrentaron estando en ayuno de 24 horas (condición *a*, diferencia de medianas = 1), el individuo dominante redujo sus niveles de agresividad con respecto a las mediana presentada a lo largo de las demás condiciones (*b*, *c* y *d*) de este experimento (Tabla III). A pesar del incremento en la mediana de los comportamientos presentado por la hembra subordinada en las condiciones *a* y *c* de este experimento, existió una diferencia

estadística significativa ($P < 0.001$) entre las conductas de los dos individuos en todas las condiciones del experimento. Ambas hembras presentaron agresión hacia el macho, el cual se vio limitado a evitar la agresión de ambas hembras, presentando valores de sumisión, relacionados con la huida y el movimiento.

Tabla III. Prueba de los signos de Wilcoxon entre los individuos dominante y subordinado del experimento 3.

<i>Exp. 3</i>	Medianas		Prueba de los signos de Wilcoxon		
	<i>D</i>	<i>s</i>	<i>Z</i>	<i>N</i>	<i>P</i>
<i>a</i>	3	2	23.263	781	< 0.001
<i>b</i>	6	1	21.828	824	< 0.001
<i>c</i>	6	2	18.053	873	< 0.001
<i>d</i>	6	1	17.079	473	< 0.001

Las condiciones de dominancia entre hembras basada en la defensa del recurso alimenticio (*3a*: entre dos hembras en ayuno de 24 horas; *3b*: entre dos hembras alimentadas *ad libitum*; *3c*: entre dos hembras, la dominante alimentada *ad libitum* y la subordinada en ayuno de 24 horas; *3d*: entre dos hembras alimentadas *ad libitum* con un macho presente); individuo dominante (*D*), individuo subordinado (*s*), estadístico de referencia (*Z*), número de comportamientos observados durante cada condición (*N*) y significancia estadística (*P*).

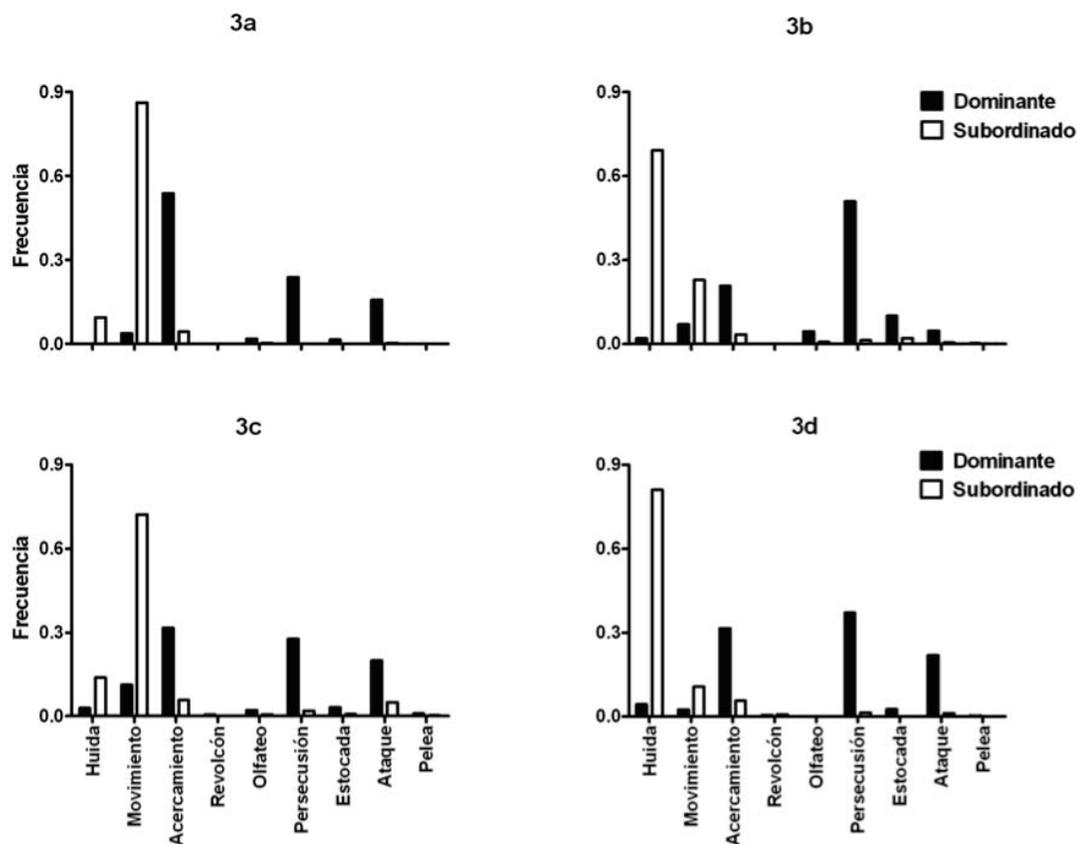


Figura 8. Frecuencia de comportamientos de los individuos dominantes (barras negras) y de los individuos subordinados (barras blancas) presentadas en las condiciones del experimento 3a) hembras en ayuno de 24 horas; b) hembras alimentadas *ad libitum*; c) hembra dominante alimentada *ad libitum*/hembra subordinada en ayuno de 24 horas; d) hembras alimentadas *ad libitum* con un macho presente.

8. DISCUSIÓN

8.1 Estructura genética

La estructura genética se produce cuando las subpoblaciones están al menos parcialmente aisladas unas de otras, por lo general por efectos geográficos (Wright, 1965, 1969; Dubuc-Messier *et al.*, 2012). No obstante, la estructura también se relaciona estrechamente con procesos evolutivos primarios y con aspectos sociales del comportamiento como la especiación, la dispersión, estrategias de crianza y filopatría (Hamilton, 1964; Wright, 1965; Wilson, 1975; Storz, 1999; Ross, 2001). Se considera que los sistemas sociales y la estructura genética tienen una relación dinámica (Kappeler y van Schaik, 2002), debido a que las asociaciones entre individuos pueden contribuir en la diferenciación genética a nivel local y al mismo tiempo, diferenciar estructuralmente a la población (Wang *et al.*, 2011).

La presencia de filopatría en hembras se debe principalmente al conjunto de variables de naturaleza biológica, a las restricciones ecológicas presentes en el ambiente y a los beneficios que trae consigo la propia filopatría (Solomon, 2003). Por consiguiente, cuando ésta se observa en las poblaciones naturales, la agregación de individuos (hembras) cercanamente emparentados es común. La asociación entre hembras promueve la cooperación, la coparticipación de recursos y la herencia de territorios (Stacey y Ligon, 1987, 1991; van Staaden *et al.*, 1996; Solomon, 2003), entre otras ventajas. El hecho de que existan este tipo de relaciones entre los individuos no supone el libre acceso a recursos o territorios. La sobrevivencia en los ambientes áridos es difícil ya que la distribución de los recursos es extremadamente irregular. Es por esto que las jerarquías entre individuos resultan esenciales para el sano mantenimiento de las relaciones sociales (Rowell, 1974; Kaufmann, 1983).

Las conductas agonísticas son el medio por el cual un individuo mantiene su jerarquía ante otros, definiendo su acceso preferencial a los recursos

(Kutsukake, 2009). En el caso de las hembras de *C. siccus*, su naturaleza extremadamente agresiva así como un comportamiento evidentemente territorial ha dado como resultado la segregación de linajes matrilineales. Esta segregación se comprobó con la identificación de los 17 haplotipos de COI, de los cuales, ocho (47%) corresponden a haplotipos únicos con una pequeña separación geográfica entre ellos (10.2 km). Así mismo, este mismo patrón se identificó en el estudio de estructura genética de *C. siccus* (Aguilera–Miller *et al.*, sometido), donde 56 haplotipos de *Cytb* fueron identificados, de los cuales 31 (55.3%) resultaron haplotipos únicos distribuidos en el área de distribución peninsular de la especie, con una separación geográfica insignificante entre ellos de 1.7 km.

La diversidad genética en distancias geográficas cortas ha sido estudiada intensamente en varias poblaciones de mamíferos (ratón doméstico: Selander, 1970; tuza: Patton y Feder, 1981; chacal: Wayne *et al.*, 1990; borrego cimarrón: Boyce *et al.*, 1999; bonobo: Gerloff *et al.*, 1999; rata canguro: Busch *et al.*, 2009) pero destaca el caso del lémur ratón gris (*Microcebus murinus*; Wimmer *et al.*, 2002). En este pequeño mamífero se detectó una inusual diversidad de 13 haplotipos mitocondriales (D-loop) en 9 ha y a partir de 85 individuos. En dicho estudio se argumenta que tal patrón de diversidad haplotídica es resultado de un carácter filopátrico entre las hembras de la especie, así como un flujo genético restringido entre áreas. Otro caso destacable es el de la rata *Neotoma micropus* (Méndez-Harclerode *et al.*, 2005). En una población de dicho roedor fue posible identificar la presencia de 42 haplotipos mitocondriales (D-loop) en 40 km² a partir de 114 individuos, argumentándose que el patrón genético observado se debe al flujo genético limitado entre sitios separados por 2 y 5 km. Es posible que este rasgo genético se extienda a varias especies animales y no solo de vertebrados. Patrones genéticos de diferenciación a escala local han sido identificados en invertebrados (Hymenoptera) con especial énfasis en linajes mitocondriales (COI y COII, Foitzik y Herbers, 2001; *Cytb*, Ross *et al.*, 1997), donde núcleos de hembras socialmente bien organizadas, son la base que conforman a estas especies eusociales. Es por esto que es posible que las características genéticas descritas

en *C. siccus* correspondan a un fenómeno distribuido en varios grupos de animales y no solo de mamíferos.

Las diferencias sexuales de los individuos que se dispersan afectan directamente la estructura genética de las poblaciones (Chesser *et al.*, 1993). Por consiguiente, los machos que se dispersan son los potenciales responsables del flujo genético, con lo que se incrementará la homogeneidad (Dixon, 2011). Las hembras filopátricas serán las promotoras de discontinuidades genéticas en las poblaciones y de la retención de los lazos sociales entre hembras emparentadas, lo que resultará en un sistema matrilineal y matrifocal (Davis, 1984). Estas discontinuidades se observan claramente en la distribución extremadamente localizada de los diferentes linajes matrilineales de *C. siccus*. Entre hembras de la ardilla de Richardson (*Spermophilus richardsonii*; van Staaden *et al.*, 1994, 1996), se ha identificado un carácter filopátrico que resulta en una distribución geográfica muy localizada y no al azar de linajes matrilineales, en la cual individuos estrechamente emparentados se encuentran espacialmente cerca unos de otros. Hembras vecinas tienden a estar más relacionadas que lo esperado por el azar, no solo en toda la población, sino también al interior de cada linaje matrilineal.

Los extremos comportamientos agonísticos identificados entre hembras de *C. siccus* y discutidos más adelante, sugieren la presencia de extrema agresividad, incluso entre hembras colectadas en el mismo sitio y consideradas como del mismo linaje matrilineal. La corroboración de dichos linajes propuso lo contrario, ya que se identificaron 15 haplotipos de *Cytb* diferentes, de los cuales ocho fueron registrados en un mismo sitio de colecta. Estos hallazgos apoyan la existencia de estructura genética y la poca tolerancia entre individuos, incluso entre aquellos con un supuesto parentesco cercano, lo que suscita la presencia de áreas de influencia bien delimitadas y dominadas o controladas a lo largo del tiempo por el mismo linaje matrilineal. Resultados similares se observan en el estudio de *S. richardsonii* (van Staaden *et al.*, 1994, 1996) donde se identificó una mayor superposición de territorios de hembras estrechamente emparentadas. Por otro lado no se identificó cooperación o coparticipación de recursos y cada hembra

adulta conserva una zona núcleo y madrigueras natales separadas (Michener, 1983; Innes *et al.*, 2012). Esta clase de comportamientos resultan en una sociedad basada en pequeños grupos filopátricos que producen discontinuidades genéticas discretas (van Staaden *et al.*, 1994), como los patrones matrilineales presentados por *C. siccus*.

La combinación de los resultados obtenidos en el presente trabajo con lo propuesto en los estudios anteriormente mencionados, permiten corroborar la presencia de estructura genética en linajes matrilineales, fenómeno que pueda tener su origen en el comportamiento territorial a partir de conductas extremadamente agresivas entre hembras de *C. siccus*. El conjunto de todos estos rasgos es una firma común de la presencia de filopatría en hembras.

8.2 Filopatría

Se examinó el papel desempeñado por la dominancia entre diadas de individuos para conocer si el comportamiento agresivo entre hembras de heterómidos tiene un efecto en la estructuración genética al interior de la población de *C. siccus*. Los análisis llevados a cabo permitieron identificar una relación dominante–subordinado la cual permanece constante bajo diferentes condiciones. Esta relación fue independiente de la localidad de colecta entre hembras sin parentesco cercano. También, la asociación dominante–subordinado permaneció constante incluso con un proceso de familiarización entre hembras. La continua coexistencia y el proceso de conocerse un individuo con otro durante su estadía en las cajas sociales, no parece haber provocado un cambio en la dominancia ni en la agresión o sumisión de las hembras. Los ratones establecieron una jerarquía de dominancia a partir de comportamientos altamente agresivos, inclusive después de la familiarización. Los niveles de agresividad extremadamente altos entre hembras de *C. siccus* pueden estar relacionados a un comportamiento altamente territorial, rasgo heredado que permite la formación de núcleos familiares, relacionados con la presencia de estructura genética. Sin

embargo, los individuos capturados en una misma localidad, no pertenecieron al mismo linaje matrilineal. Los resultados apoyan la existencia de estructura genética en áreas geográficas pequeñas y la presencia de filopatría entre hembras altamente territoriales. Los ratones experimentaron las condiciones de cautiverio durante las pruebas, factor que pudo haber incrementado los niveles de conductas agonísticas. Independientemente, los heterómidos pequeños como *Chaetodipus* presentan altos índices de comportamientos agresivos (Eisenberg, 1963).

La familiarización parece disminuir los niveles de agresividad entre heterómidos (Shier y Randall, 2007). Esto se debe posiblemente a que un individuo reconoce su jerarquía frente al individuo dominante, que se refuerza durante el proceso de familiarización mientras el dominante permite ciertas conductas al individuo subordinado. Sin embargo, el individuo dominante impuso constantemente su jerarquía mediante conductas agonísticas y exhibió un intervalo mayor de comportamientos que el subordinado. La hembra dominante siempre impuso su jerarquía sobre otra subordinada por medio de conductas agonísticas.

La familiarización entre individuos de la misma localidad pareció tener una ligera influencia en ambos individuos, en comparación con los individuos que no siguieron el proceso de familiarización. La hembra subordinada aumentó su confianza mostrando un intervalo más amplio de comportamientos mientras la dominante mantuvo su jerarquía, no obstante, las diferencias significativas entre los comportamientos de ambas, se mantuvieron. Para hembras de diferente localidad con proceso de familiarización, el individuo subordinado presentó un intervalo constante de comportamientos mientras que el dominante no disminuyó la agresión y conservó su jerarquía sin cambio, en relación con las conductas presentadas por hembras sin familiarización. Estos datos, en conjunto, sugieren que la familiarización no influye en los niveles de agresividad presentados por los individuos dominantes.

Durante la confrontación de hembras en ayuno de 24 horas, la respuesta más común del individuo dominante correspondió exactamente a la mediana de

los comportamientos mostrados por éste, con lo que se propone que la agresión fue el comportamiento más consistente durante la experimentación. El individuo dominante se enfocó en obtener el recurso alimenticio y se aproximó al subordinado sin mostrar mucha agresión. Esta considerable disminución de agresividad por parte de la hembra dominante se puede asociar a la necesidad primaria de alimentarse y defender, al mismo tiempo, el recurso alimenticio. En comparación, la hembra subordinada circundó continuamente el área alrededor del alimento e intentó hacerse con éste, mientras evitó a toda costa la agresión de la dominante. De este modo, la hembra subordinada mostró un intervalo mayor de comportamientos debido a que la necesidad de alimento la forzó a tomar el riesgo y actuar agresivamente en ciertas situaciones. En contraste, el individuo dominante presentó menos conductas agresivas, pero mantuvo el control del alimento, sin comprometer su jerarquía.

Cuando se enfrentaron las hembras alimentada *ad libitum*, la hembra dominante persiguió a la subordinada que huyó reiteradamente. Así, la dominancia vía comportamientos agonísticos parece ser un rasgo común entre hembras de *C. siccus*. La dominancia entre diadas de hembras es una característica que puede cambiar en proporción debido a variables adicionales en el hábitat, pero la existencia de una jerarquía de dominancia será un patrón presente permanentemente entre dos individuos. Cuando se evaluaron los enfrentamientos entre una hembra dominante alimentada *ad libitum* y otra subordinada en ayuno de 24 horas, esta última nunca pudo acceder al alimento, lo que sugiere que la dominancia y el control de ciertas áreas de influencia por parte de un individuo, son un rasgo que forma parte de la biología de estos ratones.

Durante los encuentros ente hembras alimentadas *ad libitum* con la presencia de un macho, la hembra dominante, invariablemente presentó el valor estándar de comportamiento agonístico al cual se ha hecho referencia. La hembra subordinada presentó un mínimo de agresividad. Ambas hembras presentaron agresión contra el macho, lo que puede implicar que la presencia de otro individuo

representa una amenaza adicional, no solo para la hembra dominante sino también para la subordinada.

Experimentos similares a los conducidos en este trabajo, se han empleado para estudiar comportamientos de dominancia y agresión intraespecíficos en heterómidos (e.g. Bleich y Price, 1995; Shier y Randall, 2007) y en múridos como *Microtus ochrogaster* (Harper y Batzli, 1997). En un estudio de reconocimiento de vecinos llevado a cabo *in situ* con la rata canguro *Dipodomys merriami*, se registraron niveles bajos de agresión entre individuos (Randall, 1989). Pocos o ningunos comportamientos agonísticos entre hembras de *D. merriami* se han reportado durante encuentros de laboratorio (Newmark y Jenkins, 2000). Sin embargo, no hay estudios que mencionen la presencia de jerarquías de dominancia entre los individuos pertenecientes a este género. Además, el cautiverio es un promotor general de agresividad entre heterómidos (Eisenberg, 1963; Eisenberg y Isaac, 1963; Yoerg, 1999; Yoerg y Shier, 2000). Por lo tanto, la presencia de altos niveles de agresividad entre hembras de *C. siccus* parece ser un rasgo biológico de la especie.

Estos resultados son comparables con las conclusiones de Shier y Randall (2007), quienes reportaron que durante la primera interacción, los niveles de comportamientos agonísticos entre individuos fueron relativamente altos mientras que las conductas sumisas fueron bajas. Después de un proceso de familiarización entre diadas de ratones, las conductas agonísticas disminuyeron, permitiendo una relación no agonística entre diadas.

De acuerdo a las diferencias entre comportamientos agonísticos entre un macho y una hembra de *D. merriami*, el primero dominó a la segunda (Newmark y Jenkins, 2000). En contraste, tanto hembras dominantes como subordinadas de *C. siccus* exhibieron intensos comportamientos agonísticos hacia el macho. Estas observaciones refuerzan la idea de una naturaleza extremadamente agresiva de las hembras de la especie. La dominancia basada en altos niveles de agresividad, parece ser común entre hembras de *Chaetodipus*. En el estudio de Eisenberg (1963) se describió la presencia agresividad en heterómidos de los géneros

Dipodomys, *Perognathus* y *Liomys*. El proceso de familiarización no mostró una reducción significativa de conductas agonísticas entre diadas de hembras. Por otro lado, Shier y Randall (2007) reportaron que después de un proceso de familiarización entre individuos, se redujo considerablemente la agresión entre ellos. En relación con *Dipodomys*, algunos comportamientos agresivos han sido descritos (Shier y Randall, 2007) como parte de la biología de los heterómidos.

Comportamientos altamente agresivos se presentaron entre hembras de linajes maternos diferentes, incluso después de un proceso de familiarización. Los individuos mostraron una relación dominante–subordinado que permaneció constante a través del tiempo y durante la defensa del recurso alimenticio. Estos comportamientos sugieren que el establecimiento de dominancia entre individuos puede derivar en niveles bajos de flujo genético entre áreas geográficas y la falta de panmixia. Estos elementos se reflejan en la estructuración genética de linajes matrilineales.

9. CONCLUSIONES

- La estructura genética observada es un patrón generalizado de los linajes matrilineales del roedor *Chaetodipus siccus*, especie filopátrica y endémica del sur de la península de Baja California.
- El experimento etológico de *Dominancia directa* permitió identificar una relación hembra dominante-subordinada a partir de niveles significativos de agresividad; la agresividad no se vio influenciada por el sitio de captura de las hembras, ni disminuyó después del proceso de familiarización.
- El experimento de *Dominancia a través del tiempo* permitió identificar que la relación hembra dominante-subordinada y los niveles de agresividad permanecieron constantes bajo las diversas condiciones experimentales hasta el final.
- Se observó el establecimiento de jerarquías de dominancia y territorialidad entre diadas de hembras, a partir de niveles significativos de agresividad.
- El análisis del experimento etológico de *Dominancia basada en la defensa del recurso alimenticio* sugiere que el alimento es un recurso crítico entre heterómidos desérticos, el cual se defiende mediante agresividad significativa y que las hembras presentan agresión hacia machos conespecíficos.

- Este estudio apoya la presencia de linajes matrilineales delimitados geográficamente y promovidos por el comportamiento extremadamente agresivo y territorial de las hembras de *Chaetodipus siccus*, comportamiento que posiblemente esté contribuyendo a restringir la panmixia en la población.
- Con las conclusiones mencionadas previamente, se acepta la hipótesis de que la panmixia puede verse limitada debido a rasgos de comportamiento en los individuos. Las especies filopátricas que presentan territorialidad mediante comportamientos agonísticos, pueden incidir en la segregación espacial de linajes matrilineales, dando como resultado la estructuración al interior de la población.

10. LITERATURA CITADA

- Allred, F.M., D.E. Beck. 1963. Range of movement and dispersal of dome rodents at the Nevada Atomic Test Site. *J Mammal* 25:403–404.
- Álvarez-Castañeda, S.T. E. Rios. 2011. Revision of *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae). *Zool J Linn Soc* 161:213–228.
- Avise, J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman and Hall, New York. 464p.
- Avise, J.C. 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Bleich, V.C., M.V. Price. 1995. Aggressive Behavior of *Dipodomys stephensi*, and *Dipodomys agilis*, a Sympatric Congener. *J Mammal* 76:646–651.
- Bohonak, A. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *Q Rev Biol* 74:21–45.
- Bossart, J.L., D.P. Prowell. 1998. Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions. *Trends Ecol Evol* 13:202–206.
- Boyce, W., R. Ramey, T. Rodwell, E. Rubin, R. Singer. 1999. Population subdivision among desert bighorn sheep (*Ovis Canadensis*) ewes revealed by mitochondrial DNA analysis. *Mol Ecol* 8:99–106.
- Brown, J.L. 1974. Alternate routes to sociality in jays—with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. *Am Zool* 14:63–80.
- Brown, J.H., B.A. Harney. 1993. Population and community ecology of heteromyid rodents in temperate habitats. En: Genoways, H.H., J.H. Brown (eds.). *Biology of the Heteromyidae*. American Society of Mammalogists, Provo, Utah. 618–651p.
- Busch, J.D., P.M. Waser, J.A. DeWoody. 2009. The influence of density and sex on patterns of fine-scale genetic structure. *Evolution* 63:2302–2314.

- Chepko-Sade, B.D., D.S. Sade. 1979. Patterns of group splitting within matrilineal kinship groups. *Behav Ecol Sociobiol* 5:67–86.
- Chesser, R.K. 1983. Genetic variability within and among populations of the black-tailed prairie dog. *Evolution* 37:320–331.
- Chesser, R.K., O.E. Rhodes, Jr., D.W. Sugg, A. Schnabel. 1993. Effective sizes for subdivided populations. *Genetics* 135:1221–1232.
- Clobert, J., J.D. Nichols, E. Danchin, A. Dhondt. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, New York. 452p.
- Clutton-Brock, T.H. 1989. Mammalian mating systems. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 236:339–372.
- Cooper, L.D., J.A. Randall. 2007. Seasonal changes in the home ranges of the giant kangaroo rat (*Dipodomys ingens*): a study of flexible social structure. *J Mammal* 88:1000–1008.
- Cutrer, A.P., E.A. Lacey, C. Busch. 2005. Genetic structure in a solitary rodent (*Ctenomys talarum*): implications for kinship and dispersal. *Mol Ecol* 14:2511–2523.
- Davis, L.S. 1984. Behavioral interactions of Richardson's ground squirrels: asymmetries based on kinship. En: Murie, J.O., G.R. Michener (eds.). *Biology of ground-dwelling squirrels: annual cycles, behavioral ecology, and sociality*. University of Nebraska Press, Lincoln. 459p.
- Dixon, M.D. 2011. Population genetic structure and natal philopatry in the widespread North American bat *Myotis lucifugus*. *J Mammal* 92:1343–1351.
- Dobson, F.S. 1998. Social structure and gene dynamics in mammals. *J Mammal* 79:667–670.
- Doebeli, M., U. Dieckmann. 2003. Speciation along environmental gradients. *Nature* 421:259–264.
- Dubuc-Messier, G., D. Garant, P. Bergeron, D. Réale. 2012. Environmental conditions affect spatial genetics structures and dispersal patterns in a solitary rodent. *Molecular Ecology* 21:5363–5373.

- Ebensperger, L.A. 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta Theriol* 46:144–155.
- Ebensperger, L.A. 2003. Restricciones fisiológicas y evolución de la sociabilidad en roedores. En: Bozinovic, F. (ed.). *Fisiología Ecológica y Evolutiva. Teorías y casos de estudios en animales*. Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 463–480p.
- Eisenberg, J.F. 1963. The behavior of heteromyid rodents. *University of California Publications in Zoology* 69:1–100.
- Emlen, S.T. 1982. The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *Am Nat* 119:29–39.
- Excoffier, L., G. Laval, S. Schneider. 2005. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol Bioinform Online* 1:47–50.
- Faulkes, C.G., N.C. Bennet. 2007. African mole-rats social and ecological diversity. En: Wolff J.O., P.W. Sherman (eds.). *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*, Chicago University Press, Illinois. 427–437p.
- Fernando, P., R. Lande. 2000. Molecular genetic and behavioral analysis of social organization in the Asian elephant (*Elephas maximus*). *Behav Ecol Sociobiol* 48:84–91.
- Foitzik, S., J.M. Herbers. 2001. Colony structure of a slavemaking ant. I. Intracolony relatedness worker production, and polydomy. *Evolution* 55:307–315.
- Fredsted, T., C. Pertoldi, J.M. Olesen, M. Eberle, P.M. Kappeler. 2004. Microgeographic heterogeneity in spatial distribution and mtDNA variability of grey mouse lemurs (*Microcebus murinus*, Primates: Cheirogaleidae). *Behav Ecol Sociobiol* 56:393–403.
- Genoways, H.H., J.H. Brown. 1993. *Biology of the Heteromyidae*. Special Publications 10. The American Society of Mammalogists. Provo, Utah. 719p.

- Gerloff, U., B. Hartung, B. Fruth, G. Hohman, D. Tautz. 1999. Intracommunity relationships, dispersal pattern and paternity success in a wild living community of bonobos (*Pan pansicus*) determined from DNA analysis of faecal samples. *Proc R Soc Lond Ser B* 266:1189–1195.
- Girman, D., M. Mills, E. Geffen, R. Wayne. 1997. A molecular genetic analysis of social structure, dispersal, and interpack relationships on the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Behav Ecol Sociobiol* 40:187–198.
- Gold, J.R., L.R. Richardson, T.F. Turner. 1999. Temporal stability and spatial divergence of mitochondrial DNA Haplotipo frequencies in red drum (*Sciaenops ocellatus*) from coastal regions of the western Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Mar Biol* 133:593–602.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav* 28:1140–1162.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behavior. *J theor Biol* 7:1–16.
- Harper, S.J., G.O. Batzil. 1996. Monitoring use of runways by voles with passive integrated transponders. *J Mammal* 77:364–369.
- Hedrick, P. 2001. Conservation genetics: where are we now? *Trends Ecol Evol* 16:629–636.
- Holekamp, K.E., J.E. Smith, C.C. Strelloff, R.C. Van Horn, H.E. Watts. 2012. Society, demography and genetic structure in the spotted hyena. *Mol Ecol* 21:613–632.
- Hoogland, J.L. 1995. *The Black-tailed Prairie Dog: Social Life of a Burrowing Mammal*. Chicago University Press. Chicago, Illinois. 456p.
- Innes, R.J., M.B. McEachern, D.H. Van Vuren, J.M. Eadie, D.A. Kelt, M.L. Johnson. 2012. Genetic relatedness and spatial associations of dusky-footed woodrats (*Neotoma fuscipes*). *J Mammal* 93:439–446.
- Ishibashi, Y., T. Saitoh, S. Abe, M.C. Yoshida. 1997. Sex-related spatial kin structure in a spring population of grey-sided voles *Clethrionomys rufocanus*

- as revealed by mitochondrial and microsatellite DNA analyses. *Mol Ecol* 6:63–71.
- Ivanova, N.V., C. Grainger. 2007. COI Amplification Protocols. Canadian Centre for DNA Barcoding.
- Jarvis, J.U.M. M.J. O’Riain, N.C. Bennett, P.W. Sherman. 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *Trends Ecol Evol* 9:47–51.
- Johannesen, E., J. Brudevoll, M. Jenstad, L. Korslund, S. Kristoffersen. 2002. Behavioural dominance of grey-sided voles over bank voles in dyadic encounters. *Ann Zool Fenn* 39:43–47.
- Jones, W.T. 1986. Survivorship in philopatric and dispersing kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *Ecology* 67:202–207.
- Jones, W.T. 1989. Dispersal distance and the range of nightly movements in Merriam’s kangaroo rats. *J Mammal* 70:27–34.
- Kappeler, P.M., C.P. van Schaik. 2002. Evolution of primate social systems. *Int J Primatol* 23:707–740.
- Kappeler, P.M. B. Wimmer, D. Zinner, D. Tautz. 2002. The hidden matrilineal structure of a solitary lemur: implications for primate social evolution. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 269:1755–1763.
- Kaufmann, J.H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews* 58:1–20.
- Kleiman, D.G. 1977. Monogamy in mammals. *Q Rev Biol* 52:39–69.
- Koenig, W.D., F.A. Pitelka. 1981. Ecological factors and kin selection in the evolution of cooperative breeding in birds. En: *Natural selection and social behavior*. Alexander, R.D., D.W. Tinkle (eds.). Chiron Press Inc, New York. 261–280p.
- Koenig, W.D., F.A. Pitelka, W.J. Carmen, R.L. Mumme, M.T. Stanback. 1992. The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Q Rev Biol* 67:111–150.

- Kokko, H., R.A. Johnstone. 1999. Social queuing in animal societies: a dynamic model of reproductive skew. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 266:571–578.
- Kokko, H., P. Lundberg. 2001. Dispersal, migration and offspring retention in saturated habitats. *Am Nat* 157:188–202.
- Krause, J., G.D. Ruxton. 2002. *Living in groups*. Oxford: Oxford University Press.
- Kutsukake, N. 2009. Complexity, dynamics and diversity of sociality in group-living mammals. *Ecol Res* 24:521–531.
- Lacey, E.A., L.A. Ebensperger. 2007. Social structure in octodontid and ctenomyid rodents. En: Wolff, J.O., P.W. Sherman (eds.). *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. Chicago University Press Chicago, Illinois. 403–415p.
- Lawson Handley, L.J., N. Perrin. 2007. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Mol Ecol* 16:1559–1578.
- Leaver, L.A., M. Daly. 2001. Food caching and differential cache pilferage: a field study of coexistence of sympatric kangaroo rats and pocket mice. *Oecologia* 128:577–584.
- Lehman, N., P. Clarkson, L.D. Mech, T.J. Meier, R.K. Wayne. 1992. A study of genetic relationship within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA. *Behav Ecol Sociobiol* 30:83–94.
- Leutermann, H., B. Scmelting, U. Radespiel, P. Ehresmann, E. Zimmermann. 2006. The role of survival for the evolution of female philopatry in a solitary forager, the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Proc R Soc Lon B Biol Sci* 273:2527–2533.
- MacArthur, R.H. 1977. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York. 269p.
- MacMillen, R.E. 1964. *Population ecology, water relations, and social behavior of a southern California semidesert rodent fauna*. University of California Publications in Zoology 71:1–59.

- Maher, C.R. 2009. Genetic relatedness and space use in a behaviorally flexible species of marmot, the woodchuck (*Marmota monax*). *Behav Ecol Sociobiol* 63:857–868.
- Maza, B.G., N.R. French, A.P. Aschwanden. 1973. Home range dynamics in a population of heteromyid rodents. *J Mammal* 54:405–425.
- Méndez-Harclerode, F.M., J.D. Hanson, C.F. Fulhorst, M.L. Milazzo, D.C. Ruthven III, R.D. Bradley. 2005. Genetic diversity within the southern plains woodrat (*Neotoma micropus*) in southern Texas. *J Mammal* 86:180–190.
- Meshriy, M.G., J.A. Randall, L. Parra. 2011. Kinship associations of a solitary rodent, *Dipodomys ingens*, at fluctuating population densities. *Anim Behav* 82:643–650.
- Meyland, A., B.W. Bowen, J.C. Avise. 1990. A genetic test of the natal homing versus social facilitation models for Green turtle migration. *Science* 248:724–727.
- Michener, G.R. 1983. Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground-dwelling sciurids. En: Eisenberg, J.F., D.G. Kleiman, (eds.). *Advances in the Study of Mammalian Behavior*, Vol. 7. Shippensburg, Pennsylvania. 528–572p.
- Miller, S.A., D.D. Dykes, H.F. Polensky. 1988. A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucl. Acids Res.* 16:1215.
- Mitton, J.B. 1994. Molecular approaches to population biology. *Annu Rev Ecol Syst* 25:45–69.
- Moynihan, M. 1998. *The social regulation of competition and aggression in animals*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 158p.
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York. 245p.
- Newmark, J.E., S.H. Jenkins. 2000. Sex differences in agonistic behavior of Merriam's kangaroo rats (*Dipodomys merriami*). *Am Midl Nat* 143:377–388.

- van Noordwijk, M.A., N. Arora, E.P. Willems, L.P. Dunkel, N.A. Rahmalia, N. Mardianah, C. Ackermann, M. Krützen, C.P. van Schaik. 2012. Female philopatry and its social benefits among Bornean orangutans. *Behav Ecol Sociobiol* 66:823–834.
- Nunney, L. 1993. The influence of mating system and overlapping generations on effective population size. *Evolution* 47:1329–1341.
- Nutt, K.L. 2008. A comparison of techniques for assessing dispersal behaviour in gundis: revealing dispersal patterns in the absence of observed dispersal behaviour. *Mol Ecol* 17:3541–3556.
- O'Farrell, T.P., R.J. Olson, R.O. Gilbert, J.D. Hedlund. 1975. A population of Great Basin pocket mice, *Perognathus parvus*, in the shrub-steppe of south-central Washington. *Ecol Monogr* 45:1–28.
- Oleinichenko, V.Yu. 2000. Behavior of the shrews *Sorex volnuchini* and *S. raddei*. *Zool Zh* 79:939–953.
- Packer, C., D.A. Gilbert, A.E. Pusey, S.J.O. O'Brien. 1991. A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions. *Nature* 351:562–565.
- Patton, J.L., F.H. Feder. 1981. Microspatial genetic heterogeneity in pocket gophers: non-random breeding and drift. *Evolution* 35:912–920.
- Peakall, R., M. Rubial, D.B. Lindenmayer. 2003. Spatial autocorrelation analysis offers new insights into gene flow in the Australian bush rat, *Rattus fuscipes*. *Evolution* 57:1182–1195.
- Pen, I., F.J. Weissing. 2000. Towards a unified theory of cooperative breeding: the role of ecology and life history re-examined. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 267:2411–2418.
- Randall, J.A. 1984a. Territorial defense and advertisement by footdrumming in bannertail kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*) at high and low population densities. *Behav Ecol Sociobiol* 16:11–20.
- Randall, J.A. 1984b. Mating strategies of a nocturnal desert rodent (*Dipodomys spectabilis*). *Behav Ecol Sociobiol* 28:215–220.

- Randall, J.A. 1989. Neighbor recognition in a solitary desert rodent (*Dipodomys merriami*). *Ethology* 81: 123–133.
- Randall, J.A. 1993. Behavioural adaptations of desert rodents (Heteromyidae). *Anim Behav* 45:263–287.
- Richardson, B., R. Hayes, S. Wheeler, M. Yardin. 2002. Social structures, genetic structures and dispersal strategies in Australian rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) populations. *Behav Ecol Sociobiol* 51:113–121.
- Ross, K.G., M.J.B. Krieger, D. DeWayne Shoemaker, E.L. Vargo, L. Keller. 1997. Hierarchical analysis of genetic structure in native fire ant populations: results from three classes of molecular markers. *Genetics* 147:643–655.
- Ross, K.G. 2001. Molecular ecology of social behaviour: analyses of breeding systems and genetic structure. *Mol Ecol* 10:265–284.
- Rowell, T.E. 1974. Concept of social dominance. *Behav Biol* 11:131–154.
- Rychlik, L., R. Zwolak. 2006. Interspecific aggression and behavioural dominance among four sympatric species of shrews. *Can J Zool* 84:434–448.
- Sambrook, J., E.F. Fritsch, T. Maniatis. 1989. *Molecular Cloning: a laboratory manual*, 2a ed., Coldspring Harbor, New York. 1626p.
- Schradin, C., B. König, N. Pillay. 2010. Reproductive competition favours solitary living while ecological constraints impose group-living in African striped mice. *J Anim Ecol* 79:515–521.
- Schradin, C., A.K. Lindholm. 2011. Relative fitness of alternative male reproductive tactics in a mammal varies between years. *J Anim Ecol* 80:908–917.
- Schwartz, O.A., K.B. Armitage. 1980. Genetic variation in social mammals: the marmot model. *Science* 207:665–667.
- Selander, R.K. 1970. Behavior and genetic variation in natural populations. *Amer Zool* 10:53–66.
- Shapiro, S.S., M.B. Wilk. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52:591–611.

- Shier, D.M., J.A. Randall. 2004. Spacing as a predictor of social organization in kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *Ecology* 60:657–665.
- Shier, D.M., J.A. Randall. 2007. Use of different signaling modalities to communicate status by dominant and subordinate Heermann's kangaroo rats (*Dipodomys heermanni*). *Behav Ecol Sociobiol* 61:1023–1032.
- Sichilima, A.M., N.C. Bennett, C.G. Faulkes, S.C. Le Comber. 2008. Evolution of African mole-rat sociality: burrow architecture, rainfall and foraging in colonies of the cooperatively breeding *Fukomys mechowii*. *J Zool* 275:276–282.
- da Silva, M.N.F., J.L. Patton. 1993. Amazonian phylogeography: mtDNA sequence variation in arboreal echimyid rodents. *Mol Phylogenet Evol* 2:243–255.
- Solomon, N.G. 2003. A reexamination of factors influencing philopatry in rodents. *J Mammal* 84:1182–1197.
- Stacey, P.B., J.D. Ligon. 1987. Territory quality and dispersal options in the acorn woodpecker and a challenge to the habitat-saturation model of cooperative breeding. *Am Nat* 130:654–676.
- Stacey, P.B., J.D. Ligon. 1991. The benefits of philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding: variation in territory quality and group size effects. *Am Nat* 137:831–846.
- van Staaden, M.J., R.K. Chesser, G.R. Michener. 1994. Genetic correlations and matrilineal structure in a population of *Spermophilus richardsonii*. *J Mammal* 75:573–582.
- van Staaden, M.J., G.R. Michener, R.K. Chesser. 1996. Spatial analysis of microgeographic genetic structure in Richardson's ground squirrels. *Can J Zool* 74:1187–1195.
- Storz, J.F. 1999. Genetic consequences of mammalian social structure. *J Mammal* 80:553–569.
- Sugg, D. W., R.K. Chesser. 1994. Effective sizes with multiple paternity. *Genetics* 137:1147–1155.

- SurrIDGE, A., D. Bell, K. Ibrahim, G. Hewitt. 1999. Population structure and genetic variation of European wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in East Anglia. *Heredity* 82:479–487.
- Vaughan, T.A., J.A. Ryan, N.J. Czaplewski. 2000. *Mammalogy*, fourth ed. Harcourt College Publishers, Philadelphia, Pennsylvania. 647p.
- Vázquez, J., S.T. Álvarez-Castañeda. 2011. Spatial relationships between burrows of an insular population of *Dipodomys merriami*. *Mamm Biol* 76:577–582.
- Wang, Y., W. Liu, G.M. Wang, W. Zhong, X. Wan. 2011. Genetic Consequences of Group Living in Mongolian Gerbils. *J Hered* 102:554–561.
- Waser, P.M., W.T. Jones. 1983. Natal Philopatry Among Solitary Mammals. *Q Rev Biol* 58:355–390.
- Waser, P.M. 1988. Resources, philopatry, and social interactions among mammals. En: N. Slobodchikoff, C. (ed.). *The ecology of social behavior*. Academic Press. San Diego, California. 109-130p.
- Wayne, R.K., A. Meyer, N. Lehman, B. van Valkenburgh, P.W. Kat, T.K. Fuller, D. Girman, S.J. O'Brien. 1990. Large sequence divergence among mitochondrial DNA genotypes within populations of eastern African black-backed jackals. *Proc Natl Acad Sci USA* 87:1772–1776.
- Weiss, C.H. 2007. StatSoft, Inc., Tulsa, OK.: STATISTICA, Version 8. *Adv Stat Anal* 91:339–341.
- Welty, J.C., L. Baptista. 1988. *The life of birds*. Saunders College Publishing, New York. 581p.
- Wilcoxon, F. 1945. Individual Comparisons by Ranking Methods. *Biometrics Bulletin* 1:80–83.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: The new Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 697p.
- Wimmer, B., D. Tautz, P.M. Kappeler. 2002. The genetic population structure of the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*), a basal primate from Madagascar. *Behav Ecol Sociobiol* 52:166–175.

- Winters, J.B., P.M. Waser. 2003. Gene dispersal and outbreeding in philopatric mammal. *Mol Ecol* 12:2251–2259.
- Wright, S. 1965. The interpretation for population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19:395–420.
- Wright, S. 1969. *Evolution and the genetics of populations. The theory of gene frequencies.* The University of Chicago Press. Chicago, Illinois. 1–511p.
- Yoerg, S.I. 1999. Solitary is not asocial: effects of social contact in kangaroo rats (Heteromyidae: *Dipodomys heermanni*). *Ethology* 105:317–333.
- Yoerg, S.I., D.M. Shier. 2000. Captive breeding and anti-predator behavior of the Heermann's kangaroo rat (*Dipodomys heermanni*) Final Report. En: California Department of Fish and Game. Sacramento, California. 1–56p.
- Zeng, Z., J.H. Brown. 1987. Population ecology of a desert rodent: *Dipodomys merriami* in the Chihuahuan desert. *Ecology* 68:1328–1340.

11. ANEXOS

Anexo 1A. Haplotipos de Citocromo *b* (*Cytb*), número de acceso de Genbank y localidades ($n = 34$) de referencia de los especímenes de *Chaetodipus siccus*. Las localidades y especímenes se presentan como (latitud -longitud; número de catálogo CIB).

Haplotipo 1 (GenBank GQ241440): Isla Cerralvo (24.161111 -109.863889; 230, 235. 24.155501 -109.869274; 16069. 24.152778 -109.869722; 5594); 5.3 km N, Los Planes (24.015250 -109.933416; 19329); 3 km S, 7 km W, Los Planes (23.944055 -110.006083; 19026); 4.3 km S, Los Planes (23.928361 -109.935805; 18651, 18659); 5 km S, 1.6 km W, Los Planes (23.923250 -109.953500; 18662); 7.4 km S, 8.6 km W, Los Planes (23.899027 -110.021833; 19071, 19073); 11.8 km S, 0.6 km E, Los Planes (23.85988 -109.930033; 19513). Haplotipo 2 (GenBank KT321873): Isla Cerralvo (24.155501 -109. 869274; 16065, 16070). Haplotipo 3 (GenBank KT321874): Isla Cerralvo (24.155501 -109. 869274; 16066). Haplotipo 4 (GenBank KT321875): Isla Cerralvo (24.155501 -109.869274; 16067, 16068). Haplotipo 5 (GenBank KT321876): 8.1 km N, 6.3 km E, Los Planes (24.037722 -109.872972; 19304); 8.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.889305 -110.018333; 19461). Haplotipo 6 (GenBank KT321877): 8.1 km N, 6.3 km E, Los Planes (24.037722 -109.872972; 19305); 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19314); 5.3 km N, Los Planes (24.015250 -109.933416; 19323); 3.7 km S, 1 km W, Los Planes (23.933416 -109.948027; 19259). Haplotipo 7 (GenBank KT321878): 7 km N, Los Planes (24.026166 -109.934000; 19306); 5.3 km N, Los Planes (24.015250 -109.933416; 19321). Haplotipo 8 (GenBank KT321879): 7 km N, Los Planes (24.026166 -109.934000; 19307); 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19308, 19310, 19313); 5.3 km N, Los Planes (24.015250 -109.933416; 19325). Haplotipo 9 (GenBank KT321880): 6 km N, 8 km W, Los Planes (24.022666 -110.014611; 18998, 19000); 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19315); 5.3 km N, Los Planes (24.015250 -

109.933416; 19327); Ensenada de Muertos (23.999222 -109.826944; 5600); 3 km N, 2.6 km W, Los Planes (23.995944 -109.961694; 19014); 3.1 km S, 4 km W, Los Planes (23.937111 -109.897166; 19337); 3.7 km S, 1 km W, Los Planes (23.933416 -109.948027; 19339); 4.3 km S, Los Planes (23.928361 -109.935805; 15423; 18655, 18656, 18657); 5 km S, 1.6 km W, Los Planes (23.923250 -109.953500; 19388); 6 km S, 2.8 km W, Los Planes (23.913055 -109.907333; 19441, 19445); 8.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.889305 -110.018333; 19466); 9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes (23.882833 -109.966305; 19477); 10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes (23.874222 -110.009111; 19492); 10.6 km S, 3 km W, Los Planes (23.872916 -109.990611; 19104); 10.4 km S, 6 km W, Los Planes (23.872805 -109.991444; 19496, 19497). Haplotipo 10 (GenBank KT321881): 6 km N, 8 km W, Los Planes (24.022666 -110.014611; 18999). Haplotipo 11 (GenBank KT321882): 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19309, 19312). Haplotipo 12 (GenBank KT321883): 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19311). Haplotipo 13 (GenBank KT321884): 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19316). Haplotipo 14 (GenBank KT321885): 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19317); 8.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.889305 -110.018333; 19463). Haplotipo 15 (GenBank KT321886): 5.3 km N, Los Planes (24.015250 -109.933416; 19320). Haplotipo 16 (GenBank KT321887): 5.3 km N, Los Planes (24.015250 -109.933416; 19322). Haplotipo 17 (GenBank KT321888): Ensenada de Muertos (23.999222 -109.826944; 5601, 5603, 5604); 6 km S, 1 km E, Los Planes (23.913836 -109.930703; 17405); 6 km S, 2.8 km W, Los Planes (23.913055 -109.907333; 19447). Haplotipo 18 (GenBank KT321889): Ensenada de Muertos (23.999222 -109.826944; 5602, 5614); 3 km N, 2.6 km W, Los Planes (23.995944 -109.961694; 19013); 0.5 km S, 6.1 km W, Los Planes (23.962555 -109.997833; 19037); 3.7 km S, 1 km W, Los Planes (23.933416 -109.948027; 19342); 4.3 km S, Los Planes (23.928361 -109.935805; 15421, 18654, 18658, 18661); 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18669); 5 km S, 1.6 km W, Los Planes (23.923250 -109.953500; 19387); 6 km S, 1 km E, Los Planes (23.913836 -

109.930703; 17404); 7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 19451, 19452); 9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes (23.882833 -109.966305; 19470, 19476); 10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes (23.874222 -110.009111; 19489, 19490, 19494); 10.6 km S, 3 km W, Los Planes (23.872916 -109.990611; 19105); 11 km S, 8 km W, Los Planes (23.871222 -110.013611; 19127); 11.8 km S, 0.6 km E, Los Planes (23.859883 -109.930033; 19511). Haplotipo 19 (GenBank KT321890): Ensenada de Muertos (23.999222 -109.826944; 5611); 5.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.915583 -110.016444; 19051); 6 km S, 2.8 km W, Los Planes (23.913055 -109.907333; 19439); 9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes (23.882833 -109.966305; 19479). Haplotipo 20 (GenBank KT321891): Ensenada de Muertos (23.999222 -109.826944; 5613); 7 km S, 8 km W, Los Planes (23.904416 -110.01675; 19066). Haplotipo 21 (GenBank KT321892): 0.5 km S, 6.1 km W, Los Planes (23.962555 -109.997833; 19035, 19036). Haplotipo 22 (GenBank KT321893): 1.3 km S, 0.8 km E, Los Planes (23.954944 -109.927888; 19331). Haplotipo 23 (GenBank KT321894): 1.3 km S, 0.8 km E, Los Planes (23.954944 -109.927888; 19332); 3 km S, 7 km W, Los Planes (23.944055 -110.006083; 19025); 5.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.915583 -110.016444; 19050); 8.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.889305 -110.018333; 19464, 19467); 9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes (23.882833 -109.966305; 19474). Haplotipo 24 (GenBank KT321895): 2.5 km S, Los Planes (23.944611 -109.936388; 19334); 11 km S, 3.7 km W, Los Planes (23.870361 -109.971111; 19117). Haplotipo 25 (GenBank KT321896): 3 km S, 7 km W, Los Planes (23.944055 -110.006083; 19027); 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18668). Haplotipo 26 (GenBank KT321897): 3.1 km S, 4 km W, Los Planes (23.937111 -109.897166; 19335). Haplotipo 27 (GenBank KT321898): 3.1 km S, 4 km W, Los Planes (23.937111 -109.897166; 19336). Haplotipo 28 (GenBank KT321899): 3.7 km S, 1 km W, Los Planes (23.933416 -109.948027; 19343). Haplotipo 29 (GenBank KT321900): 4.3 km S, Los Planes (23.928361 -109.935805; 15422, 18660). Haplotipo 30 (GenBank KT321901): 4.3 km S, Los Planes (23.928361 -109.935805; 18650, 18652). Haplotipo 31 (GenBank KT321902): 4.3 km S, Los Planes (23.928361 -

109.935805; 18653); 7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 19459). Haplotipo 32 (GenBank KT321903): 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18664). Haplotipo 33 (GenBank KT321904): 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18665); 10.4 km S, 6 km W, Los Planes (23.872805 -109.991444; 19495). Haplotipo 34 (GenBank KT321905): 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18666). Haplotipo 35 (GenBank KT321906): 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18667); 9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes (23.882833 -109.966305; 19471); 11 km S, 3.7 km W, Los Planes (23.870361 -109.971111; 19116). Haplotipo 36 (GenBank KT321907): 5 km S, 1.6 km W, Los Planes (23.923250 -109.95350; 18663); 10.6 km S, 3 km W, Los Planes (23.872916 -109.990611; 19106). Haplotipo 37 (GenBank KT321908): 5 km S, 1.6 km W, Los Planes (23.923250 -109.95350; 19386); 8.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.889305 -110.018333; 19465). Haplotipo 38 (GenBank KT321909): 5.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.915583 -110.016444; 19049); 10.4 km S, 5.5 km W, Los Planes (23.870833 -109.966333; 19085, 19086). Haplotipo 39 (GenBank KT321910): 6 km S, 2.8 km W, Los Planes (23.913055 -109.907333; 19436); 9.1 km S, 2.9 km W, Los Planes (23.885055 -109.907361; 19468, 19469); 9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes (23.882833 -109.966305; 19478); 10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes (23.874222 -110.009111; 19486). Haplotipo 40 (GenBank KT321911): 6 km S, 2.8 km W, Los Planes (23.913055 -109.907333; 19440). Haplotipo 41 (GenBank KT321912): 6 km S, 2.8 km W, Los Planes (23.913055 -109.907333; 19442). Haplotipo 42 (GenBank KT321913): 7 km S, 8 km W, Los Planes (23.904416 -110.01675; 19067). Haplotipo 43 (GenBank KT321914): 7 km S, 8 km W, Los Planes (23.904416 -110.01675; 19068). Haplotipo 44 (GenBank KT321915): 7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 19453). Haplotipo 45 (GenBank KT321916): 7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 19454). Haplotipo 46 (GenBank KT321917): 7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 19455). Haplotipo 47 (GenBank KT321918): 7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 19456). Haplotipo 48 (GenBank KT321919):

7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 194609). Haplotipo 49 (GenBank KT321920): 7.4 km S, 8.6 km W, Los Planes (23.899027 -110.021833; 19072). Haplotipo 50 (GenBank KT321921): 10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes (23.874222 -110.009111; 19491). Haplotipo 51 (GenBank KT321922): 11 km S, 3.7 km W, Los Planes (23.870361 -109.971111; 19508). Haplotipo 52 (GenBank KT321923): 11 km S, 8 km W, Los Planes (23.871222 -110.013611; 19126). Haplotipo 53 (GenBank KT321924): 11 km S, 8 km W, Los Planes (23.871222 -110.013611; 19128). Haplotipo 54 (GenBank KT321925): 11 km S, 3.7 km W, Los Planes (23.870361 -109.971111; 19118). Haplotipo 55 (GenBank KT321926): 11.5 km S, 8.7 km W, Los Planes (23.863547 -110.020969; 17406). Haplotipo 56 (GenBank KT321927): 11.8 km S, 0.6 km E, Los Planes (23.859883 -109.930033; 19512).

Anexo 1B. Haplotipos de Citocromo *c* oxidasa subunidad I (COI), número de acceso de GenBank y localidades ($n = 34$) de referencia de los especímenes de *Chaetodipus siccus*. Las localidades y especímenes se presentan como (latitud - longitud; número de catálogo CIB).

Haplotipo 1 (GenBank KT321928): Isla Cerralvo (24.155501 -109.869274; 5594, 16065, 16066, 16069, 16070); 7 km N, Los Planes (24.026166 -109.934000; 19307); 6 km N, 8 km W, Los Planes (24.022666 -110.014611; 18998, 19000); 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19308, 19310; 19315); 5.3 km N, Los Planes (24.015250 -109.933416; 19325, 19327, 19329); 3 km N, 2.6 km W, Los Planes (23.995944 -109.961694; 19013, 19014); Ensenada de Muertos (23.999222 -109.826944; 5600, 5602, 5613, 5614); 0.5 km S, 6.1 km W, Los Planes (23.962555 -109.997833; 19037); 1.3 km S, 0.8 km E, Los Planes (23.954944 -109.927888; 19332); 3 km S, 7 km W, Los Planes 23.944055 -110.006083; 19025, 19026); 3.1 km S, 4 km W, Los Planes (23.937111 -109.897166; 19335, 19336, 19337); 3.7 km S, 1 km W, Los Planes (23.933416 -109.948027; 19339); 4.3 km S, Los Planes (23.928361 -109.935805; 15421, 15423, 18651, 18654, 18655, 18656, 18657, 18658, 18659, 18661); 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18669); 5 km S, 1.6 km W, Los Planes (23.923250 -109.953500; 18662, 19387, 19388); 5.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.915583 -110.016444; 19049, 19050); 6 km S, 2.8 km W, Los Planes (23.913055 -109.907333; 19440, 19441, 19442, 19445); 6 km S, 1 km E, Los Planes (23.913836 -109.930703; 17404); 7 km S, 8 km W, Los Planes (23.904416 -110.01675; 19066, 19067, 19068); 7.4 km S, 8.6 km W, Los Planes (23.899027 -110.021833; 19071, 19072, 19073); 7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 19451, 19452, 19453, 19455); 8.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.889305 -110.018333; 19464, 19466, 19467); 9.1 km S, 2.9 km W, Los Planes (23.885055 -109.907361; 19468, 19469); 9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes (23.882833 -109.966305; 19470, 19477, 19478); 10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes (23.874222 -110.009111; 19486, 19490, 19492, 19494); 10.4 km S, 5.5 km W, Los

Planes (23.870833 -109.966333; 19085, 19086); 10.4 km S, 6 km W, Los Planes (23.872805 -109.991444; 19496, 19497); 10.6 km S, 3 km W, Los Planes (23.872916 -109.990611; 19104, 19105); 11 km S, 8 km W, Los Planes (23.871222 -110.013611; 19127, 19128); 11.8 km S, 0.6 km E, Los Planes (23.859883 -109.930033; 19511). Haplotipo 2 (GenBank KT321929): Isla Cerralvo (24.155501 -109.869274; 16067, 16068). Haplotipo 3 (GenBank KT321930): 8.1 km N, 6.3 km E, Los Planes (24.037722 -109.872972; 19304); 7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 19460); 8.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.889305 -110.018333; 19461). Haplotipo 4 (GenBank KT321931): 8.1 km N, 6.3 km E, Los Planes (24.037722 -109.872972; 19305); 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19316); 5.3 km N, Los Planes (24.015250 -109.933416; 19320, 19322, 19323); Ensenada de Muertos (23.999222 -109.826944; 5601, 5603, 5611); 2.5 km S, Los Planes (23.944611 -109.936388; 19334); 3.7 km S, 1 km W, Los Planes (23.933416 -109.948027; 19259); 4.3 km S, Los Planes (23.928361 -109.935805; 15422, 18660); 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18667); 5 km S, 1.6 km W, Los Planes (23.923250 -109.953500; 18663, 19386); 5.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.915583 -110.016444; 19051); 6 km S, 2.8 km W, Los Planes (23.913055 -109.907333; 19439, 19447); 6 km S, 1 km E, Los Planes (23.913836 -109.930703; 17405); 7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 19454, 19456); 8.7 km S, 8 km W, Los Planes (23.889305 -110.018333; 19465); 9.2 km S, 3.1 km W, Los Planes (23.882833 -109.966305; 19471, 19479); 10.6 km S, 3 km W, Los Planes (23.872916 -109.990611; 19106); 11 km S, 3.7 km W, Los Planes (23.870361 -109.971111; 19116, 19117, 19118); 11.5 km S, 8.7 km W, Los Planes (23.863547 -110.020969; 17406); 11.8 km S, 0.6 km E, Los Planes (23.859883 -109.930033; 19512). Haplotipo 5 (GenBank KT321932): 7 km N, Los Planes (24.026166 -109.934000; 19306); 5.3 km N, Los Planes (24.015250 -109.933416; 19321); 10.3 km S, 7.4 km W, Los Planes (23.874222 -110.009111; 19491). Haplotipo 6 (GenBank KT321933): 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18664). Haplotipo 7 (GenBank KT321934): 4.5 km S, 1.9 km E, Los

Planes (23.925472 -109.917027; 18665); 10.4 km S, 6 km W, Los Planes (23.872805 -109.991444; 19495); 11 km S, 8 km W, Los Planes (23.871222 -110.013611; 19126). Haplotipo 8 (GenBank KT321935): 3 km S, 7 km W, Los Planes (23.944055 -110.006083; 19027); 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18668). Haplotipo 9 (GenBank KT321936): 6 km N, 8 km W, Los Planes (24.022666 -110.014611; 18999). Haplotipo 10 (GenBank KT321937): 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19309, 19312); 4.3 km S, Los Planes (23.928361 -109.935805; 18653); 7.5 km S, 7.6 km W, Los Planes (23.900583 -110.012194; 19459). Haplotipo 11 (GenBank KT321938): 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19311); 0.5 km S, 6.1 km W, Los Planes (23.962555 -109.997833; 19035, 19036). Haplotipo 12 (GenBank KT321939): 6 km N, 2 km E, Los Planes (24.020722 -109.917555; 19317); 8.7 km S, 8 km W, Los Planes 823.889305 -110.018333; 19463). Haplotipo 13 (GenBank KT321940): 4.5 km S, 1.9 km E, Los Planes (23.925472 -109.917027; 18666). Haplotipo 14 (GenBank KT321941): 3.7 km S, 1 km W, Los Planes (23.933416 -109.948027; 19343). Haplotipo 15 (GenBank KT321942): 4.3 km S, Los Planes (23.928361 -109.935805; 18650, 18652). Haplotipo 16 (GenBank KT321943): Isla Cerralvo (24.155501 -109.869274; 233). Haplotipo 17 (GenBank KT321944): 6 km S, 2.8 km W, Los Planes (23.913055 -109.907333; 19438).

Anexo 2A. Lista de individuos los empleados en los experimentos etológicos y depositados en la Colección de Mamíferos CIBNOR (BCS MAM 085 0899).

Especimen	Catálogo CIB	Localidad	Coordenadas
1	22337		
2	22338		
3	22339		
4	22340		
5	22341		
6	27290		
7	27291		
8	27292	5 km S, 1.6 km W, Los Planes, B.C.S.	23.92325 N -109.95350 W
9	27293		
10	27294		
11	27295		
12	27299		
13	27300		
14	27301		
15	27303		
16	27304		
17	22342		
18	22343		
19	22344		
20	22345		
21	22346		
22	22347		
23	22348		
24	22349	6 km S, 2.8 km W, Los Planes, B.C.S.	23.913055 N - 109.907333 W
25	27275		
26	27277		
27	27281		
28	27282		
29	27283		
30	27285		
31	27288		
32	27289		