



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICÓLAS DE HIDALGO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS RECURSOS NATURALES

**Genética del paisaje y estructura genética de *Anolis
nebulosus* en un bosque tropical caducifolio del
Occidente de México**

TESIS

Que presenta

BIÓL. MARTHA ELENA MEJÍA MAYA

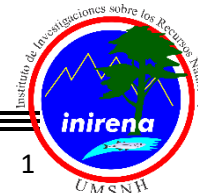
Como requisito para obtener el título
profesional de

Maestra en Ciencias en Ecología Integrativa

Directora de tesis:

Dra. Clementina González Zaragoza

Morelia Mich, Agosto de 2020



A mi mamá

Por el apoyo incondicional, sin ti nada de esto hubiera sido posible

Te amo

A mis tías, tío y primos

Por enseñarme a no darme por vencida

Los amo

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada (CVU 885799) durante los cuatro periodos escolares.

Este trabajo se realizó gracias al financiamiento por parte del CONACyT (proyecto PDCPN 2015-1250) y de la Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH.

Al Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) y al Posgrado en Ciencias en Ecología Integrativa (MCEI) por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

A los miembros del comité revisor:

Dra. Clementina González Zaragoza

Dra. Ileri Suazo Ortuño

Dr. Rafael Hernández

Dr. Héctor Hugo Siliceo Cantero

Dr. Antonio González Rodríguez

A mi asesora la Dra. Clementina González por darme la oportunidad de trabajar a su lado, por su confianza y apoyo durante toda la realización de este proyecto, compartir su conocimiento, sus consejos y principalmente su paciencia. Gracias.

Al Dr. Rafael Hernández por su gran ayuda, paciencia y apoyo para poder comprender toda la parte del paisaje y llevar a un buen término el presente trabajo. Gracias.

A la Doctora Ileri Suazo por las facilidades de las muestras del banco de tejido de la Colección Herpetológica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH). Gracias.

Al Dr. Hugo Siliceo por su ayuda en campo, por compartir su experiencia, conocimiento acerca de la biología de *Anolis* y por su gran apoyo durante todo el proceso. Gracias.

Al Dr. Antonio González por su gran apoyo, accesibilidad y compartir su experiencia sobre la genética. Gracias.

Al Dr. Leonel por aceptar ser parte de mi comité tutorial, por su apoyo y accesibilidad. Gracias

Al Dr. Jesús Llanderal por las facilidades para el análisis de fragmentos en el secuenciador en el Laboratorio de Biología Molecular de la ENES, UNAM, Morelia.

Al coordinador de la maestría Dr. Héctor Nava y a Saúl González por su apoyo, accesibilidad y todas las facilidades otorgadas durante todo el ciclo escolar.

A mis compañeros Sara, Peter, Yunuen, Chino, Damián, Víctor, Fany, Gera y Andrés, por su colaboración y apoyo en este proyecto durante las salidas al campo. A John por su apoyo y facilidades con la colección de tejidos.

A mis compañeros de generación por el apoyo tanto moral como académico y hacer de este momento de la vida algo fascinante: Angie, Xochitl, Tavo, Chucho, Daniel, Luis Daniel y Arturo. Gracias.

A mis amigos y compañeros (as) del Instituto y del laboratorio: Sara, Ricardo, Fran, Saúl, Isma, Chino, Andreia, Antonia, Fanny, Jacobo, Abril, John y Pao el apoyo incondicional y compartir tantos momentos inolvidables. Y a la comunidad de administrativos y de mantenimiento por su apoyo y facilidades. Gracias.

A mis amigos y compañeros de vida: Alejandro, Esteban, Gaby, Diana, Ceci, Esme, Ayari, Avril, Paola, Ericka, Alicia, Mónica, Andrés, Carlos, Adame, por su apoyo, amistad y por compartir tantos momentos felices. Gracias.

ÍNDICE

Resumen	10
Abstract	11
1. Introducción general.....	12
1.1. El bosque tropical caducifolio.....	12
1.2. Consecuencias genéticas de la pérdida y fragmentación del hábitat.....	13
1.3. Alcances de la genética del paisaje.....	14
1.4. Los reptiles como modelo de estudio en genética del paisaje.....	15
1.5. Sistema de estudio.....	16
1.6. Literatura citada.....	19
Efecto de los elementos de paisajes naturales y antropogénicos sobre la estructura genética espacial de <i>Anolis nebulosus</i> en un bosque tropical caducifolio altamente amenazado en el occidente de México.	
1. Introducción.....	24
2. Materiales y Método.....	28
2.1. Especie de estudio.....	28
2.2. Área de estudio y procedimientos en campo.....	28
2.3. Extracción de ADN y amplificación de microsatélites.....	30
2.4. Diversidad genética.....	31
2.5. Diferenciación y estructura genética.....	32
2.6 Flujo genético.....	32
2.7. Análisis del paisaje.....	33
2.8. Análisis estadísticos.....	35
3. Resultados.....	37
3.1. Diversidad genética, diferenciación y estructura poblacional.....	37
3.2. Flujo genético.....	41

3.3. Análisis de genética del paisaje.....	43
3.3.1. Ruta de menor costo.....	43
3.3.2. Teoría de circuitos.....	45
4. Discusión.....	48
4.1. Diversidad genética, estructura poblacional y flujo genético.....	48
4.2. Genética del paisaje: ruta de menor costo y teoría de circuitos.....	51
5. Literatura citada.....	57
6. Conclusiones generales.....	64
Anexo 1.....	66
Anexo 2.....	67
Anexo 3.....	68

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Macho de *Anolis nebulosus* donde se puede apreciar el pliegue gular de color naranja, más grande y prominente en machos. Dibujo por Mejía-Maya.....17

Figura 2. Área de estudio con las 17 poblaciones de *Anolis nebulosus* en la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala (RBCC) y sus alrededores en la costa de Jalisco, México. La línea continua representa los límites de la RBCC. Ranchitos, bosque joven (R–YF); Ranchitos, pastizal (R–P); Ranchitos, bosque intermedio (R–IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC–IF); Santa Cruz, pastizal (SC–P); Santa Cruz, bosque joven (SC–YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC–EF); San Mateo, bosque temprano (SM–EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C–IF); Caimán, bosque joven (C–YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z–EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN–EF); y la isla San Agustín (ISA). Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.....29

Figura 3. Estructura genética espacial para 147 individuos de *Anolis nebulosus* de todas las poblaciones muestreadas, determinada por un análisis de asignación Bayesiano utilizando STRUCTURE. Se muestran las gráficas para $K = 2$, $K = 3$ y $K = 4$, donde cada individuo está representado por una línea vertical que está dividida en K secciones de colores, y la longitud de cada sección es proporcional al coeficiente de membrecía estimado. El número de grupo genéticos más probable de acuerdo con ΔK es $K = 4$. Ranchitos, bosque joven (R–YF); Ranchitos, pastizal (R–P); Ranchitos, bosque intermedio (R–IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC–IF); Santa Cruz, pastizal (SC–P); Santa Cruz, bosque joven (SC–YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC–EF); San Mateo, bosque temprano (SM–EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C–IF); Caimán, bosque joven (C–YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z–EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN–EF); y la isla San Agustín (ISA) en la costa de Jalisco, México. Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.....40

Figura 4. Estructura genética espacial para 137 individuos de *Anolis nebulosus* de las poblaciones continentales, determinada por un análisis de asignación Bayesiano utilizando STRUCTURE. Se muestran las gráficas para $K = 2$, $K = 3$ y $K = 4$, donde cada individuo está representado por una línea vertical que está dividida en K secciones de colores, y la longitud de cada sección es proporcional al coeficiente de membrecía estimado. El número de grupo genéticos más probable de acuerdo con ΔK es $K = 4$. Ranchitos, bosque joven (R–YF); Ranchitos, pastizal (R–P); Ranchitos, bosque intermedio (R–IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC–IF); Santa Cruz, pastizal (SC–P); Santa Cruz, bosque joven (SC–YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC–EF); San Mateo, bosque temprano (SM–EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C–IF); Caimán, bosque joven (C–YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z–EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN–EF); y la isla San Agustín (ISA), en la costa de Jalisco, México. Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.....41

Figura 5. Mapa de las rutas de menor costo para *A. nebulosus* en la costa de Jalisco, México. La línea roja representa la ruta de menor costo entre las 16 poblaciones. La línea continua representa los límites de la RBCC. Los diferentes colores representan los tipos de cobertura presentes en el sitio. Ranchitos, bosque joven (R–YF); Ranchitos, pastizal (R–P); Ranchitos, bosque intermedio (R–IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC–IF); Santa Cruz, pastizal (SC–P); Santa Cruz, bosque joven (SC–YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC–EF); San Mateo, bosque temprano (SM–EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C–IF); Caimán, bosque joven (C–YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z–EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN–EF); y la isla San Agustín (ISA). Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.....43

Figura 6. Resultados de CIRCUITSCAPE detectando resistencia acumulativa entre poblaciones de *A. nebulosus* basado en la combinación del efecto de tipos de cobertura, distancias a carreteras, distancias a ríos y grado de pendiente. Colores naranjas y amarillos representan bajos niveles de conectividad, mientras que los morados valores altos de conectividad. La línea continua representa los límites de la RBCC.....46

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Diversidad genética de *Anolis nebulosus* para cada población en la costa de Jalisco, México, basada en genotipos de nueve loci de microsatélites. Las poblaciones están en orden latitudinal de norte a sur. Ranchitos, bosque joven (R–YF); Ranchitos, pastizal (R–P); Ranchitos, bosque intermedio (R–IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC–IF); Santa Cruz, pastizal (SC–P); Santa Cruz, bosque joven (SC–YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC–EF); San Mateo, bosque temprano (SM–EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C–IF); Caimán, bosque joven (C–YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z–EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN–EF); y la isla San Agustín (ISA). Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.....37

Tabla 2. Valores de diferenciación genética pareada entre las 17 poblaciones estimada de los nueve microsatélites. Ranchitos, bosque joven (R–YF); Ranchitos, pastizal (R–P); Ranchitos, bosque intermedio (R–IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC–IF); Santa Cruz, pastizal (SC–P); Santa Cruz, bosque joven (SC–YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC–EF); San Mateo, bosque temprano (SM–EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C–IF); Caimán, bosque joven (C–YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z–EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN–EF); y la isla San Agustín (ISA) en la costa de Jalisco, México. Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.....39

Tabla 3. Estimación de la tasa de migración (m) por generación entre las 17 poblaciones. Las poblaciones donadoras se indican con un asterisco. Ranchitos, bosque joven (R–YF); Ranchitos, pastizal (R–P); Ranchitos, bosque intermedio (R–IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC–IF); Santa Cruz, pastizal (SC–P); Santa Cruz, bosque joven (SC–YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC–EF); San Mateo, bosque temprano (SM–EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C–IF); Caimán, bosque joven (C–YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z–EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN–EF); y la isla San Agustín (ISA) en la costa de Jalisco, México. Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.....42

Tabla 4. Modelos más soportados por el análisis de *maximum likelihood population effects* (MLPE). Se muestra la relación entre el flujo génico entre poblaciones en ambas direcciones (A, B, y C, D) y la distancia efectiva para cada variable del paisaje utilizando la ruta de menor costo.....45

Tabla 5. Modelos más soportados resultado del análisis *maximum likelihood population effects* (MLPE) que muestran la relación entre dos distancias genéticas (F_{ST} y D_{est}) y las distancias de resistencia para cada variable del paisaje utilizando la teoría de circuitos.....47

Resumen

La pérdida de hábitat ha conducido a las poblaciones naturales de muchos organismos a disminuir su conectividad funcional debido al incremento de la fragmentación por factores naturales y antropogénicos. Se ha reportado que el Bosque Tropical Caducifolio (BTC) en México ha sufrido una reducción del 60% de la cobertura original, aumentando la tasa de extinción local para las especies que son particularmente sensibles al rápido desarrollo urbano, como los vertebrados pequeños. El objetivo de este estudio fue determinar y evaluar qué elementos del paisaje, naturales o antropogénicos, tienen influencia en la estructura genética y en la conectividad funcional, utilizando como modelo *Anolis nebulosus* (Dactyloidae) en el BTC del Occidente de México. Para ello, se realizaron extracciones de ADN y amplificación de nueve microsatélites de 147 individuos colectados en campo, se hicieron estimaciones de estructura genética y flujo genético. Posteriormente, se realizó un análisis del paisaje utilizando una matriz multivariada que incluye las siguientes capas: tipo de cobertura, grado de pendiente, distancia a ríos y a carreteras para la zona de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y sus alrededores con un área aproximada de 154,842 ha. Para evaluar la conectividad funcional del paisaje, se construyeron dos modelos, uno bajo un enfoque basado en grafos y el otro en flujos de corriente. Posteriormente, los modelos de conectividad se correlacionaron con los datos genéticos para determinar qué elementos del paisaje están afectando la estructura genética de las poblaciones. Se encontró baja estructura genética entre las poblaciones, sin embargo, la distancia a las carreteras, el tipo de cobertura, la distancia a ríos y la distancia geográfica, tuvieron una relación significativa con la estructura genética; las dos primeras limitando el flujo genético y los ríos promoviéndolo. Asimismo, se obtuvo la ruta de menor costo entre los distintos puntos con rangos de 103 m a 17.9 km. La fragmentación de hábitats debido a construcción de carreteras y a la pérdida de vegetación original son aspectos clave en limitar la conectividad funcional de *Anolis nebulosus*. Este trabajo proporciona un marco para identificar áreas potenciales de conservación, establecimiento de corredores biológicos, así como para la detección de barreras entre poblaciones.

Palabras clave

Conectividad; Fragmentación; Genética del paisaje, Microsatélites; Resistencia.

Abstract

Habitat loss has led populations to decrease their functional connectivity due to increased fragmentation. The Tropical Dry Forest (TDF) has been reported to have suffered a 60% reduction in original vegetation, increasing the local extinction rate for species that are particularly sensitive to rapid urban development, such as small vertebrates. The objective of this study was to determine and evaluate which elements of the landscape, natural or anthropogenic, have an influence on genetic structure and functional connectivity, using *Anolis nebulosus* as a model in the TDF of Western Mexico. For this, DNA extractions and 9 microsatellite amplification were performed from 147 individuals collected in the field, and estimates of genetic structure and gene flow were made. Then, a landscape analysis was carried out using a multivariate matrix that includes the following layers: land cover type, grade of slope, distance to rivers and roads for the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve area and its surroundings covering an approximate area of 154,842 ha. Two landscape connectivity models were built, one based on graphs and the other on current flows. They were subsequently correlated with genetic data to determine which elements of the landscape are affecting the genetic structure of the populations. Low genetic structure was found among populations, however, the distance to roads, land cover type, the distance to rivers and the geographical distance, had a significant relationship with the genetic structure; the first two limiting gene flow and the rivers promoting it. Likewise, the least cost path was obtained between the different points with ranges from 103 m to 17.9 km. Habitat fragmentation due to road construction and loss of original vegetation are key aspects in limiting the functional connectivity of *Anolis nebulosus*. This study provides a framework for identifying potential conservation areas, establishing biological corridors, as well as for detecting barriers between populations.

Keywords

Connectivity; Fragmentation; Landscape genetics; Microsatellites; Resistance.

1. Introducción general

1.1 *El bosque tropical caducifolio*

El bosque tropical caducifolio (BTC) es un ecosistema muy complejo que alberga una gran biodiversidad. Una de las principales características de este ecosistema es la presencia de una sequía prolongada y severa que va de octubre a mayo, y de condiciones lluviosas y húmedas entre los meses de junio a septiembre (Ceballos & Miranda, 2000; Méndez-Toribio et al., 2014). La mayoría de la vegetación dentro de este tipo de ecosistema es decidua, es decir, que en la época seca pierde todas sus hojas. Además, los árboles cuentan con rasgos especializados, como tallos suculentos, para retener agua y así tolerar el estrés debido a la prolongada sequía (Arias et al., 2002; Hayden & Greene, 2009; Ceballos & Valenzuela, 2010; García, 2010). En México el BTC se extiende desde Sonora hasta Chiapas por la vertiente del Pacífico, mientras que por la vertiente del Golfo se distribuye de manera discontinua en Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Yucatán y Campeche en altitudes desde 0 hasta los 1,900 msnm (Arias et al., 2002). El BTC se desarrolla en climas secos con una temperatura mínima extrema de 0 °C en días fríos, pero durante el día varía entre los 20 y 29 °C. Además, presenta una precipitación entre los 300 y los 1,200 mm anuales de lluvia en promedio (Ceballos & Valenzuela, 2010).

El BTC fue quizá el tipo de vegetación con mayor extensión en los trópicos, ya que originalmente cubría más del 42% de la masa de tierra tropical (Hayden & Greene, 2009). Sin embargo, solo el 2% de los BTC están intactos actualmente y solo el 8% están legalmente protegidos (Wright, 2005). Los BTCs tienen la tercera tasa de deforestación más alta del mundo, y gran parte se debe a la alta densidad poblacional que ahí habita, creando paisajes fragmentados debido a su conversión para la agricultura y ganadería por la presencia de suelos fértiles (Wright, 2005; Hayden & Greene, 2009; Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019). En México, el BTC ocupa aproximadamente el 11.7% (226,298 km²) de la superficie nacional y su deforestación a gran escala aumentó a partir de 1970 con el impulso al sector agrario, la revolución verde y el fomento agropecuario que favorecieron la transformación de millones de hectáreas en distritos de riego, plantaciones y tierras para la agricultura y ganadería extensiva (Flores-Villela & Gerez, 1994). Estos cambios provocaron un aumento en la pérdida de hábitat, que es la principal causa del declive de

biodiversidad y degradación de este ecosistema, provocando cambios negativos en la distribución y abundancia de muchas especies (Zaviezo et al., 2006; Wilson et al., 2016). Aunque las perturbaciones de origen antrópico crean las amenazas más fuertes para este tipo de vegetación, las perturbaciones naturales también son motivo de preocupación, ya que se espera que los huracanes, incendios y sequías intensas sean más frecuentes y severas bajo el actual escenario de cambio climático (Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019).

1.2 Consecuencias genéticas de la pérdida y fragmentación del hábitat

La pérdida de hábitat promueve la fragmentación del paisaje, que es la reducción de la vegetación original creando parches de distintos tamaños, incrementándose el riesgo de extinción local para especies que son particularmente sensibles a este proceso (Ramírez-Bautista, 2009; Delaney et al., 2010). La pérdida de hábitat promueve la reducción de la dispersión a través del paisaje para algunos organismos, y por lo tanto también la disminución de flujo genético (Zaviezo et al., 2006). La dispersión de los organismos y en consecuencia los patrones de flujo genético, están determinados en gran medida por la estructura y composición del paisaje, ya que algunos elementos de éste pueden generar barreras o corredores naturales para el movimiento de individuos (Epps et al., 2005; Row et al., 2010; Angelone et al., 2011; Blair et al., 2013). El flujo genético entre poblaciones es fundamental ya que involucra la transferencia de la información genética de una población a otra (Piñero, 2008; Blair et al., 2013). Cuando el flujo génico se ve limitado, la endogamia puede incrementarse y el tamaño efectivo en la población verse disminuido (Lande, 1993; Blair et al., 2013; Titus et al., 2014). Entonces, la disminución del hábitat restringe el flujo genético, lo que puede resultar en reducciones en la diversidad genética en las poblaciones locales; esto crea una estructura genética espacial entre poblaciones naturales, lo que disminuye su tamaño efectivo y en casos extremos, los puede llevar a la extinción (Fahrig, 2003; Balkenhol et al., 2016).

La pérdida de hábitat también ejerce efectos negativos sobre la biodiversidad, a través de cambios en la distribución y reducción de la riqueza de especies (Fahrig, 2003). Esto, debido a que al cambiar la distribución de los recursos, se presenta un cambio de comportamiento individual y actividad espacial, reduciendo la capacidad de un organismo para adquirir los recursos necesarios para su supervivencia y reproducción (Wiens et al.,

1993). Las especies animales requieren un área mínima de hábitat para cumplir con los requisitos de su ciclo de vida, sin embargo, a medida que la pérdida del hábitat aumenta, se crean parches, entre los cuales, los organismos tienen que moverse para encontrar lo necesario para su supervivencia (Ricketts, 2001).

1.3 Alcances de la genética del paisaje

La genética del paisaje es una disciplina que trata de explicar la influencia de las características del paisaje sobre procesos microevolutivos como el flujo genético, deriva genética y selección (Manel et al., 2003). Combina la genética de poblaciones, ecología del paisaje y técnicas de análisis espacial para explicar y cuantificar el efecto de la composición, configuración y calidad de la matriz del paisaje sobre procesos que dan lugar a una estructuración poblacional a escala fina (With et al., 1997; Storfer et al., 2007; Holderegger & Wagner, 2009; Balkenhol et al., 2016). Actualmente, el desarrollo de marcadores moleculares como microsatélites, y aquellos generados a través de la secuenciación de última generación como los polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs), así como novedosos análisis estadísticos, han permitido identificar la influencia de la pérdida y fragmentación del hábitat sobre los procesos microevolutivos en individuos o poblaciones completas (Manel et al., 2003; Rico, 2019). Actualmente, el campo de la genética del paisaje puede proporcionar la base empírica necesaria para responder a preguntas evolutivas fundamentales relacionadas con flujo genético y adaptación en individuos o poblaciones que se encuentran en paisajes heterogéneos (Manel & Holderegger, 2013).

Los paisajes fragmentados pueden reducir la conectividad funcional y estructural entre poblaciones, debido a su composición y configuración (Andrews et al., 2008). La conectividad se puede definir como el grado en el que el paisaje promueve o limita el movimiento de los organismos entre parches de hábitat óptimo (Blazquez-Cabrera et al., 2014) y consta de dos componentes: conectividad estructural y conectividad funcional. La conectividad estructural está determinada por factores como el tamaño, forma y la localización de las características que definen el paisaje (montañas, ríos, tipo de cobertura o distribución espacial de carreteras). La conectividad funcional está conformada por elementos biológicos como la respuesta de los individuos a las características del paisaje y

los patrones del flujo genético (Brooks, 2003; Beninde et al., 2016). Sin embargo, existen hábitats como las islas que pueden romper con la conectividad entre poblaciones, debido a que presentan características muy particulares, como su extensión, distancia a la costa, menor cobertura de dosel, y mayor flujo de corrientes de aire que podrían provocar cambios morfológicos, ecológicos (traslape de nicho, densidad poblacional y competencia), biológicos (deshidratación, daño corporal y mortalidad) y de comportamiento (horarios de actividad) en algunas especies animales (Vervust et al., 2009; Siliceo-Cantero & García, 2015). Sin embargo, a nivel de paisaje hay pocos trabajos que incluyan poblaciones localizadas en islas cercanas al continente (Senczuk et al., 2014; Siliceo-Cantero et al., 2016).

1.4 Los reptiles como modelo de estudio en genética del paisaje

Los reptiles son un excelente modelo para estudios que documenten los efectos de las modificaciones del hábitat sobre los patrones de estructura y flujo genético, debido principalmente a su reducida capacidad de dispersión, relativamente alta densidad poblacional, fisiología térmica y alta vulnerabilidad a las modificaciones del hábitat (Hokit et al., 1999; Jordan & Snell, 2008; Wang et al., 2009; Rice & Clark, 2016). A pesar de esto, en la actualidad son relativamente pocos los trabajos de genética del paisaje en reptiles. Particularmente, en los trópicos, existen menos de 10 estudios publicados en reptiles, incluso han sido menos estudiados que los anfibios, mamíferos, insectos y plantas (Pereira et al., 2019). En estos trabajos se ha reportado que distintos elementos del paisaje, tanto naturales como antropogénicos tienen influencia en el flujo genético entre poblaciones. Por ejemplo, en zonas transformadas completamente en áreas agrícolas en el valle de Santo Domingo, Baja California Sur se ha encontrado que los fragmentos de hábitat separados por áreas sin vegetación actúan como barreras para el flujo de genes del lagarto endémico de cola negra *Urosaurus nigricaudus* (Munguía-Vega et al., 2013). Para el gecko punta de hoja (*Phyllodactylus tuberculosis*) se encontró que factores naturales como los ríos funcionaban como una barrera de dispersión de los individuos, limitando el flujo de genes entre poblaciones en la Sierra de Álamos, Sonora (Blair et al., 2013). Sin embargo, los factores antrópicos como la expansión urbana están amenazando el área de distribución del lagarto sin patas de California (*Anniella pulchra*), limitando el movimiento entre las

poblaciones. Además, algunos linajes genéticos recientemente reconocidos ya han sido destruidos por el aumento de la mancha urbana (Parham & Papenfuss, 2009).

Asimismo, elementos como las regiones fisiográficas, limitan la dispersión e influyen en la divergencia genética entre diferentes poblaciones de lagartijas *Anolis krugi* incluso entre ellas separadas por áreas pequeñas (Rodríguez-Robles et al., 2010). También, se ha reportado que la modificación del hábitat para la agricultura, el pastoreo y áreas incendiadas son una limitante para la dispersión de las lagartijas de collar *Crotaphytus collaris collaris*, ya que las poblaciones han quedado separadas por paisajes fragmentados que provocan un declive en la diversidad y flujo genético (Templeton et al., 2001). El grado de aislamiento en el que se encuentran los parches de hábitat también se han asociado con una reducción de flujo genético, debido principalmente al aumento de la urbanización para la construcción de carreteras y autopistas para tres especies de lagartijas (*Uta stansburiana*, *Plestiodon skiltonianus* y *Sceloporus occidentalis*; Delaney et al., 2010). Esto provoca discontinuidades entre el paisaje, las cuales inhiben significativamente la dispersión de pequeños reptiles (Clark et al., 1999; Smith et al., 2009; Muguía-Vega et al., 2010). Sin embargo, si los parches de hábitat óptimo se encuentran de alguna manera interconectados a lo largo del paisaje, algunas especies resisten a la fragmentación, incluso si se trata de áreas agrícolas de uso intensivo (Meister et al., 2010). Además, en algunos casos, la construcción de carreteras relativamente recientes no ha permitido la detección de diferenciación genética. Esto se ha registrado en ecosistemas arbustivos del desierto de Chihuahua, donde las lagartijas de manchas laterales *Uta stansburiana* y la lagartija cola de látigo *Aspidoscelis marmorata* no parecen experimentar efectos demográficos o genéticos negativos por la reciente construcción de carreteras (Wesley, 2015).

1.5 Sistema de estudio

Anolis nebulosus es una especie de lagartija endémica a México, arborícola y de ambiente estacional, que se distribuye principalmente en los BTCs desde Sinaloa hasta el sur de Guerrero y dentro de la cuenca del río Balsas (Siliceo-Cantero & García, 2015). Sin embargo, también habita en bosques tropicales subperennifolios, matorrales xerófilos y en los ecotonos de bosques de pino-encino. Presentan un marcado dimorfismo sexual en las dimensiones del cuerpo: los machos son hasta 14% más grandes en la longitud hocico-

cloaca (LHC) y tienen cabezas 11.5% más anchas que las hembras (Manjarrez & Zepeda, 2004). Los machos presentan un pliegue gular de color naranja más grande y notorio que las hembras, el cual utilizan para despliegues de cortejo y para competir por territorio (Siliceo-Cantero & García, 2015; Figura 1). Es una especie de vida corta, tasa de crecimiento rápida, madurez sexual temprana y presenta una frecuencia de múltiples puestas de un solo huevo alternando los ovarios (Ramírez-Bautista, 2009). El ciclo reproductivo varía entre años, sin embargo, generalmente los machos comienzan su temporada reproductiva en marzo y termina en octubre, mientras que las hembras comienzan en junio, teniendo el pico de actividad reproductiva en julio, agosto, septiembre y octubre, que coincide con la estación lluviosa (Ramírez-Bautista & Vitt, 1997).

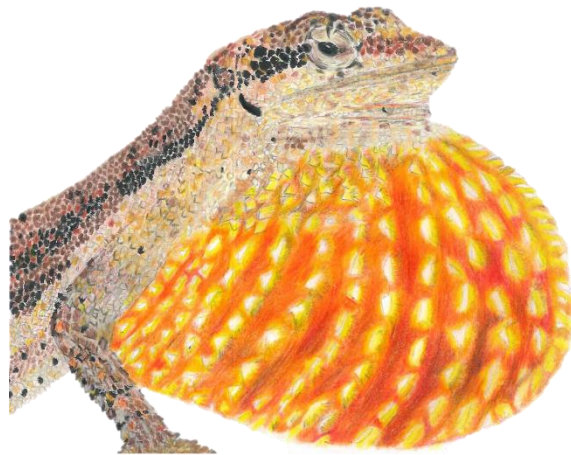


Figura 1. Macho de *Anolis nebulosus*, donde se puede apreciar el pliegue gular de color naranja, más grande y prominente en machos. Dibujo por M. E. Mejía-Maya.

Durante las horas de máxima actividad en el día, los machos tienen como objetivo defender el territorio que les permitirá el acceso a las hembras con fines de reproducción, a diferencia de las hembras que son menos activas para aumentar sus reservas de energía que posteriormente invertirán en la producción de huevos (Stamps, 1982; Siliceo-Cantero & García, 2015). Esta lagartija presenta una actividad bimodal, con lo cual, evitan las altas temperaturas del mediodía, y consecuentemente la deshidratación, principalmente en la época seca cuando la cobertura del dosel es escasa, a diferencia de la época lluviosa donde el dosel las protege de los rayos directos del sol (Siliceo-Cantero & García, 2015). Durante la época de lluvias los individuos disminuyen la altura a la cual perchan (Lister & García, 1992). En el continente, otros lagartos como *Urosaurus bicarinatus* y *Sceloporus*

melanorhinus podrían estar compitiendo con *A. nebulosus*, ya que usan perchas más altas y los obligan a bajar. Sin embargo, en las islas, la falta de estos y otros competidores y depredadores potenciales podrían permitir que perchen a una mayor altura (Siliceo-Cantero & García, 2015).

Actualmente se sabe que la pérdida de biodiversidad es más dramática en los trópicos que en zonas templadas (Ricketts et al., 2005). A pesar de esto, los estudios de genética del paisaje se han concentrado en zonas templadas, y no en los trópicos donde los ecosistemas se encuentran mayormente amenazados y habita una gran parte de la diversidad de reptiles en el mundo (Storfer et al., 2010; CONABIO, 2012; Rico, 2019). En México, solo existen dos trabajos que se han enfocado en entender los efectos de la configuración del paisaje del BTC, vegetación de desierto y la influencia antropogénica sobre la conectividad funcional utilizando como modelo de estudio dos pequeños reptiles (Blair et al., 2013; Munguía-Vega et al., 2013). Debido a la elevada tasa con que se modifican muchos ecosistemas naturales, es esencial entender cómo los individuos de distintos grupos se mueven a través de paisajes heterogéneos, así como sus consecuencias genéticas. Con esta información se podrán predecir los impactos que pueden tener las alteraciones del hábitat y establecer el efecto de barreras o corredores para la conectividad (Templeton, 2001). Por ello, los objetivos de este estudio son: 1) analizar la estructura genética entre poblaciones tomando en cuenta tanto una zona continental como insular, ambas ubicadas en el Pacífico mexicano; y 2) es determinar la influencia que puedan tener las características heterogéneas del paisaje en el BTC sobre la estructura y flujo genético de *Anolis nebulosus* en la parte continental. Este estudio puede servir para entender las causas y consecuencias de la pérdida y conectividad del hábitat y como modelo para el diseño de corredores biológicos en especies similares.

1.6. Literatura citada

- Angelone, S., F. Kienast & R. Holderegger. 2011. Where movement happens: scale-dependent landscape effects on genetic differentiation in the European tree frog. *Ecography* 34:714-722.
- Andrews, K., J. Gibbons & D. Jochimsen. 2008. Ecological effects of roads on amphibians and reptiles.: A literature review. *Herpetological Conservation* 3:121-143.
- Arias, D., O. Dorado & B. Maldonado. 2002. Biodiversidad e importancia de la selva baja caducifolia: la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. CONABIO. *Biodiversitas* 47:7-12.
- Balkenhol, N., S. Cushman, A. Storfer & L. Waits. 2016. *Landscape genetics: Concepts, Methods, Applications*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, West Sussex, United Kingdom 1-287.
- Beninde, J., S. Feldmeier, M. Werner, D. Peroverde, U. Schulte, A. Hochkirch & M. Veith. 2016. Cityscape genetics: structural vs. functional connectivity of an urban lizard population. *Molecular Ecology* 25:4984-5000.
- Blair, C., V. Jiménez, F. Mendez de la Cruz & R. Murphy. 2013. Landscape genetics of leaf-toed geckos in the tropical dry forest of northern México. *PLoS ONE* 8:e57433.
- Blazquez-Cabrera, S., O. Bodin & S. Saura. 2014. Indicators of the impacts of habitat loss on connectivity and related conservation priorities: Do they change when habitat patches are defined at different scales? *Ecological Indicators* 45:704-716.
- Brooks, C.P. 2003. A scalar analysis of landscape connectivity. *Oikos*. 102:433-439.
- Ceballos, G. & A. Miranda. 2000. *Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México*. México,DF: Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C., Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ceballos, G. & D. Valenzuela. 2010. Diversidad, ecología y conservación de los vertebrados de Latinoamérica. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*, CONABIO 93-118.
- Conabio. 2012. *Dos décadas de historia*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Clark, A.M., B.W. Bowen & L.C. Branch. 1999. Effects of natural habitat fragmentation on an endemic scrub lizard (*Sceloporus woodi*): an historical perspective base on a mitochondrial DNA gene genealogy. *Molecular Ecology* 8:1093-1104.
- Delaney, K.S., S.P. Riley & R.N. Fisher. 2010. A rapid, strong, and convergent genetic response to urban hábitat fragmentation in four divergent and widespread vertebrates. *PLoS ONE* 5:e12767.
- Epps, C.W., P.J. Palsboll, J.D. Wehausen, G.K. Roderick, R.R. Ramey & D.R. McCullough. 2005. Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep. *Ecology Letters* 8:1029-1038.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Flores-Villela, O. & P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García, A. 2010. Reptiles y anfibios. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*, CONABIO 165-178.

- Hayden, B. & D. Greene. 2009. Tropical Dry Forest Structure, Distribution and Dynamics. *Tropical Biology and Conservation Management* 2:1- 21.
- Hokit, D., B. Stith & L. Branch. 1999. Effects of landscape structure in Florida scrub: a population perspective. *Ecological Applications* 9:124-134.
- Holderegger, R. & Wagner H. 2009. Landscape genetics. *BioScience* 58:199-207.
- Jordan, M. & H. Snell. 2008. Historical fragmentation of islands and genetic drift in populations of Galápagos lava lizards (*Microlophus albemarlensis* complex). *Molecular Ecology* 17:1224-1237.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142:911-927.
- Lister, B.C. & A. García. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61:717-733.
- Manel, S., M. Schwartz, G. Luikart & P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18:189-197.
- Manel, S. & R. Holderegger. 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 28:614-620.
- Manjarrez, J. & C. Zepeda. 2004. Dimorfismo sexual y actividad reproductiva de la lagartija *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) al final de una estación seca. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 12:29-35.
- Meister, B., U. Hofer, S. Ursenbacher & B. Baur. 2010. Spatial genetic analysis of the grass snake, *Natrix natrix* (Squamata: Colubridae), in an intensively used agricultural landscape. *Biological Journal of the Linnean Society* 101:51-58.
- Méndez-Toribio, M., J. Martínez-Cruz, J. Cortés-Flores, F.J. Rendón-Sandoval & G. Ibarra-Manríquez. 2014. Composición, Estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuar, Depresión del Balsas, Michoacán. México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:1117-1128.
- Munguía-Vega, A., R.R. Estrella, W.W. Shaw & M. Culver. 2010. Localized extinction of an arboreal desert lizard caused by habitat fragmentation. *Biological Conservation* 157:11-20.
- Munguía-Vega, A., R. Rodríguez-Estrella, W. Shaw & M. Culver. 2013. Localized extinction of an arboreal desert lizard caused by habit fragmentation. *Biological Conservation* 157:11-20.
- Parham, J. & T. Papenfuss. 2009. High genetic diversity among fossorial lizard populations (*Anniella pulchra*) in a rapidly developing landscape (Central California). *Conservation Genetics* 10:169-176.
- Pereira, W., J. Costa, A. Reis, C. da Silva, E. Malta, Y. Rico & R. Jaffé. 2019. Everything you always wanted to know about gene flow in tropical landscapes (but were afraid to ask). *PeerJ* 7:e6446.
- Piñero, D. 2008. La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas. *Capital natural de México: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO 1:415-494.
- Ramírez-Bautista, A. & L. Vitt. 1997. Reproduction in the Lizards *Anolis nebulosus* (Plychrotidae) from the coast of Mexico. *Herpetologica* 53:423-431.

- Ramírez-Bautista, A. 2009. Análisis poblacional de *Anolis nebulosus*: Una base para la conservación de los reptiles del Bosque Tropical Caducifolio de México. ResearchGate.
- Rice, S. & R. Clark. 2016. Factors affecting genetic connectivity and diversity of the island night lizard. *bioRxiv* 1-37.
- Ricketts, T.H. 2001. The Matrix Matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158:87-99.
- Ricketts, T.H., E. Dinerstein, T. Boucher, T.M. Brooks, S. Butchart, M. Hoffmann, J. Lamoreux, J. Morrison, M. Parr, J. Pilgrim, A. Rodrigues, W. Sechrest, G. Wallace, K. Berlin, J. Bielby, N. Burgess, D. Church, N. Cox, D. Knox, C. Loucks, G. Luck, L. Master, R. Moore, R. Naidoo, R. Ridgely, G. Schatz, G. Shire, H. Strand, W. Wettengel & E. Wikramanayake. 2005. Pinpointing and preventing imminent extinctions. *Proceedings of the National Academy of Science* 295:1280-1284.
- Rico, Y. 2019. Landscape genetics of Mexican biodiversity: A review. *Acta Universitaria* 29:1-23.
- Rodríguez-Robles, J., T. Jezkova & M. Leal. 2010. Climatic stability and genetic divergence in the tropical insular lizard *Anolis krugi*, the Puerto Rican 'Lagartijo Jardinero de la Montaña'. *Molecular Ecology* 19:1860-1876.
- Row, J.R., G. Blouin-Demers & S.C. Loughheed. 2010. Habitat distribution influences dispersal and fine-scale genetic population structure of Eastern foxsnakes (*Mintonius gloydi*) across a fragmented landscape. *Molecular Ecology* 19:5157-5171.
- Senczuk, G. A. García, P. Colangelo, A. Annesi & R. Castiglia. 2014. Morphometric and genetic divergence in island and mainland populations of *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) from Jalisco (Mexico): an instance of insular gigantism. *Italian Journal of Zoology* 81:204-214.
- Siliceo-Cantero, H.H. & A. García. 2015. Actividad y uso del hábitat de una población insular y una continental de lagartijas *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) en un ambiente estacional. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:406-411.
- Siliceo-Cantero, H.H., A. García, G. Reynolds, G. Pacheco & B. Lister. 2016. Dimorphism and divergence in island and mainland Anoles. *Biological Journal of the Linnean Society* 118:852-872.
- Smith, A., M. Gardner, A. Fenner & M. Bull. 2009. Restricted gene flow in the endangered pygmy bluetongue lizard (*Tiliqua adelaidensis*) in a fragmented agricultural landscape. *Wildlife Research* 36:466-478.
- Stamps, J.A. 1982. The relationship between ontogenetic habitat shifts, competition and predator avoidance in a juvenile lizard (*Anolis aeneus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12:19-33.
- Stan, K. & G.A. Sánchez-Azofeifa. 2019. Tropical dry forest diversity, climatic response, and resilience in a changing climate. *Forest* 10:443.
- Storfer, A., M. Murphy, S. Spear, R. Holderegger & L. Waits. 2010. Landscape genetics: where are we now? *Molecular Ecology* 19:3496-3514.
- Storfer, A., M.A. Murphy, J.S. Evans, C.S. Goldberg, S. Robinson, S.F. Spear, R. Dezzani, E. Delmelle, L. Vierling & L.P. Waits. 2007. Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity* 98:128-142.

- Templeton, A., R. Robertson, J. Brisson & J. Strasburg. 2001. Disrupting evolutionary processes: The effect of hábitat fragmentation on collared lizards in the Missoutu Ozarks. *PNAS* 98:1-7.
- Titus, V. R. Bell, C. Rayna, G. Becker & K. Zamudio. 2014. Connectivity and gene flow among Eastern Tiger Salamander (*Ambystoma tigrinum*) population in highly modified anthropogenic landscapes. *Conservation Genetics* 15:1447-1462.
- Vervust, B., S. van Dongen, I. Grbac, I. & R. van Damme. 2009. The mystery of the missing toes: Extreme levels of natural mutilation in island lizard populations. *Functional Ecology* 23:996–1003.
- Wang Y., J. Zhang, K. Feeley, P. Jiang & P. Ding. 2009. Life-history traits associated with fragmentation vulnerability of lizards in the Thousand Island Lake, China. *Animal Conservation* 12:329-337.
- Wesley, K. 2015. An assessment of the role of roads in population demography and genetic structuring in two species of lizards in the northern Chihuahuan desert. University of Texas at El Paso. Environmental Science and Engineering Doctoral Program.
- Wiens, J.A., N.C. Stenseth, B. Van Horne & R. Anker. 1993. Ecological Mechanisms and Landscape Ecology. *Oikos* 66:369-380.
- Wilson, M., X. Chen, R. Colett, R. Didham, P. Ding, R. Holt, M. Holyoak, G. Hu, A. Hughes, L. Jiang, W. Laurance, J. Liu, S. Pimm, S. Robinson, S. Russo, X. Si, D. Wilcove, J. Wu & M. Yu. 2016. Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. *Landscape Ecology* 31:219-227.
- With, K., R. Gardner & M. Turner. 1997. Connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos* 78:151-169.
- Wright, J. 2005. Tropical forest in a changing environment. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20:554-560.
- Zaviezo, T., A. Grez, C. Estades & A. Pérez. 2006. Effects of habitat loss, habitat fragmentation, and isolation on the density, species richness, and distribution of ladybeetles in manipulated alfalfa landscapes. *Ecological Entomology* 31:646-656.

Efecto de los elementos de paisajes naturales y antropogénicos sobre la estructura genética espacial de *Anolis nebulosus* en un bosque tropical caducifolio altamente amenazado en el occidente de México

1. Introducción

A nivel mundial, la biodiversidad está siendo amenazada debido principalmente a la fragmentación, degradación y destrucción de los hábitats, modificando de manera alarmante algunos ecosistemas (Mittermeier et al., 2011; Manel & Holderegger, 2013). Es por esto que actualmente existen muchos paisajes como áreas heterogéneas conformadas por mosaicos complejos tanto de origen natural como antrópico (Gardner et al., 2009). Estos paisajes heterogéneos, que actualmente se encuentran sujetos a un aumento en la probabilidad de deforestación y fragmentación debido a la intensificación del uso del suelo para actividades agrícolas y ganaderas (Etter et al., 2006), pueden promover diferencias en el grado de conectividad entre los distintos elementos que los conforman, con graves consecuencias para la persistencia de muchos organismos (Candenasso et al., 2006).

El efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre el movimiento de los individuos entre parches de hábitat discontinuo ha sido poco estudiado, principalmente en los trópicos (Gustafson & Gardner, 1996; Meister et al 2010; Levy et al., 2013; Blair et al., 2013; Waits et al., 2016; Waraniak et al., 2019). Incluso, aún se conoce poco acerca de los factores específicos que pueden afectar la conectividad funcional de especies que dependen, sobre todo, de ecosistemas amenazados, y que pueden estar cambiando o limitando sus patrones de dispersión y flujo genético (FitzGibbon et al., 2007). Las poblaciones pueden estar sujetas a cambios demográficos y genéticos significativos debido a una conectividad limitada o nula entre parches de hábitat óptimo para la especie (Fahrig, 2003; Fischer & Lindenmayer, 2007). Esto puede resultar en la pérdida de la diversidad genética dentro de las poblaciones, y en una mayor diferenciación entre ellas debido a la reducción del flujo genético y a la deriva genética (Sarre et al., 1990; Cushman et al., 2006; Levy et al., 2011; Waits et al., 2016). Con el tiempo, puede haber mayores consecuencias como la depresión por endogamia y la erosión de la riqueza alélica, o incluso extinciones locales y una reducción en el potencial evolutivo de las especies (Frankham, 1995; Stow et al., 2000; Meisteir et al., 2010). Por otro lado, en hábitats como las islas, que tienen características muy particulares dada su extensión y distancia a la costa, las especies presentan cambios morfológicos, biológicos y ecológicos en respuesta a las condiciones de aislamiento (Kadmon & Pulliam, 1993; Vervust et al., 2019; Siliceo-Cantero & García, 2015). Sin embargo, se sabe poco acerca de los patrones genéticos que pueden tener las poblaciones de

especies que se distribuyen tanto en la parte continental como en las islas cercanas al continente (Siliceo-Cantero et al., 2016).

La capacidad de dispersión de los organismos es un aspecto fundamental para comprender los patrones de flujo genético y de diferenciación genética entre las poblaciones (Lande, 1993). Sin embargo, la habilidad o la elección de un organismo para dispersarse o no, están determinados en gran medida por la estructura y composición del paisaje, que puede contener barreras o corredores naturales para el movimiento de individuos y/o poblaciones completas (Epps et al., 2005). La pérdida de hábitat por factores antropogénicos como la construcción de carreteras, poblados y deforestación para agricultura o ganadería constituyen una amenaza grave para el movimiento y persistencia de poblaciones distribuidas de manera continua, especialmente para aquellos organismos que tienen capacidades de dispersión limitadas (Row et al., 2010; Angelone et al., 2011; Blair et al., 2013).

En pequeños vertebrados, como los reptiles, los efectos de las características del paisaje varían dependiendo de la capacidad de dispersión de la especie, así como la composición del paisaje donde se encuentra (e. g. porcentaje de agricultura, vegetación no nativa y carreteras; Meister et al., 2010; Levy et al., 2013). En este grupo taxonómico, debido a su dispersión relativamente limitada y a su extrema sensibilidad a las condiciones ambientales, dada su condición de ectotermos, cualquier alteración en la temperatura afecta sus horas de actividad, rendimiento fisiológico, comportamiento y reproducción (Sinervo et al., 2010). Por lo tanto, pueden ser más susceptibles a la pérdida de hábitat y a la falta de conectividad del paisaje, aumentando el estrés térmico que limita el tiempo de actividad durante el día debido a la reducida disponibilidad de sombra (Kearney et al., 2009; Clustella-Trullas & Chown, 2011). Además, con la pérdida del hábitat o la fragmentación se limitan la cantidad de refugios, sitios de percha y anidación con respecto a otros grupos (Janzen, 1994; Gibbons et al., 2000). En zonas donde se ha eliminado la vegetación nativa, principalmente para construcción de carreteras, se ha reportado un declive y en algunos casos la extinción de poblaciones de pequeños reptiles como las lagartijas (Rocha et al., 2009; Blair et al., 2013). Esto se debe a la limitada capacidad de dispersión y a la estrecha asociación que mantienen las lagartijas con el paisaje, ya que la pérdida y disminución del

hábitat puede influir de manera importante en su movimiento y, por lo tanto, en sus genes a través del paisaje (Blair et al., 2013).

El bosque tropical caducifolio (BTC) es uno de los tipos de vegetación con mayor extensión en México, cubriendo el 12.4% de la superficie del país en altitudes desde los 0 hasta los 1900 msnm (Arias et al., 2002; Rzedowski, 2006). Debido a esta amplia distribución, existe una gran variación en las condiciones ambientales en las que se establece (Rzedowski, 2006), que junto con la compleja topografía propicia la existencia de una gran diversidad biológica (Ceballos & Valenzuela, 2010; García, 2010). Los BTCs de México también se caracterizan por albergar a una gran cantidad de especies endémicas, incluyendo aproximadamente 436 especies de vertebrados, de los cuales 64 son reptiles (Flores-Villela & Gerez, 1994; Santos et al., 2004). Sin embargo, actualmente, la pérdida del hábitat tanto por factores naturales (e.g. huracanes, incendios, inundaciones y caída de grandes árboles) como antropogénicos (e.g. construcción de carreteras, eliminación de la cobertura original a zonas de agricultura y pastoreo) está amenazando el potencial evolutivo y afectando la conectividad funcional de las especies que dependen de este ecosistema (Trejo & Dirzo, 2000; Ceballos & García, 2010; Blair et al., 2013; Emel & Storfer, 2015).

Anolis nebulosus es una especie de lagartija arborícola endémica de México, fuertemente asociada a los BTCs y que presenta bajas capacidades de dispersión (Schoener & Schoener, 1982; Hernández-Salinas & Ramírez-Bautista, 2013; Siliceo-Cantero & García, 2015). Habita en los estratos medios de las coberturas vegetales y prefieren principalmente troncos desnudos de los árboles para perchar, además de sitios de sombra para refugiarse de las altas temperaturas del medio día y con ello evitar la deshidratación (Hernández-Salinas & Ramírez-Bautista, 2013; Silicero-Cantero & García, 2015). El patrón de actividad bimodal que presenta durante el día se ve afectado en ocasiones por la estacionalidad, y se ven obligados a reducir notablemente su actividad para evitar el sobrecalentamiento durante las altas temperaturas al mediodía (García, 2008; Santiago-Pérez et al., 2012). Dado que la heterogeneidad del BTC juega un papel importante en el uso de microhábitats en *A. nebulosus* y por lo tanto pueden ser muy susceptibles a la pérdida de hábitat, es una especie modelo para investigar el efecto de la heterogeneidad del paisaje en su movimiento.

El objetivo de este estudio fue analizar el efecto de las características del paisaje sobre la estructura y flujo genético de poblaciones de *Anolis nebulosus* dentro del bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano. Para ello, primero describimos los patrones de estructura y flujo genético entre las poblaciones, incluyendo una zona insular muy cercana al continente. Posteriormente analizamos la relación entre las características del paisaje y los patrones de flujo y estructura genética en la parte continental y determinamos las características del paisaje que mejor explican los patrones de estructura y flujo genéticos de la especie. Dado que *A. nebulosus* tiene tasas de dispersión relativamente bajas, esperamos bajos niveles de flujo genético y diferenciación genética entre poblaciones, además de una fuerte estructura entre las poblaciones del continente y la isla. También esperamos que la distancia a carreteras y ríos, así como el cambio de uso de suelo de la vegetación original a coberturas transformadas, y en menor medida la pendiente, expliquen la estructura y el flujo genético entre poblaciones. Este estudio puede servir de modelo para entender las causas y consecuencias de la pérdida y conectividad del hábitat en otras especies de pequeños vertebrados, así como para implementar medidas de conservación como el diseño de corredores biológicos.

2. Materiales y Método

2.1 Especie de estudio

Anolis nebulosus es una pequeña lagartija endémica de México con poca capacidad de dispersión (Schoener & Schoener, 1982; Hernández-Salinas & Ramírez-Bautista, 2013; Siliceo-Cantero & García, 2015; Siliceo-Cantero et al., 2016). Habita principalmente en el BTC desde el este de Sonora hacia el norte de Sinaloa, a lo largo de la vertiente del Pacífico hasta el sur de Guerrero y en la cuenca del río Balsas, en altitudes que van desde el nivel del mar hasta 2600 msnm. Sin embargo, también se distribuye en bosques tropicales subperennifolios, matorrales xerófilos y en los ecotonos de bosques de pino-encino (García & Ceballos, 1994). Presenta una actividad con dos picos durante el día, uno por la mañana y otro por la tarde, este patrón de actividad se ve afectado en ocasiones por la estacionalidad, y se ven obligados a reducir notablemente su actividad durante la estación seca, para evitar sobrecalentamiento por las altas temperaturas. Estas lagartijas se encuentran principalmente en los estratos medios de las coberturas vegetales, prefieren troncos desnudos de los árboles para perchar y sitios de sombra para refugiarse de las altas temperaturas y evitar la deshidratación (Siliceo-Cantero & García, 2015). Dado que los costos conductuales de la termorregulación son altos, necesitan cambiar de árbol y de altura a la cual perchan en los periodos de altas temperaturas en el bosque (García, 2008). Es una especie ovípara y su temporada de reproducción es de junio hasta noviembre, con una puesta de 12 a 18 huevos (Santiago-Perez et al., 2012). Actualmente, no se ha realizado muchos estudios sobre diversidad genética o diferenciación genética entre poblaciones de esta especie (Senczuk et al., 2014; Siliceo-Cantero et al., 2016), sin embargo, para el género *Anolis* hay pocos estudios que muestran diversidad genética intermedia entre poblaciones (Stapley et al., 2011; Sugawara et al., 2015).

2.2 Área de estudio y procedimientos de campo

El área de estudio corresponde a un paisaje en la costa de Jalisco, México abarcando un área de 1,548 km² (Figura 2). Este paisaje está compuesto por un mosaico de distintos tipos de vegetación y usos de suelo. En su mayoría, está compuesto por bosque tropical caducifolio primario y fragmentos de bosque bajo distintos estadios de sucesión descritos previamente en Suazo-Ortuño et al. (2018), así como por pastizales, bosque perenne,

manglar, zonas de suelo expuesto, cultivos y asentamientos humanos (Hernández-Guzmán et al., 2019). Dentro del área de estudio se encuentra la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, una importante área de conservación con 13,142 hectáreas de bosque primario, así como la isla de San Agustín. Esta isla tiene un área de 3.3 ha, mide 280 m de largo por 230 m de ancho y está separada por 470 m de la costa (Figura 2). La isla de San Agustín forma parte de un conjunto de islas de la Bahía de Chamela, que son puentes terrestres que se separaron del continente durante un rápido aumento en el nivel del mar que tomó lugar hace 7000 – 8000 años antes del presente. Tiene una estructura de vegetación mucho más abierta que en el continente, con presencia de matorral y bosque tropical caducifolio, similar en estructura al bosque de la zona continental (Siliceo-Cantero et al., 2016).

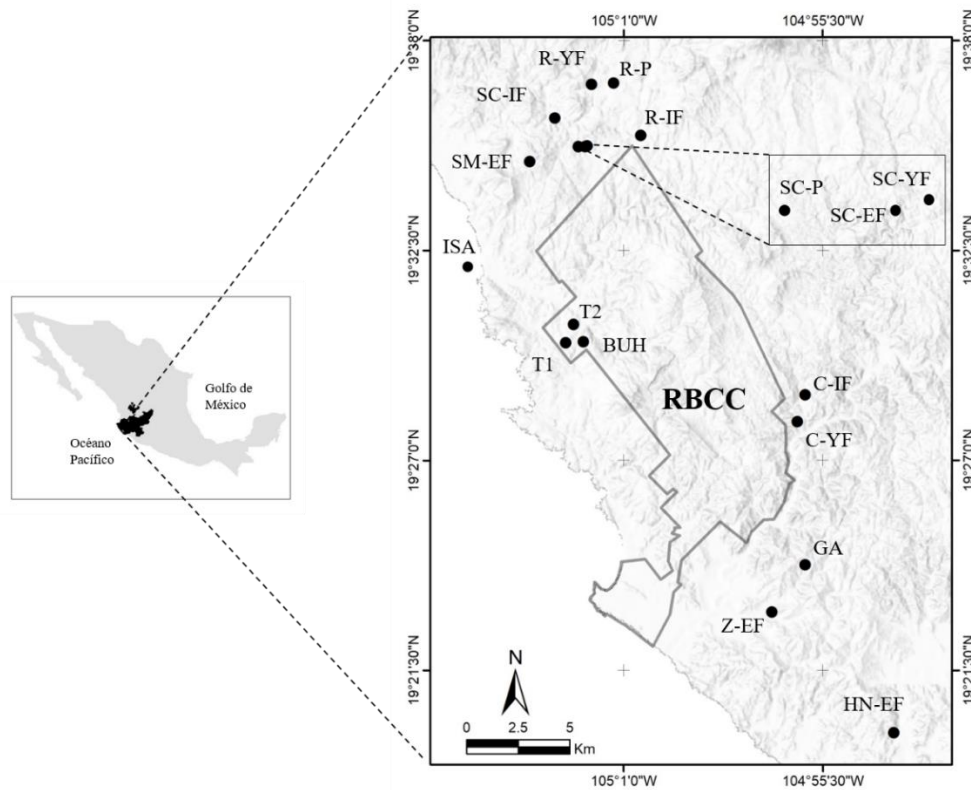


Figura 2. Área de estudio con las 17 poblaciones de *Anolis nebulosus* en la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala (RBCC) y sus alrededores en la costa de Jalisco, México. La línea continua representa los límites de la RBCC. Ranchitos, bosque joven (R–YF); Ranchitos, pastizal (R–P); Ranchitos, bosque intermedio (R–IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC–IF); Santa Cruz, pastizal (SC–P); Santa Cruz, bosque joven (SC–YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC–EF); San Mateo, bosque temprano (SM–EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C–IF); Caimán, bosque joven (C–YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z–EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN–EF); y la isla San Agustín (ISA). Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.

Dentro del paisaje de estudio se colectaron muestras en distintas localidades, incluyendo sitios dentro y fuera de la reserva y en la isla, algunos sitios de muestreo estaban cubiertos por BTC primario y bosque secundario bajo diferentes etapas sucesionales (EF, bosque temprano 5 – 6 años de abandono; YF, bosque joven 8 – 10 años de abandono; IF, bosque intermedio 15 – 17 años de abandono) y algunos pastizales rodeados de BTC. La distancia máxima entre los sitios de muestreo fue de 19 km, la mínima de 0.103 km y en promedio están separados por 5.4 km. En total se obtuvieron muestras de 147 individuos de *A. nebulosus* de 17 localidades diferentes (promedio = 9 individuos, 3 – 10) a lo largo del paisaje (Tabla 1). La búsqueda de individuos se realizó durante el día donde la experiencia herpetológica en campo sugirió una mayor posibilidad de encuentro. Durante los recorridos se revisaron sitios de posible ocurrencia para la especie en los estratos medios de la cobertura vegetal, las partes bajas de troncos desnudos y en la hojarasca. Los organismos se capturaron de manera manual y se obtuvieron muestras de tejido de la parte distal de la cola (aproximadamente 30 mm), preferentemente de adultos tanto machos como hembras, que se colocaron en tubos con etanol al 99%. Para complementar el muestreo, se utilizaron muestras del banco de tejidos de la Colección Herpetológica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH).

2.3 Extracción de ADN y amplificación de microsatélites

Se extrajo ADN de la totalidad de individuos con un kit de extracción (Qiagen DNeasy Blood & Tissue Kit) o con un protocolo de extracción rápida de sal (Aljanabi & Martínez, 1997), esto debido a las pequeñas cantidades de tejido en algunas muestras. Se seleccionaron 20 microsatélites previamente diseñados para otras especies de *Anolis* para probar su amplificación y polimorfismo en *Anolis nebulosus*. Estas fueron: *A. apletophallus*, *A. stratulatus*, *A. gundlanchii*, *A. krugi*, *A. evermanni* (Glor et al., 2007; Wordley et al., 2011), *A. sagrei* (Bardeleben et al., 2004) y *A. wattsi* (Stenson et al., 2000). De los 20 microsatélites probados, 9 amplificaron exitosamente y fueron polimórficos (Acar8, Acar9, Acar11, AAAG91, Acar27, Acar2, Acar17, DISTAH6 y BREV2E9; Bardeleben et al., 2004; Ng et al., 2009; Wordley et al., 2011). Los loci Acar8, Acar9, Acar11 y AAAG91 se amplificaron simultáneamente mediante el kit de PCR de Multiplex (Qiagen), usando el primer forward marcado con fluorescencia (Applied Biosystems). La

reacción de amplificación de multiplex (8 μ L de volumen total) tuvo concentraciones finales de 1.0 x de Multiplex PCR Master Mix, 0.2 μ mol/L de la mezcla de primers y 0.5 – 2.0 μ L de ADN. Asimismo, los loci *Acar2*, *Acar27*, *Acar17*, *DISTAH6* y *BREV2E9* se amplificaron individualmente, modificando el primer forward con una secuencia de ingeniería (´CAG) que permite el uso de un tercer primer marcado con la fluorescencia (´CAG) en la PCR (Gow et al., 2006; Johansson et al., 2008). Las reacciones de amplificación (8 μ L de volumen total) tuvieron 0.72 x de buffer, 2.81 – 3.5 mM de $MgCl_2$, 0.57 mM de cada dNTP, 0.10 μ M del primer forward modificado, 0.15 μ M del primer reverse, 0.15 μ M del tercer primer, 0.04 U de Taq (Promega), y 0.5 – 2.0 μ L de ADN. Para las reacciones de multiplex y para los loci *Acar27*, *Acar2* y *Acar17* se usó el siguiente programa: desnaturalización inicial a 95°C por 15 min, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 30 s, hibridación a 59 – 60 °C por 1 min y extensión a 72 °C por 1 min, con una extensión final de 60 °C por 30 min. Para los loci *BREV2E9* y *DISTAH6* las condiciones de PCR fueron las siguientes: desnaturalización inicial a 80 °C por 5 min, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 95 °C por 1 min, hibridación a 53 – 60 °C por 4 min y una extensión final de 70 °C por 10 min. Las reacciones de PCR se realizaron en una Veriti Thermal Cycler (Applied Biosystems). Los productos de PCR se visualizaron en geles de agarosa al 2 % teñidos con Midori Green. Finalmente, los productos de PCR se enviaron a un secuenciador automático HITACHI 3500 (Applied Biosystems) en el Laboratorio de Biología Molecular de la ENES, UNAM, Morelia. La visualización de alelos y genotipificación se realizó de manera manual, utilizando el programa Geneious Prime 2019.2.1 (Biomatters Limited) empleando un estándar de tamaño interno (GeneScan – 600LIZ; Applied Biosystems).

2.4 Diversidad genética

Se obtuvieron estadísticos de resumen para cada localidad incluyendo el número de alelos y riqueza alélica, una medida del número de alelos por locus entre poblaciones independientemente del tamaño de muestra utilizando GENALEX (Peakall & Smouse, 2012). La heterocigosidad observada (H_O) y esperada (H_E) por población se calculó en Fstat v2.9.3.2 (Goudet, 2002). También se probó desequilibrio de ligamiento entre pares de loci dentro de las poblaciones, así como desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE)

dentro de poblaciones y loci en GENEPOP 4.7, implementando una prueba exacta de Fisher (Raymond & Rousset, 1995; Rousset, 2008), y utilizando correcciones de Bonferroni para corregir comparaciones múltiples simultáneas (valor ajustado de $P = 0.0003$). Finalmente, se utilizó el programa Microchecker v2.2.3 (van Oosterhout et al., 2004) para detectar alelos nulos.

2.5 Diferenciación y estructura genética

Para determinar la estructura genética poblacional, calculamos F_{ST} y D de Jost globales y pareadas. F_{ST} representa una medida de diferenciación genética basada en la frecuencia de los alelos por localidad y la D de Jost, además de ser una medida de diferenciación genética, corrige con base en el nivel de polimorfismo de los microsatélites (Jost et al., 2017). Calculamos la F_{ST} global y pareada usando la corrección ENA que se emplea para alelos nulos, en el programa FreeNA (Chapuis & Estoup, 2007) con 25,000 réplicas. En el paquete DEMEtics v0.8-7 (Gerlach et al., 2010) para R 4.0.0 calculamos la D_{est} global y pareada.

Realizamos un análisis Bayesiano de asignación en STRUCTURE v2.3.4 (Pritchard et al., 2000) para inferir el número más probable de grupos genéticos (K) a partir de los datos genotípicos multilocus. Corrimos STRUCTURE con información de la población (LOCPRIOR) bajo el modelo de mezcla (admixture) con frecuencias alélicas correlacionadas. Se corrió el análisis con el conjunto de datos completos de las 17 poblaciones, y posteriormente se corrió un segundo análisis solamente con los datos de las poblaciones continentales (16 poblaciones) para detectar subestructura. Para cada uno de los análisis, corrimos 10 cadenas independientes para cada K , desde $K = 1$ hasta $K = 10$. La longitud del burn-in fue de 500,000 y el número de cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) después del burn-in fue de 1 millón. Para determinar el número de grupos más probable, calculamos el estadístico ΔK basado en la tasa de cambio del logaritmo de la probabilidad de los datos entre los valores sucesivos de K , siguiendo a Evanno et al. (2005) en STRUCTURE HARVESTER (Earl & vonHoldt, 2011).

2.6 Flujo genético

Para estimar el flujo genético utilizamos un método de asignación genética implementado en el programa BayesAss v 3.0 (Wilson & Rannala, 2003). A diferencia de las estimaciones basadas en la teoría de coalescencia, los métodos de asignación genética son adecuados para estimar las tasas recientes de flujo genético. BayesAss utiliza el muestreo de las cadenas Monte Carlo Markov para estimar las tasas asimétricas de flujo de genes entre poblaciones (Berry et al., 2004; Pearse & Crandall, 2004). Ejecutamos el programa con cinco corridas independientes de 10 millones de generaciones cada una, descartando 100 mil como burn-in, muestreando la cadena cada 2,000 generaciones con diferentes valores de parámetros mezclados entre 0.60 – 0.90 para la frecuencia alélica, y entre 0.70 – 0.95 para la tasa de migración y endogamia. Se aceptaron tasas que fueron consistentes con el valor de delta 0.85 (este valor define la cantidad máxima que se puede cambiar un parámetro en cada iteración; Wilson y Rannala, 2003).

2.7 Análisis del paisaje

Para evaluar la conectividad funcional, se calcularon las distancias efectivas entre poblaciones utilizando la ruta de menor costo (Adriaensen et al., 2003) y las distancias de resistencia utilizando la teoría de circuitos (Shah & McRae, 2008), solo para las poblaciones continentales (16 poblaciones), debido a que no hay información sobre los tipos de cobertura para la zona insular. La ruta del menor costo evalúa la dispersión entre las poblaciones asumiendo una única ruta de movimiento, la cual será la que represente el menor costo energético. Por otro lado, la teoría de circuitos, también llamada aislamiento por resistencia, evalúa todas las rutas posibles entre las poblaciones. Para el cálculo de ambas distancias se eligieron varios elementos o variables del paisaje, se asignaron categorías, se reclasificaron y se sumaron para crear una capa final. Estos elementos fueron seleccionados de acuerdo al hábitat idóneo para la dispersión de la especie y elementos del paisaje que limitan su dispersión, los cuales fueron: tipo de cobertura, distancia a carreteras, distancia a ríos y el grado de pendiente.

Dado que *A. nebulosus* depende en gran medida del BTC, se utilizó como variable el tipo de cobertura utilizando datos raster obtenidos de Hernández-Guzmán et al.(2019). La base de datos espacial corresponde a coberturas y usos de suelo derivados mediante clasificación no supervisada de imágenes Landsat y OLI a 30 m de resolución. Los tipos de

cobertura y uso de suelo fueron: 1) litoral, 2) superficies acuáticas, 3) marismas, 4) manglar, 5) cultivos, 6) bosque tropical caducifolio, 7) bosque perenne, 8) suelo expuesto, y 9) asentamientos humanos.

Las carreteras pueden representar una barrera física para los organismos, debido a ello, se utilizaron las distancias a las carreteras y terracerías. Los datos se obtuvieron a partir de la red nacional de caminos del Instituto Mexicano del Transporte (<http://www.gob.mx/imt/acciones-y-programas/red-nacional-de-caminos>), complementadas con digitalización sobre imágenes de alta resolución disponibles a través de Google Earth (v. 7.3.2, 2018). Las distancias a carreteras fueron reclasificadas de acuerdo con los intervalos: 1) 1 – 100 m, 2) 100 – 200 m, 3) 200 – 300 m, 4) 300 – 400 m, y 5) > 400 m.

Por otro lado, los ríos pueden representar una barrera para la dispersión de organismos como los reptiles, debido a su forma de vida, su comportamiento y distribución, por lo que se utilizó la distancia a ríos como otra variable para el cálculo de la resistencia. Primero se obtuvieron los ríos a partir del modelo digital de elevaciones 3.0 descargado del portal del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI; <https://www.inegi.org.mx/app/geo2/elevacionesmex/>), y posteriormente se calculó la distancia a los ríos, siendo los intervalos de reclasificación: 1) 1 – 100 m, 2) 100 – 200 m, 3) 200 – 300 m, 4) 300 – 400 m, y 5) > 400 m.

Debido a que la pendiente del terreno está principalmente relacionada con la dificultad de movimiento dependiendo el grado de inclinación y la cantidad de luz para la termorregulación, utilizamos la pendiente del terreno en grados. Esta variable se derivó a partir del modelo digital de elevación (DEM) descrito anteriormente. Los valores de la pendiente fueron reclasificados de acuerdo con los siguientes intervalos: 1) 1 – 10°, 2) 10 – 20°, 3) 20 – 30°, 4) 30 – 40°, y 5) > 40°. Todas las variables del paisaje fueron igualadas a la misma resolución (30 m) y sistema de referencia (WGS84) utilizando ArcGIS 10.3. Los valores de resistencia para cada una de las variables del paisaje se asignaron utilizando la opinión de 20 expertos de la especie, a quienes se les realizó una encuesta en la que se asignaron valores entre 1 y 100, siendo los valores más cercanos a 100 los de mayor resistencia de movimiento. Para obtener los valores de resistencia final de cada variable se realizó un promedio de los valores obtenidos de las opiniones, posteriormente se realizó la suma de los valores de resistencia de todas las variables del paisaje para calcular las

matrices de distancia efectiva y distancias de resistencia. Finalmente, se realizó un buffer de 20 km a partir del límite de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala para el corte de las cuatro variables del paisaje

Para obtener tanto las distancias efectivas totales y de cada variable del paisaje como los corredores biológicos a través de la ruta de menor costo, utilizamos el paquete linkage mapper implementando en ArcGIS 10.3. Con el fin de obtener tanto el mapa de conectividad funcional como las distancias de resistencia totales y de cada variable del paisaje a través de la teoría de circuitos, utilizando el programa CIRCUITSCAPE 4.0 (Shah & McRae, 2008). En ambos enfoques se utilizaron los valores de resistencia final de los elementos del paisaje a una resolución de 30 m, y el archivo con las coordenadas de las diferentes localidades. Todos los cálculos se basaron en los valores de la resistencia por celda.

2.8 Análisis estadísticos

Para evaluar la relación entre las distancias efectivas y distancias de resistencia con las variables genéticas, y así determinar qué variables del paisaje que explican los patrones de estructura y flujo genético, aplicamos el análisis de *maximum likelihood populations effects* (MLPE; Clarke et al., 2002). Los MLPE incluyen una estructura de covariable que justifica la no-independencia de los datos pareados (Clarke et al., 2002). En el modelo, cada dato pareado se considera una observación, y la falta de independencia es incorporada como un factor poblacional que distingue entre datos que comparten un sitio o población (no independientes) y aquellos que no lo comparten (independientes). En un primer grupo de modelos incluimos las matrices de distancia efectiva total y de distancias de resistencia totales (en análisis separados) junto con la distancia Euclidiana como variables explicativas, las medidas de estructura genética (F_{ST} y D_{est}) y flujo genético en ambas direcciones como variables dependientes, y las poblaciones como efecto aleatorio. En otro grupo de modelos, incluimos todas las posibles combinaciones de las matrices de distancia efectiva y distancias de resistencia para cada variable del paisaje (grado de pendiente, tipo de vegetación, distancia a ríos y distancia a carreteras), así como la matriz de distancia Euclidiana como variables explicativas, las medidas de estructura genética (F_{ST} y D_{est}) y flujo genético en ambas direcciones como variables dependientes, y las poblaciones como

efecto aleatorio. Con el uso del paquete corMLPE (Clarke et al., 2002) creamos los modelos lineales mixtos con máxima verosimilitud (ML) y utilizamos la función *nlme* del paquete ResistanceGA para la creación de la matriz con las poblaciones como el efecto aleatorio. En total probamos 26 modelos utilizando la ruta de menor costo y 26 utilizando la teoría de circuitos para cada una de las variables dependientes (208 modelos en total). Para seleccionar los mejores modelos, aplicamos los criterios de información de Akaike (AIC), de información bayesiana (BIC; Burnham & Anderson, 2002; Clark et al., 2002) y empleamos log-Likelihood como medida de ajuste para validar la selección basada en los criterios de información. Todos los análisis se realizaron en el programa R v4.0.0. (R Core Team, 2020).

3. Resultados

3.1 Diversidad genética, diferenciación y estructura poblacional

A partir de los genotipos de 147 individuos de *A. nebulosus* obtenidos de nueve microsatélites, se estimó que el número de alelos por locus fue entre 9 y 28 para cada población, y dentro de cada población fue de entre 28 y 78 loci (alelos promedio por locus, 3.11 – 8.66, Tabla 1). La población que presentó el mayor número de alelos fue Santa Cruz-YF con 78 alelos para los 9 microsatélites analizados, mientras que la población de Hidalgo Nuevo-EF fue la que tuvo el menor número de alelos con 28 (Tabla 1). La riqueza alélica dentro de las poblaciones varió entre 2.56 (isla San Agustín) y 3.15 (Santa Cruz-YF; Tabla 1). Los valores de heterocigosidad observada variaron entre 0.39 (isla San Agustín) y 0.64 (Tejón 2) y no se desviaron consistentemente del equilibrio H-W. Después de las correcciones de Bonferroni, solamente tres poblaciones no estuvieron en equilibrio H-W para el locus BREV2E9, una para el Acar27, AAAG91 y DISTAH6 (Tabla 1) debido a la presencia de alelos nulos, como se determinó en Microchecker. Se detectó desequilibrio de ligamiento entre un par de loci después de la corrección de Bonferroni (Acar11 y AAAG91) para la población de Ranchitos-YF.

Tabla 1. Diversidad genética de *Anolis nebulosus* para cada población en la costa de Jalisco, México, basada en genotipos de nueve loci de microsatélites. Las poblaciones están en orden latitudinal de norte a sur. Ranchitos, bosque joven (R-YF); Ranchitos, pastizal (R-P); Ranchitos, bosque intermedio (R-IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC-IF); Santa Cruz, pastizal (SC-P); Santa Cruz, bosque joven (SC-YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC-EF); San Mateo, bosque temprano (SM-EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C-IF); Caimán, bosque joven (C-YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z-EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN-EF); y la isla San Agustín (ISA). Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.

Población	Elevación msnm	<i>n</i>	# alelos	Promedio de alelos/locus	Riqueza alélica	<i>H_o</i>	<i>H_E</i>
R-YF	200	10	67	7.44	2.98	0.627	0.738
R-P	192	10	70	7.77	2.92	0.528♦	0.705
R-IF	155	10	66	7.33	2.85	0.516	0.695
SC-IF	102	10	70	7.77	2.88	0.581	0.714
SC-P	139	10	69	7.66	2.97	0.616	0.734
SC-YF	146	10	78	8.66	3.15	0.604*	0.776
SC-EF	187	7	56	6.22	2.96	0.495	0.699
SM-EF	180	10	71	7.88	2.95	0.633	0.722
T1	68	5	48	5.33	2.93	0.578	0.649
T2	70	10	72	8.00	3.00	0.645	0.708
BUH	105	5	49	5.44	3.01	0.556	0.711

C-IF	45	10	66	7.33	2.84	0.572*	0.675
C-YF	111	8	63	7.00	2.85	0.597§	0.680
GA	43	10	67	7.44	2.98	0.560*	0.744
Z-EF	66	10	68	7.55	2.93	0.556	0.708
HN-EF	27	2	28	3.11	3.11	0.611	0.597
ISA	14	10	46	5.11	2.56	0.392*	0.615

n = tamaño de muestra, H_o = heterocigosidad observada, H_E = heterocigosidad esperada. Los símbolos indican una desviación significativa ($P < 0.05$, después de la corrección de Bonferroni) del equilibrio Hardy-Weinberg para el locus AAAG91§, Acar27♦, DISTAH6* y BREV2E9*.

Se detectó diferenciación genética significativa, aunque baja, considerando a todas las poblaciones (F_{ST} global = 0.022, $IC_{95\%}$ = 0.016 – 0.029, $P < 0.05$; D_{est} global = 0.143, $IC_{95\%}$ = 0.093 – 0.195, $P < 0.05$). Lo mismo ocurrió al eliminar la isla San Agustín del análisis (F_{ST} = 0.016, $IC_{95\%}$ = 0.010 – 0.024, $P < 0.05$; D_{est} global = 0.110, $IC_{95\%}$ = 0.084 – 0.179, $P < 0.05$). Los valores de F_{ST} pareadas entre poblaciones estuvieron entre -0.057 para las poblaciones de Hidalgo Nuevo-EF y Búho, y 0.092 entre Caimán-YF y la isla San Agustín. Para la D_{est} pareada los valores estuvieron entre -0.312 entre las poblaciones de Hidalgo Nuevo-EF y Búho, y 0.407 entre la isla San Agustín y Santa Cruz-YF, y fueron significativas para la mayoría de las comparaciones (Tabla 2). La menor diferenciación en F_{ST} y D_{est} se encontró entre las poblaciones de Hidalgo Nuevo-EF y Búho, por el contrario, la población de la isla San Agustín presentó los valores más altos y significativos de diferenciación genética con respecto a todas las poblaciones. En cuanto a las comparaciones entre poblaciones del continente, la población de San Mateo (SM-EF) estuvo significativamente diferenciada de la mayoría de las poblaciones considerando ambas medidas. De manera similar, la población de Gargoyo también estuvo significativamente diferenciada de la mayoría de las poblaciones considerando la D_{est} .

Tabla 2. Valores de diferenciación genética pareada entre las 17 poblaciones estimada de los nueve microsatélites. Ranchitos, bosque joven (R–YF); Ranchitos, pastizal (R–P); Ranchitos, bosque intermedio (R–IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC–IF); Santa Cruz, pastizal (SC–P); Santa Cruz, bosque joven (SC–YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC–EF); San Mateo, bosque temprano (SM–EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C–IF); Caimán, bosque joven (C–YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z–EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN–EF); y la isla San Agustín (ISA) en la costa de Jalisco, México. Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.

	R-YF	R-P	R-IF	SC-IF	SC-P	SC-YF	SC-EF	SM-EF	T1	T2	BUH	C-IF	C-YF	GA	Z-EF	HN	ISA
R-YF	--	0.236	0.194	0.138	0.117	0.148	0.084	0.151	0.111	0.155	0.189	0.08	0.086	0.174	0.156	-0.056	0.248
R-P	0.025	--	0.084	0.081	0.104	0.107	-0.008	0.161	-0.009	0.113	0.022	0.146	0.111	0.235	0.034	0.051	0.274
R-IF	0.011	0.005	--	0.078	0.104	0.119	0.086	0.121	0.063	0.178	0.029	0.227	0.181	0.156	0.104	0.069	0.285
SC-IF	0.012	0.005	0.005	--	-0.006	0.179	0.049	0.1	-0.129	0.098	-0.107	0.086	0.031	0.164	-0.023	-0.675	0.268
SC-P	0.004	0.002	0.005	-0.001	--	0.017	0.115	0.087	0.028	0.041	0.024	0.102	0.052	0.138	0.001	-0.265	0.283
SC-YF	0.013	0.004	0.004	0.026	0.003	--	0.073	0.173	0.11	0.189	0.132	0.257	0.208	0.201	0.151	-0.061	0.407
SC-EF	0.014	0.006	0.011	0.006	0.011	0.008	--	0.123	-0.013	0.03	0.001	0.089	0.022	0.219	-0.114	-0.084	0.286
SM-EF	0.022	0.049	0.018	0.039	0.026	0.02	0.054	--	0.086	0.115	0.17	0.223	0.166	0.215	0.085	0.026	0.339
T1	0.021	0.008	0.009	0.021	0.022	0.019	0	0.055	--	-0.065	-0.007	0.085	0.065	0.109	-0.039	-0.624	0.174
T2	0.02	0.026	0.018	0.015	0.019	0.027	0.023	0.034	-0.016	--	0.099	0.138	0.165	0.134	-0.012	-0.132	0.219
BUH	0.004	-0.018	-0.011	-0.03	-0.01	0.007	0.017	0.037	0.006	0.013	--	0.096	0.077	0.124	-0.073	-0.312	0.226
C-IF	0.014	0.013	0.036	0.018	0.016	0.034	0.02	0.067	0.018	0.019	0.014	--	0.071	0.14	0.113	0.031	0.261
C-YF	0.014	0.024	0.042	0.005	0.02	0.051	0.049	0.06	0.086	0.055	0.003	0.018	--	0.188	0.027	-0.27	0.286
GA	0.015	0.024	0.013	0.02	0.013	0.008	0.025	0.039	0.016	0.014	0.006	0.022	0.043	--	0.165	0.109	0.206
Z-EF	0.008	0.008	0.001	-0.016	0	0.023	0.003	0.027	0.012	-0.003	-0.022	0.022	0.021	0.013	--	-0.199	0.2
HN	-0.024	0.016	-0.023	-0.021	-0.01	-0.015	-0.003	-0.008	-0.033	-0.031	-0.057	0.029	0.043	-0.001	-0.023	--	0.138
ISA	0.061	0.073	0.065	0.062	0.074	0.075	0.074	0.08	0.034	0.033	0.062	0.064	0.092	0.042	0.041	0.008	--

Valores arriba de la diagonal representan la D_{est} y los valores debajo de la diagonal F_{ST} . Valores en negritas indican significancia ($P < 0.05$).

Los resultados del análisis de STRUCTURE, considerando a todas las muestras, mostraron que el número más probable de grupo genéticos, tomando en cuenta el valor de ΔK , fue para $K = 4$ (Figura 3). Sin embargo, no se muestra un patrón claro de estructura acorde con la geografía, a excepción de los individuos de la isla de San Agustín que se diferencian aun cuando se considera un menor número de grupos genéticos ($K = 2, 3$; Figura 3).

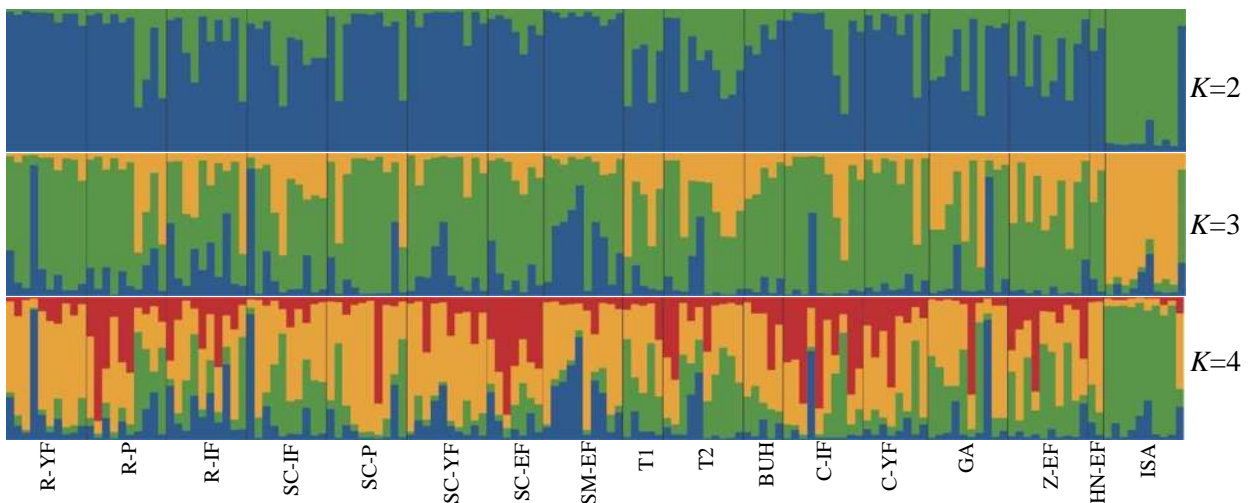


Figura 3. Estructura genética espacial para 147 individuos de *Anolis nebulosus* de todas las poblaciones muestreadas, determinada por un análisis de asignación Bayesiano utilizando STRUCTURE. Se muestran las gráficas para $K = 2$, $K = 3$ y $K = 4$, donde cada individuo está representado por una línea vertical que está dividida en K secciones de colores, y la longitud de cada sección es proporcional al coeficiente de membresía estimado. El número de grupo genéticos más probable de acuerdo con ΔK es $K = 4$. Ranchitos, bosque joven (R-YF); Ranchitos, pastizal (R-P); Ranchitos, bosque intermedio (R-IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC-IF); Santa Cruz, pastizal (SC-P); Santa Cruz, bosque joven (SC-YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC-EF); San Mateo, bosque temprano (SM-EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C-IF); Caimán, bosque joven (C-YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z-EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN-EF); y la isla San Agustín (ISA) en la costa de Jalisco, México. Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.

En un segundo análisis dejamos fuera los genotipos de la isla San Agustín para determinar la existencia de subestructura genética. Nuevamente, el número más probable de grupos genéticos fue para $K = 4$ (Figura 4). Sin embargo, tampoco fue evidente un claro patrón geográfico.

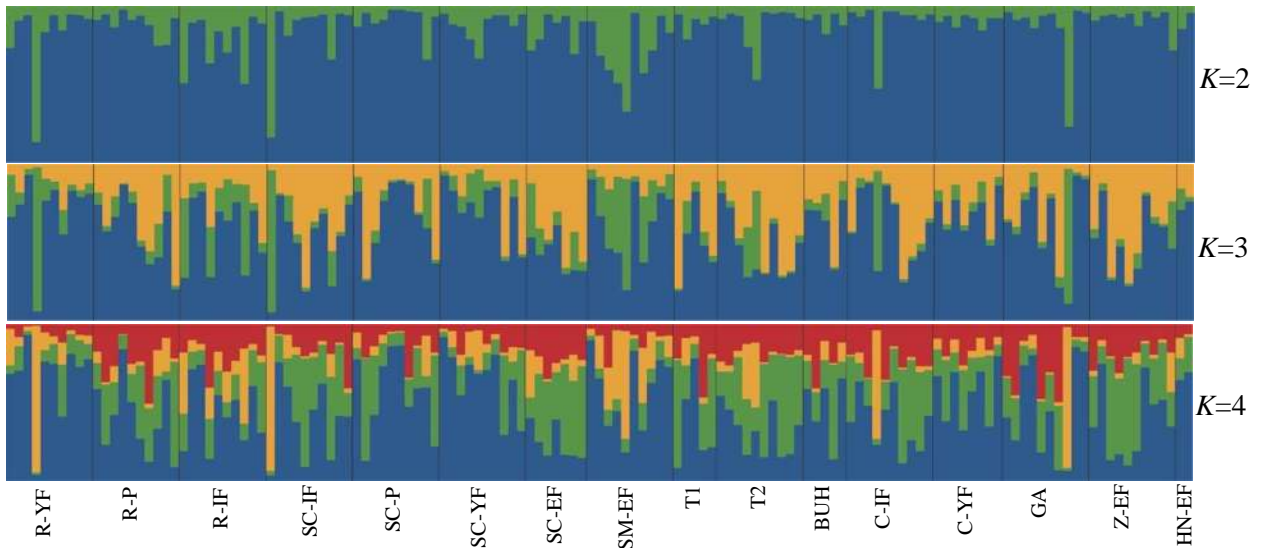


Figura 4. Estructura genética espacial para 137 individuos de *Anolis nebulosus* de las poblaciones continentales, determinada por un análisis de asignación Bayesiano utilizando STRUCTURE. Se muestran las gráficas para $K = 2$, $K = 3$ y $K = 4$, donde cada individuo está representado por una línea vertical que está dividida en K secciones de colores, y la longitud de cada sección es proporcional al coeficiente de membresía estimado. El número de grupo genéticos más probable de acuerdo con ΔK es $K = 4$. Ranchitos, bosque joven (R-YF); Ranchitos, pastizal (R-P); Ranchitos, bosque intermedio (R-IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC-IF); Santa Cruz, pastizal (SC-P); Santa Cruz, bosque joven (SC-YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC-EF); San Mateo, bosque temprano (SM-EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C-IF); Caimán, bosque joven (C-YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z-EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN-EF); y la isla San Agustín (ISA), en la costa de Jalisco, México. Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.

3.2 Flujo genético

Los valores de la tasa de migración por generación (m), calculada en BayesAss, fueron asimétricos. Los valores fueron desde 0.012 hasta 0.136. El mayor flujo fue de la población de Ranchitos-IF a Santa Cruz-IF, y el menor flujo se presentó de Gargoyo a Ranchitos-P.

La isla San Agustín presentó menores valores de flujo genético hacia la parte continental (0.012 – 0.015), que en dirección contraria (0.018 – 0.042; Tabla 3). La población de Santa Cruz-IF fue la que aportó un mayor número de migrantes por generación, y Gargoyo el menor número de migrantes por generación (Tabla 3).

Tabla 3. Estimación de la tasa de migración (m) por generación entre las 17 poblaciones. Las poblaciones donadoras se indican con un asterisco. Ranchitos, bosque joven (R–YF); Ranchitos, pastizal (R–P); Ranchitos, bosque intermedio (R–IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC–IF); Santa Cruz, pastizal (SC–P); Santa Cruz, bosque joven (SC–YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC–EF); San Mateo, bosque temprano (SM–EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque intermedio (C–IF); Caimán, bosque joven (C–YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z–EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN–EF); y la isla San Agustín (ISA) en la costa de Jalisco, México. Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.

	R-YF	R-P	R-IF	SC-IF	SC-P	SC-YF	SC-EF	SM-EF	T1	T2	BUH	C-IF	C-YF	GA	Z-EF	HN-EF	ISA
*R-YF	-	0.0127	0.0132	0.0125	0.0125	0.013	0.0142	0.0124	0.0128	0.0129	0.0128	0.013	0.0131	0.0132	0.0128	0.0129	0.0181
*R-P	0.0128	-	0.0128	0.127	0.0125	0.0127	0.0141	0.0125	0.0127	0.0135	0.0127	0.0128	0.0126	0.0130	0.0128	0.0129	0.0179
*R-IF	0.0125	0.0122	-	0.1362	0.0124	0.0129	0.0139	0.0126	0.0123	0.0124	0.0122	0.0125	0.0125	0.0122	0.0124	0.0124	0.018
*SC-IF	0.0127	0.013	0.0125	-	0.1318	0.1254	0.1085	0.1333	0.0901	0.1361	0.0125	0.1357	0.1194	0.1355	0.1305	0.0123	0.0417
*SC-P	0.0138	0.0127	0.0123	0.0125	-	0.0132	0.0128	0.014	0.0125	0.0127	0.0129	0.0126	0.0126	0.0127	0.0125	0.0126	0.0183
*SC-YF	0.0129	0.0131	0.0123	0.0128	0.0138	-	0.0129	0.0124	0.0128	0.0134	0.0134	0.013	0.013	0.0129	0.0126	0.0132	0.0189
*SC-EF	0.0131	0.0128	0.0124	0.0122	0.0127	0.0138	-	0.0127	0.0141	0.0139	0.0142	0.0141	0.014	0.014	0.0141	0.0143	0.0178
*SM-EF	0.0132	0.0130	0.0122	0.0127	0.0125	0.0127	0.0139	-	0.0123	0.0125	0.0125	0.0125	0.0124	0.0125	0.0125	0.0124	0.0179
*T1	0.015	0.0152	0.015	0.0122	0.0151	0.0153	0.0154	0.0152	-	0.0123	0.0151	0.0124	0.0133	0.0122	0.0128	0.0153	0.0181
*T2	0.0123	0.0122	0.0125	0.0127	0.0125	0.0124	0.0125	0.0125	0.0153	-	0.0123	0.0124	0.0133	0.0123	0.0131	0.0121	0.0185
*BUH	0.0124	0.0125	0.0125	0.134	0.0124	0.0123	0.0125	0.0124	0.0124	0.0129	-	0.0122	0.0133	0.0126	0.0128	0.0123	0.0182
*C-IF	0.0124	0.0121	0.0121	0.0126	0.0125	0.0125	0.0122	0.0121	0.0154	0.0121	0.0125	-	0.0124	0.0124	0.0126	0.0123	0.0185
*C-YF	0.0134	0.0135	0.0133	0.0125	0.0134	0.0135	0.0133	0.0134	0.0151	0.0125	0.0128	0.0135	-	0.0124	0.0128	0.0134	0.0183
*GA	0.0124	0.0120	0.0124	0.0122	0.0123	0.0123	0.0124	0.0123	0.0151	0.0122	0.0124	0.0123	0.013	-	0.0127	0.0126	0.0185
*Z-EF	0.0126	0.0125	0.0126	0.0126	0.0125	0.0124	0.0126	0.0126	0.0153	0.0122	0.0125	0.0127	0.0135	0.0123	-	0.0125	0.0181
*HN-EF	0.0153	0.0156	0.0151	0.0883	0.0151	0.0153	0.0155	0.0155	0.0154	0.0154	0.0156	0.0154	0.0151	0.0152	0.0152	-	0.0182
*ISA	0.0134	0.0129	0.0124	0.0125	0.0126	0.013	0.0138	0.0125	0.0152	0.0122	0.0123	0.0121	0.0134	0.0125	0.0126	0.0152	-

3.3 Análisis de genética del paisaje

3.3.1 Ruta de menor costo

Se obtuvieron 34 corredores que conectan a las 16 poblaciones de la parte continental de la zona de estudio, con una distancia Euclidiana promedio de 5.85 km. La ruta de menor costo promedio fue de 6.73 km, mientras que la ruta más corta fue de 103 m entre las poblaciones de Santa Cruz-EF y Santa Cruz-YF. El corredor más largo fue de 17.9 km entre las poblaciones de Tejón 1 y Zapata-EF (Figura 5). La ruta de menor costo representa los corredores potenciales por los cuales puede existir el flujo de individuos, y pasa mayormente por las zonas cubiertas con bosque tropical caducifolio, evitando zonas sin vegetación y pastizales. No detectamos una ruta directa que conecte a las poblaciones más alejadas, sin embargo, tanto las poblaciones que se encuentran dentro de la reserva como aquellas que la rodean (Caimán y Gargoyo), mantienen la conectividad entre poblaciones que están más alejadas y en zonas con menor cobertura de vegetación (Figura 5).

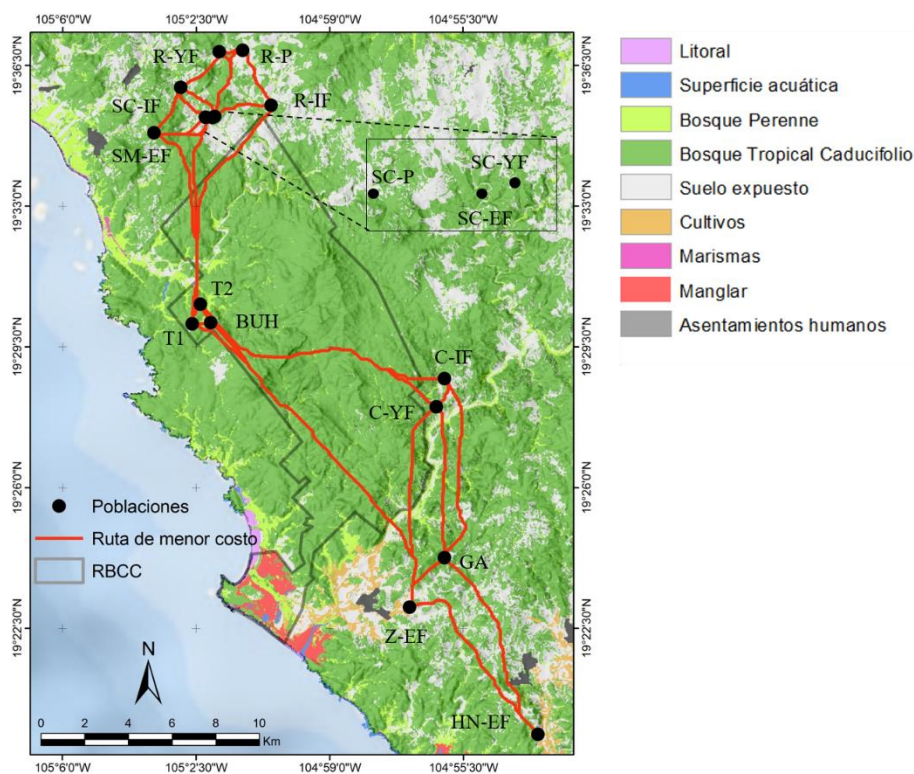


Figura 5. Mapa de las rutas de menor costo para *A. nebulosus* en la costa de Jalisco, México. La línea roja representa la ruta de menor costo entre las 16 poblaciones. La línea continua representa los límites de la RBCC. Los diferentes colores representan los tipos de cobertura presentes en el sitio. Ranchitos, bosque joven (R-YF); Ranchitos, pastizal (R-P); Ranchitos, bosque intermedio (R-IF); Santa Cruz, bosque intermedio (SC-IF); Santa Cruz, pastizal (SC-P); Santa Cruz, bosque joven (SC-YF); Santa Cruz, bosque temprano (SC-EF); San Mateo, bosque temprano (SM-EF); Tejón1 (T1); Tejón2 (T2); Búho (BUH); Caimán, bosque

intermedio (C-IF); Caimán, bosque joven (C-YF); Gargoyo (GA); Zapata, bosque temprano (Z-EF); Hidalgo Nuevo, bosque temprano (HN-EF); y la isla San Agustín (ISA). Las poblaciones que no tienen estadio sucesional corresponden a bosque primario.

En cuanto al análisis de MLPE donde se incluyó la distancia efectiva total, obtenida a partir de la ruta del menor costo y las distancias Euclidianas, no fue significativo para ninguna variable genética. En cuanto a los análisis considerando las distancias efectivas para cada variable del paisaje, se obtuvieron 12 modelos con al menos una variable estadísticamente significativa con las medidas de flujo génico en ambas direcciones como variable dependiente (Anexo 1). Todos los modelos fueron similares, y se presentan solo los dos mejores modelos para cada dirección de flujo génico de acuerdo con los criterios de AIC, BIC y logLik (Tabla 4). El mejor modelo para el flujo génico en la dirección 1 (A) tuvo como variables explicativas la distancia a carreteras y ríos, así como el tipo de cobertura, sin embargo, solo la distancia a carreteras fue estadísticamente significativa, mostrando una relación negativa con el flujo génico (Tabla 4). El segundo modelo (B) incluyó la distancia a carreteras, a ríos y la distancia euclidiana, como variables explicativas. Nuevamente, solo la distancia a carreteras fue significativa mostrando una relación negativa con el flujo génico. En ambos modelos el valor de R^2 fue de 0.72. Para la dirección de flujo contraria, el mejor modelo (C) tuvo como variables explicativas la distancia a carreteras y el tipo de cobertura (ambas estadísticamente significativas). Sin embargo, la distancia a carreteras se relacionó positivamente, mientras que el tipo de cobertura negativamente. El segundo modelo (D) incluyó a la pendiente y el tipo de cobertura como variables explicativas, pero solo la pendiente fue positiva y significativamente relacionada con el flujo génico. Sin embargo, el valor de R^2 fue muy bajo ($R^2 = 0.029$) para ambos modelos. Para las variables F_{ST} y D_{est} no se obtuvo ningún modelo significativo.

Tabla 4. Modelos más soportados por el análisis de *maximum likelihood population effects* (MLPE). Se muestra la relación entre el flujo génico entre poblaciones en ambas direcciones (A, B, y C, D) y la distancia efectiva para cada variable del paisaje utilizando la ruta de menor costo.

Distancia genética	Modelo	VARIABLES	Dirección	R ²	P	AIC	BIC	logLik
Flujo génico	A	Carreteras	–	0.721	0.03	111.09	127.81	-49.54
		Ríos	NS		NS			
		Tipo de cobertura	NS		NS			
	B	Carreteras	–	0.721	0.04	112.28	129.01	-50.14
		Ríos	NS		NS			
		Distancia geográfica	NS		NS			
Dirección 1 →	C	Carreteras	+	0.029	0.01	39.27	53.20	-15.63
		Tipo de cobertura	–		0.03			
	D	Pendiente	+	0.029	0.02	40.06	54.10	-15.03
		Tipo de cobertura	NS		NS			
Dirección 2 ←								

Modelos estadísticamente significativos basados en los valores de criterio de Akaike (AIC) y de información bayesiano (BIC), utilizando como medida de ajuste el log-likelihood (logLik). NS = no significativa.

3.3.2 Teoría de circuitos

El mapa de flujo de corriente compuesto por cuatro variables del paisaje (distancia a carreteras y a ríos, tipo de cobertura y grado de pendiente) mostró altos valores de conectividad entre las ocho poblaciones que se encuentran al norte, fuera de los límites de la RBCC (R-YF, SC-IF, R-P, SM-EF, SC-P, SC-EF, SC-YF y R-IF). La conectividad entre los sitios que se encuentran fuera de la reserva de la zona sur fue mucho menor, las poblaciones de Caimán-YF y Caimán-IF presentan una conectividad alta entre ellas, sin embargo, hacía las poblaciones de GA, Z-EF y HN-EF se encontró una conectividad de media a baja. La población de HN-EF tuvo conectividad baja con el resto de las poblaciones (Figura 5). Las tres poblaciones que se encuentran dentro de la RBCC mostraron altos valores de conectividad entre ellas (T2, T1 y BUH), las cuales a su vez mantuvieron una alta conectividad con el grupo de ocho poblaciones de la zona norte, y mostraron una conectividad de media a baja con las poblaciones de la zona sur (GA, Z-EF y HN-EF; Figura 5).

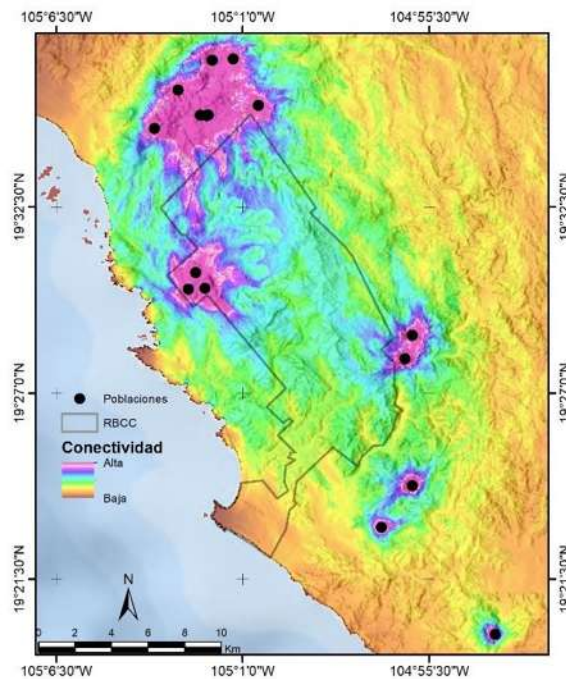


Figura 6. Resultados de CIRCUITSCAPE detectando resistencia acumulativa entre poblaciones de *A. nebulosus* basado en la combinación del efecto de tipos de cobertura, distancias a carreteras, distancias a ríos y grado de pendiente. Colores naranjas y amarillos representan bajos niveles de conectividad, mientras que los morados valores altos de conectividad. La línea continua representa los límites de la RBCC.

En cuanto a los análisis de MLPE donde se incluyó la distancia de resistencia total, basada en la teoría de circuitos, y las distancias Euclidianas, no fue significativo para ninguna variable genética. Se obtuvieron 18 modelos con al menos una variable estadísticamente significativa (Anexo 2 y 3). Igual que en el caso anterior, se presentan solo los dos mejores modelos para cada medida de distancia genética de acuerdo con los criterios de AIC, BIC y logLik (Tabla 5). El primer modelo (A), que explicó mejor la relación entre las variables del paisaje y la F_{ST} , está compuesto por la distancia geográfica, la distancia a ríos y el tipo de cobertura, siendo las primeras dos estadísticamente significativas (Tabla 5). La distancia geográfica estuvo correlacionada positivamente y la distancia a los ríos negativamente con la F_{ST} . El segundo modelo (B) tuvo como variables explicativas a la distancia geográfica y la distancia a los ríos. Sin embargo, solamente la distancia geográfica mostró una relación significativa y positiva con la F_{ST} (Tabla 5). Ambos modelos mostraron un valor de R^2 de 0.66. Considerando a la D_{est} como variable

dependiente, el mejor modelo (A) incluyó al tipo de cobertura y distancia a carreteras como variables explicativas. Sin embargo, solamente el tipo de cobertura fue estadísticamente significativo, mostrando una correlación positiva (Tabla 5). El segundo modelo (B) incluyó al tipo de cobertura y la distancia a los ríos como variables explicativas, siendo el tipo de cobertura la única variable significativa e igualmente correlacionada positivamente con la D_{est} (Tabla 5). Considerando las medidas de flujo génico como variable dependiente, ninguno de los modelos fue significativo.

Tabla 5. Modelos más soportados resultado del análisis *maximum likelihood population effects* (MLPE) que muestran la relación entre dos distancias genéticas (F_{ST} y D_{est}) y las distancias de resistencia para cada variable del paisaje utilizando la teoría de circuitos.

Distancia genética	Modelo	Variables	Dirección	R ²	P	AIC	BIC	logLik
F_{ST}	A	Distancia geográfica	+	0.66	0.04	-57.79	-41.06	34.89
		Ríos	-		0.02			
		Tipo de cobertura	NS		NS			
	B	Distancia geográfica	+	0.66	0.03	-57.60	-43.66	33.80
		Ríos	NS		NS			
D_{est}	A	Tipo de cobertura	+	0.09	0.006	340.6	354.54	-165.30
		Carreteras	NS		NS			
	B	Tipo de cobertura	+	0.09	0.01	341.5	355.44	-164.75
		Ríos	NS		NS			

Modelos estadísticamente significativos basados en los valores de criterio de Akaike (AIC) y de información bayesiano (BIC), utilizando como medida de ajuste el log-likelihood (logLik). NS = no significativa.

4. Discusión

A pesar del creciente número de estudios sobre genética del paisaje publicados hasta ahora, poco se sabe acerca de cómo responden distintos organismos a las amenazas que sufren actualmente los bosques tropicales y otros ecosistemas. Nuestros resultados resaltan la importancia de considerar características del paisaje tanto naturales como antropogénicas para entender con mayor profundidad qué factores pueden afectar la estructuración de las poblaciones a una escala de paisaje. Además, corroboran que la genética del paisaje es una herramienta poderosa para entender la conectividad funcional y detectar zonas importantes para la conservación, sobre todo en ecosistemas que han sufrido grandes transformaciones. Hasta ahora, la mayoría de los estudios de genética de la conservación y genética del paisaje se han enfocado en especies vulnerables o que se encuentran en peligro de extinción (Zink et al., 2000; Rocha et al., 2009; Munguía-Vega et al. 2010; Sunny et al., 2014). Sin embargo, el estudiar organismos que aún no se encuentran en ninguna categoría de riesgo, no solo es importante para poder hacer predicciones a futuro, sino que sirven de modelo para estudiar la conectividad del hábitat en sí (Blair et al., 2013; Munguía-Vega et al., 2013; Garrido-Garduño et al., 2016).

4.1 Diversidad genética, estructura poblacional y flujo genético

Nuestros resultados mostraron niveles moderados de diversidad genética dentro de las 17 poblaciones de *A. nebulosus* como se ha reportado para otras especies de *Anolis* (Stapley et al., 2011; Sugawara et al., 2015). La diversidad entre las poblaciones, de acuerdo con los diferentes estadios sucesionales, no fue sustancialmente diferente entre ellas, dado que se esperaría que las poblaciones en fragmentos de bosque en estadio temprano de sucesión, podrían tener una menor diversidad debido a que no existe una estructura tan compleja de la vegetación, ni tanta cobertura a diferencia de poblaciones que habitan en bosque maduro, donde la estructura de la vegetación es más compleja y continua, lo que podría facilitar el movimiento entre diferentes zonas de refugio y comida.

Encontramos que la población de la isla de San Agustín presentó la menor diversidad genética, y la mayor diferenciación genética con respecto a las poblaciones del continente de acuerdo con los resultados de STRUCTURE, de F_{st} y D_{est} que mostraron valores significativos relativamente altos en las comparaciones pareadas. Estos resultados

concuerdan con los patrones que se esperan en las islas (MacArthur & Wilson, 1967; Losos & Ricklefs, 2009). La baja diversidad genética es probablemente resultado de un efecto fundador, en el que pocos individuos colonizaron la isla desde el continente. El flujo genético entre la isla y el continente debió ser reducido, estructurando genéticamente a las poblaciones con el tiempo. De acuerdo con nuestras estimaciones, existe flujo genético reciente entre la isla y el continente, sin embargo, fue menor de la isla hacia el continente que en la dirección contraria. La población que dona más migrantes (más del doble) por generación a la isla fue Santa Cruz-IF. El resto de las poblaciones presentaron valores de flujo entre 0.0178 – 0.0189 hacia la isla, mientras que la estimación de la población de Santa Cruz-IF hacia la isla fue de 0.0417 migrantes por generación. Estas migraciones podrían estar ocurriendo de manera que los individuos se muevan entre los parches de vegetación remanente hacia la zona costera y, de ahí probablemente los individuos utilicen artefactos como pedazos de troncos o vegetación que se desprende debido a los vientos o fuertes huracanes que pueden azotar la zona costera (Schoener et al., 2001). Se ha reportado que, en etapa de huevo, algunos reptiles pueden sobrevivir hasta seis horas en agua salada (Gardner, 1985; Losos et al., 2003), lo que podría proporcionar un mecanismo por el cual los individuos puedan moverse hacia la isla en etapa de huevo, que posteriormente se conviertan en adultos y permita el mantenimiento de la población insular.

Nuestros resultados son consistentes con los de dos estudios en los que compararon genéticamente poblaciones de *A. nebulosus* de esta misma isla con respecto al continente. En estos estudios compararon las características morfométricas, ecológicas, conductuales y genéticas de la isla San Agustín y la parte continental, utilizando una muestra de 5 – 38 individuos continentales y de 5 – 18 de la isla, y utilizando dos fragmentos de ADN mitocondrial y un gen ribosomal en uno de los trabajos (Senczuk et al., 2014) así como un fragmento de ADN mitocondrial (ND2) junto con SNPs en otro de los trabajos (Siliceo-Cantero et al., 2016). Senczuk et al. (2014) no detectaron haplotipos compartidos entre las poblaciones de la isla y el continente debido probablemente a que utilizaron solo ADN mitocondrial y ribosomal en una muestra pequeña. Los autores argumentan ese resultado como una sola colonización de la isla hacia el continente, seguida de un flujo genético mínimo o inexistente que progresivamente aisló genéticamente la población de la isla de las del continente. Asimismo, Siliceo-Cantero et al. (2016) confirman la idea de que

probablemente se debe a un efecto fundador histórico y/o una reducción de la diversidad alélica, dado que encuentran una reducida diversidad genética en la isla con un flujo reducido desde el continente y mencionan que las poblaciones de la isla están evolucionando independientemente de las poblaciones del continente.

En cuanto a los resultados de estructura genética entre las poblaciones continentales, los valores de F_{STs} y D_{est} globales fueron bajos, sin embargo, resultaron significativos. Los valores pareados de F_{ST} mostraron que las poblaciones de Caimán-YF y Tejón 1 son las más diferenciadas, mientras que con los valores de D_{est} las más diferenciadas son Santa Cruz-YF y Caimán-IF. A pesar de que no hubo un patrón tan evidente de estructura genética, algunas poblaciones de la zona norte del área de estudio parecen agruparse en un grupo genético, Ranchitos-YF, Santa Cruz-IF, Santa Cruz-P y Santa Cruz-YF. Por otro lado, los valores de D_{est} mostraron niveles de estructuración más fuerte con respecto a las F_{STs} . La tasa de mutación puede influir en los valores de F_{ST} , entonces debido a que algunos marcadores, como los microsatélites, tienen altas tasas de mutación, el índice de D_{est} se ha propuesto como una mejor estimación para medir la diferenciación (Whitlock, 2011). De manera similar, nuestro análisis de STRUCTURE sugirió la existencia de cuatro grupos genéticos; sin embargo, el patrón de agrupamiento no fue claro, a excepción de la población de la isla de San Agustín que se separa claramente. Cuando removimos la población de la isla San Agustín, el análisis mostró igualmente cuatro grupos genéticos, sin embargo, tampoco se observó un patrón claro en correspondencia con la geografía.

Se presentaron valores entre 0.0120 – 0.1361 migrantes por generación entre las poblaciones. Santa Cruz-IF, fue una de las poblaciones que tuvo el mayor flujo hacia nueve poblaciones de la zona sur del área de estudio (SC-P, SC-YF, SC-EF, SM-EF, T2, C- IF, C-YF, GA y Z- EF). Santa Cruz-IF es una de las poblaciones de la zona norte fuera de los límites de la Reserva que podría estar aportando más migrantes debido a la posición geográfica en la que se encuentra. Esta población podría estar conectando a la parte más norteña con la zona de la RBCC, ya que presenta características cercanas al bosque maduro y se encuentra en un fragmento de bosque más grande que los de la zona norte. Esta población podría estar asociada a un corredor que conecta con la reserva ya que se encuentra rodeado en su mayoría de vegetación en estadios sucesionales de entre los 5 y 10 años, y puede ser un punto de conexión que utilicen los individuos para moverse entre los

fragmentos de bosque que aún se conservan en esa zona, ya que la mayoría de la parte norte es suelo expuesto y áreas utilizadas para ganadería y cultivos. Por el contrario, el menor flujo se presentó en la dirección sur – norte, de la población de Gargoyo hacia la población de Ranchitos-P, que son unas de las poblaciones más distantes geográficamente, y entre ellas se encuentran zonas transformadas sin vegetación que podría limitar el movimiento entre individuos. Debido a su tamaño, pequeños reptiles como *Anolis nebulosus*, tienen limitadas capacidades de dispersión (Díaz et al., 2000). En especies de tamaño similar como *Urosaurus nigricaudus* se ha reportado una dispersión menor a 400 m (Munguía-Vega et al., 2010). Esta baja capacidad de dispersión podría provocar que las poblaciones que se encuentren a una distancia mayor donde la calidad de la matriz restrinja o no permita el flujo, se vuelvan más vulnerables a la depredación. Esto debido a que la proporción de hábitat restante podría no ser suficiente para mantener refugios y alimento para los individuos restringiéndose a escalas muy pequeñas (pocos cientos de metros; Berry et al., 2005; Hoehn et al., 2007).

4.2 Genética del paisaje: ruta de menor costo y teoría de circuitos

La ruta de menor costo es uno de los enfoques comunes para determinar las áreas por donde puede dispersarse un organismo. Sin tomar en cuenta los datos genéticos, con nuestros análisis pudimos identificar 34 corredores con la menor resistencia acumulativa entre las poblaciones. La ruta que conecta la zona norte del área de estudio con las poblaciones que están dentro de la Reserva, pasa por una franja de bosque tropical caducifolio primario remanente, que es principalmente un área boscosa dentro de varias cañadas y que se sigue conservando a pesar de que está rodeada de áreas deforestadas. Asimismo, para la zona sur las rutas no forman una línea recta, sino que tienden a pasar por áreas de pequeños fragmentos de bosque que aún se conservan.

Los resultados basados en las distancias de resistencia derivadas de un enfoque teórico de circuitos fueron similares a los basados en la ruta de menor costo. El modelo de flujo de corriente (Figura 5) muestra niveles de conectividad funcional alta entre las poblaciones de la zona norte, con conectividad media hacia las poblaciones ubicadas dentro de la RBCC, debido a la presencia de fragmentos de bosque que podrían estar funcionando

como escalones para el movimiento de los organismos a través del paisaje. Por el contrario, el flujo hacia las poblaciones de la zona sur fue mucho menor.

A pesar de haber encontrado patrones de estructura y flujo genético con poca correspondencia con la geografía, encontramos que las medidas genéticas que empleamos están relacionadas con la heterogeneidad del paisaje. Bajo el enfoque de la ruta del menor costo, encontramos una fuerte relación negativa entre la distancia a carreteras y el flujo génico en una dirección. El desplazamiento por zonas cercanas a las carreteras y terracerías se sugiere es limitado, lo que conlleva a un impacto negativo en el flujo de organismos, debido a que se parametrizó la superficie de resistencia de la distancia a las carreteras, asignándole costos más altos a las zonas cercanas a las carreteras y terracerías. Esto quiere decir que mientras más cerca se encuentren de la carretera habrá una mayor resistencia y el flujo entre poblaciones será menor. En la zona de estudio no hay carreteras de cuatro carriles, por lo que únicamente están consideradas las de dos carriles, así como caminos de terracería con un ancho que varía entre 2 y 12 metros (INEGI, 2018). Sin embargo, cuando se construyen estas carreteras y caminos, el daño que causan es más extenso que solo la línea de la carretera, debido al desmonte de vegetación y la contaminación de metales pesados por neumáticos, gasolina, aceite de motor y residuos que puede penetrar en el paisaje circundante (Hautala et al., 1995). Debido a esto y al riesgo que corren de ser atropellados, el efecto que pueden tener las carreteras como una barrera a la dispersión en esta especie, que a su vez afecta la disponibilidad de sitios de refugio y de búsqueda de alimentos puede ser muy importante (Mendoza & Palomares, 2016), influyendo de forma negativa en la conectividad funcional (Cervantes-Huerta et al., 2017). Fahrting y Rytwinski (2009) identificaron que los reptiles son el segundo grupo más afectado, ya que las carreteras rompen con la continuidad de la vegetación e interrumpen la movilidad de los individuos, además, este efecto se incrementa según el ancho de la carretera. Nuestros resultados fueron similares a los reportados por Delaney et al. (2010), quienes encontraron, utilizando como modelo de estudio tres especies de lagartijas (*Uta stansburiana*, *Plestiodon skiltonianus* y *Sceloporus occidentalis*), que la mayor divergencia genética se debía a una de las carreteras más transitadas, al igual que al aumento de la urbanización que está fragmentando las poblaciones. Para otra especie de lagartija (*Urosaurus nigricautus*), se detectó flujo genético limitado debido a las carreteras que separaban las poblaciones

(Munguía-Vega et al., 2010). Asimismo, para una especie de serpiente se encontró que las poblaciones divididas por carreteras presentaban una menor diversidad genética y una mayor diferenciación genética ya que interrumpían e impedían la migración estacional (Clark et al., 2010).

A pesar de que encontramos una relación positiva y significativa entre el flujo en la dirección 2 y la distancia a carreteras y una relación negativa con el tipo de cobertura, el porcentaje de la varianza explicado por el modelo fue muy bajo. La pendiente se correlacionó de forma positiva con el flujo, pero de manera similar el modelo explicó un bajo porcentaje de la varianza. Debido a que se parametrizó esta capa asignando costos altos a pendientes más abruptas se sugiere que, debido a que *A. nebulosus* es una lagartija arborícola que pasa la mayor parte del tiempo posando en la parte baja de los troncos, o en zonas arbustivas, la pendiente podría facilitar las zonas de refugio, áreas para termorregular y podrían huir y esconderse más fácilmente de depredadores que en las zonas planas (Huey & Hertz, 1984; Claussen et al., 2002).

Bajo el enfoque de la teoría de circuitos, el mejor modelo detectó una fuerte relación positiva entre la distancia geográfica y la diferenciación genética utilizando F_{ST} como medida. Sin embargo, este resultado puede estar sesgado por altos valores pareados de F_{ST} entre poblaciones distantes como SM-EF con respecto a la mayoría de poblaciones del sur. Además, en el análisis de STRUCTURE no se observó un patrón de aislamiento por distancia.

En ese mismo modelo, encontramos que la distancia a los ríos influye de manera negativa a la diferenciación genética utilizando F_{ST} . Debido a que esta variable se parametrizó asignando costos más bajos a las zonas alejadas del río, y costos más altos en zonas más cercanas, esta relación quiere decir que mientras mayor es la resistencia debida a los ríos, la estructura genética es menor. Esto sugiere que los ríos pueden ser importantes para facilitar la dispersión de *A. nebulosus* a través de corredores riparios ya que podrían funcionar como zonas de fácil movimiento donde se puede encontrar gran cantidad de alimento (Naiman et al., 1993; Gardali et al., 2006). Se ha reportado que para pequeñas especies de lagartijas como *Anolis carolinensis*, *Aspidoscelis sexlineatus*, *Sceloporus undulatus* y *Scincella lateralis* las zonas riparias son importantes para la alimentación, debido a la abundancia de invertebrados (Hunt et al., 2013). Para otras especies de reptiles,

la zona riparia también puede funcionar como áreas de alimentación o refugio, como se reportó para una especie de serpiente *Nerodia sipedon* (Pattishall & Cundall, 2009). Asimismo, para reptiles como *Phyllodactylus tuberculosus* (Blair et al., 2013) se encontró que los ríos pueden funcionar como corredores para facilitar la conectividad funcional entre poblaciones. *Anolis nebulosus* podría estar utilizando la zona riparia para mantener el flujo entre zonas de alimento y refugio. Sin embargo, se ha sugerido que los pequeños reptiles rara vez cruzan los ríos. En ambientes tan estacionales como los bosques tropicales caducifolios, sería imposible cruzarlos en la época de lluvia (junio a octubre) debido a la fuerza del cauce, pero la mayor parte del año (noviembre a junio) muchos ríos se encuentran completamente secos. Sin embargo, también podrían limitar la dispersión de *A. nebulosus* durante esa época debido al peligro que corren por las altas temperaturas y la mayor exposición a los depredadores.

Por otro lado, también bajo un enfoque de la teoría de circuitos y utilizando a la D_{est} como variable dependiente, encontramos una relación positiva entre el tipo de cobertura y la diferenciación genética; sin embargo, la proporción de la varianza explicada por el modelo es baja. Debido a que esta variable se parametrizó con los costos más altos a superficies de cuerpos de agua y asentamientos humanos y costos bajos a zonas de bosque tropical caducifolio y otros tipos de bosque, la relación quiere decir que mientras más resistencia opone el tipo de cobertura (menos superficies de bosque), mayor es la estructuración genética. Sin embargo, la relación es débil y podría haber otras posibles explicaciones que no se tomaron en cuenta en este trabajo para el patrón de estructura genética encontrado. *Anolis nebulosus* se asocia típicamente con vegetación de bosque tropical caducifolio (tanto bosque primario como secundario) y subperennifolio, donde utiliza las zonas bajas de los troncos, ramas o arbustos para perchar durante el día (Siliceo-Cantero & García, 2015). Dado que las lagartijas utilizan la vegetación como refugio, sitios de termorregulación y alimentación (Chergui et al., 2019; Nunes et al., 2019), la estructura de la vegetación es importante. Dentro del área de estudio se encuentran zonas desde pastizales hasta bosques maduros, sin embargo, en gran parte del área norte y sur, fuera de la reserva, se encuentran zonas muy fragmentadas por el cambio de uso de suelo para la agricultura y ganadería, así como suelo expuesto, asentamientos humanos y carreteras que

podrían dificultar el movimiento entre las poblaciones o el encuentro de hembras y alimento.

A pesar de que *Anolis nebulosus* es una especie que se distribuye principalmente en bosques tropicales caducifolios, también se ha reportado en áreas perturbadas como pastizales, bosques con estadios tempranos de sucesión y en huertas frutales comerciales (Vega, 2019), debido a la modificación del hábitat original. Sin embargo, en nuestra zona de estudio, las poblaciones que se muestrearon en sitios como pastizales o bosques en estadios tempranos de sucesión generalmente se encuentran rodeados de fragmentos de bosque tanto primario como secundario, que podrían estar ayudando a mantener la conectividad funcional entre las poblaciones en el área.

Nuestros resultados apoyan a los pocos estudios en México que han demostrado la importancia de incorporar las características que presentan los paisajes heterogéneos, en un país que presenta gran diversidad de ecosistemas y en el que el cambio de uso de suelo por la alteración humana podría ser la principal amenaza para la conectividad funcional de las poblaciones que se distribuyen principalmente en los bosques tropicales. Los resultados de este estudio destacan la importancia de las características del paisaje en la zona de estudio para explicar los patrones de estructura y flujo génico en *Anolis nebulosus*. Nuestros resultados mostraron que los pequeños reptiles como *A. nebulosus* responden de diferente manera tanto a elementos naturales como antropogénicos del paisaje, algunos facilitando y otros limitando el flujo genético.

Generalmente, al realizar estudios de genética de poblaciones se examina el paisaje como un espacio uniforme; sin embargo, es recomendable una comprensión más profunda de los procesos que moldean el movimiento de los individuos a través de paisajes complejos (Manel et al., 2013). El enfoque que adopta la genética del paisaje para comprender la conectividad funcional en los organismos que se encuentran sobre todo en ecosistemas tropicales amenazados, es importante para tomar decisiones acerca de que áreas deben estar protegidas y con ello mantener la conectividad entre poblaciones de diferentes organismos, que podrían verse amenazadas por factores antrópicos. Los métodos de la ruta de menor costo y la teoría de circuitos toman en cuenta la distribución de las características del paisaje y la relación con el movimiento entre las poblaciones, lo que permite hacer inferencias sobre los diferentes elementos del paisaje que facilitan o limitan

el flujo genético y pueden detectar corredores potenciales entre las poblaciones de diferentes organismos, lo que podría ayudar a diseñar normas que protejan esas áreas y se mantenga la conectividad.

Se ha documentado que pequeños cambios en la estructura vegetal tienen cambios drásticos en la composición de especies de reptiles en selvas con diferentes estadios sucesionales (Urbina-Cardona & Londoño, 2003). Debido a la creciente transformación de los bosques primarios, los bosques secundarios cada vez adquieren una mayor importancia en albergar una gran cantidad de especies que de otra forma se perderían al perderse la vegetación original. Durante la sucesión de áreas sin vegetación a bosques secundarios hay efectos directos en los reptiles como espacios para la alimentación, anidación, apareamiento y termorregulación, e indirectos como el aumento en el alimento, además, el cambio en la estructura del hábitat provoca cambios en el microclima, que proporcionan recursos cada vez más variados que en lugares donde el cambio de uso de suelo no permite la sucesión (Herrera-Montes & Brokaw, 2010). Los bosques secundarios funcionan como una zona de amortiguamiento para las áreas protegidas (Emrich et al., 2000).

Las áreas naturales protegidas (ANP) han sido reconocidas a nivel mundial como una alternativa eficiente para preservar y mantener la riqueza biológica. Sin embargo, es imprescindible la conservación de largas extensiones de bosque primario ya que albergan la mayor diversidad de especies, servicios ecosistémicos y grandes reservas de carbono, además de proporcionar una referencia del estado natural de los ecosistemas que ya se encuentran alterados (FAO, 2010). La reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala ha funcionado de manera positiva para mantener los linajes genéticos, así como promover la conservación y conectividad funcional (Ceballos et al., 1999). Debido a que fuera de los límites de la reserva se encuentran zonas fragmentadas como consecuencia del aumento de la urbanización y creación de zonas agrícolas, la reserva está funcionando como un área importante para mantener la conectividad funcional entre poblaciones de diferentes organismos. Finalmente, es necesario realizar estudios en bosques tropicales con otras especies de reptiles y grupos taxonómicos que enfrentan desafíos similares y con ello poder detectar respuestas únicas o compartidas y así comprender mejor como las modificaciones actuales del hábitat y el cambio climático influirán en los procesos ecológicos y evolutivos.

5. Literatura citada

- Adriaensen, F., J. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulinck, et al. 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Land Urban Planning* 64:233-247.
- Aljanabi, S.M. & I. Martinez. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Reserch* 25: 4692-4693.
- Arias, D., O. Dorado & B. Maldonado. 2002. Biodiversidad e importancia de la selva baja caducifolia: la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. CONABIO. *Biodiversitas* 47:7-12.
- Andrews, K. & J. Gibbons. 2005. How do highways influence snake movement? Behavioral responses to roads and vehicles. *Copeia* 2005:772-782.
- Angelone, S., F. Kienast & R. Holderegger. 2011. Where movement happens: scale-dependent landscape effects on genetic differentiation in the European tree frog. *Ecography* 34:714-722.
- Bardeleben, C., V. Palchevskiy, R. Calsbeek & R. Wayne. 2004. Isolation of polymorphic tetranucleotide microsatellite markers for the Brown anole (*Anolis sagrei*). *Molecular Ecology* 10:11-121.
- Berry, O., M. Tocher & S. Sarre. 2004. Can assignment test measure dispersal? *Molecular Ecology* 13:551-561.
- Berry, O., M. Toucher, D. Gleeson & S. Sarre. 2005. Effect of vegetation matrix on animal dispersal: genetic evidence from a study of endangered skinks. *Conservation Biology* 19:855-864.
- Boyer, J. & L. Swierk. 2017. Rapid body color brightening is associated with exposure to a stressor in an *Anolis* lizard. *Canadian Journal of Zoology* 95:213-219.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information approach. Springer-Verlag New York 8:437-454.
- Blair, C., V. Jiménez, F. Mendez de la Cruz & R. Murphy. 2013. Landscape genetics of leaf-toed geckos in the tropical dry forest of northern México. *PLoS ONE* 8:e57433.
- Brown, S. & A. Lugo. 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology*. 6:1-32.
- Campbell-Staton, S.C., S.V., Edwards & J.B. Losos. 2016. Climate-mediated adaptation after mainland colonization of an ancestrally subtropical island lizard, *Anolis carolinensis*. *Journal of Evolutionary Biology* 2168-2180.
- Candenasso, M.L., S. Pickett & J. Grove. 2006. Dimensions of ecosystem complexity: heterogeneity, connectivity and history. *Landscape and urban planning* 59: 65-93.
- Ceballos, G. & A. García. 1995. Conserving Neotropical biodiversity: the role of dry forest in western Mexico. *Conservation Biology* 9:1349-1353.
- Ceballos, G., A. Szekely, A. García, P. Rodríguez & F. Noguera. 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP, México, D.F.
- Ceballos, G. & A. García. 2010. Chamela-Cuixmala, Jalisco y Colima, en Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO 441-446.

- Ceballos, G. & D. Valenzuela. 2010. Diversidad, ecología y conservación de los vertebrados de Latinoamérica. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México, CONABIO 93-118.
- Cervantes-Huerta, R., F. Escobar, J. García-Chávez & A. González-Romero. 2017. Atropellamiento de vertebrados en tres tipos de carretera de la region montañosa central de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* 3:472-481.
- Chapuis, M.P. & A. Estoup. 2007. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Ecology* 24:621-631.
- Chergui, B., S. Fahd & X. Santos. 2019. Are reptile responses to fire shaped by forest type and vegetation structure? Insights from the Mediterranean basin. *Forest Ecology and Management* 437:340-347.
- Claussen, D., J. Snashall & C. Barden. 2004. Effects of slope, substrate, and temperature on forces associated with locomotion of the ornate box turtle, *Terrapene ornate*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 138:269-276.
- Clark, R.W., W. Brown, R. Stechert & K. Zamudio. 2010. Roads, interrupted dispersal and genetic diversity in Timber Rattlesnakes. *Conservation Biology* 24:1059-1069.
- Clarke, R.T, P. Rothery & A.F. Raybould. 2002. Confidence limits for regression relationships between distance matrices: estimating gene flow with distance. *Journal of Agricultural Biological Environmental Statistics* 7:361–372.
- Clustella-Trullas, S. & S. Chown. 2011. Comment on “Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches”. *Science* 332-537.
- Cushman, S., K. McKelvey & M. Schwartz. 2006. Gene flow in Complex Landscapes: Testing multiple hypotheses with causal modelling. *The American Naturalist* 168:486-499.
- Earl, D.A. & B.M. vonHoldt. 2011. STRUCTURE Harvester: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4:359-361.
- Emrich, A., B. Pokorny & C. Sepp. 2000. Importancia del manejo de los bosques secundarios para la política de desarrollo. República Federal de Alemania 210.
- Epps, C.W., P.J. Palsboll, J.D. Wehausen, G.K. Roderick, R.R. Ramey & D.R. McCullough. 2005. Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep. *Ecology Letters* 8:1029-1038.
- Etter, A., C. Mcalpine, S. Phinn, D. Pullar & H. Possingham. 2006. Characterizing a tropical deforestation wave: a dynamic spatial analysis of a deforestation hotspot in the Colombian Amazon. *Global Change Biology* 12-1409-1420.
- Evanno, G. S. Regnaut & J. Goudet. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14:2611-2620.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Fahrig, L. & T. Rytwinski. 2009. Effects of roads on animal abundance: An empirical review and synthesis. *Ecology and Society* 14-21.
- FAO. 2010. Salud y vitalidad de los bosques, en: Informe Principal “Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010”. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.
- Fisher, J. & D. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265-280.

- FitzGibbon, S., D. Putland & A. Goldizen. 2007. The importance of functional connectivity in the conservation of a ground-dwelling mammal in an urban Australian landscape. *Landscape Ecology* 22:1513-1525.
- Flores-Villela, O. & P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Frankham, R. 1995. Inbreeding and extinction—a threshold effect. *Conservation Biology* 9:792-779.
- García, A. & G. Ceballos. 1994. Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala - Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- García, A. 2008. Habitat and time use by lizards in a tropical deciduous forest of western México. *Journal of Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43:107-115.
- García, A. 2010. Reptiles y anfibios. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México, CONABIO 165-178.
- Gardali, T., A. Holmes, S. Small., N. Nur, G. Geupel & G. Golet. 2006. Abundance patterns of landbirds in restored and remnant riparian forests on the Sacramento River, California, USA. *Restoration Ecology* 14:391-403.
- Gardner, T.A. J. Barlow, R. Chazdon, R. Ewers, C. Harvey, C. Peres & N. Sodhi. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* 12: 561-582.
- Garrido-Garduño, T., O. Téllez-Valdés, S. Manel & E. Vázquez-Domínguez. 2016. Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest. *Journal of Zoology, The Zoological Society of London* 1-10.
- Gerlach, G., A. Jueterbock, P. Kraemer, J. Deppermann & P. Harmand. 2010. Calculations of population differentiation based on G(ST) and D: forget G(ST) but not all of statistics!. *Molecular Ecology* 19:3845-3852.
- Gibbons, W., D. Scott, T. Ryan, K. Buhlamann, T. Tuberville, B. Metts, J. Greene, T. Mills, Y., Leiden, S. Poppy & C. Winne. 2000. The global decline of reptiles, Déja Vu Amphibians. *BioScience* 50: 653-666.
- Goudet, J. 2002. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices.
- Gow, J., H. Johansson, Y. Surget-Groba & R. Thorpe. 2006. Ten polymorphic tetranucleotide microsatellite markers isolated from the *Anolis roquet* series of Caribbean lizards. *Molecular Ecology Notes* 6:873-876.
- Glor, R., M. Johnson & A. Larson. 2007. Polymorphic microsatellite loci for the Puerto Rican crested anole (*Anolis cristatellus*) and their amplification in related Puerto Rican species. *Conservations Genetics* 8:1491-1493.
- Gustafson, E. & R. Gardner. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77: 94-107.
- Hautala, E.-L., R. Rekilä, J. Tarhanen & J. Ruuskanen. 1995. Deposition of motor vehicle emissions and winter maintenance along roadside assessed by snow analyses. *Environmental Pollution* 87:45-49.
- Hernández-Guzmán, R., A. Ruiz-Luna & C. González. 2019. Assessing and modeling the impact of land use and changes in land cover related to carbón storage in a western

- basin in México. *Remote Sensing Applications: Society and Environment* 13:318-325.
- Hernández-Salinas, U. & A. Ramírez-Bautista. 2013. Distribución de la Herpetofauna en cuatro tipos de vegetación del estado de Hidalgo, México. *Estudios científicos en el estado de Hidalgo y zonas aledañas* 2:1-10.
- Herrera-Montes, A. & N. Brokaw. 2010. Conservation value of tropical secondary forest: A herpetofaunal perspective. *Biological Conservation* 143:1414-1422.
- Hoehn, M., S. Sarre & K. Henle. 2007. The tales of two geckos: does dispersal prevent extinction in recently fragmented population? *Molecular Ecology* 16:3299-3312.
- Huey, R. & P. Hertz. 1984. Effects of body size and slope on acceleration of a lizard (*Stellio stellio*). *Journal of Experimental Biology* 110:113-123.
- Hunt, S., J. Guzy, S. Price, B. Halstead, E. Eskew & M. Dorcas. 2013. Responses of riparian reptile communities to damming and urbanization. *Biological Conservation* 157:277-284.
- INEGI. 2018. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. <http://www.inegi.org.mx/>
- Janzen, F. 1994. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:7487-7490.
- Johansson, H., Y.S. Groba & R. Thorpe. 2008. Microsatellite data show evidence for male-biased dispersal in the Caribbean lizard *Anolis roquet*. *Molecular Ecology* 1:4425-4432.
- Jost, L., F. Archer, O. Gaggiotti, S. Hoban & E. Latch. 2017. Differentiation measures for conservation genetics. *Evolutionary Applications* 1139 – 1148.
- Kadmon, R. & H.R Pulliam. 1993. Island biogeography: Effect of geographical isolation on species composition. *Ecology* 74:977–981.
- Kearney, M., R. Shine & W.P. Porter. 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:3835-3840.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142:911-927.
- Levy, E. N. Tomkins, R. Lebas & W. Kennington. 2013. Contrasting effects of landscape features on genetic structure in different geographic regions in the ornate dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Molecular Ecology* 22:3904-3915.
- Losos, J.B., T. Schoener & D. Spiller. 2003. Effect of immersion in seawater on egg survival in the lizard *Anolis sagrei*. *Oecologia* 137:360-362.
- Losos, B. J., R. Glor, J. Kolbe & K. Nicholson. 2006. Adaptation, Speciation and convergence: A hierarchical analysis of adaptive radiation in Caribbean *Anolis* lizards. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:24-33.
- Losos, J. & R. Ricklefs. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457:830-836.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University.
- Manel, S. & R. Holderegger. 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 28:614-620.
- Mendoza, J.F. & O.A. Palomares. 2016. Observatorio de movilidad y mortalidad de fauna en carreteras en México. Secretaría de Comunicaciones y Transportes, Instituto Mexicano del Transporte.

- Meister, B., U. Hofer, S. Ursenbacher & B. Baur. 2010. Spatial genetic analysis of the grass snake, *Natrix natrix* (Squamata: Colubridae), in an intensively used agricultural landscape. *Biological Journal of the Linnean Society* 101:51-58.
- Mittermeier, R., W. Turner, F. Larsen, T. Brooks & C. Gascon. 2011. Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. *Biodiversity Hotspots* 3-22.
- Munguía-Vega, A., R.R. Estrella, W.W. Shaw & M. Culver. 2010. Localized extinction of an arboreal desert lizard caused by habitat fragmentation. *Biological Conservation* 157:11-20.
- Munguía-Vega, A., R. Rodriguez-Estrella, W. Shaw & M. Culver. 2013. Localized extinction of an arboreal desert lizard caused by habit fragmentation. *Biological Conservation* 157:11-20.
- Naiman, R. J., H. Decamps, & M. Pollock. 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications* 3:209-212.
- Ng, J., S. Perkins, E. Dussmann & R. Glor. 2009. Eleven highly polymorphic microsatellite markers for the lizard *Anolis distichus*. *Conservation Genetics Resource* 1:135-139.
- Nunes, B., C. Duarte & V. Amaral. 2019. Habitat structure and their influence in lizard's presence. *Papéis Avulsos de Zoologia* 59:e20195959.
- Ortega-Rubio, A., M. Pinkus-Rendón & I. Espitia-Moreno. 2015. Las Áreas Naturales Protegidas y la Investigación Científica en México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C., La Paz B.C.S, Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México 1-572.
- Pattishall, A. & D. Cundall. 2009. Habitat use by synurbic watersnakes (*Nerodia sipedon*). *Herpetological* 65:183-198.
- Peakall, R. & P.E. Smouse. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics Application Note* 28:2537-2539.
- Pearse, D. & K. Crandall. 2004. Beyond F_{ST} : analysis of population genetic data for conservation. *Conservation Genetics* 5:585-602.
- Pritchard, J., M. Stephens & P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics Society of America* 155:945-959.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raymond, M. & F. Rousset. 1995. GENEPOP (v 4.7): population genetics software for exact test and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86:248-249.
- Rocha, C., C. Siqueira & C. Ariani. 2009. The endemic and threatened lizard *Liolaemus lutzae* (Squamata: Liolaemidae) current geographic distribution and areas of occurrence with estimated population densities. *Zoologia* 26:454-460.
- Rousset, F. 2008. GENEPOP'007: A complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8:103-106.
- Row, J.R., G. Blouin-Demers & S.C. Loughheed. 2010. Habitat distribution influences dispersal and fine-scale genetic population structure of Eastern foxsnakes (*Mintonius gloydi*) across a fragmented landscape. *Molecular Ecology* 19:5157-5171.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1era. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504.

- Santiago-Pérez, A.L., M. Domínguez-Laso, V.C. Rosas-Espinoza & M. Rodríguez-Canseco. 2012. Anfibios y reptiles de las montañas de Jalisco: Sierra de Quila. Guadalajara, Jalisco, México: Universidad de Guadalajara. CONABIO.
- Santos, G. J. Pacheco & G. Ceballos. 2004. La conservación de los reptiles y anfibios de México. CONABIO. *Biodiversitas* 57:1-6.
- Sarre, S., T. Schwaner & A. Georges. 1990. Genetic variation among insular populations of the sleepy lizard, *Trachydosaurus rugosus* Gray (Squamata: Scincidae). *Australian Journal of Zoology* 38:603-616.
- Schoener, T. & A. Schoener. 1982. Intraspecific variation in home-range size in some *Anolis* lizards. *Ecology* 63:809-823.
- Schoener, T.W., D.A. Spiller & J.B. Losos. 2001. Natural restoration of the species-area relation for a lizard after a hurricane. *Science* 294:1525-1528.
- Senczuk, G. A. García, P. Colangelo, A. Annesi & R. Castiglia. 2014. Morphometric and genetic divergence in island and mainland populations of *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) from Jalisco (Mexico): an instance of insular gigantism. *Italian Journal of Zoology* 81:204-214.
- Shah, V.B. & B. McRae. 2008. Circuitscape: A Tool for Landscape Ecology. Proceedings of the 7th Python in Science Conference (SciPy 2008) 1-4.
- Siliceo-Cantero, H.H. & A. García. 2015. Actividad y uso del hábitat de una población insular y una continental de lagartijas *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) en un ambiente estacional. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:406-411.
- Siliceo-Cantero, H.H., A. García, G. Reynolds, G. Pacheco & B. Lister. 2016. Dimorphism and divergence in island and mainland Anoles. *Biological Journal of the Linnean Society* 118:852-872.
- Sinervo, B., F. Méndez-de-la-Cruz, D. Miles, B. Heulin, E. Vastiaans et al. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.
- Smith, A., E. Landguth, M. Bull, S. Banks, M. Gardner & D. Driscoll. 2016. Dispersal responses override density effects on genetic diversity during post-disturbance succession. Published by the Royal Society 283:2015-2934.
- Stenson, A., A. Malhotra & R.S. Thorpe. 2000. Highly polymorphic microsatellite loci from the Dominican anole (*Anolis oculatus*) and their amplification in other bimaculatus series anoles. *Molecular Ecology* 9:1661-1686.
- Stow, A., P. Sunnucks, D. Briscoe & M. G. Gardner. 2000. The impact of habitat fragmentation on dispersal of Cunningham's (*Egernia cunninghami*): evidence from allelic and genotypic analyses of microsatellite. *Molecular Ecology* 10:867-878.
- Sunny, A., O. Monroy-Vilchis, C. Reyna-Valencia & M.M. Zarco-González. 2014. Microhabitat types promote the genetic structure of a micro-endemic and critically endangered mole salamander (*Ambystoma leorae*) of Central Mexico. *PLOS ONE* 9:e103595.
- Trejo, I & R. Dirzo. 2000. Deforestation in seasonally dry tropical forests: A national and local analysis in México. *Biological Conservation* 94:133-142.
- Urbina-Cardona, J.N., M. C. Londoño. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de disturbio en la Isla Gordona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 27:105-113.

- Van Oosterhout, C., W. Hutchinson, D. Wills & P. Shipley. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4:535-538.
- Vega, M.I. 2019. Influencia de los paisajes aguacateros sobre la herpetofauna en el eje Neo volcanico Transversal. Tesis de Maestría, Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA), Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Vervust, B., S. van Dongen, I. Grbac, I. & R. van Damme. 2009. The mystery of the missing toes: Extreme levels of natural mutilation in island lizard populations. *Functional Ecology* 23:996–1003.
- Waits, L., S. Cushman and S. Spear. 2016. Chapter 12: Landscape genetics to connectivity research in terrestrial animals. *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications* 199-219.
- Waraniak, J, J. Fisher, K. Purcell, D. Mushet & C. Stockwell. 2019. Landscape genetics reveal broad and fine-scale population structure due to landscape features and climate history in the northern leopard frog (*Rana pipiens*) in North Dakota. *Ecology and Evolution* 10:41-1060.
- Whitlock, M. 2011. G'_{ST} and D do not replace F_{ST} . *Molecular Ecology* 20:1083-1091.
- Wilson, G. & B. Rannala. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163:1177-1191.
- Wordley, C., J. Slate & J. Stapley. 2011. Mining online genomic resources in *Anolis caolinensis* facilitates rapid and inexpensive development of cross-species microsatellite markers for the *Anolis* lizard genus. *Molecular Ecology* 11:126-133.
- Zink, R.M., G.F. Barrowclough, J. Atwood & R.C. Blackwell-Rago. 2000. Genetics, taxonomy and conservation of the threatened California gnatcatcher. *Conservation Biology* 14:1394-1405.

Conclusiones generales

1) La población insular mostró una fuerte divergencia genética en comparación con las poblaciones continentales. Esta población tiene un valor de conservación importante y podría usarse en programas de preservación genética in situ, y con ello reducir la pérdida de biodiversidad global por causas antropogénicas. Actualmente, la conservación de poblaciones insulares es una alta prioridad ya que pueden representar etapas tempranas de especiación.

2) A pesar de no haber encontrado un fuerte patrón de estructura genética entre las poblaciones continentales en correspondencia con la geografía, se encontraron relaciones significativas entre la heterogeneidad del paisaje y los patrones de flujo y estructura genética. La fragmentación del hábitat debido a la construcción de carreteras y en menor medida a la pérdida de la vegetación original son aspectos importantes que limitan la conectividad funcional de *Anolis nebulosus*. La construcción de carreteras es una de las causas principales que afectan de manera negativa la dispersión de los organismos a través del paisaje, debido al desmonte de la vegetación, al riesgo que corren al ser atropellados, a la reducida disponibilidad de sitios de refugio y de alimentación. Asimismo, la reducción de la cobertura vegetal original explica en menor medida los patrones de estructura genética. Dado que *A. nebulosus* es una lagartija arborícola que utiliza la vegetación como refugio, sitios de termorregulación y alimentación, los paisajes altamente transformados, afectan, en parte, sus patrones de dispersión y por lo tanto de estructura genética. Por otro lado, elementos naturales del paisaje como los ríos, tuvieron un efecto de promover al flujo y por lo tanto limitar la estructura genética, por lo que pueden estar funcionando como áreas que facilitan el movimiento debido probablemente a la abundancia de alimento.

3) Las variables del paisaje consideradas en este estudio explican cierta proporción de la varianza, sin embargo, puede haber otras posibles explicaciones para los resultados encontrados. En este trabajo solo se tomaron en cuenta cuatro variables del paisaje que se consideraron las más importantes, por lo que puede haber otras variables que también contribuyan a explicar los patrones genéticos como la elevación, el microclima, o la topografía.

4) Los bosques secundarios actualmente son de gran importancia, ya que los bosques primarios están desapareciendo. Albergan una gran cantidad de especies y pueden funcionar como corredores biológicos para mantener la conectividad y pueden ser un complemento para las áreas protegidas. La reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala ha trabajado positivamente para preservar linajes genéticos, así como para promover la conectividad entre las poblaciones, sin embargo, se encontró una franja de bosque primario que conecta la reserva con zonas que están deforestadas y muy fragmentadas en la zona norte del área de estudio que podría funcionar como corredor natural y podría considerarse un área importante para la conservación. Para *Anolis nebulosus* y especies similares es necesario conservar pequeños fragmentos de bosque restante fuera de los límites de la reserva, que puedan funcionar como peldaños para mantener la conectividad en las áreas que no se encuentran bajo ninguna norma de conservación. Aunque nuestra especie no está aún bajo ninguna categoría de riesgo, este estudio no solo es importante para predicciones futuras, sino que sirve como modelo para estudiar la conectividad del hábitat para especies similares, y al complementarlo con otros grupos taxonómicos que enfrentan desafíos similares, se pueden detectar respuestas únicas o compartidas y comprender mejor cómo el hábitat actual y el cambio climático influirán en los procesos ecológicos y evolutivos.

Anexo 1. Modelos obtenidos con al menos una variable significativa resultado del análisis de *maximum likelihood population effects* (MLPE). Se muestra la relación entre el flujo génico entre poblaciones en ambas direcciones (E-L) y la distancia efectiva para cada variable del paisaje utilizando la ruta de menor costo.

Distancia genética	Modelo	VARIABLES	DIRECCIÓN	R ²	P	AIC	BIC	logLik	
Flujo génico	E	Carreteras	-	0.721	0.013	112.81	132.32	-49.4	
		Ríos	NS						
Dirección 1 →		Tipo de cobertura	NS						
		Distancia geográfica	NS						
Dirección 2 ←	F	Tipo de cobertura	-	0.029	0.045	41.57	61.08	-13.78	
		Carreteras	NS						
		Ríos	NS						
		Pendiente	NS						
	G	Tipo de cobertura	-	0.029	0.037	43.06	62.57	-14.53	
		Pendiente	NS						
		Carreteras	NS						
		Distancia geográfica	NS						
	H	Tipo de cobertura	-	0.029	0.045	39.64	56.36	-13.73	
		Ríos	NS						
		Carreteras	NS						
	I	Tipo de cobertura	-	0.029	0.033	41.15	57.87	-14.57	
		Pendiente	NS						
		Carreteras	NS						
	J	Pendiente	+	0.029	0.038	42.05	58.77	-15.02	
		Distancia geográfica	NS						
		Tipo de cobertura	NS						
	K	Carreteras	-	0.029	0.02	41.19	57.91	-14.59	
		Tipo de cobertura	-						0.03
		Distancia geográfica	NS						
	L	Ríos	+	0.029	0.03	40.97	54.91	-15.48	
		Tipo de cobertura	-						0.07

Modelos estadísticamente significativos basados en los valores de criterio de Akaike (AIC) y de información bayesiano (BIC), utilizando como medida de ajuste el log-likelihood (logLik). NS = no significativa.

Anexo 2. Modelos obtenidos con al menos una variable significativa resultado del análisis *maximum likelihood population effects* (MLPE) que muestran la relación entre la distancia genética F_{ST} y las distancias de resistencia para cada variable del paisaje utilizando la teoría de circuitos.

Distancia genética	Modelo	Variabes	Dirección	R ²	P	AIC	BIC	logLik
F_{ST}	C	Distancia geográfica	+	0.66	0.04	-	-31.74	35.02
		Pendiente	NS					
		Carreteras	NS					
		Ríos	NS					
		Tipo de cobertura	NS					
	D	Distancia geográfica	+	0.66	0.046	-55.86	-36.34	34.93
		Carreteras	NS					
		Ríos	NS					
		Tipo de cobertura	NS					

Modelos estadísticamente significativos basados en los valores de criterio de Akaike (AIC) y de información bayesiano (BIC), utilizando como medida de ajuste el log-likelihood (logLik). NS = no significativa.

Anexo 3. Modelos obtenidos con al menos una variable significativa resultado del análisis *maximum likelihood population effects* (MLPE) que muestran la relación entre la distancia genética D_{est} y las distancias de resistencia para cada variable del paisaje utilizando la teoría de circuitos.

Distancia genética	Modelo	VARIABLES	DIRECCIÓN	R ²	P	AIC	BIC	logLik
D_{est}	C	Tipo de cobertura	+	0.09	0.005	345.8	368.1	-164.93
		Pendiente	NS					
		Carreteras	NS					
		Ríos	NS					
		Distancia geográfica	NS					
	D	Tipo de cobertura	+	0.09	0.005	343.8	363.4	-164.94
		Ríos	NS					
		Carreteras	NS					
		Pendiente	NS					
	E	Tipo de cobertura	+	0.09	0.005	343.8	363.4	-164.94
		Pendiente	NS					
Carreteras		NS						
Distancia geográfica		NS						
F	Tipo de cobertura	+	0.09	0.007	344.5	364.1	-165.29	
	Distancia geográfica	NS						
	Ríos	NS						
	Carreteras	NS						
G	Tipo de cobertura	+	0.09	0.006	342.6	359.3	-165.3	
	Ríos	NS						
	Carreteras	NS						
H	Tipo de cobertura	+	0.09	0.01	343.4	360.1	-165.72	
	Ríos	NS						
	Pendiente	NS						
I	Tipo de cobertura	+	0.09	0.01	343.3	360.04	-165.66	
	Ríos	NS						
	Distancia geográfica	NS						
J	Tipo de cobertura	+	0.09	0.005	341.9	358.6	-164.95	
	Carreteras	NS						
	Pendiente	NS						
K	Tipo de cobertura	+	0.09	0.008	343.5	360.2	-165.78	
	Distancia geográfica	NS						
	Pendiente	NS						

L	Tipo de cobertura	+	0.09	0.007	342.5	359.3	-165.29
	Distancia geográfica	NS					
	Carreteras	NS					
M	Tipo de cobertura	+	0.09	0.008	341.8	355.7	-165.91
	Pendiente	NS					
N	Tipo de cobertura	+	0.09	0.007	341.6	355.5	-165.81
	Distancia geográfica	NS					

Modelos estadísticamente significativos basados en los valores de criterio de Akaike (AIC) y de información bayesiano (BIC), utilizando como medida de ajuste el log-likelihood (logLik). NS = no significativa.