

# Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje

## Genetic, spatial and connectivity methods of analysis in landscape genetics

Tania Garrido-Garduño<sup>1,2</sup> y Ella Vázquez-Domínguez<sup>1</sup>✉

<sup>1</sup>Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-272, 04510 México, D. F., México.

<sup>2</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Col. Coyoacán, 04510 México, D. F., México.

✉ evazquez@ecologia.unam.mx

**Resumen.** La genética del paisaje tiene como objetivo evaluar la interacción de características del paisaje (es decir, montañas, corredores) y variables ambientales como temperatura o humedad con procesos microevolutivos como flujo genético, deriva génica o selección. Para ello, la genética del paisaje se apoya en métodos de análisis de otras disciplinas como genética de poblaciones, ecología del paisaje y estadística espacial, y cuenta además con métodos propios. En este trabajo explicamos qué es la genética del paisaje y nos enfocamos en hacer una integración de las bases teóricas, supuestos, ventajas y limitaciones de los métodos de análisis más frecuentemente utilizados en genética del paisaje, apoyada con diversos ejemplos de estudio de caso. Con base en dicha integración, proponemos que el planteamiento de los análisis en un estudio de genética del paisaje debe seguir 5 etapas, para cada una de las cuales explicamos sus fundamentos, los métodos más adecuados y los programas más utilizados: 1) evaluar los patrones de variación y estructura genética, 2) evaluar los patrones de estructura genética en el espacio, 3) evaluar el flujo genético (conectividad funcional), 4) evaluar la calidad del paisaje (conectividad estructural) y 5) correlacionar los patrones genéticos con las características del paisaje. Finalmente, señalamos las necesidades que consideramos más urgentes en términos de desarrollo de métodos de análisis para la genética del paisaje.

Palabras clave: estructura genética, ecología molecular, flujo génico, genética de poblaciones, genética de la conservación.

**Abstract.** Landscape genetics focuses on evaluating the interaction between landscape features (e.g., mountains, corridors) and environmental variables like temperature or humidity with microevolutionary processes like gene flow, genetic drift or selection. For this, landscape genetics uses different methods of analysis from other areas like population genetics, landscape ecology and spatial statistics, together with some of its own. In the present we explain what is landscape genetics and, in accordance with the objective of the review, we include an integration of the theoretical basis, assumptions, advantages and limitations of the most frequent methods used in landscape genetics, which we exemplify with diverse case studies. Based on such integration, we propose that the design of analyses in a landscape genetics study should be developed following 5 steps, for each of which we explain its conceptual basis, the most adequate methods and the most commonly software used to evaluate: 1) the genetic variation and structure patterns, 2) the spatially-genetic structure patterns, 3) the gene flow (functional connectivity), 4) the landscape quality (structural connectivity), and 5) the correlation between genetic patterns and landscape features. We end by highlighting the advances we consider are more urgently needed regarding methods of analyses for landscape genetics.

Key words: genetic structure, molecular ecology, gene flow, population genetics, conservation genetics.

### Introducción

El objetivo de la genética del paisaje es describir, analizar y explicar la forma en que interactúan características del paisaje y aspectos de estructura y variabilidad genética en

individuos y poblaciones de especies de flora y fauna, para determinar la relación entre el ambiente y la diferenciación genética entre poblaciones o grupos de individuos. El paisaje, en el contexto de la genética del paisaje, se considera desde la percepción y respuesta del individuo al ambiente, concepto conocido como “umwelt” (Van Dick, 2012); asimismo se refiere a un mosaico o área espacialmente heterogénea compuesta de un conjunto de interacciones

desde el nivel de individuo hasta de ecosistema. La genética del paisaje, en particular, considera atributos tales como montañas, ríos, carreteras, que funcionan como barreras, así como otras que facilitan el movimiento de individuos, como corredores. Asimismo, evalúa variables ambientales como temperatura, humedad, altitud, etc., con el objetivo de determinar la relación entre dichas variables y procesos micro y macroevolutivos como flujo génico, deriva génica, selección o especiación (Manel et al., 2003; Storfer et al., 2007, 2010; Sork y Waits, 2010). Cabe mencionar que mucho antes de la genética del paisaje ya se trataba de estudiar preguntas sobre la distribución de genes en el espacio, mediante la genética de poblaciones, a través de la evaluación de parámetros como la distancia genética entre poblaciones o la relación entre distancia genética y geográfica (aislamiento por distancia) (Wright 1943; Cavalli-Sforza y Edwards, 1967; Workman y Niswander, 1970). La genética del paisaje puede considerarse un área de estudio relativamente reciente, es apenas en 2003 que Stephanie Manel y colaboradores acuñan el término “genética del paisaje”, cuya diferencia más importante con la genética de poblaciones es que ésta no considera a los atributos del paisaje para explicar la estructura genética (Holderegger y Wagner, 2008) y, con la filogeografía, porque ésta estudia procesos históricos y no procesos recientes o contemporáneos que afectan la variación genética (Wang, 2010). A pesar de que la filogeografía y genética del paisaje evalúan aspectos diferentes, existe todavía cierta confusión entre éstas, y cuyas distinciones principales describió Wang (2010, 2011) recientemente: tipo de marcador molecular, análisis que se utilizan, escala temporal y las hipótesis que se ponen a prueba. Por otro lado, aunque la filogeografía evalúa mayormente procesos históricos, existen ejemplos de estudios en los que se ha utilizado una combinación adecuada de métodos de análisis para lograr evaluar tanto aspectos filogeográficos como de genética del paisaje; específicamente para evaluar aspectos más contemporáneos, se han utilizado sistemas de información geográfica y simulaciones de datos ambientales actuales o recientes en escala evolutiva (Vandergast et al., 2007; Bohonak y Vandergast, 2011).

Manel et al. (2003) le dan un contexto teórico a los estudios de genética del paisaje, enfatizando que para entender los patrones de flujo génico y su relación con procesos de adaptación local, es necesario contar con un conocimiento detallado de las características del paisaje que potencialmente pueden afectar cómo se estructuran las poblaciones. Bajo este contexto se pueden abordar diversas preguntas sobre la relación entre el paisaje y la genética, por ejemplo: 1) cuantificar las variables del paisaje y su configuración, 2) identificar las barreras que

impiden el movimiento y por lo tanto, el flujo génico de los individuos, 3) identificar la dinámica de los corredores que permiten y/o facilitan el flujo génico, 4) discernir la escala espacio-temporal de los procesos ecológicos en términos del paisaje y la estructura genética, 5) poner a prueba hipótesis específicas sobre la estructura de las poblaciones (Storfer et al., 2007) y 6) determinar la importancia diferencial del efecto de factores geográficos y ecológicos en la diferenciación entre poblaciones (Wang et al., 2012).

Los estudios de genética del paisaje deben considerar, en un esquema general, 4 aspectos básicos: el diseño de muestreo, la selección de las variables ambientales y del paisaje, la escala y los métodos de análisis. El muestreo debe incluir la variación espacial del sistema de estudio, para poder detectar la relación entre las variables medidas y los estimadores genéticos. Asimismo, para poder cuantificar el efecto de la configuración de paisaje sobre el flujo génico, debe considerarse cuidadosamente qué variables son importantes, así como la escala espacial, las cuales se definen con base en las preguntas e hipótesis que quieren ponerse a prueba en el sistema de estudio. Por lo tanto, las variables a considerar pueden variar enormemente de un estudio a otro (Cuadro 1) y la escala dependerá de la resolución mínima de los datos ‘grano’ y el área total de interés ‘extensión’ y, como regla general, el grano deberá ser menor que el promedio del tamaño de ámbito hogareño y de la distancia de dispersión del organismo de estudio (Anderson et al., 2010). Ya existe en la literatura extensa información sobre los objetivos y metas de la genética del paisaje, de cómo definir paisaje, qué variables deben considerarse, los esquemas de muestreo adecuados, consideraciones sobre la escala temporal y espacial, y sobre los marcadores moleculares a usar (Storfer et al., 2007, 2010; Guillot et al., 2009; Holderegger y Wagner, 2009; Balkenhol et al., 2009a, 2009b; Schwartz y McKelvey, 2009; Anderson et al., 2010; Landguth et al., 2012). Sin embargo, pocos describen métodos de análisis y estadísticos (Manel et al., 2003; Storfer et al., 2007; Balkenhol et al., 2009a; Guillot et al., 2009; Cushman y Landguth, 2010; Farina, 2010) y menos aún incluyen una revisión amplia de estudios de caso que ayuden a explicar las aplicaciones de la genética del paisaje.

Dado que la genética del paisaje abarca un espectro amplio de variables en sus análisis, es decir, ambientales, genéticas, ecológicas, y que el diseño de métodos específicos de análisis está en pleno desarrollo, actualmente ésta hace uso de herramientas de diversas áreas como la genética de poblaciones, la ecología del paisaje y la estadística espacial, entendida ésta última como los métodos estadísticos para identificar la escala espacial de patrones y procesos. Considerando la diversidad de métodos que pueden

**Cuadro 1.** Resumen de los principales métodos de análisis que se utilizan en estudios de genética del paisaje. Se describen con base en la clasificación propuesta en la presente revisión (ver texto), con una breve descripción y la bibliografía pertinente

<i>Etapas</i>		<i>Métodos de análisis y/o software</i>	<i>Descripción</i>	<i>Referencia</i>
Estructura genética	Métodos de clasificación	Análisis de componentes principales (PCA-GEN)	Método exploratorio que permite resumir de una gran cantidad de datos. Requiere grupos a priori y no permite análisis de patrones espaciales	Goudet, 1999; Jombart et al., 2008
		Análisis de discriminantes (ADEGENET en plataforma de R)	Divide la variación genética dentro y entre grupos. Viola el supuesto de variables no correlacionadas	Jombart et al., 2010
	Métodos de asignación bayesiana	STRUCTURE	Asigna individuos a un número específico de poblaciones y estima frecuencias alélicas por medio de cadenas de Markov tipo Monte Carlo (MCMC), construidas con el método Gibbs. Modelo con o sin admixia	Pritchard et al., 2000
		PARTITION	La partición de datos (individuos muestreados) por medio de máxima verosimilitud (MV). Asignación de individuos a grupos a través de un método heurístico que se somete a inferencia bayesiana bajo cadenas MCMC (método Metropolis-Hasting)	Dawson y Belkhir, 2001
Estructura genética espacial		BAPS	La partición de datos por medio de MV, la asignación se realiza con cadenas MCMC, método Metropolis-Hasting no-reversible. Modelo que considera admixia	Corander et al., 2006
		Aislamiento por distancia (IBDSim, ADE 4 en plataforma R)	Correlación entre matrices de distancia, genética y geográfica. Implementa identidad por descendencia e incluye el efecto del tamaño de la muestra, factores mutacionales y demográficos. Permite obtener distancias geográficas más precisas, considerando las variables del paisaje	Leblois et al., 2009
		Autocorrelación espacial (GENALEX)	Cuantifica y divide el espacio en rangos de distancia, por medio de gráficas de valores de autocorrelación, por ejemplo, correlogramas, variogramas. El coeficiente de correlación se estima con índices como el de Moran ( <i>I</i> )	Legendre, 1993; Manel et al., 2003; Peakall y Smouse, 2006
	Análisis de agrupación espacial bayesiana	GENELAND	Infiere y localiza discontinuidades genéticas entre poblaciones. Modelo espacial que divide aleatoriamente los datos en polígonos, por medio del diagrama de Voronoi. Asignación de datos a poblaciones por cadenas MCMC (modelo Metrópolis-Hastings)	Guillot et al., 2005a, 2005b

**Cuadro 1.** Continúa

		GENECLUST	Describe dependencia espacial a nivel de individuo, datos espacialmente estructurados. Asignación de datos a un número exacto de grupos, modelo Hidden Markov Random Field	François et al., 2006
		TESS	Mismos supuestos de GENECLUST, pero puede considerar admixión o no admixión	Chen et al., 2007; Durand et al., 2009
	Detección de bordes	Wombling (Wombsoft)	Estima una función sistemática (variación local de frecuencias alélicas), basada en una regresión polinomial local; la significancia de las barreras se determina con una prueba binomial. Detecta barreras a partir de variables continuas y localidades geográficas	Womble, 1951; Crida y Manel, 2007
		Monmonier (BARRIER, ALLELE IN SPACE)	Basado en el triángulo de Delaunay, conectividad de redes entre poblaciones o individuos. Las barreras se construyen con base en las distancias mayores entre nodos de la red	Manni et al., 2004; Miller, 2005; Monmonier, 2010
Conectividad funcional, flujo genético		BAYESASS+	Método bayesiano que estima tasas recientes de migración entre poblaciones, con base en genotipos individuales	Wilson y Rannala, 2003
Conectividad estructural, estructura del paisaje	Least-cost path	PATHMATRIX	Considera el camino de menor costo por la que un individuo puede moverse a través de un paisaje heterogéneo. Se asigna un costo a las variables del paisaje, que se representan en un mapa raster; el modelo se realiza en programas de Sistemas de Información Geográfica	Adriensen et al., 2003
	Aislamiento por resistencia	CIRCUITSCAPE	Predice patrones de movimiento y dispersión en un paisaje complejo. La distancia se mide como resistencia, basada en teoría de gráficos y bajo el modelo de teoría de circuitos. Utiliza mapas en formato raster, donde cada grid representa características del paisaje. Se representan como gráficos	McRae, 2006; Shah y McRae, 2008
Correlación entre patrones genéticos y características del paisaje		Análisis de correspondencia canónica (SAS)	Describe la relación entre diversas variables y determina cuál de ellas contribuye significativamente en los patrones genéticos	Manel et al., 2003
		Mantel parcial (ECODIST en plataforma R)	Correlaciona 2 matrices, controlada bajo el efecto de una tercera matriz. No paramétrico. El coeficiente de correlación, estandarizado por regresiones múltiples de las matrices dependientes e independientes	Legendre, 1993; Stevens et al., 2006

**Cuadro 1.** Continúa

	Análisis de modelo causal	Combinación entre los modelos least-cost path y Mantel parcial. Multimodelo que evalúa la relación entre la disimilaridad genética entre individuos y múltiples alternativas de resistencia al paisaje	Legendre y Troussellier, 1988; Cushman et al., 2006
Modelos de simulación	CDPOP	Predice el efecto del paisaje en los patrones espaciales para datos genéticos a nivel individual. Simulaciones con diferentes valores de resistencia permiten cuantificar el efecto de condiciones del paisaje sobre la conectividad	Landguth et al., 2010; Epperson et al., 2010; Landguth y Cushman, 2010
	CDEFISH	Cuantifica el efecto de la corriente de ríos sobre patrones de flujo genético y el tiempo, en función del movimiento de los individuos	Landguth et al., 2011

aplicarse, Manel et al. (2003) y Balkenhol et al. (2009a) han propuesto que el desarrollo y análisis de estudios de genética del paisaje deben hacerse en 2 etapas: describir los patrones genético-espaciales y correlacionar el paisaje (variables ambientales) con dichos patrones genéticos. Sin embargo, restringir el proceso a estas 2 etapas no permite hacer una evaluación cuidadosa de la conectividad de los individuos en el paisaje.

Por lo anterior, nuestro objetivo en esta revisión fue hacer una integración de los métodos de análisis más frecuentemente utilizados en genética del paisaje (Cuadro 1), considerando las bases teóricas, supuestos, ventajas y limitaciones. Incluimos, además, una revisión amplia aunque no exhaustiva de diversos estudios de caso, que facilitan la comprensión de las aplicaciones de los diferentes métodos (Cuadro 2). Con base en dicha integración, proponemos que el planteamiento de los análisis en un estudio de genética del paisaje debe seguir 5 etapas y no 2, como propusieron Manel et al. (2003) y Balkenhol et al. (2009a); para cada una explicamos los fundamentos, los métodos más adecuados y los programas de software: 1) evaluar los patrones de variación y estructura genética, 2) evaluar los patrones de estructura genética en el espacio, 3) evaluar el flujo genético —conectividad funcional—, 4) evaluar las características del paisaje —conectividad estructural— y 5) correlacionar los patrones genéticos con las características del paisaje. Finalmente, para ahondar en aspectos y temas no considerados y que quedan fuera del objetivo y alcance de esta revisión, es decir, muestreo, variables, escala, recomendamos revisar la literatura correspondiente mencionada previamente (Storfer et al., 2007, 2010; Guillot et al., 2009; Holderegger y

Wagner, 2009; Balkenhol et al., 2009a, 2009b; Schwartz y McKelvey, 2009; Anderson et al., 2010; Landguth et al., 2012).

### **Patrones de variación y estructura genética**

La estructura genética se refiere a cómo se organiza la variación genética en el espacio y el tiempo, la cual está determinada por las características ambientales y del paisaje, por la distribución de las poblaciones en relación con dicho paisaje y por los procesos microevolutivos asociados, tales como selección, recombinación, mutación y flujo génico. El primer paso para poder establecer la estructura genética es determinar la variación genética de los individuos de cada población. Para ello se utilizan los estimadores de diversidad genética tradicionales de la genética de poblaciones, los cuales no describimos aquí pero que pueden revisarse en la literatura especializada (Hedrick, 2005a; Eguiarte et al., 2007; Hamilton, 2009). Para los propósitos de la genética del paisaje, la información sobre variación genética permite hacer una prospección de cómo se distribuye dicha diversidad en el espacio, para lo cual se utilizan análisis específicos, en particular las pruebas de asignación (Dawson y Belkhir, 2001), que permiten determinar a qué población pertenece un individuo o conjunto de individuos y se dividen en 2 tipos de métodos: de clasificación y de asignación.

*Métodos de clasificación.* Se caracterizan por asignar los individuos a categorías predefinidas (Manel et al., 2005). Dentro de estos métodos se incluyen los análisis de componentes principales y los análisis de discriminantes (Cuadro 1).

**Cuadro 2.** Resumen de estudios donde se aplica un esquema de análisis de genética del paisaje, incluyendo una breve descripción del área de estudio, tamaño de muestra, objetivos, tipo de marcador molecular y principales métodos de análisis y programas utilizados en el estudio

Especie	N	Área de estudio	Marcador molecular	Objetivo	Análisis	Programas	Referencias
<i>Capreolus capreolus</i> Corzo	648	suroeste de Francia	12 microsatélites	Investigar el efecto de la conectividad del paisaje en la dispersión de las poblaciones	EG Equilibrio de deriva-mutación Pruebas de Mantel	Partition Bottleneck ADE 4	Coulon et al., 2004
<i>Peucedanum multivittatum</i> , <i>Veronica stelleri</i> y <i>Genciana nipponica</i> Herbáceas	40 individuos por cuadrante	norte de Japón	Aloenzimas	Describir la estructura y flujo genéticos de cada especie. Examinar si la distancia geográfica y el gradiente fenológico influyen en la estructura genética	Pruebas de Mantel	FStat	Hirao y Kudo, 2004
<i>Ambystoma trigrinum melanostictum</i> Salamandra tigre		Parque Yellowstone, EUA	8 microsatélites	Evaluar la estructura genética y su relación con las variables ambientales	$F_{ST}$ CP Mantel Parcial Correlación	Arlequin ArcInfo FStat Bioenv	Spear et al., 2005
<i>Zapus trinotatus</i> Ratón saltador del Pacífico	228	península Olímpica de Washington	8 microsatélites	Investigar los factores que contribuyen a la estructura genética y la asociación con el hábitat ripario	$F_{ST}$ Mantel Flujo genético	Arlequin ZT BayesAss++	Vignieri, 2005
<i>Capreolus capreolus</i> Corzo	1 148	sur de Francia	11 microsatélites	Determinar las características del paisaje y la barrera que afecta el movimiento de individuos	EG $F_{ST}$ AMOVA EGE	Structure Partition FStat Arlequin Geneland	Coulon et al., 2006
<i>Bufo calamita</i> Sapo corredor	137	sur de Bélgica	6 microsatélites	Estimar la conectividad funcional del paisaje bajo un modelo de dispersión y costo de distancias	Mantel Mantel Parcial Flujo genético CP	Passage Migrate Pathmatrix	Stevens et al., 2006
<i>Quercus macrocarpa</i> Roble	420	noreste y centro de Illinois, EUA	5 microsatélites	Explorar la estructura y niveles de diferenciación entre poblaciones	EG Mantel	Structure Arlequin	Craft y Ashley, 2007
<i>Geum urbanum</i> Hierba de San Benito	1 000	centro de Bélgica	6 microsatélites	Evaluar la estructura genética en paisajes altamente fragmentados	Mantel Mantel Parcial CP	FStat GLM	Vandepitte et al., 2007

**Cuadro 2.** Continúa

<i>Crotalus horridus</i> Víbora de cascabel	373	Nueva York, EUA	9 microsátélites	Examinar la dispersión y flujo genético y cuantificar el efecto del paisaje en la conectividad	EG $F_{ST}$ Flujo genético CP Parentesco	Structure FStat GeneClass Resampling Newpat	Clark et al., 2008
<i>Salmo salar</i> Salmón del Atlántico	2 775	Quebec, Canadá	13 microsátélites	Investigar los factores potenciales que interactúan y determinan los patrones de estructura genética	$F_{ST}$ EGE MANOVA CVA Simulaciones	Genetix Geneland Proc GLM Sas Geste	Dionne et al., 2008
<i>Microtus arvalis</i> Topillo	372	centro-oeste de Francia	14 microsátélites	Determinar el patrón de flujo genético y variación ambiental espacial	EG $F_{ST}$ EGE AAE	Structure FStat Geneland Tess GenAIEx	Gauffre et al., 2008
<i>Buteo jamaicensis</i> Halcón cola roja	1 083	Montañas Rocosas, EUA	17 microsátélites	Investigar la relación entre la estructura genética y las características del paisaje	EG Mantel N-J UPGMA Detección de borde	Structure Arlequin Phylip Barrier	Hull et al., 2008
<i>Perca flavescens</i> Perca amarilla americana	1 715	Río San Lorenzo, Quebec, Canadá	10 microsátélites	Determinar el papel de las características ambientales en el patrón y estructura genética	Mantel Mantel parcial Deriva y mutación Detección de borde ACP Simulaciones	Arlequin SPAGeDi Barrier PCA-GIEN Geste	Leclere et al., 2008
<i>Gasterosteus aculeatus</i> Pez espinoso	1 865	Río San Lorenzo, Quebec, Canadá	10 microsátélites	Evaluar la asociación entre el ambiente y la variación genética	EG AMOVA EGE Mantel Mantel parcial CVA Divergencia genética y características ecológicas Divergencia adaptativa entre paisajes $I_C N_e m$	Structure Arlequin Geneland Vegan PAST FStat GenePop MLNE Migrate	McCairns y Bernatchez, 2008

## Cuadro 2. Continúa

<i>Ascaphus truei</i> Rana con cola	Parque Nacional Olímpico, Washington, EUA	13 microsatélites	Analizar y determinar cómo afecta la fragmentación del hábitat a la estructura genética y la conectividad	EG EGE CP AAE	Structure Tess CostDistanceArcGis Geoda	Spears y Storfer, 2008
<i>Macropus fuliginosus</i> Canguro gris occidental	sur de Australia	9 microsatélites	Evaluar la estructura genética a lo largo de la distribución de la especie	Índices de asignación EG AMOVA Mantel Cuello de botella	GeneClass Structure GenAlEx IBDWS Bottleneck	Neaves et al., 2009
<i>Orthonyx temminckii</i> Logrunner australiano	Queensland, Australia	10 microsatélites	Probar hipótesis para cuantificar los procesos históricos y contemporáneos del paisaje; identificar procesos de dispersión	$F_{ST}$ FG	FStat Migrate Análisis desarrollados específicos para el estudio	Pavlacky et al., 2009
<i>Ambystoma maculatum</i> Salamandra moteada	noreste de Ohio, EUA	8 microsatélites	Determinar si las crías de salamandra se dispersan entre estanques. Evaluar la influencia de la distancia y resistencia del paisaje en los patrones de conectividad	EG AMOVA Mantel Flujo genético $N_m$	Baps GenAlEx	Purrenhage et al., 2009
<i>Bufo exsul</i> Sapo negro	Deep Springs Valley, California, EUA	16 microsatélites	Examinar el flujo genético, estructura poblacional e historia demográfica	EG AMOVA Mantel Flujo genético	Baps Structure AMA GenAlEx Community Ecology (en R) Migrate BayesAss++	Wang, 2009
<i>Ambystoma californiense</i> Salamandra tigre de California	Reserva Natural Fort Ord, Condado de Monterey, California, EUA	13 microsatélites	Evaluar cómo afecta la estructura del paisaje a la variación genética	EG Flujo genético CP	Baps BayesAss++ Spatial Analyst ArcGIS 9.2	Wang et al., 2009



**Cuadro 2.** Continúa

<i>Neovison vison</i> Visión americano	186	norte y sur de Escocia	12 microsatélites	Examinar las características del paisaje que afectan la dispersión y estructura genética	EG $F_{ST}$ Mantel CP Detección de borde AAE	Structure Baps FStat GenAIEx Wombsoft Pathmatrix GenAIEx	Zalewski et al., 2009
<i>Pinus taeda</i> Pino	682	sureste de EUA	1730 SNP's	Evaluar la correlación genética en un gradiente ambiental e identificar la variedad de pinos	MLGMB	Análisis desarrollados específicos para el estudio	Eckert et al., 2010
<i>Senegalia mellifera</i> Acacia	791	Kenya, Africa	7 microsatélites	Evaluar la estructura genética espacial e identificar barreras ecológicas y geográficas que impiden la dispersión de los individuos	$F_{ST}$ $R_{ST}$ AMOVA EG EGE IBD AAE Detección de borde Flujo genético	FStat Arlequin Structure Baps FStat PASSaGE Barrier BayesAss++	Guajardo et al., 2010
<i>Arabis alpina</i> Alpina de roca berro	385 (todo Europa) 321 (Francia)	Alpes, Francia	140 AFLP loci 1731 AFLP loci	Identificar loci significativamente correlacionados con el ambiente a diferentes escalas (global, regional y local)	PCA MEM	Análisis desarrollados específicos para el estudio	Manel et al., 2010
<i>Ursus arctus</i> Oso pardo	107	Caucasus, Georgia, EUA	DNA mitocondrial; 18 microsatélites	Determinar la estructura genética y el lugar de origen	EG Mantel CP ACP	Structure IBD Pathmatrix SPSS	Murtshkvaladze et al., 2010
<i>Rana luteiventris</i> Rana moteada de Columbia	441	Montañas Bighorn Crags, Idaho, EUA	8 microsatélites	Evaluar la estructura genética y conectividad funcional entre estiaques y su dinámica	AMOVA EG CP	GenAIEx Structure Modelos de gravedad (Core Team, 2007)	Murphy et al., 2010
<i>Propithecus tattersalli</i> Sifaca cabeza dorada	292	Área Daraina, Madagascar, África	13 microsatélites	Evaluar el impacto de la fragmentación del bosque y las variables ambientales sobre el flujo genético	EG Modelo causal AAE	Structure GenAIEx	Quémère et al., 2010

## Cuadro 2. Continúa

<i>Quercus lobata</i> Encino	330	valle central de California, EUA	170 microsatélites de cloroplasto	Identificar imágenes genéticas. Evaluar estructura de las poblaciones en relación con el clima. Explorar la variación de acuerdo con el cambio climático	Dispersión de genes PCA ACC	PopGraph SAS ProI RSREG	Sork et al., 2010
<i>Ascapus montanus</i> Sapo de cola	1 009	norte-centro de Ohio, EUA	13 microsatélites	Evaluar el impacto de la fragmentación del bosque y las variables ambientales en el flujo genético	$F_{ST}$ $G_{ST}$ $D_{ST}$ Cavalli-Sforza CP	ENa Recode Data Microsatellite Analyzer Costdistance Circuitscape	Speark y Storfer, 2010
<i>Ursus americanus</i> Oso negro	1 004	Montañas Rocosas al norte de Idaho y al oeste de Montana, EUA	5-12 microsatélites por localidad	Entender cómo las características del paisaje influyen en la estructura y flujo genético	Mantel Mantel parcial CP Variación del paisaje	Ecodist en R Costdistance FragSTAT	Bull et al., 2011
<i>Mesotriton alpestris</i> Triton alpino	365	Norte del lago Geneva, Suiza	7 microsatélites	Identificar si el uso del suelo afecta la estructura genética	$F_{ST}$ Mantel	FStat Analisis desarrollados específicos para el estudio	Emaresi et al., 2011
<i>Martes pennati</i> Marta pescadora	432	noreste de EUA	11 microsatélites	Caracterizar la estructura, determinar el patrón histórico de las poblaciones y evaluar el efecto del paisaje y perturbación antropogénica	EG EGE Mantel Mantel parcial Flujo genético	Structure Geneland Tess GenAIEx BayesAss++	Hapeman et al., 2011
<i>Coluber constrictor flaviventris</i> Serpiente corredora de vientre amarillo	58	noreste de Kansas, EUA	12 microsatélites	Entender la estructura genética de la especie con base en información espacial y genética	EG Mantel Mantel parcial Teoría de circuito AAE	Structure Vegan Circuitscape GenAIEx	Klug et al., 2011

**Cuadro 2.** Continúa

<i>Helianthus petiolaris</i> Grasol de la pradera	325	Parque Nacional y Reserva Grandes Dunas de Arena, Colorado, USA	15 microsátélites	Evaluar la divergencia de los haplotipos en 2 tipos de hábitat	EG AMOVA $F_{ST}$ PCA PCoA AAE Mantel Mantel Parcial DMRM CP FG	Structure GenAlEx Ecodist Circuitscape Migrate	Andrew et al., 2012
<i>Phaeognathus hubrichti</i> Salamandra de Red Hills	105	Alabama, EUA	10 microsátélites	Evaluar la diversidad, estructura y flujo genético y el efecto de la fragmentación y del paisaje en los patrones genéticos	$F_{ST}$ EG Mantel FG CB CP	Arlequin Tess Structure IBD Migrate BayesAss++ Bottleneck Circuitscape	Apodaca et al., 2012
<i>Ctenomys porteousi</i> Tuco tuco acanelado	143	centro de Argentina	8 microsátélites	Caracterizar la estructura poblacional, patrones de migración y evaluar el efecto del ambiente en la estructura genética	EG Mantel Parcial Árbol de distancias Simulaciones	Structure PaSSaGE N-J Geste	Mapelli et al., 2012
<i>Peromyscus leucopus</i> Ratón de patas blancas	294	Nueva York, EUA	18 microsátélites	Asociar estadísticamente la cobertura vegetal urbana y múltiples medidas de conectividad genética	$F_{ST}$ Mantel Mantel parcial Flujo genético Teoría de circuito	GenAlEx Ecodist BayesAss++ Circuitscape	Munshi-South, 2012
<i>Cervus elaphus Sus scrofa</i>	876 325	Wallon, Bélgica	13 y 14 microsátélites	Analizar estructura genética espacial de 2 especies coodistribuidas a lo largo de una autopista	Mantel parcial EG EGE	SPAGeDi Structure Geneland Baps	Frantz et al., 2012

EG= estructura genética; EGE= estructura genética espacial; AAE= análisis de autocorrelación espacial; ACP= análisis de componentes principales; CP= conectividad del paisaje; ACC= análisis de correspondencia canónica; CVA= análisis canónico de variables aleatorias; DMRM= distancia entre matrices por regresiones múltiples; FG= flujo genético; MEM= mapa de eigenvector de Moran; MLGMB= modelo lineal generalizado mixto Bayesiano.

*Análisis de componentes principales.* Permiten resumir una gran cantidad de datos, por ejemplo, en el caso que nos ocupa la variación presente en los loci analizados. El análisis de componentes principales (ACP) tiene ciertas desventajas, ya que no define o asigna grupos específicos como hacen otros métodos, sino que sólo muestra las tendencias de similitud entre las variables o factores evaluados, por lo que requiere que se definan grupos a priori. Además, no es posible obtener un análisis de patrones espaciales (Jombart et al., 2010). Por otro lado, el ACP es un buen método para explorar los datos, dado que permiten visualizar un posible patrón de estructura genética (Manel et al., 2003). Un ejemplo es el estudio de Leclerc et al. (2008) con el pez *Perca flavescens* en el río San Lorenzo en Quebec. Estos autores realizaron un ACP basado en frecuencias alélicas con el programa PCA-GEN v.1.2.1 (Goudet, 1999); los resultados mostraron 4 grupos o poblaciones genéticas, mismas que fueron posteriormente corroboradas con un análisis que detecta barreras o discontinuidades genéticas, utilizando el programa BARRIER (Manni et al. (2004).

Considerando la limitante mencionada de que con ACP no se determina un patrón espacial, dado que no es posible incorporar información espacial directamente en el modelo, aspecto primordial en genética del paisaje, Jombart et al. (2008) propusieron un nuevo método, el ACPs —análisis de componentes principales espacial—, como una herramienta que permite evaluar patrones espaciales de variabilidad genética, ello al incorporar como variable la georeferencia de cada genotipo. Por ejemplo, Jombart et al. (2008) pusieron a prueba este estadístico con datos del oso café de Escandinavia *Ursus arctus* (Manel et al., 2007), con el objetivo de encontrar unidades de manejo, unidades que en el contexto de conservación de especies se definen como poblaciones demográficamente independientes (Crandall et al., 2000), o aquellas definidas genéticamente y que se conocen como unidades evolutivamente significativas (Moritz, 1994). Bajo la propuesta de ACPs, los autores obtuvieron 3 resultados: encontraron que los individuos ubicados en el sur y en la parte media de la distribución formaron un grupo independiente cada uno, diferenciados del resto. Encontraron también una separación entre los individuos del este y oeste respecto a los del norte, que es el resultado más interesante, dado que esta separación no es resultado de barrera alguna, por lo que se sugiere que está asociado a aislamiento por distancia o introgresión progresiva.

*Análisis de discriminantes.* Con estos análisis se puede definir un modelo en el cual se divide la variación genética dentro y entre grupos, y donde al mismo tiempo se maximiza la síntesis de las variables dentro de los grupos y se minimiza aquella entre grupos. De esa forma, el análisis de discriminantes (AD) y a diferencia de componentes

principales, logra obtener la mejor separación de los individuos dentro de grupos predefinidos y permite hacer una asignación probabilística de los individuos a cada grupo. Jombart et al. (2010) desarrollaron un método para hacer este tipo de análisis, en el cual se elimina la limitante de correlación de variables inherente en el AD: el análisis discriminante de componentes principales (ADPC). En éste, se hace una transformación de los datos por medio de ACP previo al AD, lo cual asegura que las variables no estén correlacionadas. Tanto el ACPs como el ADPC propuestos por Jombart et al. (2008, 2010) están dentro del paquete ADEGENET en la plataforma R (Jombart, 2008).

*Métodos de asignación.* Con los métodos de asignación es posible determinar qué tan indicativo es el genotipo de un individuo de la población en la cual fue muestreado, es decir, permiten estimar la probabilidad de que un individuo pertenezca a un grupo o población, con base en su genotipo multilocus y dada la frecuencia alélica de los loci de todos los individuos en diferentes poblaciones (Dawson y Belkhir, 2001). Algunos de los algoritmos de asignación tienen la limitante de que suponen equilibrio de Hardy-Weinberg y equilibrio de ligamiento (Pritchard et al., 2000; Beaumont y Rannala, 2004), aunque otros permiten utilizar datos que no cumplan dichos supuestos (Falush et al., 2003). Estos métodos han sido ampliamente utilizados para estimar tasas de dispersión entre poblaciones y por sexo, en estudios forenses y para identificar barreras —regiones con un cambio abrupto en variables biológicas sobre un mapa—, entre otros, tanto en estudios de genética de poblaciones como del paisaje (Vázquez-Domínguez et al., 2001; Safner et al., 2011). Bajo estas premisas y con base en modelos Bayesianos, se han propuesto algoritmos y programas de asignación utilizados en genética del paisaje (Cuadro 1). En términos de la genética del paisaje, los modelos Bayesianos agrupan individuos en poblaciones o subpoblaciones de individuos con entrecruzamiento aleatorio, minimizando Hardy-Weinberg y desequilibrio gamético; posteriormente, todos los individuos de los que se desconoce su origen pueden ser asignados a poblaciones potenciales de origen, con base en los datos genéticos (Manel et al., 2003).

*Análisis de asignación bayesiana.* Los algoritmos de asignación bayesiana se han desarrollado recientemente como una herramienta para inferir estructuración genética. Éstos se basan en la información genética para asignar a qué población pertenece un individuo, sin suponer poblaciones predefinidas, lo cual es una gran ventaja respecto a los métodos que requieren de definir grupos a priori. La asignación de los genotipos es de forma aleatoria por medio de cadenas de Markov tipo Monte Carlo (MCMC). Los programas más utilizados para realizar estos análisis

son STRUCTURE (Pritchard et al., 2000), PARTITION (Dawson y Belkhir, 2001) y BAPS (Corander et al., 2004).

STRUCTURE es un programa que asigna los individuos a un número específico ( $K$ ) de poblaciones a partir de sus genotipos y simultáneamente, estima las frecuencias alélicas de los individuos de las poblaciones por medio de MCMC, construidas con el método de Gibbs sampling, el cual consiste en un algoritmo de MCMC para obtener una secuencia de muestras al azar a partir de una distribución de probabilidades multivariada, y que es adecuado cuando se trata de agrupación de datos (Pritchard et al., 2000). Se puede elegir si el modelo es con o sin admixia, donde el primero asume que el origen de cada individuo es a partir de una única población, mientras que en el segundo, los individuos pueden provenir de varias poblaciones (Pritchard et al., 2000). Se considera un programa adecuado para evaluar estructura genética y presencia de migrantes y es, a la fecha, el más utilizado tanto en estudios de genética de poblaciones como de genética del paisaje: aproximadamente en 3 000 trabajos desde hace 10 años (Kalinowski, 2011). No obstante, se le reconocen desventajas, en particular que en poblaciones con tiempos de divergencia amplios, el número de grupos identificados ( $K$ ) no es consistente, por lo que pueden cambiar en diferentes corridas del programa. Otro problema es que la definición de  $K$  puede estar fuertemente influenciada por el tamaño de muestra (Hubisz et al., 2009).

Entre los estudios de genética del paisaje que han utilizado este programa cabe destacar el trabajo de Mapelli et al. (2012), quienes caracterizaron la estructura poblacional, patrones de migración y el efecto del paisaje en *Ctenomys porteousi* (tucu tucu), un roedor endémico de Argentina. Los autores usaron STRUCTURE para estimar el número de poblaciones y la asignación de los individuos, y encontraron que las poblaciones presentan una fuerte estructura genética, con  $K=8$  y donde el 84.6% de los individuos fueron asignados a la localidad donde fueron muestreados y el 4.8% fueron identificados como migrantes. Observaron también bajas tasas de migración entre poblaciones cercanas.

PARTITION fue diseñado con el objetivo de corregir algunas de las desventajas de STRUCTURE, por ejemplo fluctuaciones en la asignación de grupos y problemas con tamaños de muestra grandes. Dawson y Belkhir (2001) se centraron en la partición de los datos (individuos muestreados) como parámetro principal del programa, el cual permite identificar subdivisiones en la población (barreras al flujo génico) y asignar individuos a poblaciones, utilizando los genotipos de loci co-dominantes. La partición se realiza a través de máxima verosimilitud, utilizando una probabilidad de co-asignación como medida de similitud, es decir, la asignación de individuos a los grupos se

realiza inicialmente a través de un método heurístico y, posteriormente, se somete a inferencia bayesiana bajo cadenas MCMC, construidas en este caso con el método de Metropolis-Hasting. Este es un método MCMC para obtener una secuencia de muestras al azar de una distribución de probabilidades, para la cual es difícil tener un muestreo directo. Aunque ésta parece ser una buena propuesta alterna, el programa ha sido poco aplicado en trabajos de genética del paisaje y sólo puede ser utilizado con marcadores codominantes como los microsatélites. Por ejemplo, Coulon et al. (2004) evaluaron la influencia que tiene la fragmentación del bosque en la dispersión y flujo genético del venado corzo, *Capreolus capreolus*. Los autores evaluaron la estructura genética, entre otros, con PARTITION y encontraron que la población era una única unidad genética, es decir, una sola población desde el punto de vista genético. Sin embargo, otros análisis mostraron que se esperaría que la fragmentación del paisaje tuviera un efecto sobre la población, lo cual no fue detectado con los marcadores genéticos debido a que el corzo colonizó esta región recientemente (1960).

BAPS es un algoritmo que se usa para determinar estructura genética y que permite obtener la asignación de individuos a grupos, donde el número de grupos está dado bajo el supuesto de admixia (J. Corander; <http://web.abo.fi/fak/mnf/mate/jc/software/baps.html>). El modelo es similar a STRUCTURE, pero BAPS tiene mayor eficiencia, ya que la partición de los datos se estima con máxima verosimilitud, mientras que la asignación de individuos se realiza con MCMC bajo el método de Metropolis-Hasting no-reversible, el cual reduce los problemas de convergencia que tienen otros métodos (Corander et al., 2006). Con BAPS se puede obtener un árbol de distancia neighbor-joining o un dendograma, los cuales muestran los grupos con base en la similitud entre individuos. Este programa se ha aplicado poco en trabajos de genética del paisaje; Purrenhage et al. (2009) lo utilizaron para determinar la estructura poblacional y conectividad entre estanques de la salamandra *Ambystoma maculatum* en un hábitat fragmentado por urbanización y agricultura. Para los 17 estanques estudiados identificaron 5 grupos genéticos y pudieron concluir que a pesar de ser un hábitat fragmentado, existe conectividad y flujo génico entre los estanques a través de corredores.

### **Patrones de estructura genética en el espacio**

La estructura genética está determinada espacialmente, en primera instancia, por la distribución de las poblaciones en el espacio y la distancia entre éstas; la presencia de barreras antropogénicas como carreteras y áreas urbanizadas y/o barreras naturales; por ejemplo, condiciones climáticas,

características oceanográficas, cobertura vegetal, montañas y ríos, contribuyen a una mayor o menor estructuración (Guillot et al., 2009; Riesenberg et al., 2009). Por ello, existe gran interés en evaluar el efecto de los factores que determinan la estructura genética a través de métodos estadísticos, tales como aislamiento por distancia, autocorrelación espacial, análisis bayesianos de agrupación espacial y análisis de detección de borde (Cuadro 1).

*Aislamiento por distancia.* Wright (1943) propuso un método que describe cómo separar el coeficiente de endogamia en una población subdividida en un componente debido a apareamientos no aleatorios dentro de poblaciones (Wright, 1951), el cual permite describir la acumulación de diferenciación genética entre individuos —debido al apareamiento no aleatorio— o entre poblaciones —debido a la deriva génica. El modelo de aislamiento por distancia examina la relación del flujo génico entre pares de poblaciones y se relaciona con el hecho de que la diferenciación genética se incrementa a mayor distancia. Este modelo permite, asimismo, explicar posibles formas de dispersión y por lo tanto, aspectos históricos de las poblaciones naturales (Slatkin, 1994, 1995).

Uno de los métodos clásicos para evaluar aislamiento por distancia es la prueba de Mantel, que estima la correlación entre matrices de distancia, en nuestro caso particular de distancia genética y distancia geográfica. Si el coeficiente de correlación es positivo, indica que existe estructura espacial que puede relacionarse a la distancia geográfica, a barreras o a características del paisaje que impiden o reducen el flujo genético (Guillot et al., 2009). La distancia genética puede estimarse por medio de muy diversas funciones, dependiendo del tipo de marcador molecular que se utilice y del tamaño de la población, por ejemplo:  $F_{ST}$  (Wright, 1951),  $F_{ST}/(1 - F_{ST})$  (Rousset, 1997), Nei (Nei, 1973),  $R_{ST}$  (Slatkin, 1995),  $G_{ST}$  (Jost, 2008),  $G'_{ST}$  (Hedrick, 2005b) y  $D_{ij}$ -Cavalli-Sforza (Cavalli-Sforza y Edwards, 1967). Por otro lado, la distancia geográfica comúnmente se mide con base en la distancia euclidiana —distancia lineal entre 2 puntos—, aunque existen también múltiples algoritmos diferentes que pueden aplicarse.

Las críticas a este modelo en términos de genética del paisaje es que sólo se evalúa la distribución espacial en términos de la distancia, sin considerar ni la migración ni la probabilidad de tener identidad por descendencia, es decir, que 2 o más alelos sean idénticos porque son copias idénticas del mismo alelo ancestral. En consecuencia, se han desarrollado métodos que consideran dichos aspectos, por ejemplo, el programa IBDSIM que implementa identidad por descendencia e incluye el efecto del tamaño de muestra, factores mutacionales y aspectos demográficos (Leblois et al., 2009). IBDSIM está basado en un algoritmo de coalescencia, que es un

modelo que ‘rastrea’ todos los alelos de un gen a una única copia ancestral, conocido como el ancestro común más reciente. Asimismo, nuevos métodos de análisis permiten obtener tanto distancias genéticas como geográficas más precisas, por ejemplo, distancia entre puntos no de forma euclidiana sino considerando aspectos del paisaje, como la topografía, lo que se traduce en una medida de distancia más real que la lineal entre 2 puntos (Landguth y Cushman, 2010; Cushman et al., 2012). Un ejemplo es el estudio con el corzo *Capreolus capreolus* (Coulon et al., 2004), donde investigaron la correlación entre la distancia genética y la distancia geográfica, ésta última estimada tanto euclidiana como la determinada por corredores con vegetación y considerando, además, la distribución del bosque, por medio de pruebas de Mantel en el programa ADE 4 (Thioulouse et al., 1994). Los autores encontraron que hay mayor aislamiento por distancia en los machos que en las hembras, sin embargo, en éstas el aislamiento es significativo sólo cuando se incorpora la distribución de los parches de bosque.

*Autocorrelación espacial.* Lo que conocemos como dependencia espacial se refiere a la covariación de parámetros dentro del espacio geográfico: características en localidades próximas —variables simultáneas en un espacio geográfico distribuidas en rangos regulares de distancia— que pueden estar correlacionadas ya sea positiva o negativamente, lo cual en términos estadísticos viola el supuesto de independencia entre muestras. Cuando existe autocorrelación positiva significa que las variables más cercanas entre sí son más similares en comparación a aquellas que están más alejadas (Legendre, 1993). Dicho de otra manera, en un contexto genético-espacial, los genotipos de un individuo en una localidad son dependientes de los genotipos de un individuo de una localidad cercana (Manel et al., 2003).

La estructura espacial en un análisis de autocorrelación se describe a través de funciones que permiten cuantificar y dividir el espacio en diferentes clases —rangos— de determinada distancia. Dichas funciones se describen por medio de gráficas donde se trazan los valores de autocorrelación, conocidos como correlogramas o variogramas. Los correlogramas se obtienen por medio de un coeficiente de correlación estimado a través del coeficiente de autocorrelación de Moran (índice  $I$ ; Moran, 1951). Este índice compara el valor de una variable en una localidad con el valor del resto de las localidades en el espacio geográfico estudiado. Zalewski et al. (2009) evaluaron el efecto de las características del paisaje sobre la dispersión, movimiento y estructura genética del visón americano, *Neovison vison*, en 10 localidades dentro de 2 regiones; utilizaron, entre otros, un análisis de autocorrelación espacial con base en el coeficiente de

correlación ( $r$ ) con el programa GENALEX (Peakall y Smouse, 2006). Los autores hicieron comparaciones entre localidades, entre regiones y entre sexos, considerando distancias euclidianas, donde la distancia máxima fue de 150 km y la mínima de 1 km —ámbito hogareño mínimo de este mamífero—. Los resultados indicaron una correlación positiva, es decir, mayor similitud genética entre individuos cercanos respecto a los más distantes. Los análisis comparados entre sexos mostraron una alta estructura genética en las hembras. Finalmente, concluyen que los análisis de distribución espacial —aislamiento por distancia y autocorrelación espacial— muestran que la dispersión puede operar a una escala local, mientras que las características del paisaje —ríos y altitud— influyen en el flujo genético a nivel regional en el visón.

*Análisis de agrupación espacial bayesiano.* A pesar de que los métodos de aislamiento por distancia y autocorrelación espacial evalúan la estructura genético-espacial, no analizan la dependencia espacial —distribución de las muestras— ni las barreras que afectan el flujo génico, por lo que se han desarrollado programas que consideran estos 2 aspectos, como GENELAND (Guillot et al., 2005a), GENECLUST (François et al., 2006) y TESS (Chen et al., 2007).

GENELAND es un programa que infiere y localiza discontinuidades genéticas entre poblaciones a partir de los genotipos de los individuos. Con GENELAND se pueden realizar diversas tareas como estimar número de poblaciones, asignar individuos a la población de origen, detectar individuos migrantes y cuantificar dependencia espacial (Guillot et al., 2009). Se basa en un modelo espacial que divide aleatoriamente un conjunto de datos en un número de polígonos, por medio del diagrama de Voronoi homogenizado por un proceso de Poisson. A partir de este modelo se asignan al azar un número  $K$  de posibles grupos espaciales. La estimación de  $K$  poblaciones y la probabilidad de pertenencia de un individuo a cada  $K$  población se obtiene a partir de cadenas MCMC bajo el algoritmo de Metrópolis-Hasting (Guillot et al., 2005a, b). Este programa ha sido ampliamente utilizado en trabajos de genética del paisaje. Por ejemplo, Dionne et al. (2008) investigaron qué factores interactúan y determinan la magnitud y estructura genética del salmón del Atlántico *Salmon salar*. Los autores evaluaron las discontinuidades genéticas a lo largo de su distribución con GENELAND, e identificaron 7 poblaciones con una probabilidad posterior de 0.90 a 1 para cada una, lo cual confirma que es un modelo adecuado. Pudieron definir que las poblaciones están determinadas por diferencias ambientales y factores ecológicos relacionados con la temperatura.

GENECLUST es un programa que incorpora un algoritmo bayesiano bajo el modelo de Hidden Markov Random Field (HMRF), que son modelos adecuados

para datos espacialmente estructurados y que, además, se asemeja a un modelo paso a paso en el contexto de aislamiento por distancia (Green y Richardson, 2002). Este programa supone que es más probable que las frecuencias alélicas de un sitio geográfico específico estén relacionadas con frecuencias alélicas de sitios más cercanos que de sitios más alejados (François et al., 2006). A diferencia de GENELAND, GENECLUST describe dependencia espacial a nivel de individuo y, de acuerdo con los autores, es más eficiente que otros algoritmos para trabajar con un número reducido de loci. El parámetro que se obtiene es  $\Psi$  que mide la intensidad con la que 2 vecinos pertenecen al mismo grupo, donde valores altos indican que es más probable pertenecer a un único grupo y con niveles altos de continuidad genética. Se considera que este programa predice un número exacto de grupos y es recomendable cuando se tienen pocos marcadores moleculares y hay una estructura espacial continua (François et al., 2006). Hasta donde conocemos, no hay ningún estudio publicado que haya utilizado este programa.

TESS es un programa que está basado en un modelo de dependencia espacial entre individuos e incorpora como supuesto que es más probable que individuos más cercanos tengan frecuencias alélicas similares que los más alejados, similar a lo supuesto por GENECLUST, sin embargo, este programa puede considerar admixión o no admixión (Chen et al., 2007; Durand et al., 2009). Se ha aplicado muy recientemente, como en el trabajo de Hapeman et al. (2011) con la marta pescadora (*Martes pennati*), donde evalúan si la estructura de la población correspondía a la historia de la especie, afectada por características del paisaje y antropogénicas. Los resultados con TESS mostraron 4 poblaciones; por cierto, una estructura coincidente con la obtenida con GENELAND, aunque el programa no le asignó individuos a una de las poblaciones identificadas. Por ello, sólo se consideraron 3 poblaciones que corresponden a poblaciones refugio e identificadas como remanentes debido a la fragmentación del hábitat a finales de los años 1930. Además, las barreras que influyen sobre dicha estructura corresponden específicamente a una de las características del paisaje evaluadas, diferentes lagos de la zona de estudio, que influyen directamente en el movimiento de la marta pescadora.

*Análisis de detección de bordes.* Los algoritmos para detección de borde son modelos que permiten identificar barreras, ello al ser capaces de detectar áreas en las que hay cambios significativos en las frecuencias alélicas. Las aproximaciones más utilizadas con este fin son los algoritmos Monmonier (Monmonier, 1973) y Wombling (Womble, 1951).

Wombling es un algoritmo con el que se pueden detectar barreras a partir de un conjunto de variables continuas y

localidades geográficas. Utiliza superficies derivadas de las variables de interés, es decir, las frecuencias alélicas, y calcula gradientes para cada alelo a través de la superficie (Womble, 1951). De esta forma puede evaluar lo que se conoce como función sistémica, con base en la variación local de las frecuencias alélicas; la estimación de la función sistémica se basa en una regresión polinomial local, donde la significancia de las barreras o zonas de cambio drástico de las frecuencias alélicas se determina con una prueba binomial. WOMBSOFT es un programa en plataforma R que se basa en Wombling y que se ha usado en genética del paisaje (Crida y Manel, 2007), el cual requiere la base de datos genéticos y de coordenadas de localidades de muestreo. Con ello, se genera la cobertura en formato reticulado del área de estudio y un mapa de bandeo, basado en la dispersión promedio de la especie de estudio, y calcula la función sistémica en cada pixel basado en la regresión polinomial. Asimismo, se obtienen los percentiles de la función sistémica y los niveles de significancia para cada punto de la retícula a partir de una distribución binomial. Finalmente, se tiene como resultado un mapa con la variación de la función sistémica—detección de bordes— y un mapa con la variación alélica. Por ejemplo, Zalewski et al. (2009) aplicaron este programa para detectar barreras al flujo génico en el visón americano, *Neovison vison*, e identificaron una barrera que separa 2 poblaciones, congruente con las cadenas montañosas de la zona.

Monmonier es un algoritmo basado en la conectividad de redes—triangulación Delaunay— entre poblaciones o individuos (Monmonier, 2010). Inicia con la estimación de la distancia asociada a cada uno de los nodos de la red y posteriormente el algoritmo construye barreras de un nodo con la mayor distancia y lo extiende al nodo adyacente, asociado con la siguiente distancia más lejana. Este algoritmo se utiliza en los programas BARRIER (Manni et al., 2004) y ALLELES IN SPACE (Miller, 2005) y ha sido aplicado con éxito en estudios de genética del paisaje. Hull et al. (2008) evaluaron con BARRIER si las características del paisaje influían en la morfología y diferenciación genética de los halcones de cola roja (*Buteo jamaicensis*) en el oeste de Norte América y encontraron que la sierra Nevada es una barrera importante para el movimiento de los individuos de esta especie.

### Conectividad

El concepto de conectividad es fundamental en genética del paisaje, así como la manera de medirla. La conectividad está definida como el grado en el cual el paisaje facilita o impide el movimiento de los individuos (Taylor et al., 1993) y consta de 2 componentes: 1) la conectividad

estructural, determinada por factores como el tamaño, forma y localización de las características que definen el paisaje, y 2) la conectividad funcional, conformada por los componentes biológicos y que consiste en la respuesta de los individuos a las características del paisaje y los patrones del flujo genético (Brooks, 2003). Ambos componentes de conectividad se deben considerar en la genética del paisaje y por ello, para evaluarlos, se ha puesto énfasis en aplicar métodos de genética de poblaciones y de ecología del paisaje (Cuadro 1).

*Conectividad funcional (flujo genético).* El flujo génico hace referencia a la migración, es decir, el número de individuos que se mueven y reproducen en una población diferente a la de nacimiento, el cual refleja procesos microevolutivos y de estructura genética en las poblaciones (Bossart y Prowel, 1998; Hedrick, 2005a). Generalmente el flujo génico se mide de manera indirecta por medio de estadísticos que miden la varianza de las frecuencias alélicas, por ejemplo,  $F_{ST}$  y los otros mencionados arriba para medir distancia genética y el número de migrantes. Dichos estadísticos suponen un tamaño constante de población, migración simétrica y persistencia de la población. El desarrollo de la teoría de coalescencia (Kingman, 1982a, 1982b) y los métodos Bayesianos han permitido diseñar programas que permiten evaluar con mayor exactitud migración a nivel de individuo y en tiempos recientes. Tal es el caso del programa BAYESASS+ (Wilson y Rannala, 2003) que estima tasas recientes de migración entre poblaciones, con base en los genotipos de los individuos, a partir de la última generación. Estima también la probabilidad posterior de migrantes ancestrales, frecuencias alélicas de la población y coeficiente de endogamia, entre otros. Utilizando este programa, Wang (2009) evaluó la estructura y el flujo genético del sapo negro, *Bufo exsul*, que presenta una distribución extremadamente restringida en sólo 4 manantiales de una zona desértica. El autor encontró, como se esperaría en una especie con vagilidad limitada, niveles bajos de flujo entre todos los sitios excepto en los 2 manantiales más cercanos (ca. 1.5 km).

*Conectividad estructural (estructura del paisaje).* La conectividad estructural hace referencia a la estructura del paisaje, por ejemplo parches de hábitat, continuidad del hábitat, presencia de barreras (Baguette y Dyck, 2007), donde el comportamiento de dichas características se debe a la configuración espacial (Tischendorf y Fahring, 2000). Se considera que la configuración espacial y los elementos del paisaje son cruciales para el movimiento de los organismos (Adriensen et al., 2003), por lo cual se incluye la evaluación de la conectividad del paisaje dentro de estudios de genética del paisaje y para sus aplicaciones en biología de la conservación. La conectividad del paisaje



se estima generalmente como una medida de costo en un mapa de fricción: valor de resistencia que se asigna a un elemento del paisaje en un mapa, determinado por el grado en que permite o dificulta el movimiento de los individuos en un área determinada; por ejemplo como el modelo least-cost path. La conectividad también se puede estimar como una medida de resistencia —aislamiento por resistencia (Cuadro 1).

Los modelos de least-cost path (LCP), conocidos como de costo mínimo o de la ruta de menor costo, consideran la vagilidad —dispersión— de los individuos de una especie a través de un paisaje heterogéneo, por lo que se dice que evalúa el camino más probable por el cual los genes ‘se mueven’. Para el análisis se debe asignar un costo o valor de fricción a las características del paisaje que se considera influyen en el movimiento de los individuos, tales como tipo de hábitat o topografía, entre otras. Los costos reflejan la resistencia o movilidad a través del paisaje (Adriensen et al., 2003). Se reconocen como limitantes de los modelos LCP que se restringen a medir rutas óptimas, lo cual no sucede en la naturaleza, ya que el movimiento de organismos sucede en realidad a través de múltiples rutas y posibilidades. Las variables se representan en un mapa raster, con datos obtenidos de distintas fuentes, y el modelo como tal se realiza en programas de sistemas de información geográfica (SIG), por medio de extensiones como Spatial Analyst en ArcGis v.9.2 o Pathmatrix en ArcView 3.2.

El análisis de LCP se ha utilizado en diversos estudios de genética del paisaje, por ejemplo, Wang et al. (2009) determinaron las posibles rutas de dispersión de la salamandra tigre, *Ambystoma californiense*, especie endémica del norte de California. Los autores utilizaron mapas de imagen satelital en los que consideraron 3 tipos de hábitat: pradera, chaparral y bosque de roble. Encontraron que el valor de menor costo de dispersión es a través del chaparral, mientras que el movimiento a través de la pradera y el bosque de roble, es 2 y 5 veces mayor, respectivamente. Este fue un resultado inesperado, ya que por la biología de este anfibio se esperaba que estuviera asociado a praderas.

*Aislamiento por resistencia.* El aislamiento por resistencia predice patrones de movimiento y probabilidades de dispersión o mortalidad a través de múltiples caminos al azar en un paisaje complejo, por ejemplo parches de hábitat. Es un modelo que estima la relación entre la distancia genética y la distancia geográfica medida como resistencia. La resistencia se mide con base en teoría de gráficos basado en el modelo de teoría de circuitos, por lo que provee una mejor predicción de diferenciación genética en el equilibrio y, además, no se basa en distancias euclidianas, ya que considera la heterogeneidad del paisaje

en la distribución y tasa de migración de los individuos (McRae, 2006; McRae y Beier, 2007). Todo ello lo hace un mejor modelo que el LCP, dado que estima múltiples caminos y no sólo el óptimo (McRae, 2006).

Este modelo está implementado en el programa CIRCUITSCAPE bajo la plataforma Python (Shah y McRae, 2008). CIRCUITSCAPE utiliza mapas en formato raster, donde cada una de las retículas representa las características del paisaje, es decir, hábitat, rutas de dispersión, barreras, y se representan como gráficos. En el proceso cada retícula se reemplaza por un nodo y se conecta a sus vecinos con una arista; las aristas representan el peso proporcional al número de migrantes. Las aristas no tienen dirección, lo que implica que la dispersión es balanceada. Posteriormente, se analiza el gráfico —mapa— con base en la teoría de circuitos y se codifica con valores de resistencia o conductancia para predecir la conectividad y la probabilidad de movimiento (McRae, 2006; Shah y McRae, 2008). Un estudio que ejemplifica este modelo es el de Munshi-South (2012), quien evaluó la conectividad determinada por la cobertura vegetal en la dispersión del roedor *Peromyscus leucopus* bajo 3 modelos aislamiento: por distancia, por distancia efectiva y por resistencia. Con base en los análisis con CIRCUITSCAPE pudo determinar que la migración es a través de hábitat natural, como corredores con vegetación, pero también en ambientes más transformados, específicamente a través de cementerios, lo cual ejemplifica el impacto de la urbanización en la dinámica y movimiento de este roedor.

### **Correlación entre patrones genéticos y características del paisaje**

El objetivo principal de la genética del paisaje es evaluar la relación entre las características del paisaje y el ambiente y los patrones de estructuración genética. Evaluar esta relación con correlaciones simples, como las pruebas de Mantel, aunque utilizado en su inicio en la genética del paisaje, no permiten cuantificar la variación explicada por el ambiente (Manel et al., 2003). Por ello, se han propuesto otros análisis como de correspondencia canónica, pruebas de Mantel parcial, análisis de modelo causal, principalmente, los cuales permiten identificar qué características del paisaje o del ambiente contribuyen en los patrones genéticos (Cuadro 1).

*Análisis de correspondencia canónica.* Los análisis de correspondencia canónica (ACC) permiten describir la relación entre diversas variables ambientales y determinar qué variables contribuyen significativamente en los patrones genéticos. Por ejemplo, Sork et al. (2010) evaluaron la respuesta del árbol *Quercus lobata* al cambio climático, así como la asociación de la variación genética con variables

climáticas locales. Los autores utilizaron, entre otros, ACC para asociar 20 variables genotípicas con 20 variables climáticas y encontraron una fuerte asociación entre la variación genética y la variación climática, principalmente con la temperatura, estacionalidad de la temperatura y precipitación media anual.

La prueba de Mantel parcial (Smouse et al., 1986) es una evaluación no paramétrica que permite probar la correlación entre 2 matrices, controlada por el efecto de una tercera matriz (Legendre, 1993; Stevens et al., 2006). Como en todas las correlaciones se obtiene un coeficiente, el cual en este caso es estandarizado por medio de regresiones múltiples de los elementos de las matrices dependientes e independientes, las cuales se obtienen por medio de permutaciones. El método ha sido criticado, ya que el efecto de las permutaciones entre matrices no es igualmente probable (Raufaste y Rousset, 2001), lo cual debilita el nivel de significancia. Sin embargo, Castellano y Balleto (2002) y Cushman y Landguth (2010) mostraron, a través de simulaciones, que la prueba de Mantel parcial tiene un alto poder y el error es mínimo. Así, Bull et al. (2011) utilizan esta prueba para entender el efecto de características del paisaje sobre la estructura poblacional y flujo genético del oso negro americano, *Ursus americanus*, en un área con diferentes paisajes montañosos. Los autores encontraron que en 5 de las 11 localidades que estudiaron, características específicas como la vegetación de bosque, la elevación del terreno y los caminos, son las que más afectan el movimiento de los individuos.

*Modelos causales y modelos generalizados de disimilitud.* En las pruebas de Mantel parcial se consideran las distancias genética, geográfica y ambiental, donde la última suele ser lineal, por lo que para hacer más robusto el análisis se ha propuesto combinar esa distancia con análisis de conectividad (least-cost path; Ray, 2005) y resistencia (McRae, 2006), evaluando dicha combinación a través de un modelo causal. El modelo causal (Legendre y Troussellier, 1988) es una aproximación multimodelo que evalúa la relación entre la disimilaridad genética entre individuos y múltiples alternativas de hipótesis de resistencia al paisaje, provista de una evaluación rigurosa de factores que limitan el flujo genético (Cushman et al., 2006). En otras palabras, es la combinación entre los modelos de conectividad del paisaje y la prueba de Mantel parcial. En comparación con los métodos de agrupación, este análisis requiere que se definan a priori los factores ambientales que posiblemente afecten la estructura genética. Como Quéméré et al. (2010) que identificaron los factores ambientales que potencialmente afectan la estructura genética del lemur *Propithecus tattersalli* (Sifaka corona de oro) en el área de estudio, por medio de teledetección. Estimaron, asimismo, aislamiento por

distancia, aislamiento por barrera, considerando una carretera y un río como barreras, y aislamiento por cobertura vegetal —alta, mediana y baja— y evaluaron la conectividad, utilizando PATHMATRIX. Finalmente, utilizaron toda la información generada para el modelo causal en el que se consideraron 15 hipótesis posibles. Los resultados sugieren que el río y la distancia geográfica son los primeros factores que influyen en la estructura de la población del Sifaka, mientras que la carretera no impide el movimiento y flujo genético. Aunque los resultados muestran que la fragmentación del hábitat limita la conectividad del hábitat, excepto en el norte, ellos sugieren que la dispersión es aún posible y se mantiene entre grupos sociales cercanos, lo que se ha comprobado con observaciones de comportamiento.

A pesar de que la prueba de Mantel parcial y los modelos causales han sido de gran relevancia dentro de los análisis de genética del paisaje, éstos no consideran que la relación entre la heterogeneidad —distancia— ambiental y la divergencia, por ejemplo, *Fst*, no es lineal y tampoco que la tasa de cambio de las variables de respuesta a lo largo de gradientes ambientales no es constante (Thomassen et al., 2010). En consecuencia, se ha propuesto una técnica de regresión de matrices que permite modelar esas relaciones no lineales, los modelos generalizados de disimilitud —MGD— (Ferrier et al., 2007). El MGD relaciona la disimilitud de variables predictivas, es decir clima o vegetación, con la disimilitud de las variables de respuesta, por ejemplo la distancia genética, y permite modelar una relación no-lineal por medio de ajustar una combinación lineal de funciones *t-spline* —función que suaviza una curva— a las variables ambientales en un predictor lineal  $\eta$ ; finalmente, a través de un proceso iterativo se añaden y remueven variables predictivas y sólo aquellas altamente significativas son seleccionadas. La importancia relativa y tasa de cambio de cada variable pueden evaluarse con las curvas de respuesta, a través de la altura máxima y la pendiente, respectivamente. Las desventajas principales son que los mapas que se obtienen pueden ser difíciles de interpretar y que no se obtiene una significancia estadística, por lo que sólo puede interpretarse por medio del porcentaje de variación explicada (Thomassen et al., 2010).

*Modelos de simulación.* Los modelos de simulación son una herramienta en genética del paisaje que surge por la necesidad de entender cómo la heterogeneidad del paisaje afecta los patrones de distribución genética (Landguth et al., 2010). Bajo esta premisa, los modelos de simulación proveen un control sobre la relación proceso-patrón (Epperson et al., 2010; Cushman et al., 2012). Una de las cualidades de las simulaciones es que permiten especificar el paisaje y los factores demográficos que pudieran influir

en el flujo genético y posteriormente evaluar los datos empíricos, los que se obtienen en el campo y, con los análisis descritos, estimar la probabilidad y significancia de los mismos (Cuadro 1).

Existen varios programas para realizar simulaciones y que se han diseñado para genética del paisaje, entre ellos CDPOP (Cost Distance POPulations) y CDEFISH (Cost Distance FISHerries). CDPOP es un programa que predice el efecto de la estructura del paisaje sobre la incidencia de patrones espaciales para datos de genética de poblaciones y, como función del movimiento a nivel individual, reproducción, endogamia, mutación y dispersión (Landguth y Cushman, 2010). El modelo representa una estructura del paisaje flexible, como una superficie de resistencia con valores de costo para ir de una localidad a otra. Las simulaciones con diferentes celdas de resistencia permiten cuantificar el efecto de diferentes condiciones del paisaje sobre la conectividad y el tiempo requerido para obtener los patrones espaciales de estructuración genética (Landguth y Cushman, 2010). Este modelo sólo se ha utilizado para evaluar efectos del paisaje del pasado al futuro, y del presente al futuro, como el trabajo de Wasserman et al. (2012) cuyo objetivo fue predecir el efecto del cambio climático sobre la conectividad y características de la población de la marta americana, *Martes americana*, en el norte de las montañas Rocosas. Los autores encontraron que los escenarios de cambio climático con calentamiento moderado ocasionarán una reducción en la conectividad de las poblaciones, debido a los cambios en conectividad del paisaje, y por ende habría mayor aislamiento entre poblaciones y pérdida de variación genética, riqueza alélica y heterocigocidad. CDEFISH fue diseñado específicamente para cuantificar el efecto de la corriente en ríos sobre los patrones de flujo genético y el tiempo que tarda esta relación patrón-proceso en función del movimiento de los individuos (Landguth et al., 2011).

### Perspectivas y conclusiones

La genética del paisaje ha tenido grandes avances en cuanto a sus métodos y formas de analizar los datos genéticos y espaciales, sin embargo, existen diversos aspectos metodológicos y analíticos pendientes: 1) los estudios de genética del paisaje son predominantemente terrestres, por lo que es necesario establecer métodos adecuados de muestreo y de análisis para sistemas marinos. Galindo et al. (2006) y Selkoe et al. (2008, 2010) han trabajado este aspecto, reconociendo que el medio marino pocas veces se ajusta a los modelos existentes para analizar estructura espacial y genética, lo cual ha llevado a plantear un esquema de estudio específico llamado 'Seascape

genetics'. Sin embargo, los pocos ejemplos que existen han utilizado mayormente análisis de distancias lineales y correlaciones, y se requiere de un desarrollo metodológico y analítico que permita detectar las variables ambientales que determinan conectividad, estructura y variación en sistemas marinos. 2) Schoville et al. (2012) han señalado el creciente interés en identificar factores ecológicos que influyen en patrones de diversidad genética adaptativa, lo cual se ha hecho posible gracias al avance tecnológico donde se pueden secuenciar genomas completos y contar con cientos o miles de loci; por ejemplo, SNPs, AFLPs. Ello ha permitido la detección de loci sujetos a selección y ha abierto las puertas para estudiar la relación entre el paisaje y aspectos de adaptación, divergencia fenotípica y selección (Manel et al., 2003; Wang y Summers, 2010). Hay pocos estudios que hayan evaluado, a partir de grandes bases de datos, correlaciones genéticas y ambientales, los cuales han usado métodos analíticos como regresiones logísticas (Joost et al., 2007), regresiones lineales múltiples (Manel et al., 2010) y una extensión de éstas, las ecuaciones generalizadas (Poncet et al., 2010). Además de las limitaciones actuales para analizar grandes bases de datos genómicas, para el avance de lo que ya se clasifica como 'landscape genomics', se requieren métodos que permitan analizar simultáneamente evidencia de selección y su relación con variación ambiental y del paisaje (Schoville et al., 2012). 3) Como se mostró, diversas herramientas de sistemas de información geográfica son ampliamente utilizadas en genética del paisaje, sin embargo, hace falta que se desarrollen métodos de análisis espacial explícitos para genética del paisaje, por ejemplo, que permitan estimar valores de costo —tipo least-cost path— incorporando diferentes variables del paisaje en conjunto. 4) Storfer et al. (2010) señalaron el enorme sesgo taxonómico en los estudios de genética del paisaje, con predominancia de vertebrados (62%), lo cual fue una constante en esta revisión y por ello la presentación de ejemplos predominantemente con animales. De todos los estudios de caso que cumplieran con la condición de tener un enfoque específico de genética del paisaje y que hubieran utilizado alguno de los métodos de análisis descritos, sólo una mínima fracción fueron de especies de plantas (9 de 37; Cuadro 2), lo que evidencia la necesidad de evaluar qué factores, en particular de muestreo y de métodos de análisis, han limitado incluir un espectro amplio de taxa en estudios de genética del paisaje.

La selección de los métodos y modelos de análisis para un estudio de genética del paisaje depende primeramente de la pregunta de estudio y del tipo de datos genéticos y espaciales con los que se cuenta. Asimismo, deben considerarse los supuestos y las ventajas y limitaciones de los diferentes métodos y modelos como los descritos

en esta revisión. Aunado a lo anterior, planear dichos análisis siguiendo las 5 etapas que proponemos permitirá al lector hacer una evaluación cuidadosa de la conectividad estructural y de la conectividad funcional. Sin duda, la genética del paisaje nos permite evaluar información genética, ecológica y espacial, a nivel muy fino y a escalas desde locales hasta regionales, como nunca antes habíamos podido hacer. Con ello se han enriquecido las preguntas que podemos plantear y evaluar, de manera que podemos explicar mejor los procesos ecológicos y evolutivos que mantienen a las poblaciones a lo largo y ancho del paisaje.

### Agradecimientos

Agradecemos a J. P. Jaramillo, R. Rosas, D. Piñero y a los 2 revisores anónimos, cuyos comentarios ayudaron de manera importante a mejorar el presente trabajo, el cual forma parte de los requisitos del Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). T. Garrido-Garduño agradece la beca y apoyo financiero (210542; CVU 226134) otorgado por el Conacyt y la UNAM. E. Vázquez-Domínguez agradece el financiamiento parcial del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT IN219707 e IN215205-2).

### Literatura citada

- Adriensen, F., J. P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulink y E. Matthysen. 2003. The application of "least-cost" modeling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64:233-247.
- Anderson, C. D., B. K. Epperson, M. J. Fortin, R. Holderegger, P. M. A. James, M. S. Rosenberg, K. T. Scribner y S. Spear. 2010. Considering spatial and temporal scale in landscape-genetics studies of gene flow. *Molecular Ecology* 19:3565-3575.
- Andrew, R. L., K. L. Ostevik, D. P. Ebert y L. H. Rieseberg. 2012. Adaptation with flow across the landscape in a dune sunflower. *Molecular Ecology* 21:2078-2091.
- Apodaca, J. J., L. J. Rissler y J. C. Godwin. 2012. Population structure and gene flow in a heavily disturbed habitat: implications for the management of the imperiled Red Hills salamander (*Phaeognathus hubrichti*). *Conservation Genetics* 13:913-923.
- Baguette, M. y H. V. Dyck. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22:1117-1129.
- Balkenhol, N., P. W. Waits y R. J. Dezzani. 2009a. Statistical approaches in landscape genetics: an evaluation of methods for linking landscape and genetic data. *Ecography* 32:818-830.
- Balkenhol, N., F. Gugerli, S. A. Cushman, L. P. Waits, A. Coulon, J. W. Arntzen, R. Holderegger y H. H. Wagner. 2009b. Identifying future research needs in landscape genetics: where to from here? *Landscape Ecology* 24:455-463.
- Beaumont, M. A. y B. Rannala. 2004. The Bayesian revolution in genetics. *Nature* 5:251-261.
- Bohonak, A. J. y A. G. Vandergast. 2011. The value of DNA sequence data for studying landscape genetics. *Molecular Ecology* 20:2477-2479.
- Bossart, J. L. y D. P. Prowell. 1998. Genetic estimates of population structure and gene flow: limitation, lessons and new direction. *Trends in Ecology and Evolution* 13:202-206.
- Brooks, C. P. 2003. A scalar analysis of landscape connectivity. *Oikos* 102:433-439.
- Bull, R. A. S., S. A. Cushman, R. Mace, T. Chilton, C. K. Kendall, E. L. Landguth, M. K. Schwartz, K. McKelvey, F. W. Allendorf y G. Luikart. 2011. Why replication is important in landscape genetics: American black bear in Rocky Mountains. *Molecular Ecology* 20:1092-1107.
- Castellano, S. y E. Balleto. 2002. Is the partial Mantel test inadequate? *Evolution* 56:1871-1873.
- Cavalli-Sforza, L. L. y A. W. F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* 19:233-257.
- Chen, C., E. Durand, F. Forbes y O. Francois. 2007. Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: a new computer program and a comparison study. *Molecular Ecology Notes* 7:747-756.
- Clark, R. W., W. S. Brown, R. Stechert y K. R. Zamudio. 2008. Integrating individual behavior and landscape genetics: the populations structure of timber rattlesnake hibernacula. *Molecular Ecology* 17:219-730.
- Corander, J., J. Sirén y E. Arjas. 2006. Bayesian spatial modelling of genetic population structure. *Computational Statistics* 23:111-129.
- Corander, J., P. Waldmann, P. Marttinen y M. Sillanpaa. 2004. BAPS 2: enhanced possibilities for the analysis of genetic population structure. *Bioinformatics* 20:2363-2369.
- Coulon, A., G. Guillot, J. F. Cosson, J. M. Angibault, S. Aulagnier, B. Cargnelutti, M. Galán y A. J. M. Hewison. 2006. Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from roe deer populations. *Molecular Ecology* 15:1669-1679.
- Coulon, A., J. F. Cosson, J. M. Angibault, B. Cargnelutti, M. Galan, N. Morellet, E. Petit, S. Aulagnier y J. M. Hewison. 2004. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology* 13:2841-2850.
- Craft, K. J. y M. V. Ashley. 2007. Landscape genetic structure of bur oak (*Quercus macrocarpa*) savannas in Illinois. *Forest Ecology and Management* 239:13-20.
- Crandall, K. A., O. R. Bininda-Emonds, G. M. Mace y R. K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15:290-295.
- Crida, A. y S. Manel. 2007. Wombsoft: an R package that implements the Wombling method to identify genetic boundary. *Molecular Ecology Notes* 7:588-591.

- Cushman, S. A. y E. L. Landguth. 2010. Spurious correlation and inference in landscape genetics. *Molecular Ecology* 19:3592-3602.
- Cushman, S. A., A. Shirk y E. L. Landguth. 2012. Separating the effect of the habitat area, fragmentation and matrix resistance on genetic differentiation in complex landscapes. *Landscape Ecology* 27:369-380.
- Cushman, S. A., K. S. McKelvey, J. Hayden y M. K. Schwartz. 2006. Gene flow in complex landscapes: testing multiple hypotheses with causal modeling. *American Naturalist* 168:486-499.
- Dawson, K. y K. Belkhir. 2001. A Bayesian approach to the identification of panmictic population and the assignment of individuals. *Genetic Research* 78:59-77.
- Dionne, M., F. Caron, J. J. Dodson y L. Bernatchez. 2008. Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: the interaction of gene flow and local adaptation. *Molecular Ecology* 17:2382-2396.
- Durand, E., F. Jay, O. E. Gaggiotti y O. Francois. 2009. Spatial inference of admixture proportions and secondary contact zones. *Molecular Biology and Evolution* 26:1963-1973.
- Eckert, A. J., A. D. Bower, S. C. González-Martínez, J. L. Wegrzyn, G. Coop y D. B. Neales. 2010. Back to nature: ecological genomics of loblolly pine (*Pinus taeda*, Pinaceae). *Molecular Ecology* 19:3789-3805.
- Eguiarte, L., V. Souza y X. Aguirre. 2007. La ecología molecular de plantas y animales. INE/Conabio, México, D. F. p. 592.
- Emaresi, G., J. Pellet, S. Dubey, A. H. Hirzel y L. Fumagalli. 2011. Landscape genetics of the Alpine newt (*Mesotriton alpestris*) inferred from a strip-based approach. *Conservation Genetics* 12:41-50.
- Epperson, B. K., B. McRae, K. Scribner, S. A. Cushman, M. S. Rosenberg, M.-J. Fortin, P. M. A. James, M. Murphy, S. Manel, P. Legendre y M. R. T Dales. 2010. Utility of computer simulations in landscape genetics. *Molecular Ecology* 19:3540-3564.
- Falush, D., M. Stephens y J. K. Pritchard. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164:1567-1587.
- Farina, A. 2010. Ecology, cognition and landscape. Linking natural and social systems. Springer, Nueva York. 170 p.
- Ferrier, S., G. Manion, J. Elith y K. Richardson. 2007. Using generalized dissimilarity modeling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions* 13:252-264.
- François, O., S. Ancellet y G. Guillot. 2006. Bayesian clustering using hidden markov random fields in spatial population genetics. *Genetics* 174:805-816.
- Frantz, A. C., S. Bertouille, M. C. Eloy, A. Licoppe, F. Chaumon y M. C. Flamand. 2012. Comparative landscape genetic analyses show a Belgian motorway to be a gene flow barrier for red deer (*Cervus elaphus*), but not wild boars (*Sus scrofa*). *Molecular Ecology* 21:3445-3457.
- Galindo, H. M., D. B. Olson y S. R. Palumbi. 2006. Seascape genetics: a coupled oceanographic-genetic model predicts population structure of Caribbean corals. *Current Biology* 16:1622-1626.
- Gauffre, B., A. Estoup, V. Bretagnolle y F. Cosson. 2008. Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Molecular Ecology* 17:4619-4629.
- Goudet, J. 1999. PCA-GENERAL for Windows, version 1.2. Available from URL: <http://www2.unil.ch/izea/software/pcagen.html>
- Green, P. J. y S. Richardson. 2002. Hidden markov models and disease mapping. *Journal of the American Statistical Association* 97:1-16.
- Guajardo, J. C., A. Schnabel, R. Ennos, S. Preuss, A. Otero-Arnaiz y G. Stone. 2010. Landscape genetics of the key African acacia species *Senegalia mellifera* (Vahl): the importance of the Kenyan Rift Valley. *Molecular Ecology* 19:5126-5139.
- Guillot, G., F. Mortier y A. Estoup. 2005a. GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* 5:708-7011.
- Guillot, G., A. Estoup, F. Mortier y J. F. Cosson. 2005b. A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* 170:1261-1280.
- Guillot, G., R. Leblois, A. Coulon y A. C. Frantz. 2009. Statistical methods in spatial genetics. *Molecular Ecology* 18:4734-4756.
- Hamilton, M. B. 2009. Population genetics. John Wiley and Sons, Hoboken, New Jersey. 424 p.
- Hapeman, P., E. K. Latch, J. A. Fike, O. E. Rhodes y C. W. Kilpatrick. 2011. Landscape genetics of fishers (*Martes pennanti*) in the northeast: dispersal barriers and historical influences. *Journal of Heredity* 102:251-259.
- Hedrick, P. W. 2005a. Genetics of populations, 2nd edition. Jones and Bartlett, Sudbury, Massachusetts. 553 p.
- Hedrick, P. W. 2005b. A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59:1633-1638.
- Hirao, A. S. y G. Kudo. 2004. Landscape genetics of alpine-snowbed plants: comparisons along geographic and snowmelt gradients. *Heredity* 93:290-298.
- Holderegger, R. y H. H. Wagner. 2008. Landscape genetics. *BioScience* 58:199-207.
- Hubisz, M. J., D. Falush, M. Stephens y J. K. Pritchard. 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources* 9:1322-1332.
- Hull, J. M., A. C. Hull, B. N. Sacks, J. P. Smith y H. B. Ernest. 2008. Landscape characteristics influence morphological and genetic differentiation in a widespread raptor (*Buteo jamaicensis*). *Molecular Ecology* 17:810-824.
- Jombart, T. 2008. ADEGENET: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24:1403-1405.
- Jombart, T., S. Devillard y F. Balloux. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics* 11:94 108.
- Jombart, T., S. Devillard, A. B. Dufour y D. Pontier. 2008. Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a

- new multivariate method. *Heredity* 101:92-103.
- Joost, S., A. Bonin, M. W. Bruford, L. Després, C. Conord, G. Erhardt y P. Taberlet. 2007. A spatial analysis method (SAM) to detect candidate loci for selection: towards a landscape genomics approach to adaptation. *Molecular Ecology* 16:3955-3969.
- Jost, L. 2008.  $G_{ST}$  and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology* 17:4015-4026.
- Kalinowski, S. T. 2011. The computer program STRUCTURE does not reliably identify the main genetic clusters within species: simulations and applications for human population structure. *Heredity* 106:625-632.
- Kingman, J. F. C. 1982a. The coalescent. *Stochastic Proceeding Applications* 13:235-248.
- Kingman, J. F. C. 1982b. On the genealogy of large populations. *Journal of Applied Probability* 19A:27-43.
- Klug, P. E., S. M. Wisely y K. A. With. 2011. Population genetic structure and landscape connectivity of the eastern yellowbelly racer (*Coluber constrictor flaviventris*) in the contiguous tallgrass prairie of northeastern Kansas, USA. *Landscape Ecology* 26:281-294.
- Landguth, E. L y S. A. Cushman. 2010. CDPOP: A spatially explicit cost distance population genetics program. *Molecular Ecology Resources* 10:156-161.
- Landguth, E. L., C. C. Muhlfeld y G. Luikart. 2011. CDFISH: an individual-based, spatially-explicit, landscape genetics simulator for aquatic species in complex riverscapes. *Conservation Genetics Resources* 4:133-136.
- Landguth, E. L., S. A. Cushman, M. A. Murphy y G. Luikart. 2010. Relationships between migration rates and landscape resistance assessed using individual-based simulations. *Molecular Ecology* 10:854-862.
- Landguth, E. L., B. Fedy, A. Garey, M. Mumma, S. Emel, S. Oyler-McCance, A. L. Garey, S. L. Emel, M. Mumma, H. H. Wagner, M. J. Fortin y S. A. Cushman. 2012. Effects of sample size, number of markers, and allelic richness on the detection of spatial genetic pattern. *Molecular Ecology Resources* 12:276-284.
- Leblois, R., A. Estoup y F. Rousset. 2009. IBDSim: a computer program to simulate genotypic data under isolation by distance. *Molecular Ecology Resources* 9:107-109.
- Leclerc, E., Y. Mailhot, M. Mingelbier y L. Bernatchez. 2008. The landscape genetics of yellow perch (*Perca flavescens*) in a large fluvial ecosystem. *Molecular Ecology* 17:1702-1717.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74:1659-1673.
- Legendre, P. y M. Troussellier. 1988. Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnology and Oceanography* 33:1055-1067.
- Manel, S., O. E. Gaggiotti y R. S. Waples. 2005. Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology and Evolution* 20:136-142.
- Manel, S., M. K. Schwartz, G. Luikart y P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18:189-197.
- Manel, S., B. N. Poncet, P. Legendre, F. Gugerlis y R. Holderegger. 2010. Common factors drive adaptive genetic variation at different spatial scales in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Ecology* 19:3824-3835.
- Manel, S., F. Berthoud, E. Bellemain, M. Gaudel, G. Luikart, J. E. Swenson, L. P. Waits y P. Taberlet. 2007. A new individual-based spatial approach for identifying genetic discontinuities in natural populations. *Molecular Ecology* 16:2031-2043.
- Manni, F., E. Guérard y E. Heyer. 2004. Geographic patterns of (Genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology* 76:173-190.
- Mapelli, F. J., M. S. Mora, P. M. Mirol y M. J. Kittlein. 2012. Population structure and landscape genetics in the endangered subterranean rodent *Ctenomys porteousi*. *Conservation Genetics* 13:165-181.
- McCairns, R. J. y L. Bernatchez. 2008. Landscape genetic analysis reveals cryptic population structure and putative selection gradients in a large-scale estuarine environment. *Molecular Ecology* 17:3901-3916.
- McRae, B. H. 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60:1551-1561.
- McRae, B. H. y P. Beier. 2007. Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:19885-19890.
- Miller, M. P. 2005. Alleles In Space (AIS): computer software for the joint analysis of inter individual spatial and genetic information. *Journal of Heredity* 96:722-724
- Monmonier, M. S. 1973. Maximum-difference barriers: an alternative numerical regionalization method. *Geographical Analysis* 3:245-261.
- Monmonier, M. S. 2010. Maximum-difference barriers: an alternative numerical regionalization method. *Geographical Analysis* 5:245-261.
- Moran, P. A. P. 1951. Partial and multiple rank correlation. *Biometrika* 38:26-32.
- Moritz, C. 1994. Defining "evolutionarily significant units" for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9:373-375.
- Munshi-South, J. 2012. Urban landscape genetics: canopy cover predicts gene flow between white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City. *Molecular Ecology* 21:1360-1378.
- Murphy, M. A., R. Dezzani, D. S. Pilliod y A. Storfer. 2010. Landscape genetics of high mountain frog metapopulations. *Molecular Ecology* 19:3634-3649.
- Murtskhvaladze, M., A. Gavashelishvili y D. Tarkhishvili. 2010. Geographic and genetic boundaries of a brown bear (*Ursus arctos*) population in the Caucasus. *Molecular Ecology* 19:1829-1841.
- Neaves, L., K. Zenger, R. L. T. Prince, M. D. B. Eldridge y D. W. Cooper. 2009. Landscape discontinuities influence gene flow and genetic structure in a large, vagile Australian mammal, *Macropus fuliginosus*. *Molecular Ecology* 18:3363-3378.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 70:3321-3323.

- Pavlacky, D. C. Jr., A. W. Goldizen, P. J. Prentis, J. A. Nicholls y A. J. Lowe. 2009. A landscape genetics approach for quantifying the relative influence of historic and contemporary habitat heterogeneity on the genetic connectivity of a rainforest bird. *Molecular Ecology* 18:2945-2960.
- Peakall, R. y P. E. Smouse. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetics software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6:288-295.
- Poncet, B. N., D. Herrmann, F. Gugerli, P. Taberlet, R. Holderegger et al. 2010. Tracking genes of ecological relevance using a genome scan in two independent regional population samples of *Arabis alpina*. *Molecular Ecology* 19:2896-2907.
- Pritchard, J. K., M. Stephens y P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959.
- Purrenhage, J. L., P. H. Niewiarowski y F. B. G. Moore. 2009. Population structure of spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*) in a fragmented landscape. *Molecular Ecology* 18:235-247.
- Quéméré, E., B. Crouau-Roy, C. Rabarivola, E. E. Louis y L. Chikhi. 2010. Landscape genetics of an endangered lemur (*Propithecus tattersalli*) within its entire fragmented range. *Molecular Ecology* 19:1606-1621.
- Raufaste, N. y F. Rousset. 2001. Are partial Mantel test adequate? *Evolution* 55:1703-1705.
- Ray, N. 2005. PATHMATRIX: a geographical information system tool to compute effective distances among samples. *Molecular Ecology Notes* 5:177-180.
- Riesenberg, L., T. Vines y N. Kane. 2009. Editorial and retrospective 2008. *Molecular Ecology* 18:1-20.
- Rousset, F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145:1219-1228.
- Safner, T., M. P. Miller, B. H. McRae, M. J. Fortin y S. Manel. 2011. Comparison of Bayesian clustering and edge detection methods for inferring boundaries in landscape genetics. *International Journal of Molecular Sciences* 12:865-889.
- Schoville, S. D., A. Bonin, O. Francois, S. Lobreaux, C. Melodelima y S. Manel. 2012. Adaptive genetic variation on the landscape: methods and cases. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 43:23-43.
- Schwartz, M. K. y K. S. McKelvey. 2009. Why sampling scheme matters: the effect of sampling scheme on landscape genetics results. *Conservation Genetics* 10:441-452.
- Selkoe, K. A., C. M. Henzler y D. D. Gaines. 2008. Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations. *Fish and Fisheries* 9:363-377.
- Selkoe, K. A., J. R. Watson, C. White, T. B. Horin, M. Iacchi, S. Mitarai, D. A. Siegel, S. D. Gaines y R. J. Toonen. 2010. Taking the chaos out of genetic patchiness: seascape genetics reveals ecological and oceanographic drivers of genetic patterns in three temperate reef species. *Molecular Ecology* 19:3708-3726.
- Shah, V. B. y B. H. McRae. 2008. Circuitscape: a tool for landscape ecology. *In Proceedings of the 7th Python in Science Conference (SciPy 2008)*. p. 62-66.
- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. *In Ecological genetics*, L. A. Real (ed.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey. p. 3-18.
- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139:457-462.
- Smouse, P. E., J. C. Long y R. R. Sokal. 1986. Multiple regression and correlation extension of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology* 35:627-632.
- Sork, V. L. y L. Waits. 2010. Contributions of landscape genetics approaches, insights, and future potential. *Molecular Ecology* 19:3489-3495.
- Sork, V. L., F. W. Davis, R. Westfall, A. Flint, M. Ikegami, H. Wang y D. Grivet. 2010. Gene movement and genetic association with regional climate gradients in California valley oak (*Quercus lobata noe*) in the face of climate change. *Molecular Ecology* 19:3806-3823.
- Spear, S. y A. Storfer. 2008. Landscape genetic structure of coastal tailed frog (*Ascaphus truei*) in protected vs. managed forests. *Molecular Ecology* 17:642-656.
- Spear, S. y A. Storfer. 2010. Anthropogenic and natural disturbance lead to differing patterns of gene flow in the Rocky Mountain tailed frog, *Ascaphus montanus*. *Biological Conservation* 143:778-786.
- Spear, S., C. R. Peterson, M. Matocq y A. Storfer. 2005. Landscape genetics of the blotched tiger salamander (*Ambystoma tigrinum melanostictum*). *Molecular Ecology* 14:2553-2564.
- Stevens, V. M., C. Verkenne, S. Vandewoestijne, R. A. Wesselingh y M. Baguette. 2006. Gene flow and functional connectivity in the natterjack toad. *Molecular Ecology* 15:2333-2344.
- Storfer, A., M. A. Murphy, S. F. Spear, R. Holderegger y 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 y L. P. Waits. 2007. Putting the landscape in landscape genetics. *Heredity* 98:129-142.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein y G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68:571-573.
- Thioulouse, J., S. Dolédec, D. Chessel y J. M. Olivier. 1994. ADE software: multivariate analysis and graphical display of environmental data. *In Software Per L'ambiente*, G. Guariso, A. Rizzoli (eds.). Pàtron Editore, Bologna. p. 57-62.
- Thomassen, H. A., Z. A. Cheviron, A. H. Freedman, R. J. Harrigan, R. K. Wayne y T. B. Smith. 2010. Spatial modeling and landscape-level approaches for visualizing intra-specific variation. *Molecular Ecology* 19:3532-3548.
- Tischendorf, L. y L. Fahring. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7-19.
- Van Dick, H. 2012. Changing organisms in rapidly changing anthropogenic landscapes: the significance of the 'Umwelt'-concept and functional habitat for animal conservation. *Evolutionary Applications* 5:144-153.
- Vandepitte, K., H. Jacquemyn, I. Roldán-Ruiz y O. Honnay.

2007. Landscape genetics of the self-compatible forest herb *Geum urbanum*: effects of habitat age, fragmentation and local environment. *Molecular Ecology* 16:4171-4179.
- Vandergast, A. G., A. J. Bohonak, D. B. Weissman y R. N. Fisher. 2007. Understanding the genetic effects of recent habitat fragmentation in the context of evolutionary history: phylogeography and landscape genetics of a southern California endemic Jerusalem cricket (Orthoptera: Stenopelmatidae: *Stenopelmatus*). *Molecular Ecology* 16:977-992.
- Vázquez-Domínguez, E., D. Paetkau, N. J. Tucker, G. Hinten y C. Moritz. 2001. Resolution of natural groups using iterative assignment tests: an example from two species of Australian native rats (*Rattus*). *Molecular Ecology* 10:2069-2078.
- Vignieri, S. A. 2005. Streams over mountains: influence of riparian connectivity on gene flow in the Pacific jumping mouse (*Zapus trinotatus*). *Molecular Ecology* 14:1925-1937.
- Wang, I. J. 2009. Fine-scale population structure in a desert amphibian: landscape genetics of the black toad (*Bufo exsul*). *Molecular Ecology* 18:3847-3856.
- Wang, I. J. 2010. Recognizing the temporal distinctions between landscape genetics and phylogeography. *Molecular Ecology* 19:2605-2608.
- Wang, I. J. 2011. Choosing appropriate markers and analytical methods for testing landscape genetic hypotheses. *Molecular Ecology* 20:2480-2482.
- Wang, I. J y K. Summers. 2010. Genetic structure is correlated with phenotypic divergence rather than geographic isolation in the highly polymorphic strawberry poison-dart frog. *Molecular Ecology* 19:447-458.
- Wang, I. J., W. K. Savage y H. B. Shaffer. 2009. Landscape genetics and least-cost path analysis reveal unexpected dispersal routes in the California tiger salamander (*Ambystoma californiense*). *Molecular Ecology* 18:1365-1374.
- Wang, I. J., R. E. Glor y J. B. Losos. 2012. Quantifying the roles of ecology and geography in spatial genetic divergence. *Ecology Letters* doi: 10.1111/ele.12025.
- Wasserman, T. N., S. A. Cushman, A. S. Shirk, E. L. Landguth y J. S. Littell. 2012. Simulating the effects of climate change on population connectivity of American marten (*Martes Americana*) in the northern Rocky Mountains, USA. *Landscape Ecology* 27:211-225.
- Wilson, G. A. y B. Rannala. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163:1177-1191.
- Womble, W. 1951. Differential systematics. *Science* 28:315-322.
- Workman, P. L. y J. D. Niswander. 1970. Population studies on southwestern indian tribes. II. Local differentiation in the Papago. *American Journal of Human Genetics* 22:24-49.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annual Eugen* 15:323-354.
- Zalewski, A., S. B. Piertney, H. Zaleska y X. Lambin. 2009. Landscape barriers reduce gene flow in an invasive carnivore: geographical and local genetic structure of American mink in Scotland. *Molecular Ecology* 18:1601-1615.