



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGIA**

**BIOLOGIA EVOLUTIVA**

**“Genética del paisaje del roedor *Liomys pictus*  
en dos selvas bajas de México”**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
DOCTORA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:  
TANIA GARRIDO GARDUÑO**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:  
DRA. ELLA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
COMITÉ TUTORAL**

**DR. OSWALDO TELLÉZ VÁLDEZ  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM  
DR. VÍCTOR SÁNCHEZ CORDERO  
INSTITUTO DE BIOLOGIA, UNAM**

**MÉXICO, CD. MX. AGOSTO, 2016**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGIA**

**BIOLOGIA EVOLUTIVA**

**“Genética del paisaje del roedor *Liomys pictus*  
en dos selvas bajas de México”**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
DOCTORA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:  
TANIA GARRIDO GARDUÑO**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:  
DRA. ELLA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
COMITÉ TUTORAL**

**DR. OSWALDO TELLÉZ VÁLDEZ  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM  
DR. VÍCTOR SÁNCHEZ CORDERO  
INSTITUTO DE BIOLOGIA, UNAM**

**MÉXICO, CD. MX. AGOSTO, 2016**



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática, en su sesión ordinaria del día 13 de mayo de 2016, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **DOCTORA EN CIENCIAS**, del Posgrado en Ciencias Biológicas, de la alumna **GARRIDO GARDUÑO TANIA** con número de cuenta **98285327** con la tesis titulada: "**GENÉTICA DEL PAISAJE DEL ROEDOR *Liomys pictus* EN DOS SELVAS BAJAS DE MÉXICO**", bajo la dirección de la **DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ**:

Presidente:	DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
Vocal:	DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA
Secretario:	DR. OSWALDO TELLEZ VALDÉS
Suplente:	DR. ANDRÉS LIRA NORIEGA
Suplente	DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 03 de agosto de 2016

*M. del Coro Arizmendi*  
**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**

# Agradecimientos Institucionales

---

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México** por aceptarme en el Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas, así como el apoyo proporcionado durante la realización de mis estudios y de tesis.

Al **CONACyT** por la beca de Doctorado otorgada para realizar mis estudios de posgrado (CONACyT 210542). Al programa de Beca Mixta (CONACyT) y PAEP-UNAM por el apoyo otorgado para realizar diferentes estancias de investigación y presentación de los avances del trabajo de tesis en congresos nacionales y en el extranjero.

Al **COMECyT** por la Beca-Tesis de Posgrado Promoción 2014 número **14BTD0140**

A los proyectos **PAPIIT (IN217910; IN219707)** y **CONACyT (101861)** por el financiamiento para realizar el trabajo de campo y de laboratorio.

A mi comité tutor:

A la **Dra. Ella Vázquez Domínguez**, quien fue directora de esta tesis y tutora principal durante el doctorado.

Al **Dr. Oswaldo Tellez Valdés** y **Dr. Víctor Sánchez Cordero** por su asesoría y valiosos comentarios durante el proceso de esta tesis.

A los miembros del jurado de examen:

Al **Dr. Oswaldo Tellez Valdés**, **Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau**, **Dra. Livia Socorro León Paniagua**, **Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza**, **Dr. Andrés Lira Noriega**. por sus valiosos comentarios y correcciones a este trabajo.

A la **Dra. Stephanie Manel**, de Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes (AMAP), Montpellier, Francia, por su apoyo y asesoría durante la estancia.

# Agradecimientos Personales

---

El doctorado ha estado lleno de aprendizajes, conocimiento, de personas que se han ido y de personas que han llegado para quedarse.

## ¡Gracias!

**A mis padres**, por su confianza, por dejarme volar, aunque a veces les cuesta y **a mi hermana**, por respetar mis decisiones y escucharme. Los amo mucho.

**A TODA mi gran familia**, porque están en las buenas y en las malas, porque al estar con ustedes, la biología no importa, sólo los seres humanos que somos. ¡Síguenos con la fiesta!

**A Alfredo**, mi compañero, por todo tu amor el cual incluye escucharme, entenderme, tolerarme, en apoyar mis decisiones, en dejarme ser libre y en darme palabras de aliento cuando más las necesito. Y lo más dichoso, recibirme cada vez que me ve con un abrazo y muchos besos. ¡TE AMO!.

**A Ma. Ventura**, eres la persona que me ha visto crecer en estos años, la persona que me ha brindado su hombro cada momento que lo necesito, la persona que aparece en el momento perfecto cuando sabes que estoy mal y me dice las mejores palabras cuando sabes que estoy hecha bolas. Gracias por ser mi amiga.

### **Mi asesora Ella Vázquez**

Gracias Ella por darme una vez más la oportunidad de trabajar contigo y aventurarte en realizar un trabajo con una línea de investigación nueva. Cierro este ciclo con un muy buen sabor de boca, que ha sido posible gracias a tí. Para mí has sido una persona con muchas cualidades que me han motivado a seguir por este camino. La pasión que tienes por la biología, la dedicación que tienes al trabajo, la organización para poder cumplir cada una de las metas que te propones, el interés por seguir conociendo y aprendiendo cosas cada día. Y lo que más he admirado de tí es el compromiso que tienes ante tus alumnos, el sentarte con nosotros e intercambiar ideas, el brindarnos tu atención cada vez que te tocamos la puerta. Tu compañía en el campo, así como tu enseñanza, porque pocos son los tutores que brindan su tiempo a los alumnos. Espero que sigamos en colaboración, pues ahora si es el final, me voy contenta porque aprendí mucho. Me siento orgullosa de haber sido tu estudiante. **¡MUCHAS GRACIAS ELLA!**

**A Oswaldo Tellez**, porque me ha brindado su apoyo cada vez que lo requiero, por abrirme las puertas de su laboratorio y brindarme su confianza para que este proyecto saliera adelante. Has sido parte esencial en este proceso.

Al **Dr. Daniel Piñero**, por permitirme trabajar con usted, por su apoyo, consejos y confianza.

A la técnico de la FES Iztacala, **Dra. Mayra Mónica Hernández Moreno**, por su apoyo en el manejo de Sistemas de Información Geográfica.

A los técnicos del Instituto de Ecología, **M. e I. Alejandro René Gonzalés Ponce** (Unidad de Cómputo), **Ing. Erik Daniel Valle Vidal** (Unidad de cómputo) y al **Ing. Jose Miguel Baltazar Galvez** (Unidad de cómputo) por su asesoría y soporte en el manejo de computadoras.

**A todos aquellos amigos y compañeros que me han acompañado con un momento de su vida durante este proceso.**

**Hugo y Eli** que te puedo decir, son 20 años y aún continuamos juntos, me da gusto que ambos estemos al tanto de cada uno de nuestros logros y apoyándonos en cada una de nuestras decisiones.

**Marco**, te debo mucho, gracias por ser mi amigo y compañero, por escucharme, por acompañarme en todas las salidas al campo, en tenerme paciencia, en compartir tu tiempo, en enseñarme y explicarme.

**Coni**, por siempre decirme: ¡“Chidarita” ya deja de facebokear! o ¿ya te quieres titular?, tener esas dos frases a las 7 de la mañana y tú presencia en color rojo, no tuvieron precio, hacían muy ameno los días de laboratorio. Por las risas en el campo (aunque sólo fui a una contigo), en la comida y en la sobremesa, por escucharme, apoyarme y todas esas parrandas (perdón, reuniones sociales).

**Susette**, nunca olvidaré ¡“Chidarita”! y “Ambulosusetus sporticus” jajaja!, Su, me da mucho gusto que después de esa larga charla en el congreso de Masto nos lleváramos tan bien, gracias por escucharme, compartirme tu vida y patoaventuras y por dejar que viviéramos junta más patoaventuras.

**Hibraim y Silvia**, por compartir su vida, por sus charlas y consejos académicos, por las porras, por las crepas y los helados.

**Eva**, gracias por compartirme tu tiempo, por aquellas tardes–noches de chisme mientras esperábamos que salieran nuestros PCR’s. Gracias porque durante esas largas charlas comprendí muchas cosas que estaba pasando en el momento.

**Ingrid** no cabe duda que Chamela nos dejó marcadas para toda la vida jajaja! No pues classmata, gracias por todas las diversiones que presenciábamos juntas, por el chisme y todos los consejos, así como el apoyo.

**Hugo Altamirano, Ro, Hugo, Gual**, gracias chicos por ser parte de este camino, gracias por acompañarme en campo, tener la disponibilidad y paciencia.

A todos mis compañeros de laboratorio: equipo Vázquez, **Alex, Sayra, Madisson, Gaby, Jessica, Carlos, Xochitl**; equipo Piñero, **Idalia, Azalea, Nancy, Verónicas, Christian**; equipo Jaramillo, **Gus, Miguel, Alfredo, Marco** equipo Mandujano, **Coni, Isarel, Erik, JC, Joann** y finalmente **a tí Anabel** por compartir alegrías, aventuras, sonrisas, conocimiento, tiempo, paciencia, tolerancia etc. etc., en todo momento todo esto ha hecho muy ameno el trabajo en el laboratorio.



El equipo Téllez, **César, Maribel, Anita, Alina, Mayra, Richi, Violeta, Verónica** por compartir sus sonrisas y aventuras con café y panecitos en Iztacala.

**Nallely**, vieja por estos 15 años de conocernos, puffffff! Muchos años, porque a pesar de la distancia y rumbos diferentes seguimos siendo amigas.

**Rogelio**, gracias por tus consejos y salidas de cafecito con helado de chocolate o struddle de manzana cuando ya estábamos hasta la #\$\$\$/&% de las cosas, jajaja! Por todas las rolas compartidas

**Liz, Roberto, Chef, Sindy-Sandy** porque hicieron que cada mañana o cada noche al llegar a casa fueran amenas, porque hicieron que tuviera mucha adrenalina, jijijiji.

**Mariana, Julieta, Alejandro** porque sé que a pesar de la distancia siguen estando.

A aquellos que se quedaron en Francia, **Carmen, Elaina, Borja, Franca** por compartir su compañía, apoyo y amistad.

Todos los que compartieron conmigo el gusto por un balón y una duela, a todas las **SUCULENTAS**, a mí querido equipo **Ciencias**, a **PUMAS** y a tí **Maciel**.

## **Y aquellos que decidieron partir al cielo:**

**Mi prima Noemí**, aún sin creer tu partida, realmente me duele. Gracias por tu sonrisa, por todos juegos de la infancia, fue la mejor a tu lado y al lado de todos los primos.

**Mi tía Yola**, gracias por sus palabras y oraciones en el momento que lo necesitábamos. Y decidió irse para que alguien más se quedará.

**Silvia “Chivis”** por compartir el balón y la duela de PUMAS. Cada vez que piso la cancha, recuerdo tus palabras: “¡Imagínate como lo harás en la cancha!” y aún sigo sin creer que estés en el cielo.

**Gloria L. Portales Betancourt**. Cuando tus amigas te recordaban en el congreso de Mastozoología, se me quedo en la memoria “ser libre”. Fuiste muy valiente.

**Carlos Juárez y Elvia Jimenez** por toda su experiencia compartida en la Mastozoología, por las largas charlas en aquel pueblo llamado Tecocomulco. Gracias por su amistad y cariño. Los recordaré con cariño.

*Solo sé que la vida está llena de momentos y basta un segundo para que nuestra vida pueda cambiar sin imaginarlo. ¡Papá me diste una gran lección!, gracias por decidir quedarte un tiempo más con nosotras, por luchar, no rendirte y compartir tu esencia a los demás.*

*TE AMO.*

# Índice

---

<b>Índice</b> .....	<b>1</b>
<b>Resumen</b> .....	<b>2</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>4</b>
<b>Capítulo 1</b> .....	<b>6</b>
<b>Introducción General</b> .....	<b>6</b>
Genética del paisaje.....	7
Métodos de análisis .....	8
Área de estudio.....	10
<b>Capítulo 2</b> .....	<b>13</b>
<b>Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje</b> .....	<b>13</b>
<b>Genetic, spatial and connectivity methods of analysis in landscape genetics</b> .....	<b>13</b>
<b>Capítulo 3</b> .....	<b>39</b>
<b>Diseño de los loci de microsatélites</b> .....	<b>39</b>
<b>Capítulo 4</b> .....	<b>43</b>
<b>Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest</b> .....	<b>43</b>
<b>Capítulo 5</b> .....	<b>68</b>
<b>Componentes del paisaje que limitan el flujo genético en el roedor <i>Liomys pictus</i></b> .....	<b>68</b>
<b>Discusión General</b> .....	<b>95</b>
<b>Referencias</b> .....	<b>98</b>

# Resumen

---

La genética del paisaje tiene como objetivo evaluar el efecto de la composición, la configuración y la calidad de la matriz del paisaje en procesos microevolutivos tales como el flujo genético, deriva y selección natural. Ello es posible bajo la integración de las disciplinas de genética de poblaciones, ecología del paisaje y análisis espaciales. El roedor *Liomys pictus*, de la familia Heteromyidae, es una especie abundante y dominante en la selva tropical caducifolia y subcaducifolia. Caracterizada por tener adaptaciones que le permiten sobrevivir en hábitats estacionales y por presentar una estructura social filopátrica. *L. pictus* es un elemento clave en estos ecosistemas por ser un dispersor importante de semillas de diversas plantas. El objetivo principal del presente trabajo fue evaluar el efecto del paisaje sobre el flujo genético y la estructura genética de *L. pictus* en dos áreas naturales, la Estación Biológica de Chamela-Cuixmala (EBC) y en el Parque Nacional Huatulco (PNH). Se diseñaron 15 microsátélites de los cuales 14 amplificaron para las poblaciones de la EBC y nueve en el PNH. En la EBC analizamos 104 individuos de seis localidades de muestreo y 88 individuos provenientes de cuatro localidades en el PNH. Las localidades de muestreo se definieron a priori (y se corroboraron en campo) con base en una metodología novedosa que permite maximizar la heterogeneidad ambiental en una región determinada, el cual se le conoce como dominios ambientales y se basa en una clasificación no jerárquica. La clasificación la realizamos con 21 variables ambientales y para cada uno de los sitios obtuvimos 15 dominios. En los sitios de estudio evaluamos: a) los niveles de diversidad genética, estructuración y asignación en grupos genéticos, b) la conectividad estructural del paisaje y c) el efecto de las variables del paisaje sobre la conectividad funcional, a través de pruebas de mantel parcial y los algoritmos Least-cost path y teoría de circuitos. En la EBC encontramos tres grupos genéticos asociados con las características del paisaje tipo barreras como arroyos y perturbación antropogénica, y entre las abióticas fue significativa la precipitación. La mayor tasa de migración fue desde el centro del área de estudio hacia las otras localidades, señalando una alta dispersión entre el bosque deciduo y semideciduo. Cabe resaltar que se identificó a la vegetación como corredor para la dispersión de individuos entre grupos genéticos, así como aislamiento por distancia en hembras, asociado con su filopatría. Por otro lado, se encontraron dos grupos genéticos en el PNH, asociados con el camino principal que divide la zona de estudio, y con la temperatura anual del periodo más caliente. La mayor tasa de migración fue de un sitio de muestro al resto de los sitios y la conectividad del paisaje fue más alta en algunas zonas del área de estudio. Nuestros resultados permitieron identificar

algunas características del paisaje, como la precipitación, la temperatura, los arroyos y los caminos, que están asociadas de forma significativa con los patrones de dispersión de *L. pictus* y, consecuentemente, con el flujo génico. Nuestros resultados muestran cómo la matriz del paisaje varía entre los sitios de estudio, lo que se traduce en diferentes variables que determinan la conectividad estructural y funcional de *L. pictus*. Asimismo, podemos describir que ciertos parches de vegetación son utilizados como corredores por *L. pictus* y -potencialmente- por otras especies de mamíferos. Proponemos que los análisis que utilizamos, la combinación de dominios ambientales y métodos de genética del paisaje, podrían servir para desarrollar comparaciones con otras especies de selvas tropicales secas. Asimismo, podría tener aplicaciones para la conservación, permitiendo identificar los corredores que mantienen la conectividad entre poblaciones, de manera primordial en especies que estén en alguna categoría de riesgo.

## Abstract

---

Landscape genetics aims to assess the effect of the composition, configuration and quality of the landscape matrix in microevolutionary processes, such as: gene flow, drift and selection. All this is possible with the integration of population genetics, landscape ecology and spatial analysis. *Liomys pictus* is a rodent within the family Heteromyidae, it is abundant and a dominant species in the dry forests, where it is a key species for the ecosystem because it is an important plant seed disperser. It is also characterized by adaptations that allow it to survive in such seasonal habitats, also this rodent has a philopatric social structure. The aim of this study was to evaluate the effect of landscape on gene flow and genetic structure of *L. pictus* in two study regions, two protected areas the Biological Station Chamela-Cuixmala (BSCC) and Huatulco National Park (HNP). We designed 15 microsatellite loci, from which 14 amplified for the BSCC population and nine in the HNP. We analyzed 104 individuals in six sampling localities and 88 individuals at four sampling points in BSCC and HNP, respectively. Sampling localities were defined *a priori* (which were later corroborated on the field) based on a new method, called environmental domains, is based on nonhierarchical classification. This method allows to maximize the environmental heterogeneity within a particular region. The classification was performed with 21 environmental variables and for each study region we obtained 15 domains. In each study region we evaluated: a) the genetic diversity, genetic structure and assignment of genetic groups, b) the landscape connectivity and c) the effect of the landscape variables on the functional connectivity, through a series of analyses, including partial Mantel tests and the algorithms Least cost path and Circuit theory. We found three genetic clusters in BSCC associated with

some landscape features, specifically stream channels and anthropogenic disturbance and precipitation as an environmental variable. The highest migration rate was from the center of the study area towards the other sampling localities, indicating a high dispersal between the deciduous and the semideciduous dry forests. Interestingly, we identified the continuous vegetation as a corridor for the dispersal of individuals among the genetic clusters; we also found isolation by distance for females, associated with their philopatric structure. On the other hand, we found two genetic clusters within the HNP, associated with the main (unpaved) road that divides the study area, jointly with the mean temperature of the warmest quarter. The highest migration rate was from one sampling locality to the others, while the landscape connectivity was highest in certain zones of the area of study. Our results allowed us to identify some landscape features within the landscape matrix, which are different between the study regions, that is different variables determine the structural and functional connectivity for *L. pictus*. Moreover, we can show that some patches of vegetation are used as corridors by *L. pictus* and –potentially- by other mammal species. We propose that the set of analyses we performed, by combining environmental domains and landscape genetics methods, could be used to develop comparison studies with other species from dry forests. Indeed, this kind of information could have conservation applications, allowing the identification of the corridors that maintain the connectivity between populations, specially in species that are included in a protected risk category.



# Introducción General

## Genética del paisaje

La Genética del paisaje (GP) es un área relativamente nueva de investigación que integra la genética de poblaciones, la ecología del paisaje y la estadística espacial (Manel y Holderegger 2013). Dicha integración ha permitido abordar procesos evolutivos, tales como el flujo genético y la adaptación a partir de marcadores moleculares neutrales y adaptativos. En particular, el flujo genético ha sido ampliamente estudiado en relación con aspectos ambientales y de paisaje como barreras (e.g. ríos, montañas) (Spear *et al.* 2005; Riley *et al.* 2006; Zalewski *et al.* 2009), fragmentación (Purrenhage *et al.* 2009; Quéméré *et al.* 2010) y las interrupciones generadas por las actividades humanas (e.g. caminos, carreteras) (Lada *et al.* 2008). Asimismo, los grupos taxonómicos más estudiados han sido los anfibios (Spear *et al.* 2005; Spear y Storfer 2008; Purrenhage *et al.* 2009; Wang *et al.* 2009; Wang 2009), mientras que los mamíferos medianos y pequeños son los menos favorecidos en su estudio (Manel *et al.* 2004; Coulon *et al.* 2006; Lada *et al.* 2008; Zalewski *et al.* 2009; Neaves *et al.* 2009; Frantz *et al.* 2010; Quéméré *et al.* 2010; Bull *et al.* 2011). Cabe agregar que los tipos de vegetación más estudiados en cuanto a GP han sido los bosques templados, praderas y matorral (Storfer *et al.* 2010), así como zonas con perturbación o zonas urbanizadas (Gauffre *et al.* 2008; Murphy *et al.* 2008; Spear and Storfer 2010), mientras que las selvas bajas caducifolias, áreas naturales protegidas y pequeños mamíferos han sido los menos estudiados (Gauffre *et al.* 2008; Musolf 2010; Guivier *et al.* 2011; Munshi-South 2012).

La genética del paisaje también ha permitido evaluar la conectividad del paisaje, donde el paisaje se considera como la percepción y respuesta del individuo al ambiente (“umwelt”) (Manning *et al.* 2004). El paisaje comprende diferentes características geomorfológicas (montañas, ríos), antropogénicas (fragmentación, carreteras) y ambientales (altitud, precipitación, temperatura), las cuales juegan un papel importante en la dispersión y área de distribución de las especies (Coulon *et al.* 2004; Neville *et al.* 2006). Asimismo, la conectividad es un componente esencial para evaluar el paisaje y se define como el movimiento de individuos entre las poblaciones a través del paisaje (Taylor *et al.* 2006), lo cual se puede ver reflejado en el flujo genético entre las poblaciones de una especie (Fischer y Lindenmayer 2007). La pérdida de conectividad a menudo es perjudicial, como en las poblaciones fragmentadas, ya que puede resultar en una reducción en la diversidad genética y un incremento en el riesgo de extinción (Purvis *et al.* 2000). La conectividad consta de dos componentes principales: 1) la distancia y estructura del paisaje (conectividad estructural) (Spear *et al.*, 2010) y 2) la respuesta de los individuos a la distancia y estructura del paisaje

(conectividad funcional) (Chetkiewicz *et al.*, 2006), comúnmente representada por la estructura genética-espacial entre y dentro de los individuos de una población (Boulet *et al.*, 2007).

Cabe mencionar que, en el contexto de conectividad, es importante distinguir que flujo génico y dispersión no son sinónimos. El flujo génico se refiere a la migración -número de individuos que se mueven hacia y se reproducen en una población diferente a la de nacimiento- y dispersión es el movimiento permanente de los individuos fuera del sitio de nacimiento (Spear *et al.*, 2010). El flujo génico es la transferencia de genes de una localidad a otra y depende de la supervivencia y reproducción. Sin embargo, el flujo génico sólo es una parte del movimiento global de los individuos, ya que éste puede diferir, por ejemplo, entre sexos en una especie (Coulon, 2004). La interrupción del flujo génico puede deberse a diversas causas en el paisaje, una de las cuales es la presencia de barreras como ríos, montañas, caminos, carreteras. En GP, dichas barreras se definen como un cambio abrupto de las variables biológicas o genéticas sobre un mapa (Safner, 2011). El flujo genético también puede verse afectado por cambios en el ambiente, como aquellos relacionados con variables abióticas como temperatura, precipitación, humedad, índice de insolación (Spear y Storfer 2008) y cobertura vegetal (Wang 2009).

### **Métodos de análisis**

La GP se apoya en varios métodos de análisis genéticos, estadísticos y espaciales. En particular, los programas que se aplican en GP se han enfocado a incorporar el aspecto espacial, y en cómo correlacionar la diversidad genética con las características del paisaje. Por lo tanto, varios son los análisis que se han propuesto y se pueden clasificar de la siguiente manera: 1) aquellos que evalúan la estructura genética-espacial, 2) los que evalúan la conectividad del paisaje, 3) los programas elaborados específicamente para genética del paisaje y 4) los análisis que correlacionan los patrones genéticos con las características del paisaje.

Los análisis de estructura genética-espacial son de utilidad para evaluar patrones genéticos espaciales resultado de la acumulación de procesos microevolutivos en espacio y tiempo. Una manera de evaluar estos patrones es por medio de análisis de estructura genética espacial como: aislamiento por distancia, autocorrelación espacial, análisis multivariados y algoritmos de detección de barreras (Garrido-Garduño y Vázquez-Domínguez, 2014; más detalle ver el capítulo 2). Por otro lado, los programas específicos para genética del paisaje permiten

comprender la distribución espacial de las frecuencias genotípicas y detección de barreras bajo modelos genéticos (supuestos de Hardy-Weinberg), asignación y espaciales. Entre los programas que destacan están: Geneland y TESS. La conectividad del paisaje es uno de los elementos más importantes a evaluar en GP y los análisis descansan en la teoría de ecología del paisaje. Dos son los algoritmos principales que se han utilizado para evaluar la conectividad: "least-cost-path" (LCP) (Adriaensen *et al.* 2003) y teoría de circuitos (TC) (Ae y McRae 2006; Shah and McRae *et al.* 2008). El análisis "least-cost path" considera la vagilidad (dispersión) que pueden tener los individuos a través de un paisaje heterogéneo, por lo que evalúa el camino más probable por el cual los genes 'se mueven' (Adriaensen *et al.*, 2003). Este modelo se trabaja con ayuda de Sistemas de Información Geográfica (SIG), por medio de extensiones como: Landscape Genetics en ArcGis versión 10.2. La teoría de circuitos está basada en la teoría de circuitos eléctrica, donde el flujo genético es análogo a la corriente eléctrica y el análisis incorpora la dimensionalidad del hábitat y considera todos los caminos posibles a través del paisaje (Spear *et al.* 2010). El programa CIRCUITSCAPE 4.0 (Shah and McRae *et al.* 2008) es específico para trabajar dicho modelo. Cabe mencionar que para este tipo de análisis se generan mapas raster de fricción, en los cuales se asigna un costo (valor de fricción) a las características del paisaje que se determine afectan la conectividad de la especie de estudio; tales características pueden ser la temperatura, precipitación, montañas, caminos, tipo de hábitat o topografía, entre otras.

Finalmente, es importante señalar que la correlación entre patrones genéticos y características del paisaje o la conectividad del paisaje nos permite evaluar el efecto del paisaje sobre los patrones genéticos; una manera de hacerlo estadísticamente es correlacionando las matrices de los datos genéticos con las variables ambientales o de conectividad, mediante una prueba de Mantel parcial, análisis de correspondencia canónica o regresiones múltiples. La prueba de Mantel parcial es uno de los análisis más utilizado en la GP, es una prueba no paramétrica que permite probar la correlación entre dos matrices controladas por el efecto de una tercera (Smouse *et al.*, 1986; Legendre, 1993).

### ***Liomys pictus***

El ratón espinoso *Liomys pictus* es un heterómido que se distribuye a lo largo del oeste (Pacífico Mexicano) y sur de México, predominantemente en vegetación de selva baja caducifolia y subcaducifolia. Por sus características morfológicas, fisiológicas y conductuales, esta especie es capaz de mantener poblaciones durante todo el año en ambientes altamente

estacionales. Las poblaciones de esta especie muestran una marcada fluctuación en términos de densidad y abundancia asociadas con dicha estacionalidad. *L. pictus* es la especie dominante prácticamente a todo lo largo de su distribución, aunque comparte el hábitat con otros roedores. Es además, una especie clave en el ecosistema, responsable de la dispersión de semillas de muchas especies de plantas (Briones y Sánchez-Cordero, 1999). El ámbito hogareño de *L. pictus* es relativamente pequeño (ca. 100 m<sup>2</sup>), las hembras son filopátricas y los machos son los que se dispersan, alcanzando distancias mayores a 1 km (Ceballos, 1989). *L. pictus* ha mostrado una fuerte estructura genética en relación al tipo de vegetación (Vázquez-Domínguez *et al.*, 2002), en el cual la variabilidad genética está asociada a su adecuación (Vázquez-Domínguez *et al.*, 1998, 1999). *L. pictus* es un buen modelo de estudio en GP por que vive asociado a la selvas bajas del Pacífico Mexicano con una alta heterogeneidad del paisaje, su demografía está asociada a la estacionalidad de las selvas bajas relacionado con la precipitación, es una especie abundante con ciclos de vida cortos y en previos de genética de poblaciones donde se obtuvo como resultado estructura genética relacionada con el tipo de vegetación que presenta la EBC.

### **Área de estudio**

El presente trabajo se llevó a cabo en dos áreas naturales protegidas en la costa del Pacífico, México, donde se distribuye de manera natural el ratón espinoso, *Liomys pictus*. La primera fue La Estación Biológica de Chamela (EBC) se localiza dentro de la Reserva de Biosfera Chamela-Cuixmala, en la zona sur del estado de Jalisco (19°30'N - 105°03'W), con un área total de 3,319 ha. Se caracteriza por tener una estacionalidad climática marcada, con una temperatura promedio de 24.5°C y una precipitación media de 748 mm. La temporada de lluvias se presenta desde finales del mes de julio a octubre, concentrándose el 80% de la precipitación total, mientras el resto del año domina una temporada seca, cuando pierden las hojas la mayoría de la vegetación (Bullock, 1986). Así, el tipo de vegetación predominante es selva tropical caducifolia y bosque semideciduo (Rzedowski, 1978). La segunda área de estudio fue el Parque Nacional Huatulco (PNH), localizado en Oaxaca (15°39'N - 96°06'W), tiene un área total de 6,374 ha y está caracterizado por una orografía compleja que promueve el aislamiento de sistemas de redes o corredores que baja de las montañas altas (Sierra Madre del Sur). Ello forma un paisaje con características particulares y alta diversidad de especies. El PNH presenta una temperatura promedio de 28°C y una precipitación media entre 1000-1500 mm. Similar a la EBC, la temporada de lluvias va de julio a octubre, concentrándose una precipitación total de 80%, mientras el resto del año presenta una severa sequía (Bullock,

1986). El tipo de vegetación predominante aquí es la selva baja caducifolia (Rzedowski, 1978). Estas dos zonas de estudio las elegimos por ser áreas naturales protegidas y a pesar de tener el mismo tipo de vegetación tienen una estructura y variación ambiental contrastante entre ellas. En el caso del EBC la elegimos ya que se había realizado un trabajo de genética de poblaciones con aloenzimas. Otro factor importante fue que al interior de estas dos áreas naturales presentan una gran heterogeneidad del paisaje que podría afectar a las poblaciones de *L. pictus* y posiblemente esté afectando a otras especies de vertebrados.

Bajo este contexto, el objetivo general de este trabajo fue evaluar el efecto de las características del paisaje sobre el flujo genético y la estructura genética de *L. pictus* en dos selvas tropicales caducifolias, la Estación Biológica de Chamela-Cuixmala (EBC) y el Parque Nacional Huatulco (PNH). Las metas que se propusieron alcanzar fueron: 1) Describir las características del paisaje para las dos localidades de estudio de *L. pictus*, a partir de una metodología novedosa basada en la clasificación de dominios ambientales, 2) Diseñar los primers de *loci* de microsatélites específicos para *L. pictus*, 3) Evaluar la diversidad y estructura genética dentro y entre puntos de muestreo de *L. pictus* para cada una de las localidades, 4) Evaluar el flujo genético en las poblaciones de estudio de *L. pictus* en cada localidad, 5) Evaluar el efecto del paisaje sobre la estructura genética y la conectividad (movimiento de los individuos) con base en análisis de genética del paisaje ("least-cost" y teoría de resistencia) en cada localidad, y finalmente 6) con los resultados obtenidos explicar la dinámica genética y su asociación con el paisaje en las poblaciones de *L. pictus* en los dos sitios de estudio.

La tesis está estructurada en seis capítulos, el primero y el último, respectivamente, comprenden una introducción general de los temas desarrollados en la tesis y una discusión y conclusión general de los resultados obtenidos; ambos escritos en español.

En el capítulo 2 se describe detalladamente los análisis que se han utilizado en trabajos de genética del paisaje. Este capítulo es un artículo de revisión publicado en la *Revista Mexicana de Biodiversidad* con el título: "Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje".

El capítulo 3 es una nota publicada en *Molecular Ecology Resources* donde se describe el diseño de los 14 pares de *loci* de microsatélites para *L. pictus*. Dichos microsatélites fueron

utilizados para analizar la diversidad, estructura, flujo genético y el efecto del paisaje en la estructura genética de *L. pictus*, información que se encuentra contenida en los dos siguientes capítulos.

En el capítulo 4, se describe el estudio del efecto de las características del paisaje en la estructura genética de *L. pictus* en la Estación Biológica de Chamela. Este capítulo está publicado en la revista *Journal of Zoology* y se titula: "Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest".

Finalmente, el capítulo 5 es el análisis de las características del paisaje en la estructura genética de *L. pictus* en la otra zona de estudio, el Parque Nacional Huatulco.

**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 y Ella Vázquez-Domínguez

Publicado en *Revista Mexicana de Biodiversidad*

DOI: 10.7550/rmb.32500



Garrido-Garduño, Tania; Vázquez-Domínguez, Ella  
Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje  
Revista Mexicana de Biodiversidad, vol. 84, núm. 3, 2013, pp. 1031-1054  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=42528280001>



*Revista Mexicana de Biodiversidad*,  
ISSN (Versión impresa): 1870-3453  
[vleon@biologia.unam.mx](mailto:vleon@biologia.unam.mx)  
Universidad Nacional Autónoma de México  
México

[¿Cómo citar?](#) | [Número completo](#) | [Más información del artículo](#) | [Página de la revista](#)

[www.redalyc.org](http://www.redalyc.org)

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto



## 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

Recibido: 26 julio 2012; aceptado: 12 abril 2013

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	Aislamiento por distancia (IBDSim, ADE 4 en plataforma R)	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
			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 Metropolis-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 admixia o no admixia	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; Eguarte 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 microsatélites	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 microsatélites	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 microsatélites	Determinar el patrón de flujo genético y variación ambiental espacial	EG $F_{ST}$ EGE AAE	Structure FStat Geneland Tess GenAlEx	Gauffre et al., 2008
<i>Buteo jamaicensis</i> Halcón cola roja	1 083	Montañas Rocosas, EUA	17 microsatélites	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 microsatélites	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	Leclerc et al., 2008
<i>Gasterosteus aculeatus</i> Pez espinoso	1 865	Río San Lorenzo, Quebec, Canadá	10 microsatélites	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 $I_{C,N,m}$	Structure Arlequin Geneland Vegan PAST FStat GenePop MLNE Migrate	McCairns y Bématech, 2008



## Cuadro 2. Continúa.

<i>Ascaphus truei</i> Rana con cola		Parque Nacional Olímpico, Washington, EUA	13 microsátélites	Analizar y determinar cómo afecta la fragmentación del hábitat a la estructura genética y la conectividad	EG EGE CP AAE	Structure Tess CostdistanceArcGis Geoda	Spear y Storfer, 2008
<i>Macropus fuliginosus</i> Canguro gris occidental	478	sur de Australia	9 microsátélites	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	220	Queensland, Australia	10 microsátélites	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	20 por estanque	noreste de Ohio, EUA	8 microsátélites	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	160	Deep Springs Valley, California, EUA	16 microsátélites	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	514	Reserva Natural Fort Ord, Condado de Monterey, California, EUA	13 microsátélites	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> Visón americano	186	norte y sur de Escocia	12 microsátélites	Examinar las características del paisaje que afectan la dispersión y estructura genética	EG $F_{ST}$ Mantel CP Detección de borde AAE	Structure Baps FStat GenAEx Wombsoft Pathmatrix GenAEx	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 microsátélites	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 microsátélites	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 Craggs, Idaho, EUA	8 microsátélites	Evaluar la estructura genética y conectividad funcional entre estanques y su dinámica	AMOVA EG CP	GenAEx Structure Modelos de gravedad (Core Team, 2007)	Murphy et al., 2010
<i>Propithecus tattersalli</i> Sifaca cabeza dorada	292	Área Daraina, Madagascar, África	13 microsátélites	Evaluar el impacto de la fragmentación del bosque y las variables ambientales sobre el flujo genético	EG Modelo causal AAE	Structure GenAEx	Quémère et al., 2010

**Cuadro 2.** Continúa

<i>Quercus lobata</i> Encino	330	valle central de California, EUA	170 microsátélites de cloroplasto	Identificar linajes genéticos. 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 Pro RSREG	Sork et al., 2010
<i>Ascaplus montanus</i> Sapo de cola	1 009	norte-centro de Ohio, EUA	13 microsátélites	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	Spear 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 microsátélites 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 microsátélites	Identificar si el uso del suelo afecta la estructura genética	$F_{ST}$ Mantel	FStat Análisis desarrollados específicos para el estudio	Emaresi et al., 2011
<i>Martes pennati</i> Marta pescadora	432	noreste de EUA	11 microsátélites	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 GenAEx BayesAss++	Hapeman et al., 2011
<i>Coluber constrictor flaviventris</i> Serpiente corredora de vientre amarillo	58	noreste de Kansas, EUA	12 microsátélites	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 GenAEx	Klug et al., 2011

**Cuadro 2.** Continúa

<i>Helianthus petiolaris</i> Girasol de la pradera	325	Parque Nacional y Reserva Grandes Dunas de Arena, Colorado, USA	15 microsatélites	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 microsatélites	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 portecousi</i> Tuco tuco acanelado	143	centro de Argentina	8 microsatélites	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 microsatélites	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 microsatélites	Analizar estructura genética espacial de 2 especies coexistentes 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 porteus* (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 dendrograma, 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  $\mathcal{F}$  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 pennanti*), 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. WOMBOSOFT 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 bandeó, 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 influyen 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 (Adrienssen 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,  $F_{st}$ , 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 *l-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 descriptos, 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 FISHeries). 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 descriptos, 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 descriptos

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* 17:7219-730.
- 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. Sillanpää. 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. Galán, 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-Armaiz 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 (*Coleuber 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 portezoi*. *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. Tarkhnishvili. 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. Hermann, 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. Iacchei, 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* 17:642-665.
- 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. Matorcq 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.). Patron 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. Homay.



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: Stenopelmidae: *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. Pieltney, 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.

# **Diseño de los loci de microsatellites**

PERMANENT GENETIC RESOURCES NOTE

Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology

Resources Database 1 April 2013–31 May 2013

Molecular Ecology Resource

## PERMANENT GENETIC RESOURCES NOTE

**Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology Resources Database 1 April 2013–31 May 2013**

MOLECULAR ECOLOGY RESOURCES PRIMER DEVELOPMENT CONSORTIUM,<sup>1</sup> CECILIA AGOSTINI,<sup>2</sup> R. G. ALBALADEJO,<sup>3</sup> A. APARICIO,<sup>3</sup> WOLFGANG ARTHOFER,<sup>4</sup> P. BERREBI,<sup>5</sup> PETER T. BOAG,<sup>6</sup> IGNAZIO CARBONE,<sup>7</sup> GABRIEL C. CONROY,<sup>8</sup> A. M. CORTESERO,<sup>9,10</sup> EVONNILDO COSTA GONÇALVES,<sup>11</sup> DIOGO COSTA,<sup>12,13</sup> ALVARINA COSTO,<sup>12,13</sup> MIRKO DE GIROLAMO,<sup>14</sup> HAO DU,<sup>15</sup> SHI-JIAN FU,<sup>16</sup> T. GARRIDO-GARDUÑO,<sup>17,18</sup> L. GETTOVÁ,<sup>19</sup> A. GILLES,<sup>20</sup> IGOR GUERREIRO HAMOY,<sup>21,22</sup> C. M. HERRERA,<sup>23</sup> CARINA HEUSSLER,<sup>4</sup> EDUARDO ISIDRO,<sup>14</sup> C. JOSSO,<sup>9,10</sup> PATRICK KRAPP,<sup>4</sup> ROBERT W. LAMONT,<sup>8</sup> A. LE RALEC,<sup>24</sup> SUSANA LOPES,<sup>12</sup> CARLA LUÍS,<sup>12</sup> HUI LUO,<sup>25</sup> F. MAHÉO,<sup>26</sup> ILARIA A. M. MARINO,<sup>2</sup> L. MIEUZET,<sup>26</sup> BRENT W. MURRAY,<sup>27</sup> STEVEN M. OGBOURNE,<sup>8</sup> ALBERTO PALLAVICINI,<sup>28</sup> C. PAREJO-FARNÉS,<sup>3</sup> TOMASO PATARNELLO,<sup>29</sup> C. PATY,<sup>9,10</sup> CAROLINA PEREIRA,<sup>12</sup> CATARINA PINHO,<sup>12</sup> PABLO PINTO,<sup>22</sup> D. POINSOT,<sup>9,10</sup> ADRIENNE POWELL,<sup>6</sup> ALEXANDER I. PUTMAN,<sup>7</sup> ANDRÉ SANTORO,<sup>30</sup> SIDNEY SANTOS,<sup>22</sup> BIRGIT C. SCHLICK-STEINER,<sup>4</sup> CANDACE SCOTT,<sup>6</sup> MARIA SILVANIRA BARBOSA,<sup>31</sup> A. ŠIMKOVÁ,<sup>19</sup> J.-C. SIMON,<sup>26</sup> ANTONIO SOLÉ-CAVA,<sup>30</sup> FLORIAN M. STEINER,<sup>4</sup> ZHENGXIN SUN,<sup>6</sup> VALENTINA TORBOLI,<sup>28</sup> LANE P. TREDWAY,<sup>7</sup> PETER J. VAN COEVEDEN DE GROOT,<sup>6</sup> ANDERSON VASCONCELLOS,<sup>30</sup> E. VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ,<sup>17</sup> DENG-QIANG WANG,<sup>15</sup> YU-XIANG WANG,<sup>6,16</sup> QI-WEI WEI,<sup>15</sup> LORENZO ZANE<sup>2</sup> and SHU-HUAN ZHANG<sup>15</sup>

<sup>1</sup>Molecular Ecology Resources Editorial Office, 6270 University Blvd, Vancouver, BC V6T 1Z4, Canada, <sup>2</sup>Department of Biology, University of Padova, Via G. Colombo 3, Padova 35121, Italy, <sup>3</sup>Dpt. Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, c/Profesor García González 7 n° 2, Sevilla, 41012, Spain, <sup>4</sup>Molecular Ecology Group, Institute of Ecology, University of Innsbruck, Innsbruck, Austria, <sup>5</sup>Institut des Sciences de l'Evolution, UMR UIM2/CNRS/IRD 5554, Université Montpellier 2, CC 065, Place Eugène Bataillon, 34095, Montpellier Cedex 5, France, <sup>6</sup>Department of Biology, Queen's University, Kingston, ON K7L 3N6, Canada, <sup>7</sup>Department of Plant Pathology, North Carolina State University, Raleigh, NC, USA, <sup>8</sup>GeneCology Research Centre, University of the Sunshine Coast, Maroochydore DC, QLD 4558, Australia, <sup>9</sup>University of Rennes 1, UMR 1349 IGEPP, F-35042, Rennes Cedex, France, <sup>10</sup>European University of Brittany, France, <sup>11</sup>Laboratório de Tecnologia Biomolecular, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Cidade Universitária, Prof. José da Silveira Netto. Av., Augusto Corrêa, 01, Belém, PA, Brazil, <sup>12</sup>CIBIO/UP, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, Universidade do Porto, Campus Agrário de Vairão, 4485-661, Vairão, Portugal, <sup>13</sup>Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, Rua do Campo Alegre, s/n, 4169-007, Porto, Portugal, <sup>14</sup>Department of Oceanography and Fisheries, Instituto do Mar (IMAR), University of the Azores, 9901-862, Horta, Portugal, <sup>15</sup>Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation, Ministry of Agriculture of China, Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China, <sup>16</sup>Laboratory of Evolutionary Physiology and Behaviour, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, Chongqing Normal University, 400047 Chongqing, China, <sup>17</sup>Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Ap. Postal 70-275, México DF, 04510, México, <sup>18</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Torre II de Humanidades, Ciudad Universitaria, México DF 04510, México, <sup>19</sup>Department of Botany and Zoology, Faculty of Science, Masaryk University, Kotlářská 2, 61137 Brno, Czech Republic, <sup>20</sup>Evolution Génome Environnement, Aix-Marseille Université, IMBE, UMR CNRS 7263, Case 36, 3 Place Victor Hugo, 13331, Marseille Cedex 3, France, <sup>21</sup>Campus Capanema, Universidade Federal Rural da Amazônia, Rua João Pessoa 121, Capanema, PA, Brazil, <sup>22</sup>Laboratório de Genética Humana e Médica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Cidade Universitária, Prof. José da Silveira Netto. Av., Augusto Corrêa, 01, Belém, PA, Brazil, <sup>23</sup>Estación Biológica de Doñana, CSIC, Avda. Américo Vespucio s/n, 41092 Sevilla, Spain, <sup>24</sup>Agrocampus Ouest, UMR 1349 IGEPP, F-35000, Rennes, France, <sup>25</sup>Fisheries College, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China, <sup>26</sup>INRA, UMR 1349 IGEPP, F-35653 Le Rheu, France, <sup>27</sup>Natural Resources and Environmental Studies Institute, University of Northern British Columbia, 3333 University Way, Prince George, BC, V2N 4Z9, Canada, <sup>28</sup>Laboratorio di Genetica, Dipartimento di Scienze della Vita, University of Trieste, 34127 Trieste, Italy, <sup>29</sup>Department of Comparative Biomedicine and Food Science, University of Padova, Agripolis, Viale dell'Università 16, 35020 Legnaro (Padova), Italy, <sup>30</sup>Laboratório de Biodiversidade Molecular, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro,

Correspondence: Molecular Ecology Resources Primer Development Consortium, E-mail: editorial.office@molecol.com

© 2013 John Wiley & Sons Ltd

Brazil, <sup>31</sup>Laboratório de Polimorfismo de DNA, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Cidade Universitária, Prof. José da Silveira Netto, Av., Augusto Corrêa, 01, Belém, PA, Brazil

### Abstract

This article documents the addition of 234 microsatellite marker loci to the Molecular Ecology Resources Database. Loci were developed for the following species: *Acipenser sinensis*, *Aleochara bilineata*, *Aleochara bipustulata*, *Barbus meridionalis*, *Colossoma macropomum*, *Delia radicum*, *Drosophila nigrosparsa*, *Fontainea picrosperma*, *Helianthemum cinereum*, *Liomys pictus*, *Megabalanus azoricus*, *Pelteobagrus vachelli*, *Pleuragramma antarcticum*, *Podarcis hispanica* type 1A, *Sardinella brasiliensis* and *Sclerotinia homoeocarpa*. These loci were cross-tested on the following species: *Acipenser dabryanus*, *Barbus balcanicus*, *Barbus barbatus*, *Barbus cyclolepis*, *Drosophila hydei*, *Drosophila melanogaster*, *Drosophila obscura*, *Drosophila subobscura*, *Fontainea australis*, *Fontainea fugax*, *Fontainea oraria*, *Fontainea rostrata*, *Fontainea venosa*, *Podarcis bocagei*, *Podarcis carbonelli*, *Podarcis liolepis*, *Podarcis muralis* and *Podarcis vaucheri*.

This article documents the addition of 234 microsatellite marker loci to the Molecular Ecology Resources Database. Table 1 contains information on the focal species, the number of loci developed, any other species the loci were tested in and the accession numbers for the loci in both the Molecular Ecology Resources

Database and GenBank. The authors responsible for each set of loci are listed in the final column. A full description of the development protocol for the loci presented here can be found on the Molecular Ecology Resources Database (<http://tomato.biol.trinity.edu/>).

**Table 1** Information on the focal species, the number of loci developed, any other species the loci were tested in and the accession numbers for the loci in both the Molecular Ecology Resources Database and GenBank. The authors responsible for each set of loci are listed in the final column

Species	No. primers developed	Other species tested	MER database no.	GenBank accession nos.	Authors
<i>Acipenser sinensis</i>	18	<i>A. dabryanus</i>	50984-51001	ES697612, ES697759, ES697810, ES697867, ES697877, ES697922, ES697964, ES697983, ES698125, ES698353, ES698515, ES698531, EV824286, EV824611, EV824795	Luo, Hui; Wei, Qi-Wei; Wang, Deng-Qiang; Du, Hao; Zhang, Shu-Huan.
<i>Aleochara bilineata</i> , <i>Aleochara bipustulata</i> , <i>Delia radicum</i>	24	n/a	51036-51043, 51044-51051, 51028-51035	HF679099-HF679106, HF679107-HF679114, HF679091-HF679098	Josso, C.; Mahéo, F.; Mieuzelet, L.; Paty, C.; Simon, J.-C.; Le Ralec, A.; Cortesero, A. M.; Poinot, D.
<i>Barbus meridionalis</i>	28	<i>B. balcanicus</i> , <i>B. barbatus</i> , <i>B. cyclolepis</i>	50927-50954	HF975628-HF975655	Gettová, L.; Gilles, A.; Berrebi, P.; Šimková, A.
<i>Colossoma macropomum</i>	8	n/a	50869-50876	KC695879-KC695886	Guerreiro Hamoy, Igor; Pinto, Pablo; Silvanira Barbosa, Maria; Costa Gonçalves, Evonrildo; Santos, Sidney
<i>Drosophila nigrosparsa</i>	16	<i>D. hydei</i> , <i>D. melanogaster</i> , <i>D. obscura</i> , <i>D. subobscura</i>	50788-50803	KC088170-KC088177, KC088179, KC088181-KC088185, KC088187, KC088188	Arthofer, Wolfgang; Heussler, Carina; Krapf, Patrick; Schlick-Steiner, Birgit C.; Steiner, Florian M.
<i>Fontainea picrosperma</i>	8	<i>F. australis</i> , <i>F. fugax</i> , <i>F. oraria</i> , <i>F. rostrata</i> , <i>F. venosa</i>	50861-50868	KC759358-KC759365	Lamont, Robert W.; Conroy, Gabriel C.; Ogbourne, Steven M.

## 968 PERMANENT GENETIC RESOURCES NOTE

Table 1 (Continued)

Species	No. primers developed	Other species tested	MER database no.	GenBank accession nos.	Authors
<i>Helianthemum cinereum</i>	12	n/a	50915-50926	JX870636-JX870638, JX870640-JX870644, KC734474-KC734477	Parejo-Farnés, C.; Albaladejo, R. G.; Herrera, C. M.; Aparicio, A.
<i>Liomys pictus</i>	14	n/a	50955-50968	KF035128-KF035130, KF177417-KF177427	Vázquez-Domínguez, E.; Garrido-Garduño, T.
<i>Megabalanus azoricus</i>	9	n/a	50779-50787	KC577548-KC577556	De Girolamo, M.; Torboli, V.;
<i>Pelteobagrus vachelli</i>	8	n/a	50804-50809, 50812, 50813	KC878239, KC878241, KC878243, KC878245, KC878246, KC895401, KC895402, KC878248	Pallavicini, A.; Isidro, E. Powell, Adrienne; Murray, Brent W.; Van Coeverden de Groot, Peter J.; Sun, Zhengxin; Scott, Candace; Fu, Shi-Jian; Wang, Yu-Xiang; Boag, Peter T.
<i>Pleuragramma antarcticum</i>	16	n/a	50877-50892	KC855717-KC855730, HQ395761, HQ395762	Agostini, Cecilia; Marino, Ilaria A. M.; Patarnello, Tomaso; Zane, Lorenzo
<i>Podarcis hispanica</i> type 1A	47	<i>P. bocagei</i> , <i>P. carbonelli</i> , <i>P. liolepis</i> , <i>P. muralis</i> , <i>P. vaucheri</i>	50814-50860	KC869941-KC869987	Costa, Diogo; Lopes, Susana; Pereira, Carolina; Luís, Carla; Couto, Alvarina; Pinho, Catarina
<i>Sardinella brasiliensis</i>	12	n/a	51002-51013	KC845307-KC845318	Santoro, André; Vasconcellos, Anderson; Solé-Cava, Antonio
<i>Sclerotinia homoeocarpa</i>	14	n/a	51014-51027	KC753182-KC753195	Putman, Alexander I.; Carbone, Ignazio; Tredway, Lane P.

**Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest**

Tania Garrido-Garduño<sup>1,2</sup>, Oswaldo Téllez-Valdés<sup>3</sup>, Stéphanie Manel<sup>4</sup> & Ella Vázquez-Domínguez<sup>1</sup>

## Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest

T. Garrido-Garduño<sup>1,2</sup>, O. Téllez-Valdés<sup>3</sup>, S. Manel<sup>4</sup> & E. Vázquez-Domínguez<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México DF, México

<sup>2</sup> Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, México DF, México

<sup>3</sup> Laboratorio de Recursos Naturales, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Estado de México, México

<sup>4</sup> CEFE UMR 5175, CNRS-Université de Montpellier-Université Paul-Valéry Montpellier-EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

### Keywords

habitat heterogeneity; Landscape genetics; *Lionys pictus*; Mexico; Microsatellites; small mammal; gene flow; corridor.

### Correspondence

Ella Vázquez-Domínguez, Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ap. Postal 70-275, Ciudad Universitaria, México DF 04510, México.  
Email: evazquez@ecologia.unam.mx

Editor: Jean-Nicolas Volf

Received 26 June 2015; revised 9 October 2015; accepted 14 October 2015

doi:10.1111/jzo.12307

### Abstract

Evaluating how habitat heterogeneity and landscape connectivity influence fine-scale population processes of gene flow and spatial population structure is key for understanding animal dispersal. *Lionys pictus* is a heteromyid rodent that inhabits tropical dry deciduous and semideciduous forests, where it is a dominant, abundant species and a key element on the ecosystem as seed disperser. We evaluated how landscape features shaped the genetic structure and gene flow at a fine scale among *L. pictus* populations in a well-conserved natural environment. On the basis of *L. pictus* ecological characteristics (e.g. dominant species, female philopatry), we predicted that forested areas (irrespective of vegetation type) should facilitate dispersal if the forest vegetation acted as a kind of corridor, and that these patterns will be different between sexes. We tested these assumptions (104 individuals, six sampling localities, 14 microsatellite loci) after checking for discrete genetic groups using Bayesian clustering methods, by assessing the effect of landscape variables on patterns of gene flow combining Mantel and partial Mantel tests, least-cost path and circuit theories. *L. pictus* differentiated into genetic clusters delimited by clear landscape boundaries. Accordingly, resistance hypotheses results showed that precipitation and stream channels were the main environmental and landscape attributes influencing gene flow. Exchange of a majority of migrants was detected from the center into other sampling localities, indicating higher dispersal throughout deciduous and semideciduous forest corridors, whereas isolation by distance was found only for females. Our approach allowed us to elucidate animal environmental space use, identifying some of the landscape features linked to the species dispersal patterns, which can serve as a basis for the study and comparison with other tropical forests and species. It can also have conservation applications, for instance, preserving the forested corridors we identified as significant for dispersal can likely benefit other codistributed, threatened rodent species.

### Introduction

Dispersal is any movement of individuals or propagules with potential consequence for gene flow across space (Ronce, 2007). The environmental features that define the mosaic of habitats within a landscape, in which natural populations are distributed, greatly influence dispersal patterns because they either facilitate or restrict an organism's movement (Holderegger & Wagner, 2008). Accordingly, dispersal in heterogeneous landscapes has led to the notion of landscape connectivity, which

integrates two aspects: structural connectivity as the spatial configuration of habitat patches in the landscape (e.g. vicinity or presence of barriers) (Taylor *et al.*, 1993), and functional connectivity that explores how dispersal is affected by the landscape's structure and elements. Landscape connectivity is also subjected to spatiotemporal variations, which can be reflected in patterns of gene flow. Dispersal, as one key component of fitness, is under strong selective pressure and potentially generates adaptations for dispersal strategies. In mammal populations in particular, fine-scale genetic structure is influenced by habitat

and environmental features, ecological preferences and behavioral characteristics, whereas animal environmental space use is typically determined by the individual's movement patterns (Van Moorter *et al.*, 2015). Hence, assessing gene flow intensity and direction among populations in a given landscape, while estimating landscape features influencing such gene flow, can help elucidate animal space use and spatial genetic structure.

Landscape genetics allows to explore and explain the effects of landscape composition, configuration and heterogeneity on microevolutionary processes like gene flow and local adaptation (Manel *et al.*, 2003; Schoville *et al.*, 2012), by investigating patterns of neutral and adaptive genetic variation (Kindmann & Burel, 2008; Manel & Holderegger, 2013). The power of this approach relies on its capacity to evaluate fine-scale population structure, in particular gene flow in heterogeneous and/or fragmented landscapes, by means of measuring functional connectivity (Gauffre *et al.*, 2008; Bagette *et al.*, 2013). Recently developed methods based on individual genotypes analysis have been particularly useful for the identification of barriers to gene flow (Guillot *et al.*, 2005b; Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013).

Tropical dry forests (TDF) are one of the most extensive tropical vegetation types in Mesoamerica, harboring high levels of biological diversity and endemism, with nearly 19% of Mesoamerican endemic fauna inhabiting these forests (Ceballos *et al.*, 2010). TDF are characterized by a marked seasonality with long dry periods and a short rainy season, which renders an ecosystem dominated by high temporal and spatial habitat heterogeneity (Olson *et al.*, 2001). Seasonality and habitat heterogeneity can directly affect patterns of genetic diversity and structure in animal species (Vázquez-Domínguez, Hernández-Valdés & Rojas-Santoyo, 2009; Liu *et al.*, 2013). Particularly in TDF, some rodent species show demographic fluctuations associated with seasonality, exhibiting significant genetic diversity changes in concert with population density fluctuations (e.g. *Liomys pictus*, Vázquez-Domínguez, Piñero & Ceballos, 1998, 1999; *Baiomys musculus*, Vargas, Valenzuela-Galván & Alcalá, 2012). Accordingly, factors like biological and ecological features of species, topography and the degree of geographic isolation can influence gene flow and the genetic diversity and extent of population subdivision (functional connectivity) for different taxa in TDF.

The spiny pocket mice *L. pictus* is a heteromyid species distributed along western and southern Mexico, present predominantly in tropical dry deciduous and semideciduous forests. It has specialized morphological, ecological and behavioral characteristics, associated with its ability to survive in these seasonal environments, where local populations exhibit strong seasonal fluctuations in population density and abundance (Vázquez-Domínguez *et al.*, 1998, 1999). It is distributed on the Mexican Pacific coast, with populations in Chamela, an area dominated by TDF embedded within the natural protected area of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve. This area is characterized by an irregular topography, a tropical subhumid climate and strong seasonality. Although *L. pictus* shares the habitat with several other rodent species, it is the dominant species and is a key element on the ecosystem, responsible for the dispersal of seeds of many species of plants (Briones & Sánchez-Cordero, 1999). It has a rela-

tively small home range (c. 100 m<sup>2</sup>), with females being predominantly philopatric and males dispersing, sometimes long distances (<1 km) (Ceballos, 1989). *L. pictus* has shown a strong genetic structure in relation with vegetation type (Vázquez-Domínguez, Ceballos & Piñero, 2002), in which genetic variability is linked with traits associated with fitness (Vázquez-Domínguez *et al.*, 1998, 1999).

Considering that habitat heterogeneity and landscape connectivity influence gene flow and spatial population structure, which is key for understanding animal dispersal and environmental space use, we evaluated how landscape features shaped the genetic structure and gene flow at a fine scale among *L. pictus* populations in a TDF. We performed our study in a protected, unfragmented area for the advantage of having a natural landscape where habitat changes are not due to urban or land-change perturbations. We first selected our sampling sites on the basis of climatic domains, which allowed us to encompass the highest landscape heterogeneity throughout the study area. From the analysis of 104 individuals genotyped for 14 microsatellite loci, we used a landscape genetics approach to (1) investigate the spatial distribution of genetic diversity at a fine scale, (2) assess how habitat heterogeneity and connectivity affect dispersal in the studied area and (3) explore some of the main environmental variables influencing genetic differentiation. We aimed to evaluate the response of *L. pictus* individuals to the environmental mosaic created by the forested areas, vegetation type and potential barriers within the landscape; also to explore if, due to *L. pictus* ecological characteristics, the patterns observed will differ between sexes.

## Materials and methods

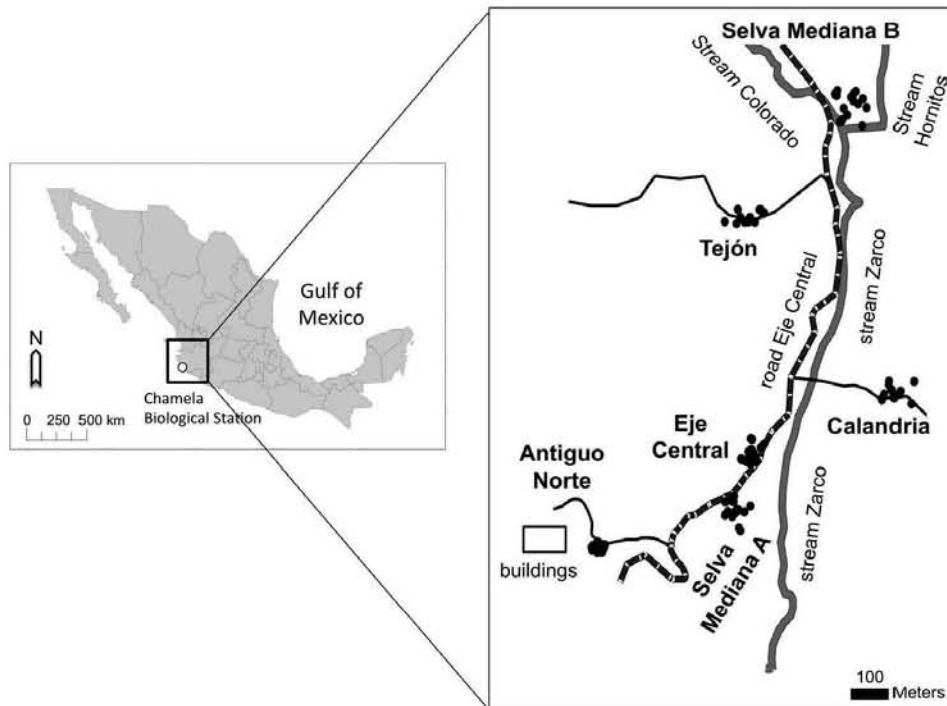
Refer to Supporting Information Appendix S1 for a detailed and thorough explanation of the study site, sampling, molecular protocols and all the analyses performed, including the specific parameters used, which are briefly described here.

### Study site and sampling

Trapping was performed at the Chamela Biological Station (CBS) located within the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, on the southern portion of the state of Jalisco (19°30'N 105°03'W). Sampling sites were selected on the basis of climatic domains classification, in which non-biological elements like climatic variables are used to explain biological patterns (Télliz-Valdés *et al.*, 2010). The classification results yielded 15 domains from which we selected six sampling sites that had the greatest contrast in climatic and environmental information, which were subsequently corroborated on the field (Fig. 1, Supporting Information Fig. S1). The climatic domains analysis allowed us to select those sites that had the combined greatest climatic and environmental dissimilarity between them, encompassing the highest heterogeneity within our study region and of biological significance for *L. pictus* (Vázquez-Domínguez *et al.*, 2002).

A total of 104 *L. pictus* individuals were trapped in the six sites: Antiguo Norte (AN = 21 individuals), Eje Central (EC = 17), Calandria (Cal = 12), Tejón = 17, Selva Mediana





**Figure 1** Area of study at the Chamela Biological Station, embedded within the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. Black circles represent sampling localities for *Liomys pictus* individuals (Antiguo Norte, Eje Central, Calandria, Tejón, Selva Mediana A and Selva Mediana B). The thick gray line depicts stream channels, the dashed line shows a central unpaved road and the black thin lines are secondary unpaved roads.

A (SMA = 19) and Selva Mediana B (SMB = 18), each of which was measured and sexed. A tissue sample was taken from each individual and stored in labeled Eppendorf tubes with 90% ethanol until later use, following the sampling guidelines for mammals (Gannon *et al.*, 2007).

#### DNA extraction and microsatellite genotyping

The extracted DNA from all tissue samples was used to obtain genotypes of each individual based on 14 microsatellite loci.

#### Genetic diversity, differentiation and structure and patterns of migration

We examined the presence of null alleles, departures from Hardy Weinberg equilibrium (HWE) and linkage disequilibrium. We assessed different measures of genetic variability for each sampling locality: number of alleles, and observed and expected heterozygosity values.

We calculated pairwise genetic differentiation between sampling localities with two estimators: the  $F_{ST}$  index and the genetic distance  $D_C$ . Genetic distance between individuals and sampling localities was also calculated based on  $D_{AS}$  (shared allele distance). To infer the existence and degree of population structure throughout the study area, we used two clustering methods based on Bayesian models, STRUCTURE v.2.3.3 (Pritchard, Stephens & Donnelly, 2000) and GENELAND (Guillot, Mortier & Estoup, 2005a). STRUCTURE uses multilocus genotype data to infer population structure as the number of different populations ( $K$ ); it calculates allele frequencies in each population and estimates the coefficient of admixture to assign the population memberships for every individual. We evaluated  $K$  varying from 2 to 6. We performed a second analysis where we excluded the most differentiated cluster (see Results) to evaluate genetic structure at a finer scale.

GENELAND considers genetic data and geographic coordinates and infers the number of genetic clusters from individual multilocus genotypes, based on genetic discontinuities between populations in space. We also considered  $K$  from 1 to 6 and

performed the assigning of individuals based on the maximum number of possible genetic clusters.

To detect boundaries to gene flow we used the Wombling approach, which locates boundaries across an interpolated allele frequency surface by identifying where the change in surface slope is the largest. Calculations were performed within a range for grid resolutions ( $3 \times 3$  m,  $7 \times 7$  m and  $10 \times 10$  m), along a bandwidth from 50 to 100 m that is related to the *L. pictus* average dispersal distance. We also estimated recent gene flow between sampling localities with the program Bayesass+ v1.3 (Wilson & Rannala, 2003), which uses MCMC resampling to estimate recent migration rate ( $m$ ).

### Effect of the landscape on genetic structure

To assess a pattern of isolation by distance, we first calculated pairwise Euclidean distances ( $m$ ) as a measure of distance both between pairs of the centroids of our sampling localities and between each individual. Next, we tested whether genetic differentiation ( $F_{ST}$ ,  $D_C$  and  $D_{AS}$ ) was correlated with geographic distance (Euclidean distance). The correlation was performed at the sampling locality and individual levels, as well as between sexes, with a Mantel test.

To evaluate connectivity between sampling localities under an isolation-by-resistance model, we created a resistance surface that quantifies the "effective distance", using two methods: Least-cost path (LCP) (Adriaenssen *et al.*, 2003) and Circuit theory (CT) (McRae, 2006; McRae *et al.*, 2008). LCP allows to establish a path between patches that is more ecologically relevant than geographic measures (Verbeylen *et al.*, 2003). It uses a least-cost distance that is a modified Euclidean distance based on landscape friction. Friction values are assigned to each pixel according to a variety of geographic or environmental factors that affect an organism's dispersal (Zeller, McGarigal & Whiteley, 2012). We used environmental variables and landscape barriers that best explained the landscape heterogeneity: elevation, precipitation, stream channels and secondary roads.

We constructed friction values for both single and combined environmental variables and landscape barriers by creating multi-

ple hypotheses that explicitly considered the influence of landscape heterogeneity on *L. pictus*. We tested for: (a) the influence of elevation with the prediction that gene flow occurred mainly in lowland habitats; (b) the effect of precipitation as an indicator of vegetation change, based on the fact that this variable is correlated with seasonal flowering and fruiting of many plant species and that variation in population density and reproductive activity in *L. pictus* is strongly associated with precipitation and seed production; (c) the effect of secondary roads and stream channels that we considered could act as barriers and influenced gene flow. Finally, we created a multivariate resistance surface by adding each variable raster surface and derived 10 friction maps, which represent 10 hypothetical resistance scenarios (Table 1; Supporting Information Appendix S1). We calculated effective distances between the six sampling sites under the 10 scenarios. LCP was performed with the Landscape Genetics ArcToolbox 1.2.3, implemented in ArcMap10.0, and length from the LCP was used as the distance measure.

CT is based on the theory of electrical circuits, where gene flow is analogous to an electrical current (McRae *et al.*, 2008). It uses a graph theoretic approach to predict movement patterns and quantify the effects of landscape features, where the distance metric is the total resistance value across the entire surface. We estimated resistance distances between sampling localities (focal point).

We performed partial Mantel tests to examine the association between the effective distance of the 10 hypothetical scenarios and the genetic distance matrices (based on  $D_C$  and  $D_{AS}$ ), while controlling for the effect of the Euclidean distance. We tested that if the resistance distance were a better estimator than the Euclidean distance, landscape heterogeneity would affect connectivity (gene flow) (Klug *et al.*, 2011) for the studied *L. pictus*.

## Results

### Genetic diversity and differentiation

We sampled and analyzed a total of 104 *L. pictus* individuals, 71 males, 28 females and five undetermined, from six sam-

**Table 1** Correlation values obtained from the ten hypothetical resistance scenarios for *Liomys pictus* from the Chamela Biological Station, Mexico, evaluated with partial Mantel tests between two genetic distances ( $D_C$ ,  $D_{AS}$ ) and two landscape distances estimated with Least-cost path (LCP) and Circuit theory (CT), respectively

Hypothesis	Least-cost path		Circuit theory	
	$D_C$	$D_{AS}$	$D_C$	$D_{AS}$
Elevation	0.512	-0.242	0.493	-0.259
Precipitation	-0.393	-0.702	<b>0.750*</b>	0.421
Stream channels	0.524	0.430	<b>0.635*</b>	0.414
Secondary roads	0.301	0.309	0.081	0.133
Elevation, Precipitation	0.167	-0.160	<b>0.750*</b>	0.421
Elevation, Precipitation, Stream channels	0.446	-0.160	<b>0.753**</b>	0.477
Elevation, Precipitation, Stream channels, Secondary roads	0.434	-0.145	0.734	0.487
Precipitation, Stream channels	0.144	-0.463	0.448	<b>0.567*</b>
Precipitation, Stream channels, Secondary roads	0.386	-0.219	0.435	<b>0.581*</b>
Stream channels, Secondary roads	0.607	0.124	0.160	0.179

Significant values after Bonferroni correction (\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ) are in bold.

pling localities and based on 14 microsatellite loci. Sample size for each site ranged from 12 to 21 individuals (Table 2a). Some loci showed deviation from HWE as a heterozygote deficit at different sampling localities, whereas no pairs of loci exhibited linkage disequilibrium. Two loci showed evidence of null alleles (mexL26 and mexL49) for all localities, thus we performed diversity and  $F_{ST}$  analysis with and without null alleles and results were the same. Global and per sampling locality genetic diversity values were high, with  $n_a = 9.2$ ,  $H_o = 0.641$ ,  $H_e = 0.804$  (Table 2a).

Global genetic differentiation was low ( $F_{ST} = 0.013$ ), whereas pairwise  $F_{ST}$  between sampling localities ranged from 0.005 to 0.046 (Table 3a). The highest and significant ( $P < 0.05$ ) values were the pairwise comparisons between SMA with EC (0.032), SMB with AN (0.040), and SMB with EC (0.046). Results based on  $D_C$  showed values ranging from 0.343 to 0.418 (Table 3a), for which the highest genetic distance was between SMB compared successively to AN (0.416), EC (0.415) and Cal (0.418).

### Genetic structure

The genetic structure showed the highest likelihood for  $K = 2$  (STRUCTURE LK = -6383.9), including one cluster completely differentiated (SMB) and the other showing high admixture (Fig. 2a). We ran the analysis again without SMB and obtained  $K = 2$  (LK = -5251.1), which differentiated AN from the rest. A 3-cluster structure is more apparent in the GENELAND results (Fig. 2b), which supported  $K = 3$ , with a probability of membership of individuals to each cluster of 0.99. The defined genetic clusters overlay the geographic structure distinguishing AN (12 individuals), SMB (18 individuals) and the remaining, central localities (Centro, 74 individuals) (Fig. 2b). Genetic variability for the three genetic clusters showed high levels (Table 2b), with 9–12 alleles per cluster and observed and expected heterozygosity values ranging 0.620–0.690 and 0.820–0.830, respectively. The highest genetic distance between the three clusters for both  $F_{ST}$  and  $D_C$  was between SMB and AN (Table 3b).

The Wombling analysis detected two boundaries, one on each edge of the studied area, and a heterogeneous zone in the

**Table 2** Genetic diversity values for *Liomys pictus* for each sampling locality from the Chamela Biological Station, Mexico

	<i>N</i>	<i>n<sub>a</sub></i>	<i>H<sub>o</sub></i>	<i>H<sub>e</sub></i>
a) Sampling locality				
Antiguo Norte	21 (18, 2, 1)	11.1	0.634	0.832
Eje Central	17 (6, 10, 1)	8.5	0.609	0.796
Calandria	12 (9, 3, 0)	8.1	0.655	0.796
Tejón	17 (9, 6, 2)	8.7	0.674	0.800
Selva Mediana A	19 (15, 3, 1)	9.3	0.683	0.794
Selva Mediana B	18 (14, 3, 1)	9.6	0.693	0.807
Mean		9.2	0.641	0.804
b) Genetic cluster				
Antiguo Norte	12 (11, 1, 0)	9.1	0.640	0.820
Selva Mediana B	18 (14, 13, 1)	9.6	0.690	0.800
Centro	74 (47, 23, 4)	13.6	0.620	0.830

*N*, sample size (males, females, juveniles); *n<sub>a</sub>*, number of alleles; *H<sub>o</sub>*, observed heterozygosity; *H<sub>e</sub>*, expected heterozygosity.

center (Fig. 3). The two boundaries were significant (binomial test  $P < 0.05$ ) and did not change when testing different parameters in the Wombling algorithm. These boundaries confirm the three genetic clusters found.

### Patterns of migration

The majority of individuals were native to their sampling locality (range 0.683–0.982), indicating relatively low rates of migration between sample sites. There was an exchange of a relatively high proportion of migrants from EC to all other sampling localities: EC to AN ( $m = 0.263$ ), to Cal ( $m = 0.263$ ), to Tejón ( $m = 0.280$ ), to SMA ( $m = 0.281$ ) and to SMB ( $m = 0.267$ ), whereas migrants on the opposite direction were negligible ( $m = 0.003$ ) (Fig. 4, Supporting Information Table S1).

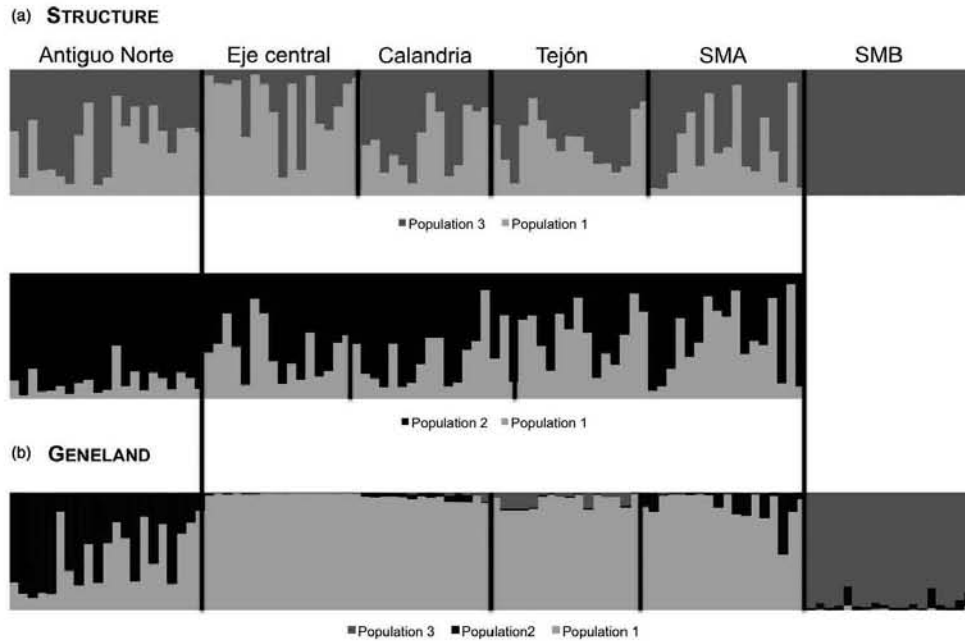
### Effect of the landscape on genetic structure

The Mantel test showed no significant correlation between the genetic distance estimates ( $F_{ST}$ ,  $D_C$  and  $D_{AS}$ ) and the geographic distance when considering all sampling localities

**Table 3** Pairwise genetic distance values  $D_C$  (above diagonal) and  $F_{ST}$  (below diagonal) between sampling localities of *Liomys pictus* from the Chamela Biological Station, Mexico

a) Sampling locality	AN	EC	Cal	Tejón	SMA	SMB
Antiguo Norte (AN)		0.343	0.392	0.366	0.359	0.416
Eje Central (EC)	0.009		0.368	0.346	0.365	0.415
Calandria (Cal)	0.011	0.020		0.363	0.365	0.418
Tejón	0.025	0.026	0.018		0.345	0.383
Selva Mediana A (SMA)	0.028	0.032	0.014	0.005		0.372
Selva Mediana B (SMB)	0.040	0.046	0.023	0.018	0.017	
b) Genetic cluster						
Antiguo Norte (AN)				SMB		Centro
Selva Mediana B (SMB)					0.458	0.353
Centro					0.021	0.333

Significant comparisons for  $F_{ST}$  ( $P < 0.05$ ) after Bonferroni correction are in bold.



**Figure 2** Proportional membership of each *Liomys pictus* individual (vertical bars) in the three clusters identified by (a) Structure and (b) Geneland for the plot with all individuals. The structure plot without the Selva Mediana B sampling locality (see Results in main text) is also shown. SMA and SMB stand for sampling localities Selva Mediana A and Selva Mediana B, respectively.

(Table 4). We tested for isolation by distance within each genetic cluster obtained with GENELAND and results were not significant (data not shown). When considering all individuals irrespective of sampling site we detected significant isolation by distance for females ( $r^2 = 0.161$ ,  $P = 0.015$ ) and the entire dataset ( $r^2 = 0.106$ ,  $P < 0.001$ ) (Table 4). Connectivity and movement patterns of *L. pictus* among sampling localities are shown in Fig. 5.

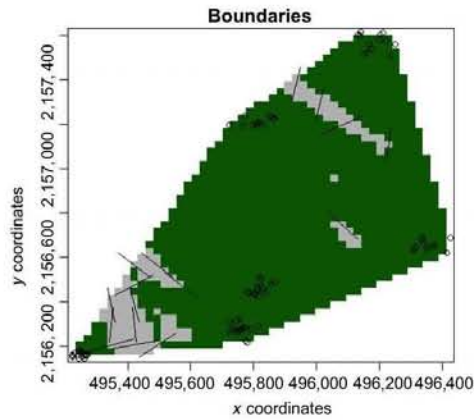
Among the 10 hypothetical resistance scenarios tested with partial Mantel tests, after Bonferroni correction for multiple tests, the LCP models did not show significant correlations with any of the genetic distances used (Table 1). In contrast, six models were significant ( $P \leq 0.05$ ) under the CT method, four with genetic distance  $D_C$  and two with  $D_{AS}$ , where precipitation and stream channels were the variables consistently significant.

## Discussion

In this study, we were able to prove that habitat heterogeneity influences *L. pictus* fine-scale population processes of gene flow. Regarding genetic variability, results showed high values of genetic diversity that are in accordance with previous studies of this species (Vázquez-Domínguez *et al.*, 1998, 1999). Moderate

to high levels of genetic diversity are expected in continuous populations with high densities, with no population structure due to limited gene flow, for example the Eastern Yellowbelly Racer (*Coluber constrictor flaviventris*; Klug *et al.*, 2011). On the other hand, landscape and environmental features in heterogeneous habitats influence gene flow, structuring continuous populations to some degree and allowing for high genetic variability, like in the common vole *Microtus arvalis* populations inhabiting an intensive agricultural system (Gaufrre *et al.*, 2008) and in some rodent species from TDF (Vargas *et al.*, 2012; Vega *et al.* submitted). Our results also indicated some heterozygote deficit, a pattern that has been associated with the population size changes in species like *L. pictus* that occur in concert with the strong seasonality and limited food availability predominant in TDF (Vázquez-Domínguez *et al.*, 1998, 1999; Busch *et al.*, 2007).

The three genetic clusters detected in *L. pictus* were mainly associated with corridors (forested areas) and landscape barriers (stream channels), which, respectively, facilitate and restrict dispersal; a pattern that was supported by different analyses. The three genetic clusters indicated by the Bayesian methods (Fig. 2) were concordant with the barriers detected (Wombling; Fig. 3): the genetic cluster Selva Mediana B is directly associated with an area where the Hornitos and Colorado streams



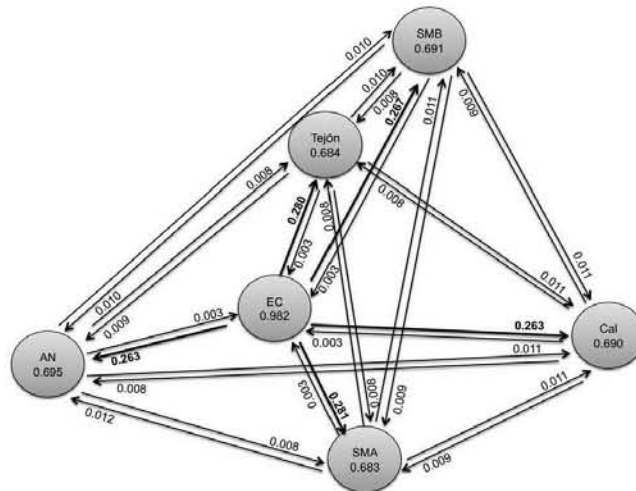
**Figure 3** Area of sharp genetic changes detected by the R package Wombsoft. Circles represent the sampling localities for *Liomys pictus* from the Chamela Biological Station, Mexico. Areas in dark gray (green in online version) represent homogenous zones, whereas boundaries are shown in light gray with lines. Study site coordinates are given as Universal Transverse Mercator (UTM).

meet, whereas Antiguo Norte, the second cluster, is bordered by a secondary road with high human activity due to its proximity to the biological station buildings (Fig. 1). During the

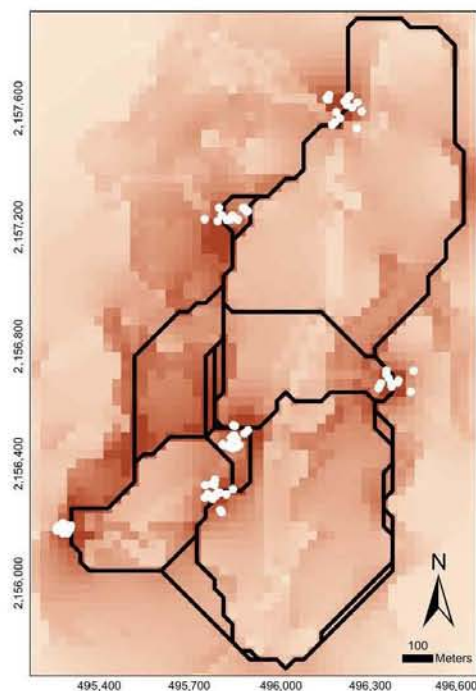
**Table 4** Mantel tests between genetic distances ( $F_{ST}$ ,  $D_C$ ,  $D_{AS}$ ) and geographic distances ( $m$ ) among populations, individuals and individuals separated by sex, for *Liomys pictus* from the Chamela Biological Station, Mexico

	$r^2$	$P$
Populations		
$F_{ST}$	0.203	0.448
$D_C$	<b>0.441</b>	0.156
$D_{AS}$	0.31	0.245
Individuals		
$D_{AS}$	0.106	<b>&lt;0.001</b>
Males		
$D_{AS}$	0.047	0.095
Females		
$D_{AS}$	0.161	<b>0.015</b>

rainy season water runs along the stream channels, impeding the movement of animals like rodents, whereas during the dry season the entire area lacks vegetation cover, significantly limiting dispersal for species like *L. pictus* that avoid open areas as a strategy against predators (Randall, 1993). A secondary road borders the Antiguo Norte sampling site, which has constant human movement from workers and students from the biological research station. Several studies have shown that genetic structure in small terrestrial mammals correlates with landscape features that function as strong barriers, for example rivers and highways in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*; Gerlach & Musolf, 2000), non-forest cover in wood mice



**Figure 4** Recent migration rates between sampling localities of *Liomys pictus* from the Chamela Biological Station, Mexico estimated with BayesAss v.1.3. Values within gray circles show the percentages of residents in each sampling locality. The tips of the arrows indicate the direction of migration, values above tips show migration rates and dark lines with bold numbers indicate the highest migration rates. Abbreviations of sampling localities are AN, Antiguo Norte; EC, Eje Central; Cal, Calandria; SMA, Selva Mediana A; SMB, Selva Mediana B.



**Figure 5** Connectivity maps for *Liomys pictus* from the Chamela Biological Station, Mexico developed with two methods: Least-cost path (LCP) and Circuit theory (CT). Black lines depict least-cost paths. Circuitscape resistance surface is shown as a grid gradient from light (higher resistance) to dark gray (red in online version) (lower resistance); white circles are sampling sites. Study site coordinates are given as Universal Transverse Mercator (UTM).

(*Apodemus sylvaticus*; Mullins *et al.*, 2014) and topographic relief in American pikas (*Ochotona princeps*; Castillo *et al.*, 2014). These examples highlight, as in this study, the importance of the landscape's heterogeneity, where genetic structure appears mediated by differential gene flow affected by landscape configuration at the individual level.

Patterns of animal movement and migration are governed not only by restriction to dispersal (barriers), but are also directed by habitat (habitat connectivity), which can ultimately facilitate movement even across topographic barriers. For example Vignieri (2005) found a significant habitat-directed model of dispersal in the riparian-associated Pacific jumping mice (*Zapus trinotatus*). Accordingly, the third genetic cluster (Centro), which includes the four central sampling localities (EC, Cal, Tejón and SMA; Figs 1 and 2), encompasses an area with two vegetation types, deciduous and semideciduous forests along a topographic and elevation gradient. Previous studies have shown significant differences in *L. pictus* in terms of

population density and abundance between the two vegetation types (Vázquez-Domínguez *et al.*, 1998, 2002). At the local scale of our study, we did not find that these vegetation types influenced gene flow and genetic structure differently and, on the contrary, results suggest this forested area allows the dispersal of individuals as shown by the evidence of a majority of migrants exchanged from a central sampling locality (EC) into the other localities (Fig. 4). The central secondary road that traverses the area of study was not identified as a barrier; we believe the latter is associated precisely with this central, forested area that might be directing the movement of animals, functioning as a corridor from where individuals are moving into the different localities we sampled.

The LCP models did not show significant correlations for the hypothetical resistance scenarios tested, in contrast with the CT results. Such discrepancy has been found in other studies (Trumbo *et al.*, 2013), which is likely related to the models' different assumptions. LCP models assume that movement or gene flow rates will be a single optimal path (Adriani *et al.*, 2003), where distances are more informative at local scales (McRae *et al.*, 2008; Anderson *et al.*, 2010). Comparatively, CT incorporates all possible pathways across the landscape and dimensionality of habitat, including the effects of gene flow over multiple generations (Spear *et al.*, 2010), hence rendering more realistic associations (Fig. 5). The results of the resistance hypotheses showed that precipitation and stream channels were the main landscape features influencing gene flow testing. It is particularly interesting regarding precipitation, a feature that can be associated precisely with the deciduous and semideciduous vegetation cover. The strong seasonality that characterizes TDF like our studied area yields a system where most trees shed their leaves during the dry season, resulting in a drastic reduction in food resources and lack of cover (Ceballos *et al.*, 2010). The latter has been directly associated with *L. pictus* abundance, population density and individual movement, all of which increase during the rainy season (Vázquez-Domínguez *et al.*, 1999, 2002), further supporting that forested areas may facilitate dispersal, influencing patterns of gene flow. The effect of vegetation type and canopy cover on *L. pictus* movement nonetheless needs further evaluation at this fine scale (e.g. 1:10 000).

The fine-scale genetic structure of mammal populations arises also from social and spatial behavior of individuals (Biosa *et al.*, 2015). Indeed, *L. pictus* social organization must also play a role in the functional connectivity we appreciate in our results: adult males disperse more readily and longer distances than females, whereas females show strong site fidelity (philopatry) and have on average a smaller home range than males (Ceballos, 1989). The latter was evidenced by the significant isolation by distance detected only for females.

In this study, we were able to evaluate how habitat heterogeneity influences fine-scale population processes of gene flow, a key element to understand animal dispersal and environmental space use. Patterns of functional and structural connectivity were detected despite our mapping scale that is somehow coarse in relation with the local scale of our sampling. We also identified some of the landscape features linked with space use, which reflect some ecological and behavioral characteris-

tics of *L. pictus*. The dispersal patterns observed in this study could be further evaluated by, for instance, directly tracking individual movements or considering abiotic (e.g. soil type for burrow construction, humidity) and biotic variables (e.g. abundance, metabolism). Because the study was performed with a species that is dominant and relatively abundant, our results can have conservation applications: some threatened species share the landscape with *L. pictus*, thus maintaining the forested corridors we identified as significant for dispersal can likely benefit other rodent populations.

## Acknowledgments

We deeply thank Marco Suárez-Atilano, Gualberto Pacheco, Hugo Reyes and Daniel Aguirre for assistance in the field. Alejandro González provided technical and computational support and Susette Castañeda molecular advice. We had many constructive discussions of this study with Victor Sánchez-Cordero. Two anonymous reviewers gave constructive comments that improved the paper. Our gratitude to the Chamela Biological Station personnel (Instituto de Biología, UNAM) for logistical support. This paper constitutes a partial fulfillment of the Graduate Program in Biological Sciences of the National Autonomous University of Mexico (UNAM). TGG acknowledges the scholarship and financial support provided by the National Council of Science (CONACyT 210542), Scholarship Program for Postgraduate Studies (PAEP) and UNAM. EVD received financial support from IIE and Papiit (IN219707 and IN207910). Scientific collector permit to EVD: Semamat-FAUT-0168.

## References

- Adriaenssens, F., Chardon, J.P., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H. & Matthysen, E. (2003). The application of "least-cost" modelling as a functional landscape model. *Landscape Urban. Plan.* **64**, 233–247.
- Anderson, C.D., Epperson, D.K., Fortin, M.J., Holderegger, R., James, P.M.M., Rosenberg, M.S., Scribner, K.T. & Spear, S. (2010). Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow. *Mol. Ecol.* **19**, 3565–3575.
- Bagette, M., Blanchet, S., Legendre, D., Stevens, V.M. & Turlure, C. (2013). Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biol. Rev.* **88**, 310–326.
- Biosa, D., Grignolio, S., Sica, N., Pagon, N., Scandura, M. & Apollonio, M. (2015). Do relatives like to stay closer? Spatial organization and genetic relatedness in a mountain roe deer population. *J. Zool. (Lond.)* **296**, 30–37.
- Briones, M. & Sánchez-Cordero, V. (1999). Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice *Liomys pictus* (Heteromyidae). *Stud. Neotrop. Fauna E.* **34**, 65–71.
- Busch, J.D., Waser, P.M. & DeWoody, J.A. (2007). Recent demographic bottlenecks are not accompanied by a genetic signature in banner-tailed kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *Mol. Ecol.* **16**, 2450–2462.
- Castillo, J., Epps, C.W., Davis, A.R. & Cushman, S.A. (2014). Landscape effects on gene flow for a climate-sensitive montane species, the American pika. *Mol. Ecol.* **23**, 843–856.
- Ceballos, G. (1989). Population and community structure of small mammals from tropical deciduous and arroyo forests in Western Mexico. D. Phil Thesis, Arizona, NM: The University of Arizona.
- Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, C.J. & Dirzo, R. (2010). *Diversidad, amenazas y regiones prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Mexico: FCE, CONABIO, CONANP.
- Gannon, W.L. & Sikes, R.S., & The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. (2007). Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J. Mammal.* **88**, 804–823.
- Garrido-Garduño, T. & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Rev. Mex. Biodiv.* **84**, 1031–1054.
- Gauffre, B., Estoup, A., Bretagnolle, V. & Cosson, J.F. (2008). Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Mol. Ecol.* **17**, 4619–4629.
- Gerlach, G. & Musolf, K. (2000). Fragmentation of landscape as a cause for genetic subdivision in bank voles. *Conserv. Biol.* **14**, 1066–1074.
- Guillot, G., Mortier, F. & Estoup, A. (2005a). Geneland: a computer package for landscape genetics. *Mol. Ecol. Notes* **5**, 712–715.
- Guillot, G., Estoup, A., Mortier, F. & Cosson, J.F. (2005b). A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* **170**, 1261–1280.
- Holderegger, R. & Wagner, H.H. (2008). Landscape genetics. *Bioscience* **58**, 199–207.
- Kindlmann, P. & Burel, F. (2008). Connectivity measure: a review. *Landscape Ecol.* **23**, 879–890.
- Klug, P.E., Wisely, S.M. & With, K.A. (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 Ecol.* **26**, 281–294.
- Liu, Y., Webber, S., Bowgen, K., Schmaltz, L., Bradley, K., Halvarsson, P., Abdelgadir, M. & Griesser, M. (2013). Environmental factors influence both abundance and genetic diversity in a widespread bird species. *Ecol. Evol.* **3**, 4683–4695.
- Manel, S. & Holderegger, R. (2013). Ten years of landscape genetics. *Trends Ecol. Evol.* **28**, 614–621.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G. & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 189–197.
- McRae, B.H. (2006). Isolation by resistance. *Evolution* **60**, 1551–1561.
- McRae, B.H., Dickson, B.G., Keitt, T.H. & Shah, V. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology and conservation. *Ecology* **10**, 2712–2724.
- Mullins, J., McDevitt, A.D., Kowalczyk, R., Ruczyńska, I., Górny, M. & Wójcik, J.M. (2014). The influence of habitat structure on genetic differentiation in red fox populations in north-eastern Poland. *Acta Theriol.* **59**, 367–376.

- Olson, D.M., Dinerstein, E. & Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., & Kassem, K.R. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* **51**, 933–938.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**, 945–959.
- Randall, J.H. (1993). Behavioral adaptations of desert rodents (Heteromyidae). *Anim. Behav.* **45**, 263–287.
- Roncet, O. (2007). How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **38**, 231–253.
- Schoville, S., Bonin, A., Francois, O., Lobreaux, S., Melodelima, C. & Manel, S. (2012). Adaptive genetic variation on the landscape: methods and cases. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **43**, 23–43.
- Spear, S.F., Balkenhol, N., Fortin, M.J., McRae, B.H. & Scribner, K. (2010). Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. *Mol. Ecol.* **19**, 3576–3591.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68**, 571–573.
- Téllez-Valdés, O.T., Fariás, V., Aranda, P.D., Stein, J.L., Saade, R.L. & Botello, F.J. (2010). Mammalian diversity in climatic domains for Tehuacán-Cuicatlán Biosphere. *Rev. Mex. Biodiv.* **81**, 863–874.
- Trumbo, D.R., Spear, S.F., Baumsteiger, J. & Storfer, A. (2013). Rangeland landscape genetics of an endemic Pacific northwestern salamander. *Mol. Ecol.* **22**, 1250–1266.
- Van Moorter, B., Rolandsen, C.M., Basille, M. & Gaillard, J.-M. (2015). Movement is the glue connecting home ranges and habitat selection. *J. Anim. Ecol.* doi: 10.1111/1365-2656.12394 [Epub ahead of print].
- Vargas, V., Valenzuela-Galván, D. & Alcalá, R.E. (2012). Is genetic structure of the southern pygmy mouse *Baiomys musculus* (Cricetidae) related to human-induced spatial landscape heterogeneity in a tropical dry forest? *Genetica* **140**, 287–295.
- Vázquez-Domínguez, E., Piñero, D. & Ceballos, G. (1998). Heterozygosity patterning and its relation to fitness components in experimental populations of *Liomys pictus* from tropical forests in western Mexico. *Biol. J. Linn. Soc.* **65**, 501–514.
- Vázquez-Domínguez, E., Piñero, D. & Ceballos, G. (1999). Linking heterozygosity, demography, and fitness of tropical populations of *Liomys pictus*. *J. Mammal.* **80**, 810–822.
- Vázquez-Domínguez, E., Ceballos, G. & Piñero, D. (2002). Exploring the relation between genetic structure and habitat heterogeneity in the rodent *Liomys pictus* from Chamela, Jalisco. *Acta. Zool. Mex.* **86**, 17–29.
- Vázquez-Domínguez, E., Hernández-Valdés, A. & Rojas-Santoyo, A. (2009). Contrasting genetic structure in two codistributed freshwater fish species inhabiting highly seasonal systems. *Rev. Mex. Biodiv.* **80**, 181–192.
- Verbeyle, G., De Bruyn, L., Adriaenssen, F. & Matthysen, E. (2003). Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecol.* **18**, 791–805.
- Vignieri, S.N. (2005). Streams over mountains: influence of riparian connectivity on gene flow in the Pacific jumping mouse (*Zapus trinotatus*). *Mol. Ecol.* **14**, 1925–1937.
- Wilson, G. & Rannala, B. (2003). Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* **163**, 1177–1191.
- Zeller, K.A., McGarigal, K. & Whiteley, A.R. (2012). Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecol.* **27**, 777–797.

## Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

**Figure S1.** Geographic distribution of 15 environmental domains in the studied area.

**Table S1.** Recent migration rates between sampling localities of *Liomys pictus* from the Chamela Biological Station, Mexico.

**Appendix S1.** Detailed description of the materials and methods used in this study.

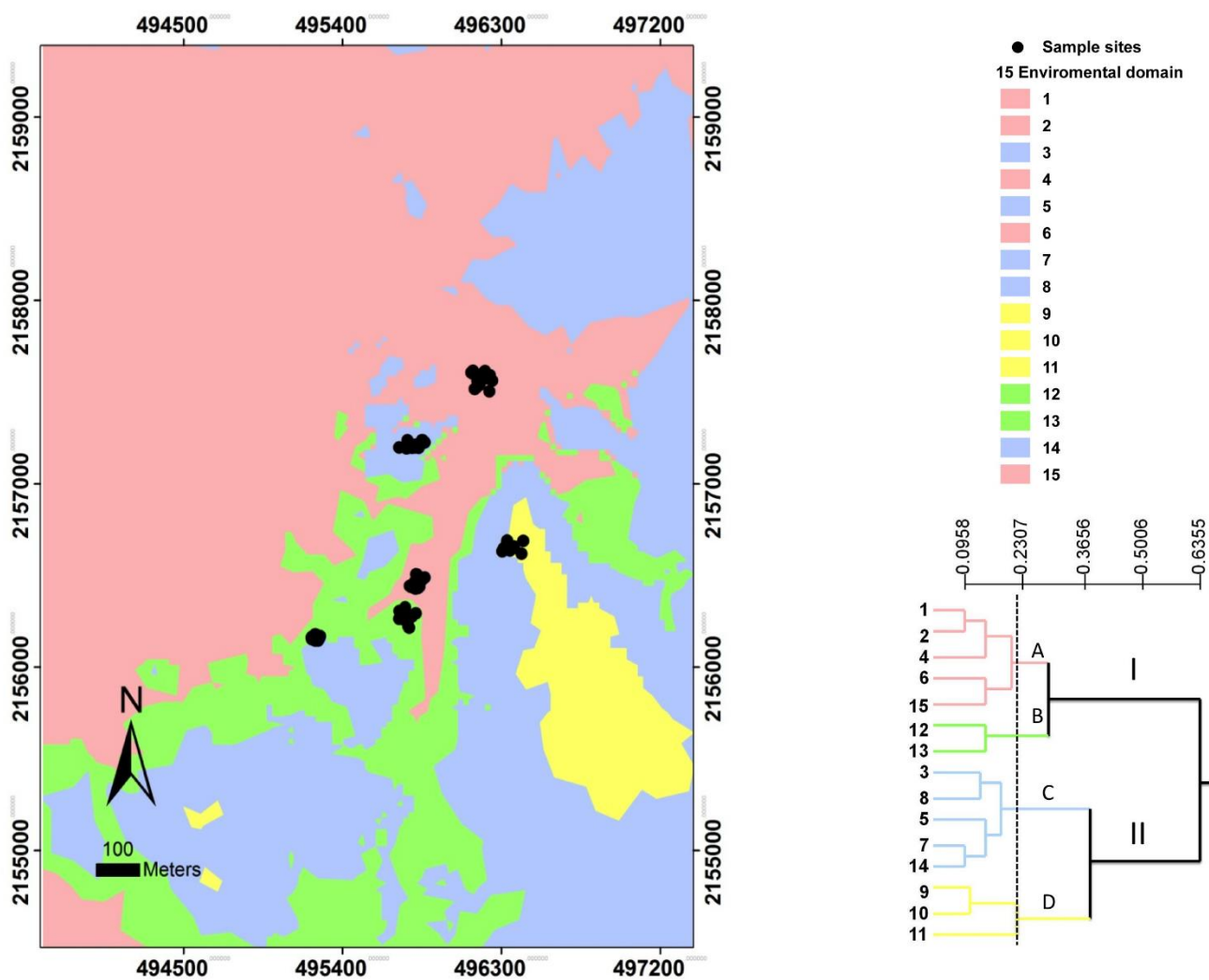


## **SUPPORTING INFORMATION**

### **Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and dispersal of a dominant rodent species in a tropical dry forest**

Tania Garrido-Garduño, Oswaldo Téllez-Valdés, Stéphanie Manel & Ella Vázquez-Domínguez

**Figure S1: Geographic distribution of 15 environmental domains in the studied area.**



**Figure S1** Geographic distribution of 15 environmental domains, in which similarity between domains is indicated by a different color, in accordance with the dendrogram. Black circles represent the location of each sampling locality.

## SUPPORTING INFORMATION

### Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and dispersal of a dominant rodent species in a tropical dry forest

Tania Garrido-Garduño, Oswaldo Téllez-Valdés, Stéphanie Manel & Ella Vázquez-Domínguez

**Table S1: Recent migration rates between sampling localities of *Liomys pictus* from the Chamela Biological Station, Mexico.**

**Table S1** Recent migration rates between sampling localities of *Liomys pictus* from the Chamela Biological Station, Mexico. Values above the diagonal are migration rates from the populations on the horizontal row into the populations on the vertical column, values below the diagonal are migration rates from the populations on the vertical column into the populations on the horizontal row. Values on the diagonal (in italics) are the percentages of resident individuals in each sample point. 95% confidence intervals are in parentheses. Sampling localities abbreviations are AN: Antiguo Norte, EC: Eje Central, Cal: Calandria, SMA: Selva Mediana A, SMB: Selva Mediana B.

	<b>AN</b>	<b>EC</b>	<b>Cal</b>	<b>Tejón</b>	<b>SMA</b>	<b>SMB</b>
	<i>0.695</i>	0.263	0.008	0.009	0.012	0.010
<b>AN</b>	( <i>0.66-0.75</i> )	(0.19-0.31)	(0-0.04)	(0-0.04)	(0-0.05)	(0-0.04)
	0.003	<i>0.982</i>	0.003	0.003	0.003	0.003
<b>EC</b>	(0-0.02)	( <i>0.93-0.99</i> )	(0-0.02)	(0-0.02)	(0-0.02)	(0-0.02)
	0.011	0.263	<i>0.690</i>	0.011	0.011	0.011
<b>Cal</b>	(0-0.05)	(0.17-0.32)	( <i>0.66-0.74</i> )	(0-0.05)	(0-0.05)	(0-0.05)
	0.008	0.280	0.008	<i>0.684</i>	0.008	0.008
<b>Tejón</b>	(0-0.04)	(0.21-0.32)	(0-0.04)	( <i>0.66-0.72</i> )	(0-0.04)	(0-0.04)
	0.008	0.281	0.009	0.008	<i>0.683</i>	0.009
<b>SMA</b>	(0-0.04)	(0.21-0.32)	(0-0.04)	(0-0.04)	( <i>0.66-0.72</i> )	(0-0.04)
	0.010	0.267	0.009	0.010	0.011	<i>0.691</i>
<b>SMB</b>	(0-0.04)	(0.19-0.31)	(0-0.04)	(0-0.04)	(0-0.05)	( <i>0.66-0.74</i> )

## SUPPORTING INFORMATION

### **Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest**

Tania Garrido-Garduño, Oswaldo Téllez-Valdés, Stéphanie Manel & Ella Vázquez-Domínguez

### **Appendix S1. Detailed description of the materials and methods used in the present study.**

#### **Study site and sampling**

Trapping was performed at the Chamela Biological Station (CBS) located within the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, on the southern portion of the state of Jalisco (19°30'N - 105°03'W). The CBS has a total area of 3,319 ha and is characterized by a marked climate seasonality, with an average monthly temperature of 24.5°C and mean precipitation of 748 mm. The rainy season lasts from July to October, concentrating 80% of the total precipitation, while the rest of the year represents a severe dry season, when most plants shed their leaves (Bullock, 1986). The predominant vegetation type is tropical deciduous and semideciduous forests (Rzedowski, 1978).

*Liomys pictus* was trapped during 2-3 weeks on 28 August-4 September and 28 October-7 November 2010, in order to sample the selected six study sites entirely. In each site, we placed a quadrant in a 10 by 10-trap-grid arrangement, each with 100 Sherman live traps (7.6 X 7.6 X 33 cm), baited with a mixture of rolled oats, peanut butter and vanilla extract; traps were separated approximately 10 m between each other. A total of 104 individuals were trapped: Antiguo Norte (AN=21 individuals, Eje Central (EC=17), Calandria (Cal=12), Tejón=17, Selva Mediana A (SMA=19) and Selva Mediana B (SMB=18), each of which was measured and sexed. All mice were released at the sampling site. Sampling and techniques used are in compliance with guidelines published by the American Society of Mammalogists for use of wild mammals in research (Gannon et al., 2007) and with the corresponding collecting permits.

### **Climatic domains classification**

In order to select our sampling sites we used a climatic domains classification, in which non-biological elements like climatic variables are used to explain biological patterns (Téllez-Valdés and Dávila-Aranda, 2003; (Valdés *et al.* 2010). Briefly, we created a rectangular polygon with extreme coordinates (19° 3' 00.4" N, 19° 29' 40.7" S, 105° 02' 46.7" W and 105° 01' 55.5" E) encompassing 25.26 km<sup>2</sup> of the study area (Fig. 1). We chose 17 climatic variables (Table 1) across our study area to perform a 3-dimensional space interpolation of climatic data, incorporating also a digital elevation model to include elevation, slope and aspect as environmental variables, to generate raster surfaces (climatic raster) with a 30 m resolution, using thin plate smoothing splines with the program ANUSPLIN 4.3 (Hutchinson & Gesler, 1994; Hutchinson, 2001). Next, to define the climatic domains (geographic units with similar environments), we used multivariate classification with an input matrix composed by the environmental data set (20 variables, 17 climatic and three from the elevation model). Multivariate classification was made with the ALOC algorithm to construct a non-hierarchical classification (Belbin 1987, 1993, 1995), designed for large data sets. Analyses were done with PATN 3.2 (Belbin 1995), in which the matrix cells are organized into a number of predetermined groups or domains, based on an environmental distance measurement. The Gower metric distance measure was used to standardize the variables, allowing the combination of variables with different measurement units (Gower 1971; Sneath & Sokal 1973). The result is an intergroup similarity matrix with which to examine the structure of each group, producing classifications unambiguously determined by specific variables. Another advantage of this method is that it makes the classification objective across the study area and replicable (Metzger *et al.* 2005). Two files are obtained from the classification, the row group statistics (RGS) that contains the minimum, 1st quartile, mean, median, 3rd quartile and maximum values of each variable, and the row group composition (RGC) that shows the group the variables belong to. Further details of the methodology for classification of domains can be found in Téllez-Valdés *et al.* (2010). Finally, we obtained a dendrogram depicting the relationship among domains based on the similarity of their profiles (see Supporting Information Figure S1); the dendrogram shows two principal branches (I and II) with a similarity value of 0.6355, where each branch is divided into two groups (A-B and C-D, respectively), each further grouping sites with more and more similar climatic and environmental characteristics. The classification results yielded 15 domains that were imported into the desktop geographic information system ArcMap 10. From these, we selected six sampling sites that had the greatest contrast in climatic and environmental information, which were subsequently

corroborated on the field (Fig. 1, Supporting Information Figure S1). That is, the climatic domains analysis allowed us to select those sites that had the combined greatest climatic and environmental dissimilarity between them (Hutchinson, 2001; Téllez-Valdés et al., 2010; Garrido-Garduño et al., in prep), encompassing the highest heterogeneity within our study region and of biological significance for *Liomys pictus* (Vázquez-Domínguez et al., 2002). Hence, the six sampling sites included different vegetation types (deciduous and semideciduous), altitude (from 20 to > 150 m), topography (flat to ca. 40° slope), distance (approximately 100 m to over 1.1 km between sites), plus each sites' combination of temperature and precipitation variables.

### **DNA extraction and microsatellite genotyping**

We extracted DNA from tissue samples with the Quick Gene DNA Whole Blood Kit (Fujifilm Life Sciences), following the manufacturer's protocol. We assessed DNA quantity and quality with 1% agarose gels stained with 0.5 µg/ml ethidium bromide and visualized with UV light. The genotypes of each individual were characterized with 14 microsatellite loci, using fluorescently labeled microsatellite primers developed specifically for *L. pictus*; a full description of these loci is available on the Molecular Ecology Resources database (Agostini et al., 2013). We amplified the 14 microsatellite loci by polymerase chain reaction (PCR) in a 5 µl total volume containing 2-5 ng of DNA, 1.5 mM MgCl, 0.2 uM of dNTP Mix and 0.5 units of Taq polymerase (Vivantis). Microsatellite products were multiplexed and run on an ABI Prism3730xl and 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems), with ROX-500 as internal size standard and allele size determined with the software GeneMarker v.1.97 (SoftGenetics). Negative controls were included in all runs and multiple samples were sized at least twice for reproducibility and correct readings.

### **Genetic diversity and differentiation**

We evaluated the presence of null alleles and stuttering with the program Micro-Checker v.2.2.3 (Van Oosterhout et al., 2004), using a 95% confidence interval and 1,000 repetitions. We examined possible departures from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) with an exact test and linkage disequilibrium (LD) by a log-likelihood ratio statistic (G-test) with GenePop v.4.0 (Rousset, 2008). The  $\alpha$  value was adjusted for multiple comparisons where necessary by applying a Bonferroni correction (Rice, 1989). We assessed genetic variability for each sampling locality by calculating the number of alleles ( $N_a$ ), the effective number of alleles ( $N_e$ )

and the observed ( $H_o$ ) and expected ( $H_e$ ) heterozygosity values, using the program GenAIEx v.6.5 (Peakall & Smouse 2012).

We calculated pair-wise genetic differentiation between sampling localities with two estimators: the  $F_{ST}$  index (Weir & Cockerham, 1984) and the genetic distance  $D_C$  (Cavalli-Sforza & Edwards 1967), using Arlequin 3.5.1.2 (Excoffier *et al.* 2005) and Population 1.2.32 (Langella, 1999), respectively. We also estimated genetic distance between individuals and sampling localities based on  $D_{AS}$  (shared allele distance) (Chakraborty & Li, 1993) with Population 1.2.32 (Langella, 1999).

### **Genetic structure**

To infer the existence and degree of population structure throughout the study area, we used two clustering methods based on Bayesian models, STRUCTURE v.2.3.3 (Pritchard *et al.* 2000) and GENELAND (Guillot *et al.* 2005a; b). STRUCTURE uses multilocus genotype data to infer population structure as the number of different populations ( $K$ ); it calculates allele frequencies in each population and estimates the coefficient of admixture to assign the population memberships for every individual. We used the admixture model with correlated allelic frequencies, with values of  $K$  varying from 2 to 6 (preliminary trials considering  $K = 2-10$  yielded extreme standard deviations for  $K = 7-10$ ). Ten independent runs were performed for each value of  $K$ , based on 500,000 iterations and burn-in period of 100,000. We introduced an additional parameter (LOCPRIOR) that incorporates information about sampling location as prior information (6 sampling localities). Each test yielded a log likelihood value of the data (Ln probability for  $K$ ) that was used for estimating the maximum number of clusters with the Evanno's  $\Delta K$  test (Evanno *et al.*, 2005), which evaluates the most supported  $K$  based on the rate of change in the likelihood as a function of  $K$ , using STRUCTURE Harvester (Earl & vonHoldt 2012). We performed a second analysis (10 runs) with the same parameters (MCMC iterations and Evanno's test), where we excluded the most differentiated cluster (see Results) with the aim of detecting genetic structure at a finer scale.

GENELAND considers genetic data and geographic coordinates and infers the number of genetic clusters from individual multilocus genotypes, based on genetic discontinuities between populations in space. This model takes null alleles into account. To run GENELAND we first considered  $K$  (number of genetic clusters) from 1 to 6 and performed 20 independent runs to verify the consistency of the results, with 1,000,000 Markov chain Monte Carlo (MCMC) iterations, thinning = 100 and burnin = 1,000, and uncertainty attached to spatial coordinates fixed to 100 m (in accordance with the home range of *L. pictus*). We assumed a correlated

allelic frequencies model and a true spatial model (Guillot *et al.*, 2005a). Once we obtained the maximum number of possible genetic clusters (in this case  $K = 3$ , see Results), we proceeded with the assigning of individuals, using the same parameters as with  $K$  fixed.

To detect boundaries to gene flow we used the Wombling approach implemented in the R package Wombsoft 2.0 (Crida & Manel, 2007). This approach locates boundaries across an interpolated allele frequency surface by identifying where the change in surface slope is the largest (Womble 1951). Allele frequencies were transformed by interpolation within a  $10 \times 10$  m grid resolution, along a bandwidth defined at 100 m that is related to the *L. pictus* average dispersal distance. Because the Wombsoft output could be biased in relation to grid size and bandwidth, we repeated the calculations considering a range for both parameters (grid size  $3 \times 3$  m to  $7 \times 7$  m and bandwidth from 50 to 100 m).

### **Patterns of migration**

We estimated recent gene flow between sampling localities with the program Bayesass+ v1.3 (Wilson & Rannala, 2003), which uses MCMC resampling to estimate recent migration rate ( $m$ ). We ran a total of 5,000,000 iterations with a burn-in of 1,000 and chain sampling every 2,000. We ran the program with different values of the mixing parameters for allele frequency, migration rate and inbreeding; acceptance rates were consistent with the 0.15 default delta value (delta value defines the maximum amount a parameter can be changed in each iteration and ideally should be less than 35%; Wilson & Rannala, 2003).

### **Effect of the landscape on genetic structure**

The effects of landscape structure on gene flow can be assessed by creating a species-specific map, known as a resistance surface, which represents the likelihood of that species moving throughout the landscape (Koen *et al.* 2012). Different approaches can be implemented to elucidate the role of environmental features and variables on species' movement and population structure, for instance, with methods based on least-cost path (Adriaensen *et al.* 2003), resistance (Ae & McRae 2006) and graphs theories (Pinto & Keitt 2008). Partial Mantel tests (Smouse *et al.*, 1986), causal modeling (Legendre & Troussellier, 1988) and Generalized Dissimilarity Modelling (Ferrier *et al.* 2007) have also been applied. These approaches have in common their capability to explain how gene flow patterns are influenced by the spatial organization, evolutionary trajectories and persistence of populations in time and space (Leclerc *et al.* 2008; Gauffre *et al.* 2008).



In order to assess a pattern of isolation by distance, we first calculated pairwise Euclidean distances (m), with ArcMap (v.10.0, ESRI, Redlands, CA, USA), as a measure of distance both between pairs of the centroids of our sampling localities and between each individual. Next, we tested whether genetic differentiation ( $F_{ST}$ ,  $D_C$  and  $D_{AS}$ ) was correlated with geographic distance (Euclidean distance). The correlation was performed at the sampling locality and individual levels, as well as between sexes, with a Mantel test (Mantel 1967) and based on the Pearson's correlation coefficient, using the package ECODIST 1.2.9 implemented in R (Goslee & Urban 2007).

To evaluate connectivity between sampling localities under an isolation-by-resistance model, we created a resistance surface that quantifies the 'effective distance', using two methods: Least-cost-path (LCP) (Adriaensen *et al.* 2003) and Circuit theory (CT) (Ae & McRae 2006; Shah and McRae *et al.* 2008). LCP allows to establish a path between patches that is more ecologically relevant than geographic measures (Verbeylen *et al.*, 2003). It uses a least-cost distance that is a modified Euclidean distance based on landscape friction. Friction values are assigned to each pixel according to a variety of geographic or environmental factors that affect an organism's dispersal (for a review see Sawyer *et al.*, 2011; Zeller *et al.*, 2012). We used environmental variables and landscape barriers that best explained the landscape heterogeneity: elevation, precipitation, stream channels and secondary roads.

We performed a Principal Component analysis with the environmental data set (17 climatic variables, elevation, slope and aspect). Results showed that Annual Mean Temperature, Annual Precipitation, elevation and aspect were the variables that best explain the data. From these, we chose the first three, which had the most biological meaning (see below) to elaborate friction maps. We constructed friction values for both single and combined environmental variables and landscape barriers by creating multiple hypotheses that explicitly considered the influence of landscape heterogeneity on *L. pictus*, using ArcMap 10.0. First, we tested for the influence of elevation with the prediction that gene flow occurred mainly in lowland habitats. We obtained the data from a Digital elevational model (ASTER, Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer) with a 90 m<sup>2</sup> spatial resolution, encompassing an elevation range between 14 to 174 m. The resulting layer consisted of three elevation classes, where higher cost values were assigned to cells with higher altitudes (values were 1, 10 and 100). Second, precipitation values were interpolated from Cuervo-Robayo *et al.* (2013), with a range of 846 to 972 mm. We tested for the effect of precipitation as an indicator of vegetation change, based on the fact that this variable is correlated with seasonal flowering and fruiting of many plant species and that variation in population density and reproductive

activity in *L. pictus* is strongly associated with precipitation and seed production (Vázquez-Domínguez et al., 2002). We reclassified the data into a continuous distribution with three classes and assigned high cost values to cells representing low precipitation values (values were 1, 10 and 100). Third, we considered that secondary roads and stream channels acted as barriers and influenced gene flow. Based on a polyline file, we created a buffer around secondary roads and stream channels, converted the file into a raster one and assigned the highest cost values to these barriers (values to secondary roads were Antiguo Norte, Calandria and Tejón = 50 and Eje central = 100; stream channels = 1,000) (Fig. 1). Finally, we created a multivariate resistance surface by adding each variable raster surface and derived 10 friction maps (cell size = 90 m<sup>2</sup>), considering different scenarios (see Table 1). We calculated effective distances between the six sampling sites under 10 hypothetical resistance scenarios according to the 10 different friction maps. LCP was performed with the Landscape Genetics ArcToolbox 1.2.3 (Etherington 2011) implemented in ArcMap 10.0 and we used the length LCP as the distance measure.

On the other hand, CT is based on the theory of electrical circuits, where gene flow is analogous to an electrical current (McRae & Beier 2007). It uses a graph theoretic approach to predict movement patterns and quantify the effects of landscape features, where the distance metric is the total resistance value across the entire surface. We estimated resistance distances between sampling localities with Circuitscape 3.5.7 (Shah and McRae 2008); each sampling locality was treated as a focal point, consisting of a single cell, and each cell was connected to its eight neighbors by average resistance.

To examine the effect of landscape heterogeneity on the genetic structure of *L. pictus* in the six sampling localities, we performed partial Mantel tests (Smouse et al., 1986) with ECODIST. We obtained two tailed *p* values based on 10,000 permutations of pairwise genetic similarity among all pairs (Goslee & Urban, 2007). Partial Mantel tests examined the association between the effective distance of the 10 hypothetical landscape grids and the genetic distance matrices (based on  $D_C$  and  $D_{AS}$ ), while controlling for the effect of the Euclidian distance. The use of partial Mantel tests in landscape genetics has been questioned (Rafauste & Rousset, 2001), however it is still appropriate when using a correct permutation scheme (Legendre & Fortin, 2010; Cushman & Landguth, 2010). We tested the hypothesis that if the resistance distance were a better estimator than the Euclidian distance, landscape heterogeneity would affect connectivity (gene flow) (Klug et al., 2011) for the studied *L. pictus* population.

## References

- Adriaensen, F., Chardon, J.P., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H. & Matthysen, E. (2003). The application of "least-cost" modelling as a functional landscape model. *Landscape Urban Plan.* **64**, 233-247.
- Agostini, C., Albaladejo, R.G., Aparicio, A. et al (2013). Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology Resources Database 1 April 2013-31 May 2013. *Mol. Ecol. Resour.* **13**, 966-968.
- Belbin, L. (1987) The use of non-hierarchical allocation methods for clustering large sets of data. *Aust. Comput. J* **19**, 32-41.
- Belbin, L. 1993. Environmental representativeness: regional partitioning and reserve selection. *Biol. Conserv.* **66**, 223-230.
- Belbin L. 1995. PATN technical reference manual. Division of Wildlife and Ecology. CSIRO Canberra, ACT, Australia.
- Belbin, L. 1995. A multivariate approach to the selection of biological reserves. *Biodivers. Conserv.* **4**, 951-963.
- Bullock, S. (1986). Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South coastal region of Mexico. *Arch. Meteorol. Geophys. Bioclimatol.* **36**, 297-316.
- Cavalli-Sforza, L.L. & Edwards, A.W. (1967). Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. *Am. J. Hum. Genet.* **19**, 233-257.
- Ceballos, G. (1989). Population and community structure of small mammals from tropical deciduous and arroyo forests in Western Mexico. D. Phil. Thesis, The University of Arizona.
- Chakraborty, R. & Jin, L. (1993). Determination of relatedness between individuals by DNA fingerprinting. *Hum. Biol.* **65**, 875-895.
- Crida, A. & Manel, S. (2007). Wombsoft: an R package that implements the Wombling method to identify genetic boundary. *Mol. Ecol. Notes* **7**, 588-591.
- Cuervo-Robayo, A.P., Tellez-Valdes, O., Gomez-Albores, M.A., Venegas-Barrera, C.S., Manjarrez, J. & Martinez-Meyer, E. (2013). An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *Int. J. Climatol.* **34**, 2427-2437.
- Cushman, S. & Landguth, E.L. (2010). Spurious correlations and inference in landscape genetics. *Mol. Ecol.* **19**, 3592-3602.
- Earl, D. & VonHoldt, B.M. (2011). STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Resour.* **4**, 359-361.
- Etherington, T.R. (2011). Python based GIS tools for landscape genetics: visualising genetic relatedness and measuring landscape connectivity. *Methods Ecol. Evol.* **2**, 52-55.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol. Ecol.* **14**, 2611-2620.
- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J. & Richardson, K. (2007). Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Div. Distrib.* **13**, 252-264.
- Garrido-Garduño, T. & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Rev. Mex. Biodiv.* **84**, 1031-1054.
- Gauffre, B., Estoup, A., Bretagnolle, V. & Cosson, J.F. (2008). Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Mol. Ecol.* **17**, 4619-4629.
- Goslee, S.C. & Urban, D.L. (2007). The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *J. Stat. Software* **22**, 1-19.
- Gower, J. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* **27**, 857-872.
- Hutchinson, M.F. (2001). ANUSPL IN Version 4.2 Users Guide. The Australia National University, Center for Resource and Environment Studies. Canberra.

- Hutchinson, M.F. & Gessler, P.E. (1994). Splines-more than just a smooth interpolator. *Geoderma* **62**, 45-67.
- Klug, P.E., Wisely, S.M. & With, K.A. (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 Ecol.* **26**, 281-294.
- Koen, E.L., Bowman, J., Garroway, C.J., Mills, S.C. & Wilson, P.J. (2011). Landscape resistance and American marten gene flow. *Landscape Ecol.* **27**, 29-43.
- Langella, O. (1999). Populations, 1.2.30. Available from <http://www.bioinformatics.org/~tryphon/populations/>
- Leclerc, E., Mailhot, Y., Mingelbier, M. & Bernatchez, L. (2008) The landscape genetics of yellow perch (*Perca flavescens*) in a large fluvial ecosystem. *Mol. Ecol.* **17**, 1702-1717.
- Legendre, P. & Troussellier, M. (1988). Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnol. Oceanogr.* **33**, 1055-1067.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. (2010). Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Mol. Ecol. Resour.* **10**, 831-844.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* **27**, 209-220.
- McRae, B.H. (2006). Isolation by resistance. *Evolution* **60**, 1551-1561.
- McRae, B.H. & Beier, P. (2007). Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **104**, 19885-19890.
- McRae, B.H., Dickson, B.G., Keitt, T.H. & Shah, V. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology and conservation. *Ecology* **10**, 2712-2724.
- Metzger, M.J., Bunce, R.G.H., Jongman, R.H.G., Mucher, C.A. & Watkins, J.W. (2005). A climatic stratification of the environment of Europe. *Global Ecol. Biogeog.* **14**, 549-563.
- Peakall, R., Smouse, P.E. (2012). GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* **28**, 2537-2539.
- Pinto, N. & Keitt, T.H. (2008). Beyond the least-cost path: evaluating corridor redundancy using a graph-theoretic approach. *Landscape Ecol.* **24**, 253-266.
- Raufaste, N. & Rousset, F. (2001) Are partial Mantel tests adequate? *Evolution* **55**, 1703-1705.
- Rice, R.W. (1989). Analyzing tables of statistical test. *Evolution* **43**, 223-225.
- Rousset, F. (2008). GENEPOP '007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.* **8**, 103-106.
- Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México. México: Limusa.
- Sawyer, S.C., Epps, C.W. & Brashares, J.S. (2011). Placing linkages among fragmented habitats: do least-cost models reflect how animals use landscapes? *J. Appl. Ecol.* **48**, 668-678.
- Smouse, P.E., Long, J.C. & Sokal, R.R. (1986). Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst. Zool.* **35**, 627-632.
- Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1973). Numerical Taxonomy. San Francisco, CA, USA: Springer.
- Téllez-Valdés, O.T. & Dávila-Aranda, P. (2003). Protected areas and climate change: a case study of the cacti in the Tehuacán Cuicatlán Biosphere Reserve, México. *Conserv. Biol.* **17**, 846-853.
- Téllez-Valdés, O.T., Farías, V., Aranda, P.D., Stein, J.L., Saade, R.L. & Botello, F.J. (2010). Mammalian diversity in climatic domains for Tehuacán-Cuicatlán Biosphere. *Rev. Mex. Biodiv.* **81**, 863-874.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M. & Shipley, P. (2004). MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes* **4**, 535-538.

- Vázquez-Domínguez, E., Piñero, D., & Ceballos, G. (1999). Linking heterozygosity, demography, and fitness of tropical populations of *Liomys pictus*. *J. Mammal.* **80**, 810-822.
- Vázquez-Domínguez, E., Ceballos, G. & Piñero, D. (2002). Exploring the relation between genetic structure and habitat heterogeneity in the rodent *Liomys pictus* from Chamela, Jalisco. *Acta. Zool. Mex.* **86**, 17-29.
- Verbeylen, G., De Bruyn, L., Adriaensen, F. & Matthysen, E. (2003) Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecol.* **18**, 791-805.
- Weir, B.S. & Cockerham, C.C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**, 1358-1370.
- Wilson, G. & Rannala, B. (2003). Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* **163**, 1177-1191.
- Womble, W. (1951). Differential systematics. *Science* **114**, 315-322.
- Zeller, K.A., McGarigal, K. & Whiteley, A.R. (2012) Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecol.* **27**, 777-797.

**Table 1** Climatic variables used to perform a 3-dimensional space interpolation of climatic data of the study area, incorporating a digital elevation model, to generate raster surfaces for *Liomys pictus* from the Chamela Biological Station, Mexico.

- 
1. Annual Mean Temperature (°C)
  2. Mean Diurnal Range (°C)
  3. Isothermality (°C)
  4. Temperature seasonality (C of V) (%)
  5. Max Temperature of warmest Period (°C)
  6. Min Temperature of coldest Period (°C)
  7. Temperature Annual Range (°C)
  8. Mean Temperature of wettest Quarter (°C)
  9. Mean Temperature of driest Quarter (°C)
  10. Mean Temperature of warmest Quarter (°C)
  11. Mean Temperature of coldest Quarter (°C)
  12. Annual Precipitation (mm)
  13. Precipitation of wettest Period (mm)
  14. Precipitation Seasonality (C of V) (%)
  15. Precipitation of wettest Quarter (mm)
  16. Precipitation of warmest Quarter (mm)
  17. Precipitation of coldest Quarter (mm)
-

**Componentes del paisaje que  
limitan el flujo genético en el roedor  
*Liomys pictus***

Garrido-Garduño Tania, Tellez-Valdés Oswaldo, Suárez-Atilano Marco Alejandro,  
Vázquez Domínguez Ella

## **Componentes del paisaje limitan el flujo genético en el roedor *Liomys pictus***

Tania Garrido-Garduño, Oswaldo Tellez-Valdés, Marco Suárez-Atilano, Ella Vázquez-Domínguez

### **Introducción**

Las actividades humanas tales como la urbanización, agricultura, fragmentación (Foley *et al.*, 2005) y, en general, el cambio de uso de suelo, son procesos que alteran la composición y configuración del paisaje (arreglo espacial de los fragmentos de hábitat o parches) (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2015). Como resultado se generan parches de vegetación de diferentes tamaños, donde se pierde la calidad y conectividad del hábitat (Chiappero *et al.*, 2011). Dicho cambio en la configuración del hábitat puede ocasionar que las poblaciones naturales se fragmenten, generando poblaciones aisladas y pequeñas, lo cual puede modificar sus patrones demográficos y afectar el movimiento de los individuos (dispersión) (Frantz *et al.*, 2012). Ello comúnmente se traduce en cambios en la diversidad y estructura genética dentro y entre poblaciones (Berthier *et al.*, 2005; Coulon *et al.*, 2006; Goossens *et al.*, 2016). Cabe mencionar que la dispersión de los individuos también se puede ver afectada por características geológicas, orográficas, climáticas del paisaje (Coulon *et al.*, 2004; Neville *et al.*, 2006).

Una forma de estudiar la dispersión de los individuos es con base en el enfoque de conectividad (Clark *et al.*, 2015). La conectividad tiene dos componentes: 1) conectividad estructural, que implica el grado en que el paisaje facilita o impide el movimiento de los individuos (Taylor *et al.*, 1993); ésta se puede analizar con tres métodos principales: “least-cost” (Adriensen *et al.*, 2003), teoría de circuitos (McRae 2006) y teoría de gráficos (Bunn *et al.*, 2000); 2) conectividad funcional, que se refiere a la respuesta de los individuos a la estructura del paisaje y cómo ésta afecta el movimiento de los mismos (Chetkiewicz *et al.*, 2010). La conectividad funcional se evalúa por medio del uso de marcadores genéticos, como los microsatélites, que permiten determinar el flujo génico e identificar grupos genéticamente diferenciados por barreras discretas (Safner *et al.*, 2011). Actualmente es de gran interés conocer el efecto que tienen las características del paisaje sobre la diversidad y estructura genética de las poblaciones, tanto en ambientes naturales como aquellos modificados por el hombre; ello es posible por medio de la disciplina de estudio conocida como genética del paisaje (Manel *et al.*, 2003). La genética del paisaje permite entender, identificar y cuantificar el efecto del paisaje sobre la diversidad genética (Manel *et al.*, 2003; Storfer *et al.*, 2007;



Balkenhol *et al.*, 2015), por medio de la determinación de superficies hipotéticas de costo y el análisis de la correlación entre distancia genéticas y costos de conectividad. Ello permite medir el efecto de múltiples variables ambientales y espaciales en los procesos de estructuración genética (Manel *et al.*, 2003, Storfer *et al.*, 2007, Manel y Holderegger 2013).

Idealmente, una superficie hipotética de costos debe reflejar las características biológicas de cada especie (Storfer *et al.*, 2007, Wang *et al.*, 2008). Sin embargo, la ecología y el comportamiento de las especies es generalmente difícil de delimitar u observar directamente en campo. Asimismo, es difícil incorporar cierta información biológica (como las interacciones intra e interespecíficas) en las hipótesis de costo (Thomassen *et al.*, 2010, Igawa *et al.*, 2013). Una de las alternativas que permite la integración de las variables ambientales y ecológicas de importancia para las especies en la construcción de las matrices de costo es el Modelado de Nicho Ecológico (Wang *et al.*, 2008, Thomanssen *et al.*, 2010). Se conoce como Modelado de Nicho Ecológico (ENM por sus siglas en inglés, Peterson *et al.*, 2011) al conjunto de métodos matemáticos que permiten la construcción y delimitación del espacio ecológico que ocupa una especie, combinando variables ambientales con un conjunto de registros de la misma (generalmente datos de presencia). Posteriormente, este espacio ambiental es proyectado en un espacio geográfico determinado, permitiendo así dilucidar la distribución geográfica potencial de las especies. Estos algoritmos además permiten asignar valores de calidad o probabilidad de presencia de una especie en las diferentes celdas o píxeles obtenidos en los mapas hipotéticos de distribución (Peterson *et al.*, 2003, Peterson 2011).

Los mamíferos, y sobre todo los mamíferos pequeños como los roedores, son altamente sensibles a los efectos de las actividades humanas como la agricultura ya que son considerados como plaga para la producción agrícola (Santini, 1977) y por lo tanto se ven amenazados al exterminio. La fragmentación la cual no permite la conectividad entre los parches de hábitat, además, los hace más susceptibles a los depredadores. Además, las carreteras y caminos son barreras que no permiten la movilidad de los individuos o incrementa la tasa de mortalidad. El tipo de vegetación también tiene un efecto significativo en las poblaciones de pequeños mamíferos; por ejemplo, se conoce que en roedores que habitan selvas bajas caducifolias, la estacionalidad y la heterogeneidad del hábitat afectan directamente los patrones de diversidad y estructura genética de sus poblaciones (Vázquez-Domínguez *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2013; Garrido-Garduño *et al.*, 2015). Tal es el caso del roedor *Liomys pictus*, para la cual se han documentado fluctuaciones demográficas asociadas a la estacionalidad que se reflejan en cambios en la diversidad genética (Vázquez-Domínguez *et al.*, 1998, 1999).

Existe muy poca información en México sobre los patrones genéticos y poblacionales de especies de pequeños mamíferos que habitan ambientes heterogéneos y estacionales, como son las selvas bajas, un ecosistema de amplia distribución en nuestro país (Ceballos *et al.*, 2010). Sin embargo, estos ambientes representan un sistema ideal para evaluar los patrones y procesos que determinan la estructura de las poblaciones animales, la dispersión de los individuos, así como aspectos de conectividad funcional y estructural, y el impacto de todo ello en la diversidad genética de las mismas. Así, nuestro objetivo principal fue evaluar la conectividad y el efecto del paisaje sobre la estructura y diversidad genética en poblaciones del roedor de abazones *Liomys pictus*, una especie dominante y clave en el ecosistema, responsable de la dispersión de semillas de muchas especies de plantas (Briones y Sánchez-Cordero 1999). Asimismo, proponemos un esquema que permite seleccionar las variables ambientales y ecológicas determinantes en la distribución de los individuos en la zona de estudio, a través del uso de Modelado de Nicho Ecológico. Las variables así obtenidas se utilizan en la construcción de las matrices de costo para los análisis de conectividad.

## **Métodos**

### **Área de estudio**

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Huatulco (PNH), área natural protegida que se localiza en el estado de Oaxaca, México (15°39'N - 96°06'W) (Figura 1). El PNH tiene un área total de 6,374 ha y está caracterizado por una orografía que promueve un sistema de redes y corredores que bajan desde las montañas de la Sierra Madre del Sur, formando un paisaje heterogéneo con características particulares que incluyen un río principal de temporal, así como varios caminos que son vía de comunicación entre las comunidades humanas que se encuentran alrededor del PNH. La vegetación predominante es la selva baja caducifolia (SBC), uno de los tipos de vegetación más extensos, con mayores niveles de endemismos y de diversidad genética, donde además habita el 19% de la fauna de Mesoamérica (Ceballos *et al.*, 2010). La SBC está caracterizada por una marcada estacionalidad, con largos periodos de sequía y una precipitación concentrada en pocos meses al año (junio-octubre). En particular, el PNH se caracteriza por tener una temperatura promedio de 28°C y una precipitación promedio entre 1000-1500 mm al año, donde el 80% de la precipitación total se concentra entre julio y octubre, mientras que el resto del año presenta una sequía severa y muchas plantas pierden sus hojas (Bullock, 1986). El PNH se puede considerar actualmente un parche de vegetación que está quedando aislado, sobre todo por las actividades humanas a su alrededor, como la expansión de la frontera agropecuaria, creación de nuevos centros de

población y complejos habitacionales turísticos. Además, se suman los incendios forestales, la cacería para autoconsumo y el tráfico de animales, todo ello que afecta la diversidad de especies y poblaciones. Sin embargo, a pesar de este deterioro generalizado, se considera que el PNH aún presenta un buen estado de conservación y una alta biodiversidad tanto de fauna como de flora (Conanp, 2003), con la presencia de diversas especies de mamíferos.

**Tabla 1.** Parámetros bioclimáticos usados para producir la clasificación de dominios ambientales.

---

1. Temperatura media anual (°C)
2. Oscilación diurna de la temperatura (°C)
3. Isothermalidad (°C)
4. Estacionalidad de la temperatura (C of V) (%)
5. Temperatura máxima promedio del período más cálido (°C)
6. Temperatura mínima promedio del período más frío (°C)
7. Oscilación Annual de la temperatura (°C)
8. Temperatura promedio del trimestre más lluvioso (°C)
9. Temperatura promedio del trimestres más seco (°C)
10. Temperatura promedio del trimestre más cálido (°C)
11. Temperatura promedio del trimestre más frío (°C)
12. Precipitación anual (mm)
13. Precipitación del período más lluvioso (mm)
14. Precipitación del período más seco (C of V) (%)
15. Estacionalidad de la precipitación (mm)
16. Precipitación del trimestre más lluvioso (mm)
17. Precipitación del trimestre más seco (mm)
18. Precipitación del trimestre más cálido
19. Precipitación del trimestre más frío

---

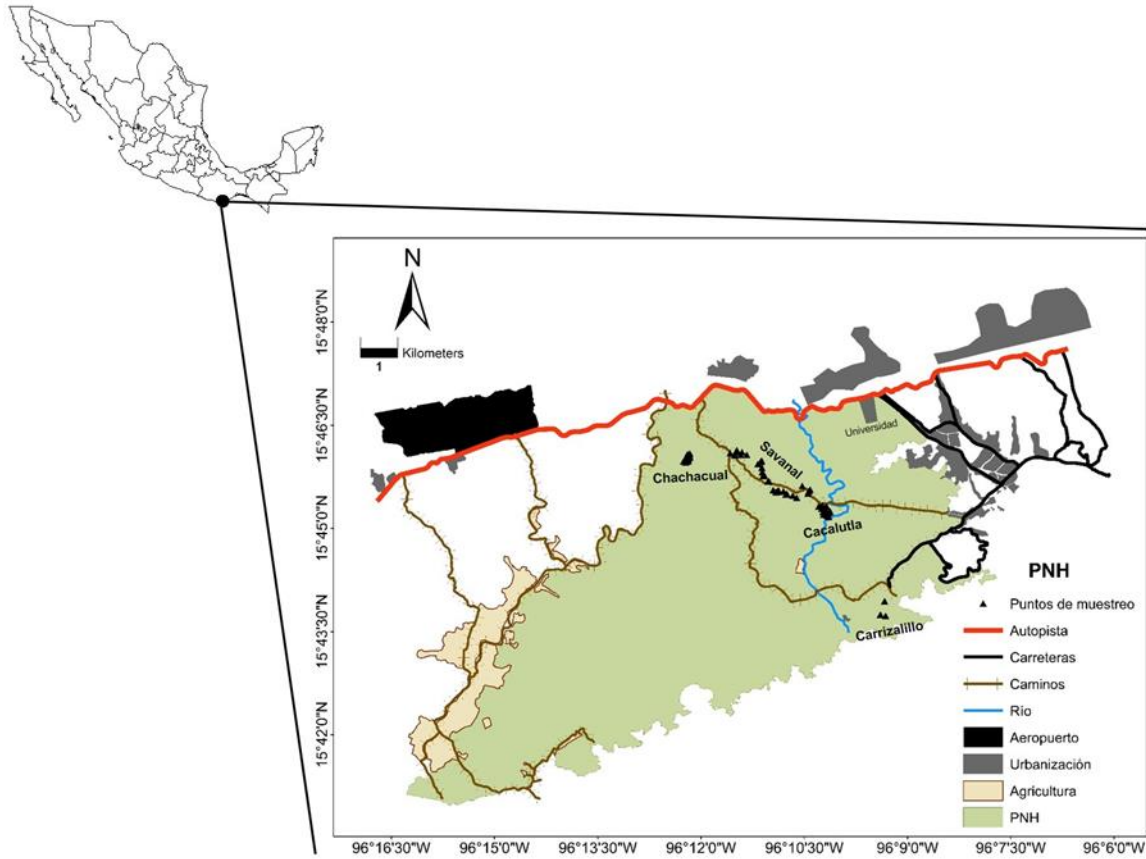
### **Selección de los sitios de muestreo**

Se seleccionaron los sitios de estudio de acuerdo con una clasificación ambiental, la cual se basa en los elementos no biológicos, pero que considera las variables ambientales asociadas con patrones biológicos para determinar dominios ambientales (Téllez-Valdés y Dávila-Aranda 2003; Téllez-Valdés *et al.*, 2010). Así, seleccionamos un polígono rectangular con coordenadas extremas (15° 48' 0.36" N, 15° 42' 00" S, 96° 18' 00" W and 96° 06' 00" E) (Figura

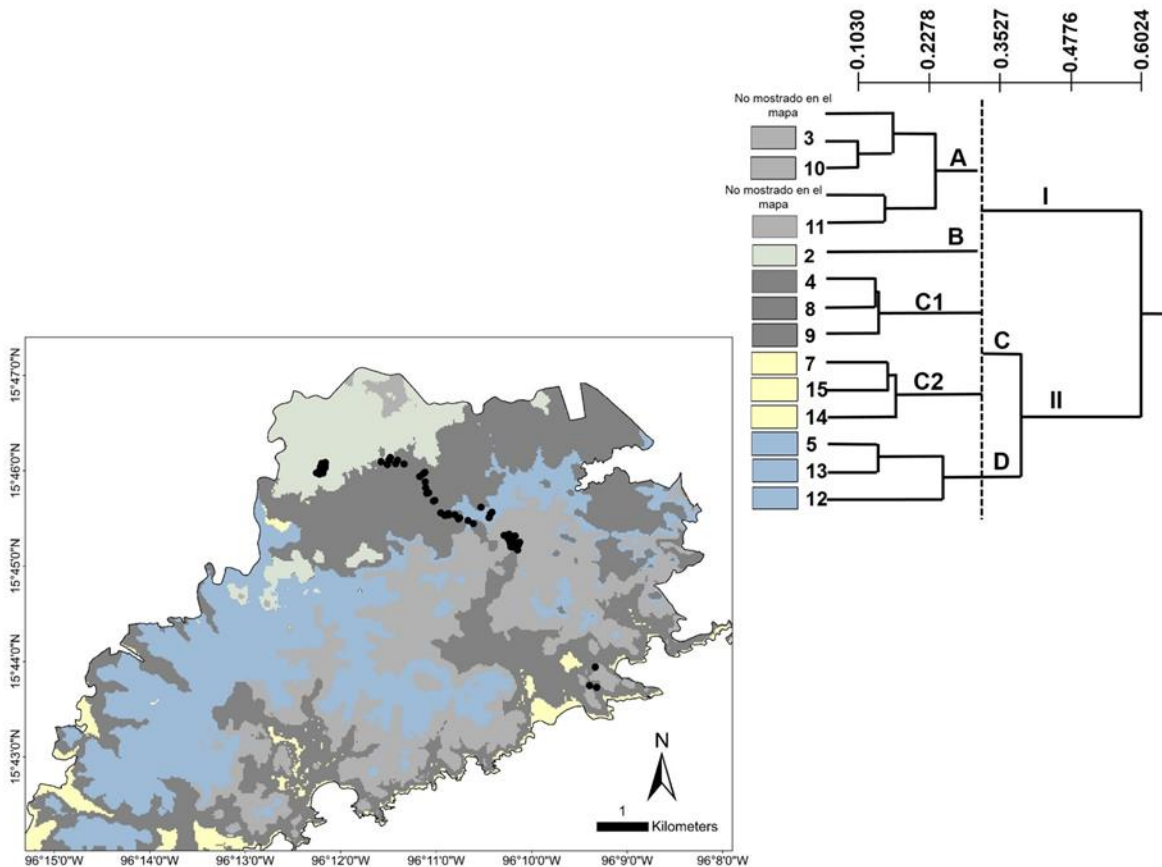
2), el cual abarca el PNH y sus alrededores. Utilizamos un total de 19 variables ambientales y tres variables de terreno (altitud, pendiente y orientación) con una escala de la celda de 1:30,000. Las capas correspondientes a las 19 variables se interpolaron a partir del modelo digital de elevación (MDE) (Téllez-Valdés *et al.*, 2010) (Tabla 1) con el algoritmo “thin plate smoothing splines”, incluido en el paquete ANUSPLIN (Hutchinson y Gesler 1994). Las tres variables de terreno se obtuvieron directamente del MDE. Los archivos generados (formato ASCII) se transformaron a formato GRID, para obtener los valores de cada celda X (longitud), Y (latitud) y Z (19 variables climáticas y las 3 de terreno). Con dicha información se elaboró una matriz de datos (257,762 celdas).

A partir de dicha matriz se realizó la clasificación de los dominios ambientales mediante un análisis no jerárquico diseñado para bases de datos grandes. Como índice de similitud se utilizó la métrica de Gower (promedio sobre todas las variables climáticas; Carpenter *et al.*, 1993) con el programa PATN (Belbin 1987). Posteriormente, se obtuvo un dendrograma a partir de la matriz de similitud intergrupala obtenida en la clasificación de los dominios, por medio de una clasificación jerárquica en PATN. Finalmente, se visualizaron los dominios ambientales en un mapa con el programa ArcMap 10.2 (Figura 2). Una vez identificados espacialmente los diferentes dominios ambientales, se propusieron los sitios de muestreo (Figura 1) que permitieron cubrir la mayor heterogeneidad del paisaje y mayor probabilidad de preferencia de la especie. Los sitios seleccionados se corroboraron yendo a campo, esto quiere decir que visitamos cada uno de los sitios de interés.

Se seleccionaron tres sitios de muestreo que se visitaron del 29 de agosto al 10 de septiembre de 2011. En cada sitio de estudio se colocaron cuadrantes de 10 x 20 trampas tipo Sherman, cada cuadrante con 200 trampas separadas 10m aproximadamente. Como cebo se utilizó una combinación de avena, crema de cacahuete y extracto de vainilla. Se capturaron un total de 88 individuos (42 machos, 29 hembras y 17 de sexo indefinido); se tomaron medidas morfométricas de cada individuo, se sexaron y se obtuvo una muestra de tejido que se almacenó en tubos eppendorf con etanol al 90%. Todos los individuos fueron liberados en el sitio de colecta previamente marcada para evitar su recaptura. Las técnicas de muestreo fueron realizadas usando los estándares publicados por la Sociedad Americana de Mastozoología para el uso de mamíferos silvestres en investigación (Gannon *et al.*, 2007) y con los correspondientes permisos de colecta (FAUT -0168).



**Figura 1.** Área de estudio Parque Nacional Huatulco (PNH), Oaxaca, México. La imagen muestra los diferentes componentes del paisaje que rodean al PNH. Los triángulos negros representan las localidades de muestreo de *Liomys pictus* (Savanal, Cacalutla, Chachacual y Carrizalillo).



**Figura 2.** Distribución de los 13 dominios ambientales en el Parque Nacional Huatulco, Oaxaca, México. Cada color indica un dominio. El dendrograma muestra la similitud entre cada dominio y los grupos de dominios. I y II representan dos grupos principales de dominios. A, B son subgrupos que corresponde al grupo I; C y D corresponde al grupo II. Los números en las ramas terminales (1-15) representan cada uno de los dominios.

### Extracción de ADN y genotipación de microsatélites

La extracción de ADN del tejido la realizamos con el kit Quick Gene DNA Tissue (Fujifilms Life Sciences®), utilizando el protocolo del proveedor. Cuantificamos y visualizamos la cantidad y calidad del ADN por medio de geles de agarosa al 1% teñidos con 0.5 µg/ml de bromuro de etidio y visualizado con luz UV. Se probaron 14 loci de microsatélites, específicos y marcados con fluorescencia, desarrollados para la especie (para una descripción más detallada ver Molecular Ecology Resources database; Agostini *et al.*, 2013). Se amplificaron por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), en un volumen total de 5 µl. Las condiciones de PCR fueron: 25 ng of DNA, 1.5 mM MgCl, 0.2 uM de dNTP Mix y 0.5 unidades de Taq polimerasa (Vivantis). Los productos de PCR fueron multiplexeados y la secuenciación la

realizó un laboratorio comercial (Illinoise) en un ABI Prism3730xl and 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems), con una escalera de ROX-500. Visualizamos el tamaño de los alelos y genotificamos a los individuos con el programa GeneMarker v. 1.97 (SoftGenetics).

### **Diversidad y diferenciación genética**

Evaluamos la presencia de alelos nulos con el programa Micro-Checker v.2.2.3 (Van Oosterhout *et al.*, 2004), usando un intervalo de confianza del 95%. Evaluamos el Equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) por medio de una prueba exacta y el desequilibrio de ligamiento (LD) con una prueba log-likelihood (G-test) con el software GenePop v.4.0 (Rousset 2008). Para calcular el valor de  $\alpha$  fue necesario aplicar una corrección de Bonferroni (Rice 1989). La variabilidad genética para cada localidad de estudio la estimamos como el número de alelos, el número efectivo de alelos y la heterocigocidad observada y esperada, con el programa GenAIEx v.6.5 (Peakall y Smouse 2012).

Para estimar la diferenciación genética entre sitios de muestreo usamos dos estimadores: el índice de  $F_{ST}$  (Weir and Cockerham, 1984) y la distancia  $D_C$  (Cavalli-Sforza y Edwards, 1967), con el programa Arlequin 3.5.1.2 (Excoffier *et al.*, 2005) y Population 1.2.32 (Langella 1999) respectivamente. La distancia genética entre individuos y entre localidades la estimamos con el índice  $D_{AS}$  (shared allele distance) (Chakraborty and Li, 1993) con el programa Population 1.2.32 (Langella, 1999).

### **Estructura genética**

Determinamos la estructura genética en el área de estudio utilizando dos modelos Bayesianos que consideran datos genéticos y coordenadas geográficas para inferir el número de grupos (cluster) genéticos. El primer modelo, GENELAND (Guillot *et al.*, 2005a, b), toma en cuenta las discontinuidades entre las poblaciones en el espacio. Los parámetros utilizados para correr el modelo en GENELAND fueron: una  $K$  (número de grupos genéticos) de 1 a 3, 20 corridas independientes verificando la consistencia de los resultados, 1,000,000 de iteraciones de cadenas de Markov (MCMC), thinning = 100, burnin = 1,000 e incertidumbre asociada con las coordenadas espaciales de 100 m (ello de acuerdo con el ámbito hogareño de *L. pictus*). Se asumió correlación de las frecuencias alélicas y un modelo espacial (Guillot *et al.*, 2005a). Una vez obtenido el número máximo de poblaciones posibles, procedimos con la asignación de individuos, usando el número de parámetros con una  $K$  fija ( $K=2$ ). Para el segundo modelo utilizamos el programa TESS 2.3 (Chen *et al.*, 2007), también método bayesiano pero con una definición espacial *a priori*. Dicho programa construye un vecindario para cada individuo

basado en un modelo de teselación de Voronoi, donde cada célula se centra en punto de muestreo del individuo (Francois y Durand 2010), por medio de un Modelo de Markov oculto de campo aleatorio (HMRF por sus siglas en inglés ( $\psi$ )) (Chen *et al.*, 2007). Corrimos 10 simulaciones para valores de  $K=1-5$  y valores de  $\psi=1$  y evaluamos la convergencia con el criterio de información de la desviación (DIC), una generalización del criterio de información Akaike para modelos jerárquicos (Spiegelhalter *et al.*, 2002), con los siguientes parámetros: burnin =10,000 y 1,000 000 de iteraciones de cadenas de Markov.

### **Patrones de migración**

Estimamos la tasa de flujo genético contemporáneo  $m$  (proporción de migrantes por generación) entre las tres localidades de muestreo con el programa Bayesass+ v1.3 (Wilson y Rannala 2003). Bayesass+v1.3 cuantifica el flujo genético contemporáneo, el cual determinamos en hace aproximadamente 60 años, es decir un periodo caracterizado por la influencia antropogénica, incluida la pérdida del hábitat o la fragmentación en la zona de estudio. Bayesass+v1.3 usa MCMC con remuestreo para estimar la proporción de migrantes. Los parámetros para correr el programa fueron: un total de 5,000,000 de iteraciones con un burnin = 1, 000 y un cambio de las cadenas cada 2,000 (Wilson y Rannala 2003).

### **Efecto del paisaje en la estructura genética**

Evaluamos el patrón de aislamiento por distancia tomando en cuenta la distancia euclidiana en metros (m) entre dos puntos, en este caso entre los individuos. Posteriormente, calculamos la diferenciación genética entre individuos ( $F_{ST}$ ,  $D_C$  y  $D_{AS}$ ) y construimos matrices con los valores de distancia geográfica y genética, para evaluar la correlación entre éstas por medio de pruebas de Mantel en el programa ECODIST (Gosle y Urban 2007). Para las correlaciones consideramos primero a todos los individuos y en un segundo análisis a los individuos separados por sexo (hembras/machos) ya que cada uno de los sexos tienen un comportamiento social diferente.

Para el análisis de conectividad generamos los valores de resistencia y de fricción con base en las características inherentes a la biología de la especie. Es decir, aquellas que definen su nicho ecológico, las cuales se obtuvieron por medio de un análisis de modelado de nicho ecológico (MNE) de las poblaciones en la zona de estudio. Para ello utilizamos el programa MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006), el cual genera probabilidades de idoneidad del hábitat (probabilidad de que una especie ocupe un hábitat en particular) (Wang *et al.*, 2008) en un



área geográfica determinada, a partir de un algoritmo de máxima entropía, y con base en los registros de presencia de una especie y los datos ambientales (Anderson y González 2011).

Debido a que el MNE considera la estimación del nicho fundamental de una especie y su proyección en el espacio geográfico (Soberón y Peterson, 2005), es de suma importancia considerar la historia natural del organismo en cuestión, la accesibilidad de éste a determinados climas (tropical, templado, seco o frío), así como su capacidad de dispersión. Con esa información más específica es posible acotar razonablemente la proyección del nicho fundamental en la geografía (Barve *et al.*, 2011). Por lo tanto, se tomó en cuenta la distribución biogeográfica de la subespecie *L. pictus pictus* (McGhee y Genowaves 1978) linaje al que pertenecen los individuos del Parque Nacional Huatulco. El entrenamiento del MNE se realizó en un área denominada “enmascarada”, la cual delimita exclusivamente la distribución de *L. pictus pictus*. Para la estimación final se utilizaron 883 puntos espacialmente únicos como datos de presencia, de los cuales se seleccionaron aleatoriamente el 75% para la fase de entrenamiento.

Con respecto a la selección de datos ambientales, se estimaron los coeficientes de correlación de Pearson para los pares entre las 19 variables climáticas de la base de datos WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005, Cuervo-Robayo *et al.*, 2013), así como dos variables topográficas (Orientación y Pendiente, Hydro1k, USGS 2001) a una resolución de 30 segundo arco (1km) con el programa XLSTAT Pro 7.5 ([www.xlstat.com/en/products-solutions.html](http://www.xlstat.com/en/products-solutions.html)). Solo se incluyeron aquellas variables con una menor correlación estadística ( $R^2 < 75\%$ ) y con mejor interpretación biológica (e.g. Temperatura anual promedio vs. Temperatura del cuarto más frío). Se utilizó un umbral de convergencia de  $1 \times 10^{-5}$  para la estimación final del ENM en MaxEnt con 500 iteraciones (Pearson *et al.*, 2007). El mapa de probabilidades de idoneidad del hábitat, obtenido a partir de la proyección geográfica final, fue re-escalado y se recortó considerando exclusivamente el área del PNH. Utilizamos dicho mapa como referencia para la asignación de los valores de resistencia para los diferentes mapas de fricción.

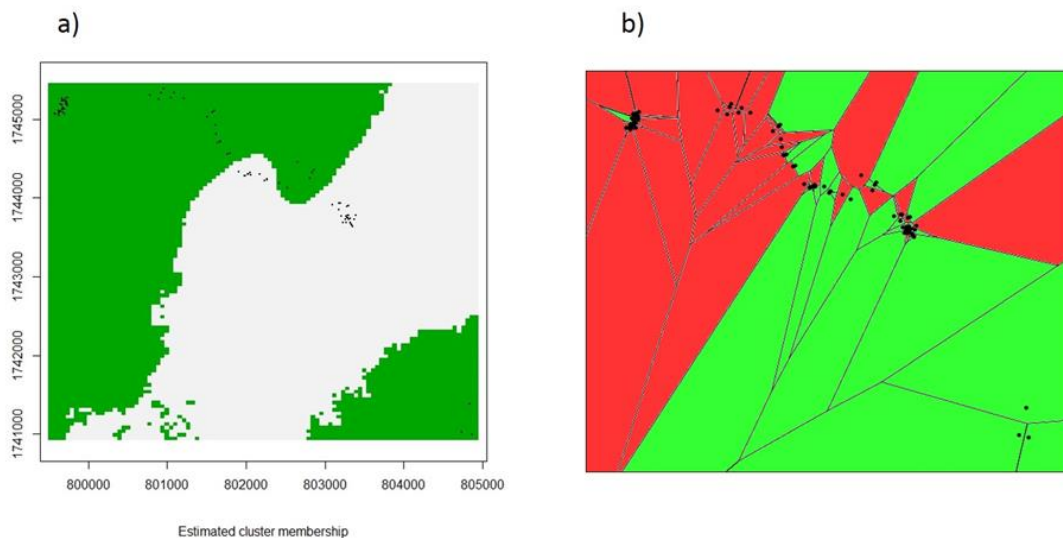
Las variables que se utilizaron para elaborar los mapas de fricción se obtuvieron de diferentes fuentes. Primero, aquellas variables que contribuyeron más al modelo de nicho, es decir la precipitación promedio del periodo más frío y la precipitación anual. La precipitación es una variable considerada como indicador indirecto del cambio de la vegetación, basado en que la floración y fructificación de la mayoría de las plantas en la selva baja está determinada por la precipitación, que coinciden además con la variación en la densidad poblacional y actividad reproductiva de *L. pictus* (Vázquez-Domínguez 1998, 1999). Por otro lado, realizamos un análisis de componentes principales en XLSTAT Pro 7.5

([www.xlstat.com/en/products-solutions.html](http://www.xlstat.com/en/products-solutions.html)) de donde obtuvimos las variables agrupadas en los primeros tres componentes principales: la temperatura promedio anual, temperatura promedio del periodo más húmedo y temperatura máxima del periodo más caliente. Además, incluimos el factor altitud, dado que el muestreo se realizó a lo largo de un gradiente altitudinal. Por último, consideramos sólo el camino principal como barrera al flujo genético.

Para el análisis de conectividad, creamos primero las superficies de resistencia de manera individual de cada variable, las cuales se fueron añadiendo hasta tener todas las combinaciones posibles, derivando así 29 mapas de fricción que representan todos los escenarios hipotéticos de resistencia (Tabla 5).

Realizamos el análisis de conectividad con el programa CIRCUITSCAPE, el cual se basa en la teoría de circuitos, donde el flujo genético es análogo a una corriente eléctrica a través de resistores (McRae *et al.*, 2008).

Finalmente, realizamos pruebas de Mantel parcial para evaluar la asociación entre la distancia efectiva (resistencia) de los 29 escenarios hipotéticos y la distancia genética (matrices basadas en  $D_C$  y  $D_{AS}$ ), controlando por una tercer matriz que corresponde a la distancia geográfica (euclidiana). Con ello evaluamos si la distancia medida como resistencia es un mejor estimador de la estructura de los individuos en el paisaje comparado con la distancia geográfica, partiendo de la premisa de que la heterogeneidad del paisaje afecta la conectividad (flujo genético) (Klug, Wisely y With, 2011) de *L. pictus*.



**Figura 3.** Resultado del análisis de estructura para las poblaciones de *Liomys pictus* en el Parque Nacional Huatulco, Oaxaca, México, basado en GENELAND (a). y TESS (B). Los círculos negros representan las localidades de muestreo. Los diferentes colores muestran los grupos genéticos (K=2) y su distribución espacial.

## Resultados

### Diversidad genética y diferenciación

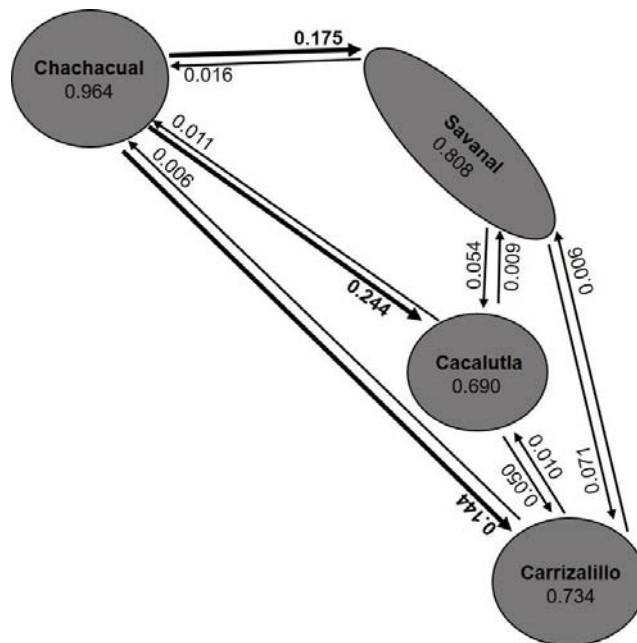
Se capturó un total de 88 individuos de *L. pictus* en las tres localidades de muestreo, 42 machos, 17 hembras y 29 juveniles indefinidos (Figura 1). El número de individuos por sitio fue de 22 a 35 excepto en Carrizalillo (Tabla 2). Se probaron 14 pares de microsatélites, sin embargo, cinco de éstos no amplificaron. Solo tres loci (mexL8, mexL39, mexL56) mostraron desviación de Hardy-Weinberg resultado de deficiencia de heterócigos y desequilibrio de ligamiento en algunas localidades. Lo anterior puede estar relacionado con el hecho de que estos loci mostraron alelos nulos. Sin embargo, no hubo diferencias en términos de diversidad y estructura genética ( $F_{ST}$ ) con y sin alelos nulos, por lo que se trabajó con los nueve loci. La diversidad genética por localidad fue alta, con un número promedio de 12.1 alelos, una heterocigocidad promedio observada de 0.699 y una esperada de 0.855 (Tabla 2).

**Tabla 2** Valores de diversidad genética de *Liomys pictus* para las localidades de muestreo en el Parque Nacional Huatulco, México. N = número de individuos (machos, hembras, indefinidos),  $n_a$  = número de alelos,  $H_o$  = heterocigocidad observada,  $H_e$  = heterocigocidad

a) Localidad de muestreo	N	$n_a$	$H_o$	$H_e$
Carrizalillo	3 (1,1,1)			
Savanal	35 (15,14,6)	12.55	0.689	0.862
Cacalutla	23 (8,12,3)	12.22	0.739	0.858
Chachacual	27 (18,2,7)	11.55	0.670	0.846
<b>Media</b>	28.29	12.11	0.699	0.855
<b>b) Grupo genético</b>				
Grupo 1	34 (15,12,7)	13.333	0.735	0.865
	54			
Grupo 2	(27,17,10)	13.778	0.674	0.870
<b>Media</b>	43.94	13.778	0.705	0.867

## Estructura genética

La diferenciación genética considerando toda la población fue baja ( $F_{ST}=0.023$ ), patrón que se mantuvo en las comparaciones entre localidades de muestreo que mostraron valores de 0.009 a 0.025 (Tabla 3). Los valores significativos de  $F_{ST}$  ( $P<0.05$ ) se observaron entre las localidades Savanal-Cacalutla ( $F_{ST}=0.013$ ) y entre Savanal-Chachacual ( $F_{ST}=0.025$ ). Los valores basados en  $D_C$  fueron de 0.33 a 0.34 (Tabla 3), con la mayor distancia genética entre Savanal y Chachacual ( $D_C=0.341$ ).



**Figura 4.** Tasa de migración contemporánea entre las localidades de *Liomys pictus* en el Parque Nacional Huatulco, Oaxaca, México. Los valores dentro de los círculos indican el porcentaje de individuos residentes de cada localidad. Las flechas representan la dirección de la migración y debajo de cada flecha se muestra el valor de la tasa de migración. Los números en negritas señalan las tasas de migración más altas.

Los resultados de estructura genética obtenidos con GENELAND mostraron dos grupos genéticos ( $K=2$ ) con una probabilidad de pertenencia del 99% (Figura 3). La definición de los grupos incluyó 34 individuos para el Grupo 1 y 54 individuos para Grupo 2. Los valores de diversidad genética dentro de cada grupo fueron:  $n_a = 13.3$  (Grupo 1) y 13.7 (Grupo 2),  $H_o = 0.740$  y 0.670 y  $H_e = 0.86$  y 0.87, respectivamente (Tabla 2). Asimismo, se obtuvieron dos

grupos genéticos con el análisis de cluster espacial con TESS, 2.3 (Figura 3), similares a los de GENELAND, donde sólo varió la asignación de algunos individuos.

### Patrones de migración

La mayoría de los individuos fueron identificados como residentes en su localidad de muestreo, donde la localidad que mostró mayor aportación de migrantes hacia las otras localidades fue Chachacual, con tasas de migración bajas: Chachacual a Savanal ( $m=0.175$ ), Chachacual a Cacalutla ( $m=0.244$ ) y Chachacual a Carrizalillo ( $m=0.144$ ; Figura 4). Como se esperaría entre grupos genéticos diferenciados, las tasas de migración entre los grupos genéticos fueron más bajas aún: del Grupo 2 al 1 ( $m=0.084$ ) y del Grupo 1 al 2 ( $m=0.058$ ).

**Tabla 3** Valores de distancia genética  $D_C$  (arriba de la diagonal) y  $F_{ST}$  (abajo de la diagonal) entre sitios de muestreo de *Liomys pictus* en el Parque Nacional Huatulco, Oaxaca, México. Comparaciones significativas para  $F_{ST}$  ( $P<0.05$ ) después de las correcciones de Bonferroni en negritas.

<b>a) Sitios de muestreo</b>			
	Savanoal	Cacalutla	Chachacual
Savanoal	--	0.339	0.341
Cacalutla	<b>0.013</b>	--	0.337
Chachacual	<b>0.025</b>	0.009	--
<b>b) Cluster genético</b>			
	Grupo 1	Grupo 2	
Grupo 1	--	0.346	
Grupo 2	<b>0.0215</b>	--	

**Tabla 4.** Prueba de Mantel entre la distancia genética ( $F_{ST}$ ,  $D_C$ ,  $D_{AS}$ ) y la distancia geográfica (m). Se consideraron todos los individuos y los individuos separados por sexo de *Liomys pictus* en el Parque Nacional Huatulco, Oaxaca, México.

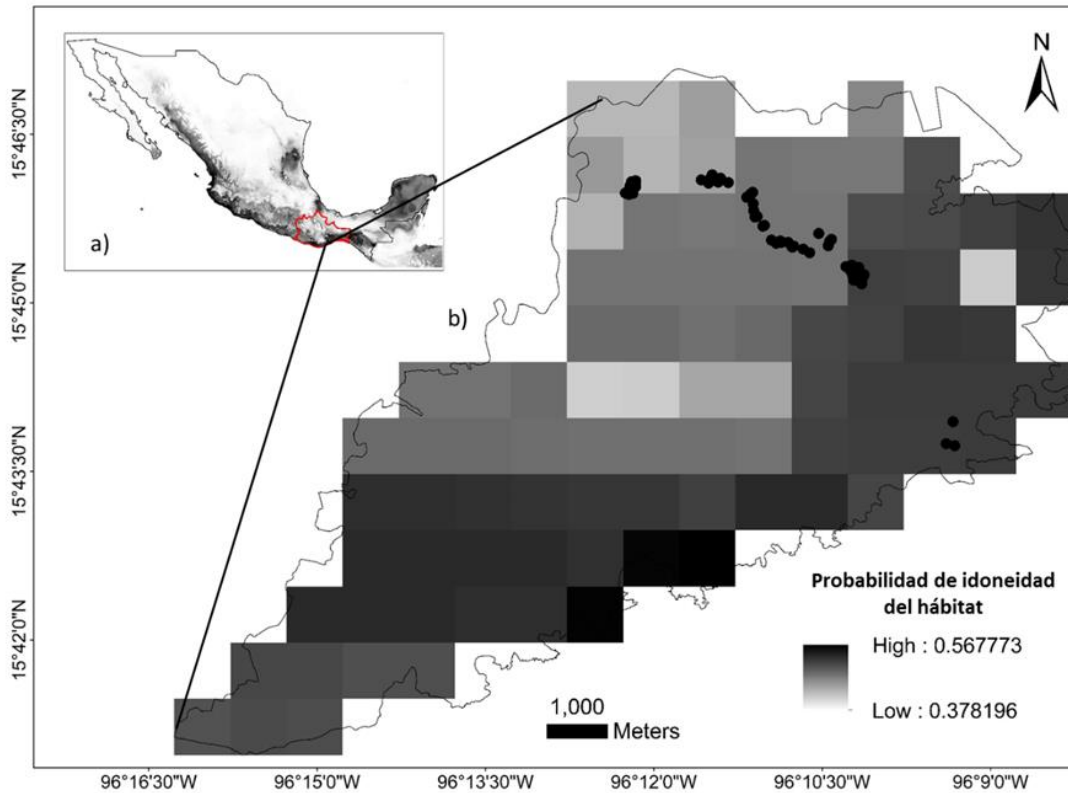
		$r^2$	$P$
<b>Individuals</b>			
	$F_{ST}$	-0.003	0.939
	$D_C$	0.0456	<b>&lt;0.001</b>
	$D_{AS}$	0.0469	0.0308
<b>Machos</b>			
	$D_{AS}$	0.025	0.653
<b>Hembras</b>			
	$D_{AS}$	0.025	0.530

#### **Efecto del paisaje en la estructura genética**

Los resultados de la prueba de Mantel considerando todos los individuos mostró una correlación que, aunque significativa, fue muy baja entre la distancia geográfica y la distancia genética  $D_C$  ( $r^2 = 0.028$ ) y  $D_{AS}$  ( $r^2 = 0.0308$ ) ( $P < 0.001$ ). La prueba de Mantel por sexo no mostró aislamiento por distancia (Tabla 4).

El modelo de distribución potencial obtenido con MaxEnt para *L. pictus pictus*, proyectado a la distribución completa de la especie *Liomys pictus*, abarcó una superficie (valores de probabilidad mayores a 0.1) de 95,968 km<sup>2</sup> (Figura 5). Partiendo del análisis de Jackknife, las variables con mayor contribución al modelo fueron la temperatura promedio anual (29.9%) y la precipitación del periodo más frío (26%). El modelo mostró un desempeño significativamente mejor de lo esperado por azar, considerando la distribución de valores entre los radios de AUC simulados durante las réplicas de bootstrap (ROC= 1.26,  $P < 0.001$ ).

De las hipótesis representadas por los diferentes escenarios de resistencia, después de las correcciones de Bonferroni, solo una fue significativa, la que involucra la temperatura promedio del periodo más caliente y la distancia genética  $D_C$  ( $r^2 = 0.072$   $P = 0.0004$ ) (Tabla 5).



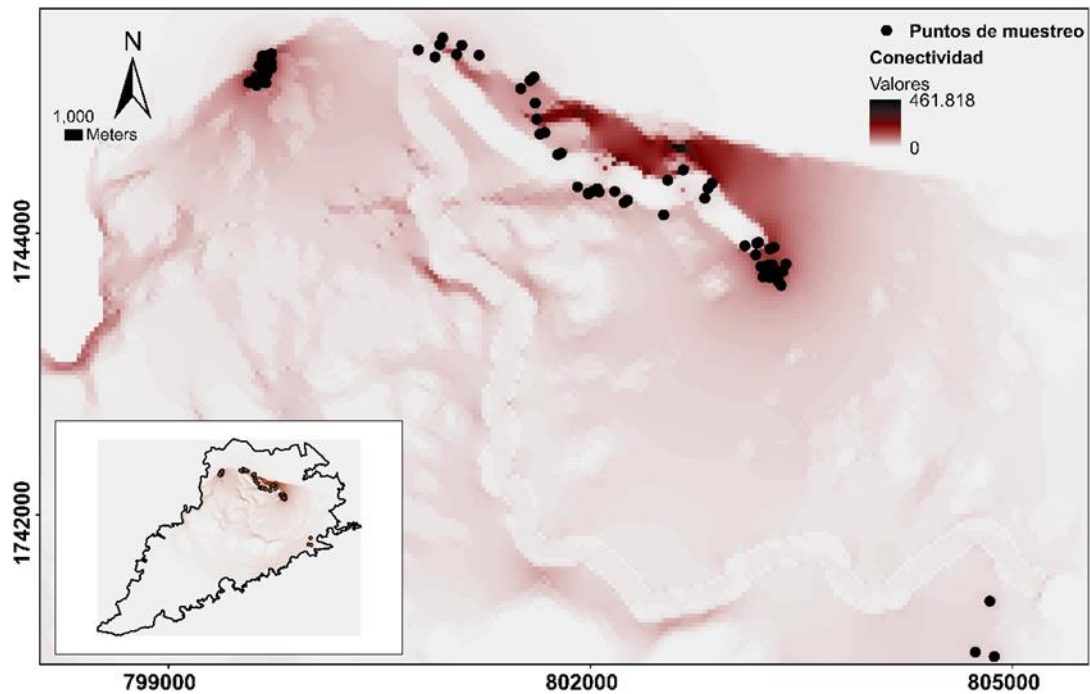
**Figura 5.** a) Modelo de nicho ecológico considerando la distribución completa de *L. pictus* en México. b) Recorte del modelo de nicho ecológico de *L. pictus* acotado al Parque Nacional Huatulco, Oaxaca, México. Los círculos negros representan los puntos de muestreo. El gradiente en color negro a gris de los pixeles (cuadros) en el mapa b muestra la probabilidad de idoneidad del hábitat para *L. pictus*

**Tabla 5.** Prueba de Mantel Parcial entre dos medidas de estructura genética y medida de conectividad basada en la teoría de circuitos. Valores significativos se muestran en negritas ( $p= 0.05$ ).

	<b>D<sub>c</sub></b>	<b>DAS</b>
Al	0.004	-0.002
Tpa	-0.231	-0.005
Tpph	-0.023	-0.0236
Tppc	<b>0.072</b>	<b>0.06041</b>
Pppf	-0.0186	-0.0117
Pa	0.000	-0.004
Ca	0.009	0.025
Al+tpa	-0.016	-0.007
Al+Tpa+Tpph	-0.020	-0.003
Al+Tpa+Tpph+Tppc	-0.020	-0.003
Al+Tpa+Tpph+Tppc+Ppf	-2.138	-0.0108
Al+Tpa+Tpph+Tppc+Ppf+Pa	-0.010	-0.004
Al+Tpa+Tpph+Tppc+Ppf+Pa+Ca	0.008	0.024
Tpa+Tpph	-0.023	-0.0052
Tpa+Tpph+Tppc	-0.022	-0.004
Tpa+Tpph+Tppc+Ppf	-0.023	-0.012
Tpa+Tpph+Tppc+Ppf+Pa	-0.114	-0.005
Tpa+Tpph+Tppc+Ppf+Pa+Ca	0.009	0.025
Tpph+Tppc	-0.023	-0.005
Tpph+Tppc+Ppf	0.022	-0.013
Tpph+Tppc+Ppf+Pa	-0.010	-0.005
Tpph+Tppc+Ppf+Pa+Ca	0.010	0.025
Tppc+Ppf	-0.018	-0.001
Tppc+Ppf+Pa	0.007	-0.001
Tppc+Ppf+Pa+Ca	0.008	0.023
Ppf+Pa	-0.009	-0.007
Ppf+Pa+Ca	0.008	0.237
Pa+Ca	0.010	0.025

**Al**= altitud, **Tpa**= temperatura media anual, **Tpph**= temperatura promedio del período más húmedo, **Tppc**= temperatura promedio del período más caliente, **Pppf**= precipitación promedio del período más frío, **Pa**=precipitación anual, **Ca**= caminos





**Figura 6.** Mapa de conectividad para *L. pictus* en el Parque Nacional Huatulco, Oaxaca, México. En color rojo muestra la superficie de resistencia, donde el gradiente de más oscuro a más claro indica mayor a menor conectividad. Los círculos negros representan las localidades de muestreo.

## Discusión

El Parque Nacional Huatulco (PNH) alberga uno de los remanentes de selva baja caducifolia bajo protección en México; un tipo de vegetación en el que ha habido pocos estudios sobre genética de poblaciones de las especies de roedores que lo habitan, y menos aún estudios que evalúen aspectos de genética del paisaje. Así, los resultados obtenidos en este trabajo son pioneros en el estudio del efecto de la heterogeneidad del paisaje en la diversidad y estructura genética del roedor *Liomys pictus*, especie clave en este tipo de ecosistema.

La diversidad genética que encontramos dentro de las poblaciones estudiadas fue alta, similar a los valores observados en trabajos previos con *L. pictus* en otra región de selva baja caducifolia (Chamela, Jalisco; Vazquez-Domínguez *et al.*, 1998, 1999; Garrido-Garduño *et al.*, 2015), pero donde no existe perturbación antropogénica como la que se tiene en el PNH. Uno

esperaría que en poblaciones naturales que han sido afectadas por transformación de hábitat (urbanización, fragmentación, entre otros) existiera una disminución de la diversidad genética, como se ha documentado por ejemplo en el perrito de las praderas *Cynomys ludovicianus* en Denver, Colorado (Magle *et al.*, 2010) y en la ardilla *Xerospermophilus perotensis*, especie endémica de México que se distribuye en áreas montañosas, rocosas y pastizales alcalinos entre los estados de Puebla y Veracruz (Ochoa *et al.*, 2012). Es interesante señalar que en otras especies de roedores se han encontrado valores de diversidad genética altos, similares a los observados para *L. pictus*, en poblaciones que habitan áreas con afectaciones antropogénicas. Por ejemplo en poblaciones de *Peromyscus leucopus* en la ciudad de Nueva York (Munshi-South y Nagy 2014) y *Microtus arvalis* que habita en zonas de cultivo al oeste de Europa (Gauffre *et al.*, 2008).

La alta diversidad genética en *L. pictus* puede estar asociada a varios factores, en primer lugar por la alta abundancia y densidad poblacional que presentan normalmente sus poblaciones, estimada en otras zonas de selva tropical estacional en 71 ind/ha en selva baja y 49 ind/ha en selva mediana (Ceballos 1990; Mendoza 1997). El tamaño poblacional de esta especie fluctúa en relación directa con la estacionalidad y disponibilidad temporal del alimento, donde se tienen las densidades más altas durante la época de secas, cuando hay una alta producción de semillas. Una característica que se relaciona con dicho patrón es la presencia de abazones en *L. pictus* y su capacidad de transportar alimento que le permite almacenar semillas en sus madrigueras de hasta 140 especies de plantas (Domínguez 2000). Además, *L. pictus* tiene la capacidad de sobrevivir periodos largos de sequía, lo que se relaciona con su diversidad genética, principalmente con la heterocigocidad. Es decir, en trabajos previos con isoenzimas se encontró una asociación positiva y significativa entre la capacidad de metabolizar el agua y los niveles de heterocigocidad, determinante en términos energéticos y de adecuación (Vázquez-Domínguez *et al.*, 1998) y, consecuentemente para su sobrevivencia en ambientes extremos (Hughes *et al.*, 2008) como la selva baja en temporada de secas.

Los resultados mostraron una estructura definida por dos grupos genéticos, asociado directamente con el camino principal que funciona como barrera. Este camino sirve de comunicación entre las diferentes comunidades y tiene un tráfico alto de personas y ciertos vehículos. Además, es una zona donde se promueve el ecoturismo, con recorridos en bicicleta y cuatrimotos. Y aunque no obtuvimos una correlación al evaluar la relación entre la distancia genética y el camino como barrera con el análisis de Mantel parcial, GENELAND, que es considerado como un programa muy adecuado para detectar barreras en escalas contemporáneas (Blair *et al.*, 2012), sí detectó el camino como una barrera. Asimismo, los

valores menores de migración efectivamente se observan entre los dos grupos genéticos. Se ha encontrado en otros trabajos que los caminos o carreteras tienden a ser barreras al flujo genético, como en el estudio con *Apodemus sylvaticus*, donde con diferentes análisis de simulación observaron que las carreteras afectan el movimiento de este roedor (Ascensao *et al.*, 2016). Cabe mencionar que se conoce que otras características del paisaje, tales como arroyos y ríos de temporal, también pueden afectar el movimiento en roedores y, en particular que son una barrera al flujo genético en poblaciones de *L. pictus* (Garrido-Garduño *et al.*, 2015).

En términos de migración, se encontró una mayor proporción de migrantes de Chachacual hacia Carrizalillo, sitios que nuestros resultados muestran que tienen alta conectividad (Figura 4). Por otro lado, la limitada migración entre Chachacual y Cacalutla puede estar asociada con la presencia del camino principal, lo que apoya el hecho de que éste funciona como una barrera. En Chachacual se registró una mayor abundancia de *L. pictus*, lo cual sugiere que esta área tiene condiciones que favorecen de alguna manera la presencia de individuos. El análisis de dominios ambientales apoya lo anterior, ya que esta área está determinada por un solo dominio ambiental (IB; Figura 2), asociada con la temperatura, precipitación y altitud. La abundancia de *L. pictus* en Chachacual puede deberse también a la posible ausencia de competidores, como otros roedores. Por ejemplo, durante el trabajo de muestreo observamos que había una mayor riqueza de roedores en elevaciones intermedias comparado con los extremos, es decir como un gradiente altitudinal de riqueza de especies, hipótesis que sería interesante poner a prueba. También se ha observado en diferentes roedores que éstos pueden repartirse “el paisaje” en términos de recursos, por ejemplo el tipo de vegetación (Riojas-López *et al.*, 2011), sobre todo asociado a las plantas de las que consumen semillas. Por ello sugerimos evaluar estos aspectos con imágenes satelitales que permitan determinar la estructura y composición de la vegetación a escala fina, además de considerarla como una variable en los análisis de conectividad.

No encontramos aislamiento por distancia en la zona de estudio y el muestreo realizado. Ello puede ser resultado de que los dos grupos genéticos identificados no están totalmente aislados, es decir hay cierta, aunque mínima, migración de individuos entre éstos. También es importante considerar que existe filopatría en *L. pictus*, por lo que el tipo de muestreo que realizamos pudo influir en el hecho de no detectar aislamiento; esto es, porque el número de capturas estuvo sesgado a los machos, quienes se dispersan (las hembras son las filopátricas) y también que varios individuos fueron juveniles de quienes no pudo

determinarse el sexo y no se consideraron para el análisis (42 machos; 29 hembras y 17 individuos no determinados).

Las superficies de resistencia son una de las herramientas más importantes en genética del paisaje, pues representan las condiciones que permiten o limitan el flujo genético de los individuos en la matriz del paisaje. Una de las críticas que se han hecho a la generación de las superficies de resistencia es la manera como se asignan los valores. Por ello, en este trabajo asignamos los valores a partir del análisis del modelo de nicho que, a pesar del tamaño de celda que es más o menos gruesa (1: 50 000), nos da información que nos permite evaluar la preferencia de hábitat de forma más real, pues se basa en los valores de la idoneidad (“suitability”) del hábitat (ambientalmente) de la especie (Wang *et al.*, 2008; Igawa *et al.*, 2013). Sin duda sería conveniente para trabajos futuros que el modelo de nicho se generara a partir de capas ambientales con un tamaño de celda no mayor al ámbito hogareño de la especie de estudio, y utilizar éstas para asignar los valores de resistencia. Cabe mencionar que el MNE ha sido utilizado en otros trabajos de conectividad con lo cuál han argumentado que es una muy buena herramienta (Wang *et al.*, 2008; Razgour *et al.*, 2014) y en este trabajo no fue la excepción, ya que permitió ubicar el habitat idoneo donde *L. pictus* pueda estar. A pesar de que el MNE no es directamente un modelo para identificar barreras al movimiento sí es un estimador que nos permitió ubicar las condiciones ambientales más favorable para nuestra especie y de esta manera determinar con mayor exactitud los valores de costo para cada una de las capas de fricción.

La temperatura promedio del período más caliente fue la variable que tuvo una correlación baja pero significativa; esta variable representa la tolerancia que pueden tener los individuos de una especie al calor y a la variación de la temperatura entre estaciones (Olalla-Tárraga *et al.*, 2011). Así, nuestros resultados sugieren que la distribución de *L. pictus* está asociada con cambios de temperatura, es decir que temperaturas altas pueden limitar la dispersión de los individuos dentro del PNH. El hecho de que otras variables ambientales no presentaran relación con la genética puede ser resultado de la escala de las capas de variables ambientales utilizadas (1: 30 000). Idealmente, trabajar con una escala de 1: 10 000 nos permitiría obtener información más fina del ambiente y la distribución de *L. pictus*. Sería interesante evaluar otras hipótesis sobre la conectividad funcional de *L. pictus*, por ejemplo si la estructura de la vegetación tienen efecto sobre la estructura y flujo génico.

Uno de los resultados más importantes de este trabajo es el hecho de que el modelo de conectividad basado en las variables ambientales y de terreno que utilizamos nos permitió identificar posibles rutas de dispersión para *L. pictus* dentro y en los alrededores del área de

estudio. Zonas que podemos sugerir que funcionan como corredores entre poblaciones. Sería interesante evaluar si dichos corredores funcionan para otras especies (roedores por ejemplo), ello a través de evaluar la conectividad de esas especies. Utilizando nuestra aproximación para evaluación del paisaje y determinación de las variables ambientales más importantes, y evaluando varias especies, podría emplearse para definir corredores específicos como medida de conexión entre poblaciones y parches de vegetación –es decir para conservación de comunidades- dentro del área natural protegida. Es bien sabido que las áreas naturales protegidas rodeadas por urbanización, como el PNH, están fragmentadas y con cierto grado de perturbación, pero que a su vez son áreas con un alto porcentaje de riqueza de especies (Crocí *et al.*, 2008). Por ello, resulta indispensable contar con más herramientas (de evaluación y análisis) que permitan su mejor manejo y conservación.

## Referencias

- Adriaensen, F., J.P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulinck y E. Matthysen. 2003. The application of “least-cost” modelling as a functional landscape model. *Landscape Urban Plan* 64: 233-247.
- Agostini, C., Albaladejo, R.G., Aparicio, A. et al. 2013. Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology Resources Database 1 April 2013-31 May 2013. *Molecular Ecology and Resource* 13: 966-968.
- Anderson, R.P y I. Gonzalez Jr. 2011. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with MaxEnt. *Ecological Modelling* 222: 2796 -2811.
- Arroyo-Rodríguez, V., C. Galán, L. Fahrig. 2005. Habitat fragmentation. En: Fuentes, A. ed. *International Encyclopedia of Primatology*. Wiley-Blackwell publisher, New York.
- Ascenso, F., C. Mata, J. E. Malo, P. Ruiz-Capillas, C. Silva, A. P. Silva, M. Santos-Reis, C. Fernandes. 2016. Disentangle the Causes of the Road Barrier Effect in Small Mammals through Genetic Patterns. *PlosOne* 1-23.
- Balkenhol, N., S.A.Cushman, A. Storfer, L.P.Waits. 2015. Introduction to landscape genetics- concepts, methods, applications. En: *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*. Balkenhol, S. A. Cushman, A.T. Storfer y L. P. Waits (Eds). John Wiley & Sons, Ltd.
- Barve, N. 2008. Tool for Partial-ROC .Biodiversity Institute. Lawrence, KS , ver 1.0.
- Belbin L. 1987. The Use of Non-hierarchical Allocation Methods for Clustering Large Sets of Data. *The Australian Computer Journal* 19:32-41.
- Berthier, K., M. Galán, J.C. Foltete, N. Charbonnel y J. F. Cosson. 2005. Genetic structure of the cyclic fossorial water vole (*Arvicola terrestris*): landscape and demographic influences. *Molecular Ecology* 14: 2861-2871.
- Blair, C., D.E. Weigel, M. Balazik, A.T. Keeley, F.M. Walker, E. Landguth, et al. 2012. A simulation-based evaluation of methods for inferring linear barriers to gene flow. *Molecular Ecology Resources*. 12: 822-833.
- Briones, M. y V. Sánchez-Cordero. 1999. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice *Liomys pictus* Heteromyidae. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 34: 65-71.
- Bullock., S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geography and Bioclimatology*. Series B 36: 2 -316.

- Bunn, A G, D.L. Urban y T.H. Keitt. 2000. Landscape connectivity: a conservation application of graph theory. *Journal Environmental Management* 59:265-278.
- Carpenter, G., A. N Gillison y J. Winter. 1993. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2: 667-680.
- Cavalli-Sforza, L.L. y W. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* 19: 233-57.
- Ceballos, G. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forest in western Mexico. *Journal of Mammalogy*. 71: 263-266.
- Ceballos, G., L. Martínez, A. García. E. Espinoza, C.J. Bezaury y R. Dirzo. 2010. Diversidad, amenazas y regiones prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Mexico: FCE, CONABIO, CONANP.
- Chakraborty, R. y L. Jin. 1993. Determination of relatedness between individuals by DNA fingerprinting. *Human Biology* 65: 875-895.
- Chen, C., E. Durand, F. Forbes y O. François. 2007. Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: a new computer program and a comparison study. *Molecular Ecology Notes* 7:747-756.
- Chetkiewicz, C.L.B., C.C. St. Clair y M.S. Boyce. 2006. Corridors for conservation: integrating patterns and process. *Animal Reviews of Ecology and Evolutionary Systems* 37: 317-342.
- Chiappero, M.B., G.M. Panzetta-Dutari, D. Gómez et al. 2011. Contrasting genetic structure of urban and rural populations of the wild rodent *Calomys musculinus* Cricetidae, Sigmodontinae. *Mammalian Biology* 76:41-50.
- Clark, J.D., S.Jared, M.D. Laufenberg y L.J. Murrow. 2015. Connectivity among subpopulations of louisiana black bears as estimated by a step selection function. *The Journal of Wildlife Management* 79:1347-1360.
- Conanp. 2003. Programa de Manejo Parque Nacional Huatulco México.
- Coulon, A., J.F. Cosson, J.M. Angibault et al. 2004. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology* 13: 2841-2850.
- Coulon, A., G. Guillot, J.F. Cosson, J.M.A. Angibault, S. Aulagnier, B. Cargelutti, M. Galán t A.J.M. Hewison. 2006. Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology* 15: 1669-1679.
- Croci, S, A. Butet, A. Georges, R. Aguejidad, P. Clergeau. 2008. Small urban woodlands as biodiversity conservation hotspots: a multi-taxon approach. *Landscape Ecology* 23: 1171-1186.
- Cuervo-Robayo, A.P., O. Téllez-Valdés, M. A. Gómez-Albores, C. S. Venegas-Barrera, J. Manjarrez y E. Martínez-Meyer. 2013. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology* 34: 2427-2437.
- Domínguez, C.Y. 2000. Madrigueras de *L. pictus* en selva mediana subperenifolia, de la estación de biología Chamela, Jalisco. Facultad de Estudios Superiores, Iztacala.UNAM. Tesis de Licenciatura.
- Excoffier, L., G. Laval, S. Schneider. 2005. Arlequin version 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary bioinformatics online* 1: 47-50.
- Foley, J.A., R. DeFries, G.P. Asner, C. Barford, G. Bonan, et al. 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309: 570-574.
- Francois O, E. Durand. 2010. Spatially explicit Bayesian cluster- ing models in population genetics. *Molecular Ecology Resources* 10: 773-784.
- Frankham, R., J.D. Ballou y D.A. Briscoe. 2010 *Introduction to Conservation Genetics*. 2010. Cambridge University Press.

- Frantz, A.C., L.C. Pope, T.R. Etherington, G.J. Wilson y T. Burke. 2012. Using isolation-by-distance-based approaches to assess the barrier effect of linear landscape elements on badger *Meles meles* dispersal. *Molecular Ecology* 19: 1663-1674.
- Gannon, W.L., R.S. Sikes. 2007. The animal care and use committee of the American Society of Mammalogists. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 88: 804-823.
- Garrido-Garduño, T., O. Tellez-Valdes, S. Manel y E. Vazquez-Domínguez. 2015. Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest. *Journal of Zoology* 298: 293-302.
- Gauffre, B., A. Estoup, V. Bretagnolle y J. F. Cosson. 2008. Spatial genetics structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Molecular Ecology* 17: 4619-4629.
- Goslee, S.C. y D.L. Urban. 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software* 22:1-19.
- Goossens, B., R. Sharma, N. Othman et al. 2016. Habitat fragmentation and genetic diversity in natural populations of the Bornean elephant: Implications for conservation. *Biological Conservation* 196: 80-92.
- Guillot, G., A. Estoup, F. Mortier y J.F. Cosson. 2005a. A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* 170: 1261-80.
- Guillot, G., F. Mortier y A. Estoup. 2005b. Geneland: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 712-715.
- Hijmans, R. J. et al. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hughes, A. R., B.D. Inouye, M.T.C. Johnson, N. Underwood y M. Vellend. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* 11: 609-623.
- Hutchinson, M.F. y P.E. Gessler. 1994. Splines-more than just a smooth interpolator. *Geoderma* 62: 45-67.
- Igawa, T., S. Oumi, S. S. M. Katsuren y M. Sumida. 2013. Population structure and landscape genetics of two endangered frog species of genus *Odorrana*: different scenarios on two islands. *Heredity* 110: 46-56.
- 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.
- Langella, O. 1999. Populations, 1.2.30. Available from <http://www.bioinformatics.org/~tryphon/populations/>
- Landguth, E.L., S. Cushman y N. Balkenhol. 2015. Simulation Modeling in Landscape Genetics. En: *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*. N. Balkenhol, S. A. Cushman, A.T. Storfer y L. P. Waits (Eds). John Wiley & Sons, Ltd.
- Liu, Y., Webber, S., Bowgen, K., Schmaltz, L., Bradley, K., Halvarsson, P., Abdelgadir, M. y Griesser, M. 2013. Environmental factors influence both abundance and genetic diversity in a widespread bird species. *Ecology and Evolution* 3: 4683-4695.
- Magle, S.B., E.W. Ruell, M.F. Antolin, K.R. Crooks. 2010. Population genetic structure of black-tailed prairie dogs, a highly interactive species, in fragmented urban habitat. *Journal of Mammalogy* 91: 326-33.
- Manel, S., M.K. Schwartz, G. Luikart, y P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecology and Evolution* 18: 189-197.
- Manel, S. y R. Holderegger. 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends Ecology and Evolution* 28: 614-621.
- McGhee M. E. y H. H. Genoways. 1978. *Liomys pictus*. *Mammalian Species* 83: 1-5.
- McRae, B.H. 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60: 1551-1561.

- McRae, B.H., B.G. Dickson, T.H. Keitt y V.Shah. 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology and conservation. *Ecology* 10: 2712-2724.
- Mendoza D, M. A. 1997. Efecto de la adición de alimento en la dinámica poblacional y estructura de comunidades de pequeños roedores en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, UNAM. México, 100pp.
- Munshi-South y C.N. Nagy. 2014. Urban park characteristics, genetic variation, and historical demography of white-footed mouse *Peromyscus leucopus* populations in New York City. *PeerJ* 2:e310
- Neville, H.M, J.B Dunham, M.M. Peacock. 2006. Landscape attributes and life history variability shape genetic structure of trout populations in a stream network. *Landscape Ecology* 21: 901-916.
- Ochoa, A., J. Gasca, G.J. Ceballos y Luis E. Eguiarte. 2012. Spatiotemporal population genetics of the endangered Perote ground squirrel (*Xerospermophilus perotensis*) in a fragmented landscape. *Journal of Mammalogy* 93: 1061-1074.
- Olalla-Tárraga MA., L. McInnes, L.M. Bini, J.A.F. Diniz-Filho, S. A Fritz, B.A Hawkins, J. Hortal, C.D.L. Orme, C. Rahbek, M.Á .Rodriguez y A. Purvis. 2011. Climatic niche conservatism and the evolutionary dynamics in species range boundaries: global congruence across mammals and amphibians. *Journal of Biogeography* 38: 2237-2247.
- Pearson, R.G. 2007. Species distribution modeling for conservation educators and practitioners. *Lessons in Conservation American Museum of Natural History* 3:54-89.
- Peterson, A.T. 2003. Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *The Quarterly Review of Biology* 78:419-433.
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P.Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura, y M. B. Araújo. 2011. Ecological niches and geographic distributions. New Jersey. Princeton University Press.
- Peakall, R., y P.E. Smouse. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28: 2537-2539.
- Phillips S.J., R.P. Anderson y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- Pritchard, J.K, M. Stephens, P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*: 155: 945-59.
- Razgour, O., H. Rebelo, S.J. Puechmaille, J. Juste, C. Ibáñez, A. Kiefer, T. Burke, D.A. Dawson y G. Jones. 2014. 'Scale-dependent effects of landscape variables on gene flow and population structure in bats. *Diversity and Distributions* 20: 1173-1185.
- Rice, R.W. 1989. Analyzing tables of statistical test. *Evolution* 43: 223-225.
- Richardson, J. L, S.P. Brady, I.J. Wang, S.F. Spear. Navigating the pitfalls and promise of landscape genetics. *Molecular Ecology* 25: 849-863.
- Riojas-López, M. E., E. Mellink, F. Raoul, J. Luevano, A. Vaniscotte y P. Giraudoux. 2011. Landscape partitioning by nocturnal rodent assemblages in the Llanos de Ojuelos, in Mexico's Central High Plateau. *Diversity and Distribution* 17: 739-747.
- Rousset, F. 2008. GENEPOP '007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology and Resource* 8: 103-106.
- Safner, T., M.P.Miller, B.C. McRae, M-J. McRae 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.
- Santini, L., 1977. European field voles of the genus *Pitymys* McMurtrie and their damage in agricultural, horticulture and forestry. *EPPO Bull.* 7: 243-253.
- Soberon, J y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional áreas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.



- Spiegelhalter, D.J., N.G. Best, B.P. Carlin y A .Van der Linde .2002. Bayesian measures of model complexity and fit with discussion. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* 64:583-616.
- Storfer, A., M.A. Murphy, J.S. Evans, C.S. Goldberg, S. Robinson, S.F. Spear, R. Dezzani, E .Delmelle, L. Vierling, L.P. Waits. 2007. Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity* 98:128 -142
- Taylor, P.D., L. Fahrig, K. Henein y G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-572.
- Téllez-Valdés, O.T. y P. Dávila-Aranda. 2003. Protected areas and climate change: a case study of the cacti in the Tehuacán Cuicatlán Biosphere Reserve, México. *Conservation Biology* 17: 846-853.
- Téllez-Valdés, O.T., V. Farías, P.D. Aranda, J.L. Stein, R.L. Saade, y F.J. Botello. 2010. Mammalian diversity in climatic domains for Tehuacán-Cuicatlán Biosphere. *Revista Mexicana de la Biodiversidad* 81: 863-874.
- Thomassen H.A., Z.A. Cheviron, A.H Freedman, R.J.Harrigan, R.K. Wayne y S.B.Smith. 2010. Spatial modelling and landscape-level approaches for visualizing intra-specific variation. *Molecular Ecology* 19: 3532-3548.
- Van Oosterhout, C., W.F .Hutchinson, D.P.M. Wills, y P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4: 535-538.
- Vázquez-Domínguez, E., D.Piñero y G, Ceballos. 1998. Heterozygosity patterning and its relation to fitness components in experimental populations of *Liomys pictus* from tropical forests in western Mexico. *Biological Journal of Linnea Society* 65: 501-514.
- Vázquez-Domínguez, E., D.Piñero, y Ceballos, G. 1999. Linking heterozygosity, demography, and fitness of tropical populations of *Liomys pictus*. *Journal of Mammalogy* 80:810-822.
- Vázquez-Domínguez, E., A, Hernández-Valdés y A. Rojas-Santoyo. (2009). Contrasting genetic structure in two codistributed freshwater fish species inhabiting highly seasonal systems. *Revista Mexicana de la Biodiversidad* 80: 181-192.
- Wang, Y.H., K.C.Yang, C.L. Bridgman, L-K Lin. 2008. Habitat suitability modelling to correlate gene flow with landscape connectivity. *Landscape Ecology* 23: 989 -1000.
- Wilson, G. y B. Rannala. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163: 1177-1191.
- Weir, B.S y Cockerham. 1984. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution* 38:1358-1370.

## Discusión General

---

La combinación de dos grandes disciplinas como la genética de poblaciones y la ecología del paisaje, así como de herramientas de análisis espacial y manejo de sistemas de información geográfica, han permitido entender procesos evolutivos como flujo genético, deriva génica y adaptaciones de las especies influenciados por las características del paisaje. Dicha integración fue posible gracias a la unificación realizada por Manel y colaboradores en el año 2003, a la cual denominaron como Genética del Paisaje. Sin embargo, a pesar de su atinada aportación, uno de los puntos débiles en el trabajo de Manel y colaboradores y otros posteriores (Storfer *et al.*, 2007; Storfer *et al.*, 2010), fue que los autores no aclaran explícitamente a que se refieren al tratar las ‘características del paisaje’. Así, en este trabajo llegamos a la conclusión de que el paisaje es la percepción y respuesta del individuo al ambiente (Manning *et al.* 2004), y las características del paisaje son los factores que pueden potencialmente influir en la conectividad estructural y funcional de los individuos (Garrido-Garduño y Vázquez-Domínguez 2015), tales como ríos, montañas, vegetación, caminos, carreteras, y también las variables ambientales como precipitación, temperatura, humedad, altitud, etc. Bajo esta premisa, es esencial planear de forma muy cuidadosa y adecuada el diseño del muestreo de acuerdo a las características de la especie, de manera que sea posible cumplir con el objetivo de evaluar el efecto que pudiera tener el ambiente en la diversidad o estructura genética. Para ello, nosotros utilizamos un método que nos ayudó a identificar la heterogeneidad presente en los paisajes de las selvas tropicales caducifolias y subcaducifolias. El método utilizado se basó en una clasificación ambiental denominada *dominios ambientales*, que fue primordial para la selección de las localidades de muestreo, con el que obtuvimos un excelente resultado para maximizar la heterogeneidad en el muestreo (Garrido-Garduño *et al.* 2015 y Capítulo 3 de esta tesis). Por ello, proponemos el uso de los dominios ambientales como herramienta para determinar sitios de muestreo en genética del paisaje y en otras áreas de estudio.

Por otro lado, el tratar de relacionar el paisaje con patrones de diversidad y estructura genética generó, durante el último decenio, un enorme interés en diseñar programas, modelos y métodos de análisis para genética del paisaje (Landguth *et al.*, 2015). Es por ello que durante el trabajo de tesis surgió la propuesta del artículo que conforma el segundo capítulo. Una de las conclusiones más importantes de esa revisión fue que muchos análisis –aún a la fecha– no han sido realmente probados en trabajos de genética del paisaje, por lo que se desconoce aún si estos programas son los mejores para detectar barreras al flujo genético o el efecto del

ambiente sobre la estructura genética. De acuerdo con nuestra revisión y con algunos trabajos comparativos, el programa más usado en esta disciplina es GENELAND y la prueba de Mantel parcial, los cuales permiten delimitar espacialmente grupos genéticos, así como correlacionar la información (variables) ambiental y patrones genéticos, respectivamente. Posteriormente, esa información puede evaluarse bajo la perspectiva de análisis de conectividad estructural, lo que permite explicar la distribución de los individuos en respuesta a la presencia de barreras y a las variables ambientales. Sin embargo, lo que no se ha logrado de manera efectiva y generalizada es explicar los patrones de conectividad funcional, con esto nos referimos al flujo genético y la dirección de éste entre las poblaciones.

Por otro lado, entender los procesos y patrones a diferentes escalas espacio-temporales, es clave, así como lo es para el diseño de estudio. Es decir, de acuerdo con la escala espacial a la que se realice el estudio, son indistintos los eventos históricos (geológicos) o contemporáneos (fragmentación del hábitat, cambio climático), lo cual se refleja directamente en las poblaciones. En particular para cuando se trabaja sólo con un marcador molecular (por ejemplo microsatélites), es recomendable realizar estudios con la misma especie en diferentes paisajes (Richardson et al., 2016). En nuestro trabajo estudiamos dos paisajes diferentes, una reserva altamente conservada, en la Estación Biológica Chamela-Cuixmala (EBC), y otra con perturbación e impactos antropogénicos, el Parque Nacional Huatulco (PNH). Cada uno, a pesar de albergar predominantemente selva baja caducifolia y subcaducifolia, con características propias del hábitat, tipos y parches de vegetación diferentes y con elementos paisajísticos también diferentes. De acuerdo con dicha heterogeneidad del paisaje, encontramos que en la EBC los arroyos de temporal y los caminos secundarios funcionan como una barrera para *Liomys pictus*, en combinación con la precipitación. En comparación, en el PNH el camino principal es una barrera que influye en la dispersión de los individuos, aunado a la temperatura del periodo más caliente. Aunque el objetivo de la tesis no fue hacer un estudio comparativo per se, pudimos comprobar que las características de la matriz del paisaje en cada área determinaron de manera diferencial los patrones de dispersión y flujo genético de los individuos de *L. pictus*.

Algo relevante en nuestro trabajo fue el número de microsatélites que amplificaron para cada área de estudio, pues en el caso de la EBC fueron 14 loci, mientras que en el PNH solo amplificaron nueve. Lo relevante es que los cinco loci que no amplificaron, no pueden adjudicarse a problemas técnicos o de laboratorio, lo que nos permite afirmar que no amplificaron porque no están presentes en la población de Huatulco. Ello puede ser resultado de dos procesos, por un lado que la pérdida de loci sea histórica, relacionado con el hecho de

que el PNH está en el extremo suroeste de la distribución de *L. pictus*. La diferenciación genética histórica entre estas dos poblaciones (y con otras a lo largo de la distribución) puede reflejarse en las diferencias de alelos, loci y genotipos observadas. Sin embargo, podría también ser un proceso más reciente y que la pérdida de loci sea consecuencia del impacto que han tenido las actividades antropogénicas en la población de Huatulco (comparada con la de Chamela), en la que haya habido cuellos de botella, disminución del tamaño poblacional y pérdida de diversidad genética (Frankham *et al.*, 2010). La forma de evaluar la hipótesis histórica sería realizando estudios con genes mitocondriales y nucleares en ambas poblaciones.

Nuestro estudio también muestra que los individuos de *L. pictus* tienen preferencia por ciertas áreas dentro del paisaje, reflejado en los análisis de migración. La dinámica de estas poblaciones refleja que, en el caso de la EBC existe un sistema más o menos de tipo fuente-sumidero, asociado con las áreas más conservadas que sirven como corredores para la dispersión de los individuos hacia otras zonas dentro del paisaje. Podemos concluir que no hay un patrón único de conectividad estructural para *L. pictus* en estas selvas –y en consecuencia de conectividad funcional (flujo genético)- y que no sólo la matriz del paisaje sino la escala espacial de estudio fueron determinantes. Análisis como el de conectividad podrían realizarse con varias especies de una manera comparativa y dicha información definiría la dinámica de la población, lo que nos permitiría identificar corredores y hacer diseño de conservación dentro de las áreas naturales protegidas.

La aproximación que utilizamos en este trabajo, basado en la determinación de las variables ambientales más importantes de la especie, para el desarrollo de las superficies de resistencia y del modelo de conectividad, nos permitió evaluar el efecto del paisaje sobre la estructura genética de poblaciones naturales de *L. pictus*, así como identificar barreras con diferente grado de permeabilidad y posibles rutas de dispersión. Sería interesante evaluar, con la misma metodología, otras especies (roedores por ejemplo) en los mismos sistemas. Con ello podrían definirse, entre otros, corredores que permitan la conectividad entre poblaciones y parches de vegetación –es decir para conservación de comunidades- dentro de estas áreas naturales protegidas.

# Referencias

---

- Adriaensen, F., Chardon J.P, De Blust G et al. 2003. The application of “least-cost” modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64: 233-247.
- Ae B. y B.H McRae. 2006. Isolation by resistance. *Evolution; international journal of organic evolution* 60: 1551-1561.
- Boulet, M., S. Couturier, S.D. Côté, R.D. Otto y L. Bernatchez .2007. Integrative use of spatial, genetic, and demographic analyses for investigating genetic connectivity between migratory, montane, and sedentary caribou herds. *Molecular Ecology* 16: 4223-4240.
- Briones, M. y V. Sánchez-Cordero. 1999 Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice *Liomys pictus Heteromyidae*. *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 34: 65-71.
- Bull, R.S., S. Cushman, R. Mace et al. 2011. Why replication is important in landscape genetics: American black bear in the Rocky Mountains. *Molecular Ecology* 20: 1092-1107.
- Bullock, S. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South coastal region of Mexico. *Arch Meteorology Geophys Bioclimático* 36: 297-316.
- Ceballos, G.1989. Population and community ecology of small mammals in tropical deciduous forest in western Mexico. PhD Thesis, University of Arizona.
- Chetkiewicz, C.L. B., C. C. St. Clair y M. S. Boyce. 2006. Corridors for conservation: integrating pattern and process. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37:317-342.
- Coulon A, J.F. Cosson, J.M. Angibault et al. 2004. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology* 13: 2841-2850.
- Coulon A, G. Guillot, J.F. Cosson et al. 2006 Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology* 15: 1669-1679.
- Fischer, J. y D.B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265-280.
- Frankham, R., J.D. Ballou y D. A. Briscoe. 2010. *Introduction to Conservation Genetics*. Segunda Edición. Cambridge.
- Frantz, C., L.C. Pope, T.R. Etherington, G.J. Wilson y T. Burke. 2010. Using isolation-by-distance-based approaches to assess the barrier effect of linear landscape elements on badger *Meles meles* dispersal. *Molecular Ecology* 19: 1663-1674.
- Garrido-Garduño Tania y E. Vázquez-Domínguez. 2014. Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Revista Mexicana de la Biodiversidad* 84: 1031-1054.
- Garrido-Garduño, T. O. Téllez-Valdés, S. Manel y E. Vázquez-Domínguez. 2015. Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest. *Journal of Zoology* 298: 293-302.
- Gauffre B, A. Estoup, V. Bretagnolle y J.F. Cosson .2008. Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Molecular Ecology* 17: 4619-4629.
- Guivier, E., M. Galan, Y. Chaval et al. 2011. Landscape genetics highlights the role of bank vole metapopulation dynamics in the epidemiology of *Puumala hantavirus*. *Molecular Ecology* 20:3569-3583.
- Lada, H, J.R. Thomson, R. Mac Nally, A.C. Taylor. 2008 Impacts of massive landscape change on a carnivorous marsupial in south-eastern Australia: inferences from landscape genetics analysis. *Journal of Applied Ecology* 45:1732-1741.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. *Ecology* 74:1659-1673.

- Landguth, E., S.A. Cushman y N. Balkenhol. 2015. Simulation Modeling in Landscape genetics. En: Balkenhol, N., S. A. Cushman, A.T. Storfer y L.P. Waits (Eds). Landscape genetics: concepts, methods, applications. DOI: 10.1002/9781118525258
- Manel, S., E. Bellemain, J.E. Swenson y O. François. 2004. Assumed and inferred spatial structure of populations: The Scandinavian brown bears revisited. *Molecular Ecology*. 13: 1327-1331.
- Manel, S. y R. Holderegger. 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 28:1-8.
- Manning, A.D, D.B. Lindenmayer, H.A. Nix. 2004. Continua and Umwelt: novel perspectives on viewing landscapes. *Oikos* 104: 621-628.
- McRae, B.H., B.G. Dickson, T.H Keitt, y V. Shah. 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology and conservation. *Ecology* 10: 2712-2724.
- 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* 21:1360-78.
- Murphy. M., J. Evans, S. Cushman y A. Storfer. 2008. Evaluation of a novel approach for representing "populations" as continuous surfaces in landscape genetics. *Ecography* 31: 685-697.
- Musolf, K. 2010. Fragmentation of Landscape as a Cause for Genetic Subdivision in Bank Voles of Fragmentation Subdivision in Landscape Voles as a Cause for Genetic. *Conservation Biology* 14: 1066-1074.
- Neaves, L.E., K. R .Zenger, R.I.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.
- Neville, H.M, J.B. Dunham y M.M. Peacock. 2006. Landscape attributes and life history variability shape genetic structure of trout populations in a stream network. *Landscape Ecology* 21: 901-916.
- 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: 235-47.
- Purvis, A. J.L. Gittleman, G, Cowlshaw y G.M. Mace. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences* 267: 1947-1952.
- 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.
- Richardson, J. L., S. P. Brady, I.J. Wang y S.F. Spear. 2016. Navigating the pitfalls and promise of landscape genetics. *Molecular Ecology* 25:849-863.
- Riley, S.P.D, J.P. Pollinger, R.M. Sauvajot et al. 2006. A southern California freeway is a physical and social barrier to gene flow in carnivores. *Molecular Ecology* 15:1733-1741.
- Rzedowski, J. 1978 *Vegetación de México*. Limusa, México.
- 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 Science* 12:865-889.
- Shah, V. B. yB.H. McRae. 2008. Circuitscape: a tool for landscape ecology. En: G. Varoquaux, T. Vaught, J. Millman Eds. *Proceedings of the 7th Python in Science Conference SciPy 2008*, pp. 62-66.
- Smouse, P.E., J.C., Long y R.R. Sokal .1986 Multiple-regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspon- dence. *Systematic Zoology* 35: 627-632.
- Spear, S.F., C.R. Peterson, M.D. Matocq, A. Storfer. 2005. Landscape genetics of the blotched tiger salamander *Ambystoma tigrinum melanostictum*. *Molecular Ecology* 14: 2553-2564.

- Spear, S.F. y A. Storfer. 2008 Landscape genetic structure of coastal tailed frogs *Ascaphus truei* in protected vs. managed forests. *Molecular Ecology* 17:4642-56.
- Spear, S.F. 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.F., N. Balkenhol, M.J. Fortin, B.H. McRae y K. Scribner. 2010. Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. *Molecular Ecology* 19:3576-91.
- Storfer, A., M.A. Murphy, J.S. Evans et al., 2007. Putting the landscape in landscape genetics. *Heredity* 98: 129-142.
- Storfer, A, M.A. Murphy, S. F. spear, R. Holderegger y L. P. Waits. 2010. Landscape genetics: where are we now?. *Molecular Ecology* 19: 3496-3514.
- Taylor, P.D., L. Fahrig y K. With. 2006. Landscape Connectivity: A return to the basics. En: *Connectivity Conservation*. Crooks, K.R y M. Sanjayan Eds. Cambridge.
- Vázquez-Domínguez, E., Piñero, D y Ceballos, G. 1998 Heterozygosity patterning and its relation to fitness components in experimental populations of *Liomys pictus* from tropical forests in western Mexico. *Biological Journal Linnean Society* 65:501-514.
- Vázquez-Domínguez, E., D. Piñero, y G, Ceballos. 1999. Linking heterozygosity, demography, and fitness of tropical populations of *Liomys pictus*. *Journal of Mammalogy* 80:810-822.
- Vázquez-Domínguez, E., G. Ceballos. y D. Piñero. 2002. Exploring the relation between genetic structure and habitat heterogeneity in the rodent *Liomys pictus* from Chamela, Jalisco. *Acta Zoologica Mexicana* 86:17-29.
- Wang, I.J. 2009. Fine-scale population structure in a desert amphibian: landscape genetics of the black toad *Bufo exsul*. *Molecular Ecology* 18: 3847-56.
- Wang, I.J., W.K. Savage, H.B. Shaffer 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: 1365-74.
- Zalewski, A., S.B. Piertney, H. Zalewska 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.