

15 La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas

AUTOR RESPONSABLE: Daniel Piñero

COAUTORES: Jesús Caballero-Mellado • Dánae Cabrera-Toledo • Cristina Elena Canteros • Alejandro Casas • América Castañeda Sortibrán • Amanda Castillo • René Cerritos • Omar Chassin-Noria • Patricia Colunga-GarcíaMarín • Patricia Delgado • Píndaro Díaz-Jaimes • Luis E. Eguiarte • Ana Elena Escalante • Bertha Espinoza • Agnes Fleury • Sergio Flores Ramírez • Gladis Fragoso • Jorge González-Astorga • Valentina Islas Villanueva • Esperanza Martínez • Fernando Martínez • Jaime Martínez-Castillo • Alicia Mastretta Yanes • Rodrigo Medellín • Luis Medrano-González • Francisco Molina-Freaner • Benjamín Morales Vela • Adrián Murguía Vega • Emeterio Payró de la Cruz • María del Rocío Reyes-Montes • María Rosalba Robles Saavedra • Gabriela Rodríguez-Arellanes • Lorenzo Rojas Bracho • Rafael Romero-Martínez • Jorge H. Sahaza-Cardona • Rodolfo Salas Lizana • Edda Scitutto • Charles Scott Baker • Yolanda Schramm Urrutia • Claudia Silva • Valeria Souza • María Lucía Taylor • Jorge Urbán Ramírez • Manuel Uribe-Alcocer • María de Jesús Vázquez Cuevas • Ella Vázquez-Domínguez • Andrés P. Vovides • Ana Wegier • Alejandro Zaldívar Riverón • Gerardo Zúñiga

REVISORES: Stephen B. Brush • Daniel Zizumbo-Villarreal

CONTENIDO

15.1	Introducción / 438	15.5.7	Frijoles / 457
15.2	Bacterias / 440	15.5.8	Maíz / 458
15.2.1	Eubacterias fijadoras de nitrógeno / 440	15.5.9	Chiles (<i>Capsicum</i> spp.) / 460
15.2.2	Rizobios / 441	15.5.10	Calabacitas / 461
15.2.3	<i>Escherichia coli</i> / 441	15.5.11	Ciruela mexicana o jocote / 461
15.3	Protozoarios / 445	15.5.12	Aguacate (<i>Persea americana</i>) / 461
15.3.1	<i>Trypanosoma cruzi</i> / 445	15.5.13	Algodón / 462
15.4	Hongos / 447	15.5.14	Otras plantas domesticadas / 462
15.4.1	Hongos no patógenos: <i>Lophodermium nitens</i> / 447	15.6	Animales / 463
15.4.2	Hongos patógenos: <i>Histoplasma capsulatum</i> / 448	15.6.1	<i>Taenia</i> / 463
15.5	Plantas / 449	15.6.2	Insectos / 463
15.5.1	Pináceas / 449	15.6.3	Tortugas marinas / 469
15.5.2	Encinos / 449	15.6.4	Peces y crustáceos de importancia comercial / 470
15.5.3	Epífitas / 451	15.6.5	Pinnípedos / 472
15.5.4	Plantas de las zonas áridas, cactáceas y agaves / 452	15.6.6	Manatíes / 472
15.5.5	Cícadas / 456	15.6.7	Cetáceos / 474
15.5.6	<i>Salvia hispanica</i> o chía / 457	15.6.8	Roedores / 479
		15.6.9	Murciélagos / 479
		15.6.10	Aves / 481
		15.7	Conclusiones / 482
			Referencias / 483

Piñero, D., et al. (2008). La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 437-494.

Resumen

Este capítulo presenta la mayor parte de los resultados que se han publicado acerca de la cantidad y la distribución de la variación genética en especies mexicanas usando marcadores moleculares (desde aloenzimas hasta secuencias de ADN). La motivación para llevar a cabo estos estudios incluye especies de importancia agronómica, ecológica, médica, etnobiológica, pesquera, ornamental o evolutiva. En cada caso se consignan los parámetros de variación genética, de estructura genética y de estructura filogeográfica o de inferencias coalescentes.

Muchas de las especies estudiadas tienen una alta variación genética, como es el caso de las del género *Rhizobium*, *Escherichia coli*, varias de coníferas, de encinos, de epífitas, de plantas de zonas áridas, de cícadas, de maíz, de calabacitas, de parasitoides, de áfidos, del lobo marino y de algunas especies de aves como el atlepes de gorra castaña. En algunos casos, como el de la ballena jorobada, se ha encontrado que la variación genética varía estacionalmente.

Asimismo existen algunas especies con una variación genética pequeña o marginal. Tal es el caso de la bacteria *Gluconacetobacter diazotrophicus*, *Trypanosoma cruzi*, el lobo fino de Guadalupe y, como situación extrema, el de la vaquita marina (*Phocoena sinus*). La cantidad de variación genética tiene consecuencias médicas, como en *Histoplasma*, *Trypanosoma*, *Taenia* o *E. coli*; en los procesos de domesticación como en el maíz, los frijoles (en los que se ha encontrado migración de silvestres a cultivados en *P. vulgaris*, pero en sentido inverso en *P. lunatus*), el jocote, el algodón y el cactus *Stenocereus stellatus*. En este último se encontró que el manejo incrementa la cantidad de variación, al contrario de lo esperado.

Respecto a la estructura genética se encontraron algunas especies con poca estructuración como *Rhizobium phaseoli*, algunas epífitas, algunas especies de zonas áridas, de cícadas, maíz, calabacitas, algunas especies de *Drosophila*, termitas y murciélagos. Por otro lado, hay especies con una estructuración genética moderada o alta en el ámbito nacional como *Lophodermium nitens*, especies de *Picea*, *Abies*, *Pinus*, encinos, algunas especies de epífitas, plantas de zonas áridas y de cícadas. También muestran alta diferenciación la chí y los frijoles que son autógamos, *Taenia*, especies de mariposas y de áfidos. Mención especial merece la diferenciación encontrada en especies de vertebrados, muchas de las cuales muestran estructura a nivel global, como varias especies de tortugas, especies de importancia comercial, el manatí, dos especies de ballenas y un delfín. Gran parte de esta estructura tiene consecuencias filogeográficas y evolutivas como en los delfines costeros y pelágicos, la ballena gris, la filopatría mostrada por las especies de tortugas y algunas especies de coníferas; pero también hay consecuencias para el uso de estos recursos como en el loro amarillo, especies de importancia pesquera (en las que se han podido definir unidades de pesca), el quetzal, el algodón, las orquídeas. También la estructuración profunda en algunos casos sugiere la existencia o no de especies crípticas como *Histoplasma capsulatum*, *Chelonia mydas* y *C. agassizii* y especies de los géneros *Rhizobium* y *Triatoma*.

En algunos casos, como el del maíz o la vaquita marina, se han explorado marcadores moleculares asociados a la domesticación y a la probabilidad de extinción, respectivamente. El impacto de los cambios climáticos en la estructura filogeográfica ha sido demostrado en coleópteros, pinos, abetos, encinos y ballenas.

15.1 INTRODUCCIÓN

La variabilidad genética o diversidad genética en sentido amplio es el componente más básico de la biodiversidad y se define como las variaciones heredables que ocurren en cada organismo, entre los individuos de una población y entre las poblaciones dentro de una especie. El resto de la biodiversidad se deriva de los procesos evolutivos que operan sobre esas variaciones. De ahí que su conocimiento y comprensión sea de vital importancia tanto para la conservación y el avance de la genética evolutiva, como para la salud pública, la sustentabilidad y la productividad agrícolas, pecuarias, pesqueras y forestales, la domesticación y la biomedicina. Específicamente, este conocimiento puede ser utilizado en varias vertientes: *a*] evaluar la

capacidad de respuesta de las poblaciones y especies ante los cambios ambientales naturales o provocados por las actividades humanas conscientes o inconscientes; *b*] evaluar los riesgos de la pérdida de especies, poblaciones y recursos genéticos que disminuyen nuestra capacidad de sobrevivencia como sociedad y como especie; *c*] conocer la riqueza genética de la nación y su distribución geográfica; *d*] planear las estrategias de aprovechamiento y conservación de poblaciones, especies y recursos genéticos; *e*] entender la forma, la velocidad y las causas de la pérdida de la diversidad genética; *f*] evaluar los riesgos de introducción de enfermedades, plagas, especies invasoras, variedades mejoradas y modificadas genéticamente sobre las poblaciones, especies nativas y recursos genéticos de plantas animales y humanos.

Para atender una demanda de información básica, en este capítulo se brinda un panorama general del estado de la diversidad genética de México con base en los estudios que a la fecha se han realizado sobre genética de poblaciones en especies mexicanas. Una versión más extensa de cada estudio y con todas las referencias se encuentra disponible en la versión en línea de este documento. La presente descripción es mucho menos vasta que la que ya se tiene para la diversidad de especies y ecosistemas, dado que la investigación en este ámbito es muy reciente (véase Piñero *et al.*, capítulo 14 de este volumen) y requiere más tecnología para efectuarse.

Dada la naturaleza de la diversidad genética, el manejo de la información también difiere y por ello se presentan los índices de diversidad o de estructura y los marcadores moleculares utilizados. En este capítulo tal índole de datos se encuentra comprendida en tablas, mientras que el texto contiene prácticamente las consecuencias y conclusiones. En el capítulo 14 se describen los estimadores de la variación y estructura genética así como los diferentes enfoques de la teoría de coalescencia y de la filogeografía, de tal suerte que los conceptos básicos pueden revisarse allí.

Asimismo es importante recalcar que México es uno de los países que cuenta con una comunidad científica dedicada a este aspecto de la biodiversidad, grupo que además tiene lazos de colaboración con el extranjero. Hasta ahora se han estudiado alrededor de 200 especies, entre las que se incluyen desde microorganismos de utilidad y patógenos hasta árboles y mamíferos marinos (cuadro 15.1). Aunque en comparación con la gran riqueza de especies mexicanas esta cifra es minúscula, representa un avance importante que constantemente produce nueva información. Dado lo anterior, además de la presente recopilación es necesario considerar la elaboración de una base de datos de información molecular de especies mexicanas que pueda actualizarse.

A manera de resumen, los resultados de la presente recopilación indican que muchas de las especies mexicanas tienen una alta diversidad genética o cuando menos equiparable a la de otras partes del mundo. Por ejemplo, algunos grupos, cuyos centros de diversificación y de domesticación están en nuestro país, son especialmente diversos. Sin embargo, no es posible hacer una generalización al respecto ya que, como se corroborará a continuación, los parámetros de genética de poblaciones dependen de la biología, la historia evolutiva y la práctica de manejo del organismo. Sin embargo, sin duda alguna los estudios de diversidad genética en especies mexica-

Cuadro 15.1 Especies mexicanas con estudios sobre diversidad genética revisadas en este capítulo

Especies	
MICROORGANISMOS (11 DE ?)	
bacterias fijadoras de nitrógeno	1
rizobios	8
bacterias patógenas	1
protozoarios	1
HONGOS (2 DE 6 000)	
hongos	2
PLANTAS (97 DE 23 522)	
pináceas	26
encinos	9
epífitas	4
vainilla	1
burseras	2
cactáceas	15
agaves	20
cícadas	7
chía	1
frijoles	2
maíz	1
chiles	3
calabacitas	3
jocote	1
aguacate	1
algodón	1
ANIMALES	
<i>Taenia</i>	1
insectos (27 de 73 307)	27
tortugas marinas	9
camarones	3
peces marinos	16
mamíferos (36 de 535)	
pinnípedos	9
manatíes	1
cetáceos	4
roedores	13
murciélagos	9
aves (5 de 1 106)	5

Nota: entre paréntesis se indica el número de especies estudiadas genéticamente y el número de especies conocidas en México. No existe estimado del total de microorganismos en México.

nas brindan datos importantes para su conservación y para el estudio de la evolución.

15.2 BACTERIAS

Cuando se habla de la biodiversidad de México generalmente no se toma en cuenta a los microorganismos. Los estudios en bacterias a la fecha se han centrado, por un lado, en las fijadoras de nitrógeno (endófitas y rizobios), dada su importancia comercial, ya que la fijación de nitrógeno podría sustituir los fertilizantes químicos nitrogenados, y por otro en *E. coli* por su relevancia médica y por su utilidad para evaluar las fuerzas evolutivas en microorganismos con historias de vida muy diferentes.

15.2.1 Eubacterias fijadoras de nitrógeno

Se ha analizado la variación y diversidad genética de las eubacterias endófitas fijadoras de nitrógeno de las especies *Gluconacetobacter diazotrophicus*, *Azospirillum brasilense*, *Klebsiella pneumoniae*, *Burkholderia unamae*, *B. tropica* y *B. vietnamiensis* asociadas a plantas de interés agrícola. La mejor estudiada es *G. diazotrophicus*; la investigación en esta especie se realizó en diferentes variedades de caña de azúcar, café y piña de regiones productoras de Guerrero, Morelos, Puebla, Sinaloa y Ve-

racruz y se evaluaron los tipos electroforéticos (ET) que son definidos por una combinación distintiva de alelos para loci enzimáticos. Los resultados y el origen de las cepas se encuentran en el cuadro 15.2 (Fuentes-Ramírez *et al.* 1993; Caballero-Mellado *et al.* 1995; Jiménez-Salgado *et al.* 1997; Tapia-Hernández *et al.* 2000).

Los niveles de variación genética entre individuos y la diversidad genética de poblaciones endófitas de *G. diazotrophicus* son de los más bajos encontrados entre todas las especies bacterianas. En 89.12% de las cepas aisladas tanto del ambiente rizosférico como del endófito de las plantas de cultivo no se encontró ninguna variación alélica, todas tenían el perfil de movilidad electroforética ET-1; en el restante 10.88% se identificaron ocho diferentes ET.

La media del nivel de diversidad genética de las poblaciones de *G. diazotrophicus* fue de $H = 0.266$; no obstante, depende considerablemente del origen de aislamiento, de la planta hospedera y su ambiente, y del nivel de fertilización nitrogenada de los cultivos. En la piña y la caña de azúcar con altos niveles de fertilización no se detectó variación ($H = 0$), únicamente el genotipo ET-1 fue identificado y además presentaba el mismo perfil de plásmidos. Se encontró algo de variación en las cepas provenientes de cultivos de caña de azúcar y café fertilizados con bajos niveles de nitrógeno o incluso sin fertilizar; la caña de azúcar tuvo dos variantes alélicas en una de las doce enzimas analizadas y en el café se identifica-

Cuadro 15.2 Diversidad genética y perfil de alelos en 12 loci de poblaciones de *G. diazotrophicus* asociadas con plantas cultivadas en México

Planta hospedera	Regiones	Número de variedades	Fertilización N, kg/ha	Número de cepas	Marcador	ET	A	Hm
Caña azúcar fertilizada	6 ^a	20	120-300	65	enzimas multilocus	1	1	0
Piña	3 ^b	3	00	50	enzimas multilocus	1	1	0
Caña azúcar no fertilizada	4 ^c	4	00-80	3, 2, 1	enzimas multilocus	1, 2, 3	1.17	0.111
Cafeto ^e	1 ^d	1	120-180	7, 4, 2, 2, 1, 2, 1	enzimas multilocus	1, 8, 9, 10, 11, 12, 14	1.83	0.286
Total				140		—	1.92	0.266

Abreviaturas: ET = tipos electroforéticos; A = media del número de alelos; Hm = heterocigosidad media.

^a Cuautla y Yautepec, Morelos; Atencingo, Puebla; Culiacán, Sinaloa.; Córdoba y Orizaba, Veracruz.

^b Cuautla, Morelos; Tecpan de Galeana, Guerrero; La Guadalupe, Veracruz.

^c Tapachula, Chiapas; Atoyac, Guerrero; Xicotepéc y Huitzilán, Puebla.

^d Isla, Veracruz.

^e Las cepas identificadas con los ET 2, 3, 9, 11 y todas las del ET-1, excepto tres cepas, fueron aisladas del ambiente endófito; los cepas de los ET 8, 10, 12, 14 y 3 cepas del ET-1 fueron aisladas de la rizosfera de plantas de café.

ron variantes en dos enzimas. La mayor variación y diversidad genética fue encontrada en las cepas aisladas del café ($H = 0.286$): se identificaron 7 ET, con sólo el ET-1 en común con las otras especies de plantas; 5 ET (8, 10, 12, 14 y 3 cepas del ET-1) fueron identificados entre cepas aisladas de la rizósfera y 50% de las enzimas multilocus analizadas presentaron dos o tres variantes alélicas.

Así, un genotipo, ET-1, predomina significativamente en número y distribución entre plantas hospederas y regiones geográficas sobre cualesquiera de los otros genotipos identificados entre las poblaciones de *G. diazotrophicus*. Se desconoce si la relación entre la diversidad genética y el uso y dosis de los fertilizantes es un efecto directo del nitrógeno sobre las poblaciones bacterianas (Muthukumarasamy *et al.* 2002) o un efecto indirecto del nitrógeno al cambiar la fisiología y el metabolismo de las plantas (Muñoz-Rojas y Caballero-Mellado 2003); se cree también que puede estar asociado con el pH ácido. La escasa variación encontrada en México contrasta con la mayor diversidad genética encontrada en las cepas de caña de azúcar en Brasil, donde la aplicación de los fertilizantes nitrogenados es mucho menor. Por otro lado, parece ser que existe una alta probabilidad de encontrar mayor diversidad genética en las poblaciones endófitas de *G. diazotrophicus* asociadas a la caña de azúcar, el café y la piña en el centro de origen de estas plantas (ninguna de las cuales corresponde a nuestro país) o, desde el punto de vista de la coevolución, en las poblaciones asociadas a la especie de planta hospedera original.

15.2.2 Rizobios

Los resultados de las bacterias endófitas contrastan con las bacterias fijadoras de nitrógeno conocidas como rizobios, que se establecen en las raíces o tallos de leguminosas en órganos llamados nódulos. La mayoría de los estudios en México se han realizado en el frijol *Phaseolus vulgaris* (cuadro 15.3) principalmente con la electroforesis de enzimas metabólicas, aunque en algunos trabajos se analizaron además cepas de otros orígenes con rp-PCR o secuencias como marcador (Piñero *et al.* 1988; Martínez-Romero *et al.* 1991; Bernal y Graham 2001; Silva *et al.* 2005). Por otro lado, la sistemática de los rizobios está en constante revisión, por lo que algunas de las cepas han sido reclasificadas.

En lo que concierne a México, en primer lugar resultó que una amplia colección de cepas catalogadas como *Rhizobium phaseoli* biovariedad *phaseoli* en realidad contenía alrededor de siete especies diferentes (Piñero *et al.*

1988). Resulta, por otro lado, que en los rizobios es común encontrar que unos cuantos genotipos ocupan la mayor parte de los nódulos, lo que se mide mediante el índice de riqueza de cepas (Núm. de genotipos/Núm. de cepas). En la mayoría de los estudios la heterocigosidad es alta, sin embargo, los índices de diferenciación genética estimados no son del todo comparables ya que fueron calculados para distintos niveles: entre plantas, entre parcelas, entre años, entre localidades o entre especies, según los objetivos particulares de cada estudio. Por otro lado, se ha encontrado que el intercambio genético es frecuente dentro de las especies pero no entre especies, aun entre poblaciones simpátricas que nodulan a las mismas plantas. También se ha encontrado que la migración es una fuerza evolutiva importante que ocurre a diversas escalas locales y globales (Vinueza y Silva 2004), lo que se ve reflejado en bajos o nulos valores de diferenciación (G_{ST}) genética.

En general puede decirse que en México la variabilidad de las bacterias que producen nódulos en las raíces de los frijoles y que fijan el nitrógeno atmosférico es de las mayores del mundo, lo cual ha permitido identificar cepas diferentes que han contribuido a desarrollar aplicaciones de tecnología agrícola.

15.2.3 *Escherichia coli*

Las colecciones de cepas en nuestro país cuentan aislados de México, la Antártida y Australia en una serie de bacterias de interés (*Rhizobium*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Arthrobacter*, *Exiguobacterium* y *Cyanobacteria*, entre otros). La diversidad genética de *Escherichia coli* se ha analizado con isoenzimas, separando las bacterias según su lugar de origen y hospedero (cuadro 15.4) y se ha estudiado la diversidad de secuencias de ADN en genes que pueden tener o no un papel en la patogénesis y genes asociados a la isla de patogenicidad (LEE) (cuadro 15.5). Estas cepas fueron colectadas en mamíferos de México y la diversidad genética es la más alta reportada para cualquier organismo en el resto del mundo ($H = 0.732$). Otro resultado importante en torno a estos estudios es que al parecer *E. coli* no es el organismo paradigmático clonal, sino que tiene un panorama mucho más complejo con más recombinación de la que se creía, lo cual resulta importante para la discusión sobre qué tan clonales o sexuales son las bacterias. Al parecer, en un hospedero se siguen los patrones de clonalidad, pero al aumentar filogenéticamente la muestra (familia, orden, clase, etc.) esta se va perdiendo (Souza *et al.* 1994).

Cuadro 15.3 Estudios sobre la diversidad genética de rizobios en México basados en electroforesis de enzimas

Clasificación	Localidad/sitio	Hospedero	Rizobios			Referencia
			H (Núm. loci)	Índice de riqueza de cepas	G _{ST}	
<i>R. etli</i> bv. <i>phaseoli</i> no simbióticos	Morelos	Suelo rizosférico de <i>Phaseolus vulgaris</i>	0.504 (9)	1	—	
	Morelos	<i>Phaseolus</i> spp.	(6-9)	—	—	
	Morelos (sitio A)	<i>P. vulgaris</i> cultivado 1987	0.50	0.45	—	
	Morelos (sitio A)	<i>P. vulgaris</i> una planta cultivada	—	0.21	—	
	Morelos (sitio A)	<i>P. vulgaris</i> cultivado 1988	0.41	0.35	0.17 (32)	
	Morelos (sitio B1)	<i>P. vulgaris</i> silvestre 1987	0.22	0.25	—	
	Morelos (sitio B1)	<i>P. vulgaris</i> una planta silvestre	—	0.50	—	
	Morelos (sitio B1)	<i>P. vulgaris</i> silvestre 1988	0.12	0.24	0.76 (42)	
	Morelos (sitio B2)	<i>P. coccineus</i> silvestre 1988	0.19	0.67	0.62 (8)	
<i>R. etli</i> bv. <i>phaseoli</i>	Morelos (sitio B3)	<i>P. coccineus</i> silvestre 1988	0.06	0.22	0.88 (6)	
	Morelos (sitio C)	<i>P. coccineus</i> silvestre 1988	0.34	0.85	0.31 (9)	
	Estado de México	<i>Lupinus montanus</i> , <i>L. campestris</i> y <i>L. exaltatus</i>	0.70 (5)	0.66	—	Barrera et al. 1997
<i>Bradyrhizobium</i> sp.	Morelos	<i>L. montanus</i> , <i>L. campestris</i> y <i>L. exaltatus</i>	0.57	0.35	—	
	Total			0.65	0.45	

Cuadro15.3 [continúa]

Clasificación	Localidad/sitio	Hospedero	H (Núm. loci)	Índice de riqueza de cepas	G _{ST}	Referencia
	Durango	<i>P. vulgaris</i>	0.105 (7)	0.11	—	Vásquez-Arroyo et al. 1998
	Morelos, tratamientos de fertilización	<i>P. vulgaris</i> varios cultivares	(9)	—	—	
	Sin fertilizar	Pinto Villa	0.59	0.50	—	
	Fertilizado		0.26	0.20	—	
	Sin fertilizar	L3111	0.59	0.30	—	
	Fertilizado		0.40	0.25	—	
<i>R. etli</i> bv. <i>phaseoli</i>	Sin fertilizar	Negro Xamapa	0.39	0.40	—	Caballero-Mellado y Martínez-Romero 1999
	Fertilizado		0.37	0.55	—	
	Sin fertilizar	N8116	0.55	0.65	—	
	Fertilizado		0.41	0.55	—	
	Sin fertilizar	Pinto Villa	0.46	0.55	—	
	Nitrato de amonio		0.34	0.40	—	
	Cloruro de amonio		0.30	0.40	—	
	Sulfato de amonio		0.27	0.40	—	
	Puebla	<i>P. vulgaris</i> y <i>P. coccineus</i>	(6)	—	—	
	Parcela A		0.52	0.49	—	
	Parcela B		0.35	0.26	—	
	Parcela C		0.47	0.34	—	
	Parcela D		0.34	0.35	—	Silva et al. 1999
	Parcela E		0.55	0.46	—	
	Parcela F		0.33	0.41	—	
	Parcelas ABC		0.52	0.29	0.062* (3) ^d	
	Parcelas DEF		0.48	0.31	0.046* (3) ^d	
	Total		0.53	0.26	0.072* (6)^d	

Cuadro 15.3 [concluye]

Clasificación	Localidad/sitio	Hospedero	H (Núm. loci)	Índice de riqueza de cepas	G _{ST}	Referencia
<i>R. gallicum</i> bv. <i>gallicum</i>	División I		0.40	0.51	—	Silva et al. 1999
<i>R. etli</i> bv. <i>phaseoli</i>	División III		0.35	0.20	—	
	Puebla	<i>P. vulgaris</i>	(6)	—	—	
<i>R. gallicum</i> bv. <i>gallicum</i>	Parcela B 3 años		0.39	0.67	0.045 (3) ^d	Silva et al. 2003
<i>R. etli</i> bv. <i>phaseoli</i>			0.35	0.29	0.073 (3) ^d	
Total			0.501	0.34	0.285* (2)^d	
<i>Sinorhizobium meliloti</i>	Guanajuato 12 poblaciones	<i>Medicago sativa</i>	0.397 (9)	0.20	0.150 (12) ^d	
	Texcoco		0.111	0.15	—	
	Cuernavaca	<i>M. lupulina</i>	0.185	0.36	—	Silva et al. 2007
	Guanajuato, Texcoco y Cuernavaca		0.397	0.18	0.000 (3) ^d	
<i>S. medicae</i>	Guanajuato, Texcoco y Cuernavaca	<i>M. sativa</i> , <i>M. lupulina</i>	0.000	0.20	—	
OTRAS BACTERIAS						
<i>Gluconacetobacter diazotrophicus</i>	Veracruz, Sinaloa y Puebla	<i>Saccharum officinarum</i> y chinche harinosa	0.000 (12)	0.04	—	Caballero-Mellado y Martínez-Romero 1999
<i>Klebsiella</i> spp.	Colima y Morelos	<i>Musa</i> spp.	(10)	0.24	—	Martínez et al. 2003

H = heterocigosidad, como índice de diversidad genética; Índice de riqueza de cepas; H = heterocigosidad/núm. cepas; G_{ST} = índice de diferenciación genética. Entre paréntesis se indica el número de poblaciones incluidas; * = valores significativamente diferentes de 0; ^d = Poblaciones en las que se determinó estadísticamente la significancia del valor de G_{ST}.

Cuadro 15.4 Diversidad genética de cepas de *E. coli* con 12 loci polimórficos de isoenzimas

Origen de la cepa	<i>n</i>	<i>He</i>	<i>G_{ST}</i> (±S.E.)	<i>p</i>
Australia	41	0.566		
México	131	0.705		
ECOR	13	0.489	0.047 (0.014)	0.00001
Carnívora	34	0.653		
Rodentia	51	0.657		
Marsupialia	28	0.603		
Primates	22	0.658		
Chiroptera	14	0.665		
Artiodactyla	11	0.511		
Perisodactyla	10	0.608		
Aves	10	0.63	0.075 (0.017)	0.00001
Omnívoro	66	0.646		
Granívoro	28	0.645		
Carnívoro	12	0.671		
Herbívoro	50	0.645		
Insectívoro	23	0.672	0.025 (0.007)	0.126
Total México	110	0.698	0.044 (0.012)	0.0052
Total Australia	41	0.566	0.01 (0.01)	1
Roedores Australia	17	0.515		
Roedores México	34	0.639	0.098 (0.03)	0.00001

n = número de muestras; *He* = heterocigosidad esperada (diversidad genética); *G_{ST}* = índice de diferenciación genética; *p* = significancia estadística con prueba de independencia de χ^2 . Datos de Souza *et al.* 1999

Los resultados anteriores de *E. coli* corresponden a su nicho comensal, es decir, cuando no afectan al hospedero y forman parte de su flora intestinal. Sin embargo, cuando esta bacteria invade regiones del cuerpo humano diferentes al colon se le considera un patógeno. Los estudios de diversidad genética (cuadro 15.5) pueden arrojar respuestas sobre el origen de tal patogenicidad así como ayudar a detectar la enfermedad a tiempo. Con este propósito, primero se describió la diversidad y la presencia o no de genes asociados a la LEE, y se encontró que en las cepas del patógeno obtenidas en humanos la isla presentaba todos los elementos para la infección, mientras que en otros animales se encontraba en fragmentos (Sandner *et al.* 2001). Asimismo se encontró una muy alta diversidad genética en los genes asociados a la LEE que son trasladados al hospedero, mientras que los que producen el sistema de secreción tipo III están bajo una fuerte selec-

ción purificadora (Castillo *et al.* 2005). Finalmente, se encontró que hay mucha más recombinación de la esperada y que la selección actúa por módulos (Castillo *et al.* 2005). Estos y otros resultados indican que se deben continuar los estudios para establecer marcadores confiables para realizar epidemiología molecular.

15.3 PROTOZOARIOS

15.3.1 *Trypanosoma cruzi*

Este protozoario es causante de la enfermedad de Chagas o tripanosomiasis americana, misma que ocurre en las zonas tropicales y subtropicales del continente americano y en islas del Caribe. Se calcula que existen entre 16 y 18 millones de personas infectadas en Latinoaméri-

Cuadro15.5 Diversidad de secuencias de ADN en genes cromosomales (genes que pueden tener o no un papel en la patogénesis y genes asociados a la isla de patogénesis LEE) en *E. coli*

Gen	ns	Tamaño	k	Sitios conservados	Sitios polimórficos	π	θ
Putp	47	696	26	629	67	0.023 (0.0002)	0.021 (0.0009)
gapA	67	663	20	508	155	0.013 (0.0006)	0.048 (0.0016)
mutS	29	453	19	341	111	0.009 (0.0003)	0.029 (0.0018)
mdh	98	825	50	576	249	0.020 (0.0005)	0.058 (0.0014)
fimA	52	555	34	422	133	0.068 (0.0004)	0.050 (0.0020)
tir	16	1704	14	910	794	0.203 (0.0054)	0.143 (0.0128)
eae	32	2811	18	1073	1138	0.186 (0.0017)	0.109 (0.0074)
espB	20	798	10	439	359	0.185 (0.0034)	0.126 (0.0096)

ns = número de secuencias analizadas; Tamaño: tamaño de la secuencia en pares de bases; k = número de secuencias diferentes; sitios conservados: número de bases que no cambian entre las secuencias analizadas; sitios polimórficos: número de sitios que son diferentes entre secuencias; π = diversidad nucleotídica entre dos secuencias al azar; θ = parámetro relativo de mutación. Fuente: Castillo *et al.* 2005.

Cuadro15.6 Variación genética en el hongo *Lophodermium nitens*

	n	s	k	h	π	θ_w	K	Ne
FVT	19	17	12	0.906	0.01444	4.864	2.772	1.92×10^6
SMO	30	16	13	0.646	0.00745	3.786	1.43	1.49×10^6
BJ	16	9	8	0.875	0.00929	2.712	1.783	1.07×10^6
Total	65	42	33	0.869	0.00769	8.221	0.012	3.24×10^6
<i>chs1</i>								
FVT	22	3	4	0.25974	0.00092	0.823	0.273	2.92×10^5
SMO	21	9	10	0.62857	0.00377	2.78	1.124	9.88×10^5
BJ	16	4	4	0.69853	0.00508	1.479	1.515	5.25×10^5
Total	60	16	15	0.69605	0.00769	3.86	2.292	1.37×10^6

n = tamaño de la muestra; s = sitios segregantes; k = número de haplotipos; h = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica; θ_w = tasa de mutación poblacional (por gen); K = promedio de diferencias pareadas por gen; Ne = tamaño efectivo de la población; FVT = Faja Volcánica Transmexicana; SMO = Sierra Madre Oriental; BJ = Bloque Jalisco.

*Ne calculado con una tasa de mutación de 6.6×10^{-9} para Act y 4.72×10^{-9} para *chs1*. Fuente: Salas y Piñero (datos no publicados).

ca (WHO 1991), y en México se estima podrían existir 540 000 individuos seropositivos y 10 854 casos nuevos al año (Schofield y Dujardin 1997) distribuidos principalmente en Veracruz, Chiapas, Jalisco y Morelos (Velasco *et al.* 1992; Trujillo-Contreras *et al.* 1993; Rangel-Flores *et al.* 2001). El parásito se trasmite a los humanos por contaminación con las heces del insecto vector hematófago que generalmente es del género *Triatoma* (véase más adelante para información genética sobre dicho insecto).

Un aspecto importante de *T. cruzi* es su modo de reproducción, mismo que ha sido estudiado con diferentes marcadores que en los ámbitos mundial y nacional arrojaron la misma conclusión: su reproducción es primordialmente por clonación (Tibayrenc y Ayala 1988; Tibayrenc *et al.* 1991), ya que presenta desequilibrio de ligamiento y sus genotipos más frecuentes tienen una distribución geográfica extensa. Ejemplo de esto último es que en 54 regiones de nuestro país se encontró que los aislados de la proteína S4 ribosomal eran altamente homogéneos: 75% mostró un genotipo homocigoto, 37% uno heterocigoto y solo 3% uno diferente (Hernández *et al.* 2001).

Se han reportado tres patrones de isoenzimas, llamados zimodemas (Z1, Z2 y Z3); el Z1 se asocia con el ciclo selvático (vector reservorio) y el Z2 con el doméstico (vector humano) (Miles *et al.* 1981). Posteriormente con análisis del gen del mini exón y con RAPD se agruparon dichos zimodemas en dos grandes grupos genéticos: *T. cruzi* I y *T. cruzi* II (Tibayrenc 1995, 1996; Souto *et al.* 1996). Existe heterogeneidad en los aislados mexicanos utilizando RFLP (Zavala-Castro *et al.* 1992). Los aislados isoenzimáticos de México se relacionan con el Z1 de Brasil, es decir, con el grupo genético I (López-Olmos *et al.* 1998). Dichos aislados están estrechamente relacionados entre sí y son poco variables (homologías de bandas en RAPD de 86 a 99%); además el promedio de las distancias genéticas (Jaccard) calculadas entre pares de aislados (0.08 ± 0.04) indica un polimorfismo reducido (Bosseno *et al.* 2002).

La investigación de la diversidad genética de este parásito es relevante ya que influye en varios factores epidemiológicos (poder de infección, capacidad patogénica, diversidad antigénica) y por ende en la respuesta inmune. Se ha observado que las cepas mexicanas del genotipo I tienen diferentes grados de virulencia y además la respuesta inmune a antígenos es también distinta dependiendo de si se trata de pacientes sudamericanos o mexicanos (Espinoza *et al.* 1998; Sánchez *et al.* 2001).

15.4 HONGOS

Los hongos son un grupo complejo y difícil de estudiar ya que tienen historias de vida complicadas, no es sencillo delimitar individuos, sus poblaciones se forman mediante reproducción sexual, asexual y por fusión (anastomosis) y adicionalmente su propagación va de unos cuantos milímetros a cientos de kilómetros. Dichos problemas se suman a las lagunas de conocimiento que aún tenemos en muchos aspectos de este grupo. La mayoría de los estudios sobre hongos en el mundo se han centrado en patógenos de plantas o humanos (Milgroom 1996). En México se sigue esta tendencia; se tienen estudios para una sola especie de hongo no patógeno: *Lophodermium nitens*, mientras que se han estudiado cuatro géneros que incluyen especies de importancia médica: *Candida* sp., *Sporothrix schenckii*, *Aspergillus fumigatus* e *Histoplasma capsulatum*.

15.4.1 Hongos no patógenos: *Lophodermium nitens*

L. nitens (Eukaryota: Fungi: Ascomycota: Pezizomycotina: Leotiomycetes: Rhytismatales: Rhytismataceae) es un hongo no patógeno endófito obligado de pinos blandos de climas templados (Minter 1981). En nuestro país crece dentro de acículas de más de un año de *Pinus strobiformis*, *P. ayacahuite* y *P. chiapensis*. No tiene importancia económica, pero su estudio puede arrojar resultados interesantes en el campo de la evolución.

La investigación en este organismo se ha hecho con muestras de acículas senescentes de *P. strobiformis* provenientes de Coahuila, Nuevo León y Jalisco. Los marcadores utilizados son secuencias de ADN de dos genes nucleares, el de la quitina-sintasa (*chs1*) y el de la actina (*act*). Esta información, junto con los resultados del análisis de diversidad genética, se encuentra en el cuadro 15.6.

Los estimados de tetha (θ_w , véase cuadro 15.6) son altos cuando se los compara con los obtenidos para otros hongos. Por otro lado, en *chs1* se encontraron 15 haplotipos diferentes y en *act* 30. De los 15 haplotipos de *chs1*, 66% son de una sola aparición; un haplotipo está presente en 52% de la muestra total, y es además el haplotipo más frecuente en las poblaciones de Coahuila (66%), Nuevo León (49%) y Morelos (85%); sin embargo, está ausente de la población de Jalisco. En el caso de *act*, 73% de los haplotipos son de copia única; de igual modo uno existe en todas las poblaciones salvo en Jalisco. Este hecho se comprueba con los valores de F_{ST} (0.23 y 0.69; *act* y

chs1, respectivamente) que sugieren que hay diferenciación entre las poblaciones muestreadas. Con ambos marcadores, la población de Jalisco es la más diferenciada respecto al resto (Salas y Piñero, datos no publicados).

El exceso de haplotipos de baja frecuencia es evidencia de crecimiento poblacional; sin embargo, Jalisco no lo ha hecho de igual manera que el resto de las poblaciones. Se estimó que dicha población divergió del resto hace alrededor de 521 000 años, mientras que Morelos y algunas poblaciones de Coahuila y Nuevo León lo hicieron hace 440 000. El flujo de individuos se ha mantenido de Coahuila y Nuevo León hacia Morelos. Todo lo anterior apunta hacia una división este-oeste en el centro del país, junto con una relación espacio-temporal más cercana de la Faja Volcánica Transmexicana con la Sierra Madre Oriental.

15.4.2 Hongos patógenos: *Histoplasma capsulatum*

En lo que concierne a los hongos patógenos, de las especies de importancia médica estudiadas en México, solo la investigación en *H. capsulatum* tiene continuidad y suficiente información. Se trata de un ascomiceto de la familia Onygenaceae cuyo anamorfo lleva el nombre antes mencionado y cuyo telomorfo se conoce como *Ajellomyces capsulatus*. *H. capsulatum* es el agente etiológico de la histoplasmosis, una de las micosis más trascendentales de América. La forma filamentosa multicelular (micelial) es saprobia y no resulta patógena, mientras que la forma de levadura es un parásito facultativo de mamíferos (Kwon-Chung 1972a,b; McGinnis y Katz 1979). Esta micosis puede afectar a seres humanos, sobre todo a personas con sida. Los análisis en *H. capsulatum* abarcan su polimorfismo cromosómico, diversidad genética, filogenia y filogeografía, y constituyen información importante desde el punto de vista médico.

Las cepas Downs y G-217B de Estados Unidos y la G-186 de Panamá son las más utilizadas como referencia de estos hongos. El análisis del polimorfismo cromosómico en dichas cepas arrojó resultados que fluctuaron entre ploidías haploide, diploidía parcial o aneuploidía, junto con el hallazgo de minicromosomas (Steele *et al.* 1989; Carr y Shearer 1998). Posteriormente, Canteros *et al.* (2005) trabajaron con aislados clínicos procedentes de Argentina, Guatemala y México, y obtuvieron entre cinco y siete bandas cromosómicas. México sobresale, ya que en tres casos se encontraron los cromosomas de mayor tamaño (de 11.1 y 11.2 Mdp). En otro aislado mexicano se detectaron minicromosomas (Canteros *et al.* 2005),

hecho importante médicamente hablando, ya que en otros hongos se han asociado con cepas virulentas (Han *et al.* 2001; Hatta *et al.* 2002). Con CHEF recientemente se encontró un polimorfismo cromosómico mayor, tanto en los tamaños de las bandas como en los números; la mayoría de los aislados de México presentaron cinco o seis bandas (Canteros 2005). En este mismo estudio se formaron 10 EK en el dendograma generado (coeficiente de Dice y UPGMA tolerancia de 3%).

Salas-Ríos *et al.* (1998) mediante RFLP encontraron 10 patrones polimórficos al comparar pacientes infectados con sida y el hongo y las cepas de referencia antes mencionadas. Los autores definen por primera vez la presencia de un patrón similar al de la cepa Downs en casos clínicos mexicanos. De manera similar, Reyes-Montes *et al.* (1998) encontraron con marcadores proteicos (SDS-PAGE y Western Blot) y de ADN (RAPD-PCR) que aislados del hongo de pacientes mexicanos con sida tenían similitudes con las cepas de EUA a pesar de nunca haber estado en el país. Posteriormente Reyes-Montes *et al.* (1999) estudiaron aislados de pacientes con sida y de pacientes sin el VIH y propusieron la existencia de una relación entre la condición de infección con el virus y la caracterización molecular del hongo.

Para el estudio del polimorfismo del ADN genómico el uso de RAPD resultó muy útil (Sahaza-Cardona *et al.* 2003; Sahaza-Cardona 2004), en 37 aislados de Colombia, México, Argentina, Guatemala y en las cepas de referencia se encontraron tres grupos con un coeficiente cofenético de correlación bastante alto ($r = 0.94$ y $P = 0.001$). La posible relación entre la resistencia del huésped y su procedencia geográfica con un genotipo particular de *H. capsulatum* fue investigada con el polimorfismo genético revelado por RAPD de aislados de Argentina, México, Guatemala y las cepas de referencia; mediante los análisis de correlación múltiple se demostraron relaciones significativas entre el genotipo y el origen y con el genotipo y la condición inmunológica del paciente (Canteros 2005).

En el estudio de Taylor *et al.* (2005) los valores de diversidad nucleotídica (π) y los análisis de NJ y MP revelaron una población muy homogénea del hongo en murciélagos residentes (*Artibeus hirsutus*) y migratorios de corta distancia (*Leptonycteris nivalis* y *L. curasoae*) del centro del país, lo que contrasta con la mayor diversidad nucleotídica (π de 0.01 a 0.3) encontrada en aislados del murciélago migratorio a larga distancia *Tadarida brasiliensis* (véase más adelante el apartado de murciélagos para mayor información sobre esta especie).

La filogenia de *H. capsulatum* y sus variedades se ha realizado mediante la detección de secuencias parciales del ADN de cuatro genes (*arf*, *H-anti*, *ole* y *tub1*). Inicialmente Kasuga *et al.* (1999) agruparon las tres variedades taxonómicas y formaron seis poblaciones genéticas distintas. Las aportaciones mexicanas a la filogenia del hongo han enriquecido los datos, al incrementar el número de aislamientos de casos clínicos de Latinoamérica y de murciélagos. Los aislamientos procedentes de México mostraron un mayor polimorfismo genético, no así los de Argentina (Sahaza-Cardona *et al.* 2003; Sahaza-Cardona 2004). La gran diversidad genotípica y fenotípica apoya el concepto de que *H. capsulatum* es una especie críptica o un complejo de especies.

Filogeográficamente este hongo patógeno fue dividido en ocho clados bien definidos: Norteamérica 1, Norteamérica 2, Latinoamérica A (donde se encuentran los aislados de México), Latinoamérica B, Australia, Holanda-Indonesia, África y Eurasia. La dispersión mundial de *H. capsulatum* fue rápida, entre 3.2 y 13 millones de años y, dada la diversidad genética, se ha propuesto que dio inicio a partir del clado Latinoamérica A, durante el Plioceno y Mioceno (Kasuga *et al.* 2003).

Se considera que la dispersión de este hongo está posiblemente más asociada a mamíferos pequeños, particularmente murciélagos, que a la infección en humanos. Actualmente existe investigación en desarrollo en este ámbito.

15.5 PLANTAS

15.5.1 Pináceas

Los estudios se han centrado en el género *Pinus* seguido de *Abies* y *Picea*. El género *Pinus* es particularmente relevante ya que México cuenta con más de la mitad de las especies de *Pinus* del mundo (Price *et al.* 1998) y un alto grado de endemismos (34 especies; Perry 1991), lo que lo convierte en el segundo centro de diversidad de este género. Debido a esta condición la mayoría de los estudios se han realizado en especies endémicas, raras o en peligro de extinción.

En el cuadro 15.7 se presentan los marcadores moleculares utilizados y los datos de diversidad genética obtenidos para cada especie. De manera general, el promedio de la heterocigosidad encontrada para *Pinus* es de $H_e = 0.251$ con isoenzimas y $H_e = 0.296$ con microsatélites; para *Abies* de $H_e = 0.0975$ y para *Picea* de $H_e = 0.110$.

En cuanto a la estructura genética de *Pinus* y *Abies* se encontró que existe una diferencia marcada entre las poblaciones ($F_{ST} = 0.158$ y $R_{ST} = 0.291$ en promedio en *Pinus*, y $F_{ST} = 0.179$ en promedio en *Abies*) mientras que estos valores son ligeramente menores en *Picea* ($F_{ST} = 0.117$ en promedio).

El análisis de coalescencia en las especies de pinos sugiere que *P. nelsonii*, *P. rzedowskii*, *P. montezumae* y *P. pseudostrobus* han mantenido estable el tamaño de sus poblaciones a lo largo de su historia, a diferencia de *P. pinceana* y *P. lagunae*. Con el análisis de clados anidados y con microsatélites de cloroplastos se han determinado diferentes escenarios filogeográficos para algunos linajes: para *P. montezumae* una expansión ancestral este-oeste desde Hidalgo hacia el centro del país (Puebla, Tlaxcala y Morelos); para *P. pseudostrobus* eventos de flujo génico ancestrales en la porción oeste (Michoacán) y centro de la Faja Volcánica Transmexicana; para *P. nelsonii* un proceso de colonización ancestral a gran distancia; para *P. pinceana* un proceso de fragmentación ancestral entre sus poblaciones sureñas (Querétaro e Hidalgo) respecto a sus poblaciones centrales y norteñas (San Luis Potosí, Tamaulipas y Coahuila) que están separadas por la Cuenca del Pánuco.

En conjunto estos resultados han desempeñado un papel importante en los criterios de conservación: para las especies de distribución restringida se han hecho planteamientos *ex situ* e *in situ* que se sustentan sumando los análisis genéticos y filogenéticos a los demográficos y de distribución geográfica. Un ejemplo conciso es el de *P. rzedowskii*, en el que se sugiere conservar sus poblaciones más sureñas ya que filogenéticamente son las más divergentes y su diversidad genética es probablemente la más representativa de la especie (Delgado *et al.* 2008). Del mismo modo, estudios como los análisis de coalescencia y filogeográficos han ayudado a entender los procesos evolutivos y la diversificación de las coníferas en el mundo. Por ejemplo, se encontró que las estimaciones de tiempos de coalescencia de *P. montezumae*, *P. pseudostrobus*, *P. pinceana*, *P. nelsonii*, *Picea martinezii* y *Picea chihuahuana* concuerdan con los cambios climáticos de las glaciaciones (Millar 1993; Cuenca *et al.* 2003; Ledig *et al.* 2004).

15.5.2 Encinos

Los encinos en México tienen una gran diversidad específica. Valencia (2004) estima en 161 especies el número total (107 endémicas de México), 71 de ellas de la sección *Lobatae* (encinos rojos, de las cuales 61 son endémicas),

Cuadro 15.7 Cálculos de la variación genética obtenidos en especies mexicanas de *Pinus*, *Abies* y *Picea*

Taxón	D	NP	Marcador	L	A	He	R _{ST} /F _{ST}	θ/Ne	Nm	Referencia
GÉNERO PINUS										
<i>P. montezumae</i>	A	5	SSRcp	6	14.4	0.409	0.258	17	1.45	Delgado <i>et al.</i> 2007
<i>P. pseudostrobus</i>	A	3	SSRcp	6	14.3	0.416	0.166	36	2.51	Delgado <i>et al.</i> 2007
<i>P. nelsonii</i>	R	9	SSRcp	4	—	0.264	0.047	2.1	10.14	Cuenca <i>et al.</i> 2003
<i>P. pinceana</i>	R	6	SSRcp	4	—	0.521	0.930	3.7	0.04	Escalante 2001
<i>P. rzedowskii</i>	R	4	SSRcp	3	2.3	0.166	0.054	—	8.8	Delgado <i>et al.</i> 1999
<i>P. maximartinezii</i>	R	1	SSRcp	3	1.0	0	—	—	—	Delgado 2002
<i>P. engelmanni</i>	A	23	Isoenzimas	26	1.4	0.100	0.13	—	1.65	Bermejo 1993
<i>P. ayacahuite</i> var. <i>strobiformis</i>	A	—	Isoenzimas	23	—	0.154	0.08	—	2.87	Matheson <i>et al.</i> 1989
<i>P. ayacahuite</i>	A	14	Isoenzimas	23	—	0.154	0.22	—	0.88	Matheson <i>et al.</i> 1989
<i>P. oocarpa</i>	A	2	Isoenzimas	16	2.2	0.270	—	—	—	Matheson <i>et al.</i> 1989
<i>P. lagunae</i>	R	4	Isoenzimas	15	2.5	0.386	0.188	—	1.11	Molina-Freaner <i>et al.</i> 2001
<i>P. muricata</i>	R	3	Isoenzimas	19	2.1	0.346	0.161	—	0.564	Molina-Freaner <i>et al.</i> 2001
<i>P. radiata</i>	R	2	Isoenzimas			0.091	—	—	—	
<i>P. rzedowskii</i>	R	9	Isoenzimas	14	1.8	0.220	0.175	9	1.5	Delgado <i>et al.</i> 1999
<i>P. pinceana</i>	R	5	Isoenzimas	13	2.3	0.374	0.247	—	0.77	Molina-Freaner <i>et al.</i> 2001
<i>P. pinceana</i>	R	7	Isoenzimas	27	1.8	0.174	0.152	—	1.39	Ledig <i>et al.</i> 2001
<i>P. maximartinezii</i>	R	1	Isoenzimas	27	1.7	0.137	—	—	—	Delgado, 2002
<i>P. culminicola</i>	R	4	Isoenzimas	26	—	0.389	0.075	—	3.1	Martínez 2001
<i>P. greggii</i>	R	8	Isoenzimas	12	—	0.469	0.156	—	1.4	Martínez 2001
Promedio con SSRcp	—	4.6	—	4.3	8	0.296	0.291	14.7	4.6	—
Promedio con isoenzimas	—	6.9	—	20.1		0.251	0.158	9	1.5	—
GÉNERO ABIES										
<i>A. religiosa</i>	A	11	Isoenzimas	10	1.5	0.108	0.25	—	0.75	Aguirre-Planter <i>et al.</i> 2000
<i>A. guatemalensis</i>	A	10	Isoenzimas	10	1.4	0.069	0.122	—	1.8	Aguirre-Planter <i>et al.</i> 2000
<i>A. hickeli</i>	R	6	Isoenzimas	10	1.5	0.1	0.073	—	3.2	Aguirre-Planter <i>et al.</i> 2000
<i>A. flinckii</i>	R	6	Isoenzimas	10	1.6	0.113	0.271	—	0.67	Aguirre-Planter <i>et al.</i> 2000
Promedio	—	8.25	—	10	1.5	0.0975	0.179	—	1.605	—
GÉNERO PICEA										
<i>P. chihuahuana</i>	R	10	Isoenzimas	24	—	0.093	0.248	—	0.76	Ledig <i>et al.</i> 1997
<i>P. martinzii</i>	R	2	Isoenzimas	22	—	0.111	0.024	—	10.16	Ledig <i>et al.</i> 2004
<i>P. mexicana</i>	R	3	Isoenzimas	18	—	0.125	0.079	—	3	Ledig <i>et al.</i> 2002
Promedio		5	—	21.3	—	0.110	0.117	—	4.64	—

D = distribución geográfica restringida (R) y amplia (A); NP = número de poblaciones; L = número de loci; A = número promedio de alelos por locus; He = promedio de diversidad genética (heterocigosidad esperada); estructura genética: R_{ST} para microsatélites, F_{ST} para isoenzimas; tamaño efectivo con base en el modelo IAM (microsatélites θ; isoenzimas Ne); Nm = flujo genético.

86 en la sección *Quercus* (encinos blancos, con 47 endemismos) y cuatro en la sección *Protobalanus* (encinos intermedios, una endémica). Su importancia como fuente de leña y de madera para muebles los hacen uno de los recursos forestales más importantes de México, y su gran diversidad ha generado interés en buscar los mecanismos evolutivos que la han propiciado. Particularmente, y desde que surgió el concepto de especie biológica en los años cincuenta y sesenta del siglo xx, los encinos se han utilizado como un grupo poco ortodoxo, en el que ha sido demostrada una gran cantidad de hibridización entre especies taxonómicas y, más aún, la generación de especies mediante dicha hibridización.

Algunas especies de *Quercus* muestran reproducción clonal y sexual, ciclo de vida que tiene consecuencias para los programas de conservación. Tal es el caso de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en la Sierra Fría del estado de Aguascalientes (Alfonso-Corrado *et al.* 2004): en un estudio microecológico usando RAPD se pudieron mapear los genotipos de los *ramets* y los *genets* y se encontraron valores significativos de autocorrelación espacial para los *ramets* a distancias pequeñas; sin embargo, la distribución fue aleatoria tanto para *ramets* a distancias mayores de 10 m y para los *genets*. Asimismo, los valores de diversidad genética fueron grandes ($He = 0.33$ y 0.35 para *Q. eduardii* y *Q. potosina*, respectivamente) y la diferenciación fue pequeña ($\Phi_{ST} = 0.19$ y 0.13 , respectivamente).

Por otro lado, los estudios acerca de genética de poblaciones y de filogeografía de encinos han confirmado estos patrones de promiscuidad entre especies. Además, los patrones de variación genética generados se han podido comparar con estudios similares en Europa. En particular, González-Rodríguez *et al.* (2004), mediante el uso de RFLP, encontraron en *Quercus affinis* y *Q. laurinae*, dos especies que hibridizan, mayores valores de variación genética en el cloroplasto, pero una menor diferenciación genética ($G_{ST} = 0.499$) dentro de cada una de las especies cuando se comparan con otras especies de *Quercus* estudiadas en Europa. Asimismo se encontró evidencia de un patrón filogeográfico usando el estimador N_{ST} (0.566) que mostró ser significativamente mayor que G_{ST} . Aun así este patrón mostró un mosaico en la variación entre las poblaciones, probablemente como consecuencia tanto de la deriva génica como del efecto fundador. También es significativo mencionar que la identidad de los haplotipos fue independiente de las especies consideradas. Es decir, los polimorfismos fueron generalmente compartidos entre las especies aunque en los datos se nota una pequeña diferenciación entre los distintos linajes.

En un estudio más de corte sistemático y filogeográfico, en el que incluso se había descrito una especie (*Quercus dysophylla*) como producto de la hibridización entre dos especies de *Quercus* de la Sierra Madre Oriental (*Q. crassipes*) y de la Sierra Madre Occidental (*Q. crassifolia*), Tovar-Sánchez y Oyama (2004) mostraron que esa hibridización, tanto en el nivel morfológico (17 caracteres) como en el molecular (RAPD), ocurre en un gradiente dentro de la Faja Volcánica Transmexicana. Lo anterior sucede aun cuando la variación genética no se asoció a un modelo de aislamiento por distancia dentro de las poblaciones de cada una de las especies y mostró además un patrón en mosaico.

15.5.3 Epífitas

Aun cuando 10% de la flora mundial es epífita los estudios sobre genética de poblaciones y filogeografía de estas especies son muy escasos. En general muchas de estas plantas tienen propagación vegetativa y, sin embargo, la especificidad del hospedero puede determinar una estructura genética fragmentada.

En este grupo se han estudiado varios géneros como *Aechmea* (Izquierdo 1995) y *Tillandsia achyrostachys* (González-Astorga *et al.* 2004) y, dentro de las orquídeas, *Myrmecophila christinae* var. *christinae* (Vargas *et al.* 2006) y *Laelia speciosa* (Ávila-Díaz y Oyama 2007). Todos estos trabajos se desarrollaron con marcadores enzimáticos.

Una de las conclusiones más importantes es que se encontró una variación genética alta incluso en ciertas especies conocidas en una sola localidad, como *Aechmea tuitensis*. Asimismo, se encontraron valores significativos de consanguinidad, desde moderados en *Laelia speciosa* (0.216) hasta altos en *Tillandsia achyrostachys* (0.43) y *Myrmecophila christinae* var. *christinae* (0.89-0.96, dependiendo de si el estimado se hizo en juveniles o adultos). Por último, se encontraron niveles de diferenciación genética que van de bajos en *Laelia speciosa* (0.04) a altos en *Myrmecophila christinae* var. *christinae* (0.306-0.383) y *Tillandsia achyrostachys* (0.39).

Los resultados anteriores muestran que en el caso de las epífitas los programas de conservación deben incluir aspectos que atiendan el grado de fragmentación genética y de consanguinidad.

Vainilla

El género de la vainilla es, entre las orquídeas, el único que no tiene un uso hortícola pero que se utiliza en todo

el mundo por su alto valor comercial. Este género de alrededor de 100 especies incluye 15 con un fruto aromático. La más utilizada es la especie *Vanilla planifolia* de Mesoamérica, pero hay otras dos especies también cotizadas y usadas en otras partes del mundo. Tal es el caso de *V. tahitensis* de Tahití y otra especie mesoamericana, *V. pompona*. La taxonomía del género necesita ser revisada (Bory *et al.* 2008), ya que además de haber un importante número de sinonimias, los procesos de poliploidización y de hibridación interespecífica pueden haber desempeñado un importante papel en la especiación.

Hay varios estudios acerca de la variación genética dentro de la especie mesoamericana que es más comercializada, *V. planifolia*. El más completo y reciente es el de Schlüter *et al.* (2007), quienes usando RAPD encontraron tres grupos de poblaciones que podían distinguirse entre sí por su distancia genética. Estos son el grupo de Costa Rica, un grupo mexicano de plantas cultivadas al norte de la Faja Volcánica Transmexicana y otro grupo mexicano de Oaxaca, Chiapas y Quintana Roo que son plantas silvestres o cultivadas recientemente. Los análisis de la variación genética usando el índice de Shannon mostraron los valores más altos en las poblaciones del sur de México. Otro resultado no encontró correlación entre las variedades definidas y su cercanía genética.

15.5.4 Plantas de las zonas áridas, cactáceas y agaves

Alrededor de un tercio de la vegetación del territorio nacional corresponde a las zonas áridas, que de manera general pueden dividirse en el Desierto Sonorense, el Desierto Chihuahuense y el desierto del Valle de Tehuacán. Estos ecosistemas albergan buena parte de los endemismos que elevan la biodiversidad de México, por lo que el análisis de la diversidad genética de sus principales especies es particularmente importante.

Todos los estudios se han realizado en angiospermas con alguna importancia biológica o económica. Muchos se han centrado en las cactáceas columnares, ya que México cuenta con 75 de las 170 especies conocidas, y de las cuales 12 se encuentran bajo cultivo en huertas campesinas y 20 bajo manejo silvícola. Otro porcentaje importante se ha realizado en *Agave*, ya que nuestro país cuenta con 125 de las 166 especies del mundo; a esta cifra pueden sumarse las especies de los géneros *Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes* para formar el mismo grupo monofilético *Agave sensu lato*, cuyas especies prácticamente se restringen a México. Además de la clara impor-

tancia económica, los agaves tienen también gran relevancia ecológica como especie clave y dominante.

En el cuadro 15.8 se encuentran los marcadores moleculares utilizados y los datos de diversidad genética obtenidos para especies en estado silvestre de zonas áridas, según el desierto al que pertenecen; en el cuadro 15.9 se presentan los valores encontrados en poblaciones silvestres, cultivadas y manejadas de cactáceas columnares; y el cuadro 15.10 corresponde, en particular, al género *Agave*.

Tanto los niveles de variación genética como los de diferenciación (F_{ST}) detectados para las poblaciones silvestres de cactáceas y otras plantas de zonas áridas están dentro del rango que se ha encontrado para plantas en general (Hamrick y Godt 1990) y RAPD (Nybom y Bartish 2000). Los valores de endogamia son similares o llegan a ser ligeramente superiores a los valores detectados para otras regiones. En el caso particular de *Stenocereus eruca* la diversidad genética de las poblaciones silvestres es relativamente baja ($H_o = 0.040$, $H_e = 0.154$, cuadro 15.8), lo cual posiblemente se debe a su estrecho rango de distribución en la Península de Baja California. En *Agave* se han encontrado niveles contrastantes de diferenciación genética que probablemente se deban al origen reciente de la mayor parte de las poblaciones (véase cuadro 15.10).

Se ha observado que algunos parámetros de variación genética disminuyen con la latitud. Este patrón se ha detectado en la Península de Baja California en *Lophocereus schottii* y *Stenocereus gummosus*; en la costa del Pacífico en *Kallstroemia grandiflora* y en el Altiplano central en *Agave lechuguilla*. Estos resultados sugieren que las oscilaciones climáticas del cuaternario pudieron influir en la estructura genética de ciertas especies vegetales de las zonas áridas de México, de tal forma que las poblaciones del sur de la distribución de cada especie son las que contienen la mayor diversidad genética. Por lo tanto, los esfuerzos de conservación deberían enfocarse en dichas poblaciones.

Por otro lado, especies que son polinizadas por murciélagos, como *Carnegiea gigantea*, tienen una menor diferenciación genética que las que dependen de insectos, como *Lophocereus schottii*, cuyo polinizador es una palomilla nocturna ($F_{ST} = 0.075$ y 0.43 , respectivamente, cuadro 15.8). Otros estudios con polinización muestran que todas las especies de *Agave* producen sustancialmente menos semillas, e incluso ninguna, cuando son autofertilizadas. Con base en esto se ha podido calcular con isoenzimas que la F_{IS} en ausencia de selección se debe totalmente a los procesos de endogamia.

Cuadro 15.8 Diversidad genética en plantas de las zonas áridas de México

Desierto	Especie	Marcador	NP	P	A	Ho	He	F _{IS}	F _{ST}	Referencia
Sonorenses	<i>Carnegiea gigantea</i>	Isoenzimas	16	93.3	2.79	0.110	0.129	0.057	0.075	Hamrick et al. 2002
Sonorenses	<i>Lophocereus schottii</i>	Isoenzimas	21	90.3	3.00	0.142	0.214	0.014	0.431	Nason et al. 2002
Sonorenses	<i>Pachycereus pringlei</i>	Isoenzimas	19	91.7	3.14	—	0.212	—	0.076	Hamrick et al. 2002
Sonorenses	<i>Stenocereus thurberi</i>	Isoenzimas	20	62.4	2.36	0.157	0.169	0.036	0.128	Hamrick et al. 2002
Sonorenses	<i>Stenocereus gummosus</i>	Isoenzimas	12	81.8	2.20	0.103	0.290	0.608	0.102	Clark-Tapia y Molina-Freaner 2003
Sonorenses	<i>Stenocereus eruca</i>	Isoenzimas	8	46.2	1.48	0.040	0.154	0.739	0.069	Clark-Tapia 2000
Sonorenses	<i>Stenocereus eruca</i>	RAPD	4	70.6	—	—	0.277	—	0.337	Clark-Tapia et al. 2005
Sonorenses	<i>Bursera microphylla</i>	Isoenzimas	14	51.8	1.82	0.112	0.183	0.387	0.178	Hernández 1999
Sonorenses	<i>Bursera hindsiana</i>	Isoenzimas	9	90.9	2.35	0.262	0.297	0.109	0.162	Vargas 2000
Sonorenses	<i>Olneya tesota</i>	Isoenzimas	14	71.4	—	0.105	0.250	0.570	0.480	A. Domínguez y L. Hernández np
Sonorenses	<i>Kallstroemia grandiflora</i>	Isoenzimas	15	71.4	1.92	0.201	0.267	0.242	0.420	Cuevas 2005
Sonorenses	<i>Agave cerulata</i>	RAPD	5	89.8	—	—	0.237	—	0.098	Navarro-Quesada et al. 2003
Sonorenses	<i>Agave deserti</i>	RAPD	6	78.1	—	—	0.186	—	0.135	Navarro-Quesada et al. 2003
Sonorenses	<i>Agave subsimplex</i>	RAPD	3	75.6	—	—	0.144	—	0.084	Navarro-Quesada et al. 2003
Chihuahueses	<i>Agave victoriae-regina</i>	Isoenzimas	10	83.0	2.20	—	0.335	0.055	0.236	Martínez-Palacios et al. 1999
Chihuahueses	<i>Agave lechuguilla</i>	Isoenzimas	11	96.0	2.28	0.351	0.394	0.105	0.083	Silva-Montellano y Eguarte 2003
Chihuahueses	<i>Larrea tridentata</i>	Isoenzimas	17	95.0	3.89	0.322	0.362	0.124	0.116	Duran et al. 2005
Tehuacán	<i>Escontria chiotilla</i>	Isoenzimas	3	35.9	1.50	0.079	0.134	—	0.075	Tinoco et al. 2005
Tehuacán	<i>Polaskia chichipe</i>	Microsatélites	3	—	5.93	0.631	0.683	0.071	0.009	Otero-Arnaiz et al. 2005b
Tehuacán	<i>Polaskia chichipe</i>	Isoenzimas	—	93.3	3.13	0.498	0.389	—	—	Lucio 2006
Tehuacán	<i>Stenocereus stellatus</i>	Isoenzimas	19	82.9	2.35	0.208	0.265	—	—	Casas et al. 2006
Tehuacán	<i>Polaskia chende</i>	Isoenzimas	—	100	3.40	0.421	0.542	—	—	Ruiz-Durán 2006

NP = número de poblaciones; P = porcentaje de loci o bandas polimórficas; A = número promedio de alelos por locus; Ho = heterocigosidad observada; He = heterocigosidad esperada bajo Hardy-Weinberg; F_{IS} = medida de la desviación de las proporciones esperadas bajo equilibrio de Hardy-Weinberg; F_{ST} = diferenciación genética.

Cuadro15.9 Diversidad genética y flujo génico entre poblaciones silvestres, sometidas a manejo silvícola y cultivadas de cactáceas columnares de México

Especie	Silvestre			Manejada			Cultivada				MM (L)	Referencia
	A	Ho	He	A	Ho	He	A	Ho	He	Nm		
<i>Escontria chiotilla</i>	1.500	0.079	0.134	1.500	0.052	0.110	—	—	—	3.271	Isoenzimas (10)	Tinoco et al. 2005
<i>Stenocereus stellatus</i>	2.380	0.193	0.253	2.320	0.193	0.270	2.360	0.192	0.289	2.340	Isoenzimas (16)	Casas et al. 2006
<i>Polaskia chichipe</i>	3.200	0.507	0.431	3.200	0.508	0.368	3.000	0.478	0.369	5.454	Isoenzimas (15)	Lucio, 2006
<i>Polaskia chichipe</i>	5.933	0.631	0.683	5.267	0.507	0.621	5.933	0.560	0.660	—	Microsatélites (5)	Otero-Arnaiz et al. 2005a
<i>Polaskia chende</i>	3.333	0.417	0.539	3.133	0.420	0.516	—	—	—	2.098	Isoenzimas (15)	Ruiz-Durán 2006

A = número promedio de alelos por locus; Ho = heterocigosidad observada; He = heterocigosidad esperada bajo Hardy-Weinberg; Nm = flujo génico.

Cuadro15.10 Variación genética y diferenciación en el género *Agave* en México. Se distinguen con una letra los subgéneros y se incluye un estudio con *Manfreda*, debido a su cercanía filogenética con *Agave*

Taxón	NP	L	He	P	F _{ST} /G _{ST}	Marcador	Referencia
<i>A. lechuguilla</i>	11	13	0.39	96	0.083	Isoenzimas	Silva-Montellano y Eguiarte 2003
<i>A. victoriae-regina</i>	10	10	0.33	83	0.24	Isoenzimas	Martínez-Palacios et al. 1999
<i>Manfreda brachystachya</i>	5	8	0.48	100	0.03	Isoenzimas	Eguiarte et al. 2000
Media <i>Agave sensu lato</i>	8.666	10.3	0.4	93	0.118	—	—
Media (Hamrick et al. 2002) 655 especies	12.3	17.3	0.113	34.6	0.228	—	—
<i>A. tequilana</i>	4	124	0.0004	0.08	0	RAPD	Gil-Vega et al. 2001
<i>A. subsimplex</i>	3	41	0.144	75.6	0.084	RAPD	Navarro-Quesada et al. 2003
<i>A. cerulata</i>	5	41	0.237	89.8	0.098	RAPD	Navarro-Quesada et al. 2003
<i>A. deserti</i>	6	41	0.187	78.1	0.135	RAPD	Navarro-Quesada et al. 2003
Media silvestres subgénero <i>Agave</i> RAPD	4.66	41	0.189	81.2	0.106	—	—
Promedio plantas RAPD, Nybom (2004), 158 estudios	7.9	72.3	0.22 ± 0.21	—	0.34 ± 0.12	—	—

Cuadro 15.10 [concluye]

Taxón	NP	L	He	P	F_{ST}/G_{ST}	Marcador	Referencia
<i>A. garciae-mendozae</i>	4	65	0.24	72.4	0.0976	ISSR	González-González 2004
<i>A. difformis</i>	4	51	0.205	62.7	0.113	ISSR	Rocha 2006
<i>A. sp.</i>	2	43	0.236	76.7	0.064	ISSR	Rocha 2006
<i>A. xylonacantha</i>	4	57	0.201	75.4	0.059	ISSR	Rocha 2006
<i>A. xylonacantha</i>	4	65	0.183	60.4	0.063	ISSR	Collin-Núñez 2006
<i>A. celsii</i>	4	47	0.251	89.4	0.130	ISSR	Rocha 2006
<i>A. striata</i>	4	53	0.243	76.7	0.103	ISSR	Rocha 2006
<i>A. striata</i> subsp. <i>striata</i>	6	47	0.1906	48.9		ISSR	Trejo 2006
<i>A. striata</i> subsp. <i>falcata</i>	6	47	0.2645	69.4		ISSR	Trejo 2006
<i>A. striata</i>	12	47	0.2793	80.8	0.1922	ISSR	Trejo 2006
Media <i>Littaea</i> ISSR	4.9	52.2	0.23	72.5	0.10	ISSR	
<i>A. cupreata</i> (silvestre/viveros)	6	28	0.3691	87.5	0.113	ISSR	Eguiarte et al. 2006
<i>A. cupreata</i>	5	36	0.2574	75	0.145	ISSR	Aguirre 2004
<i>A. potatorum</i>	5	36	0.2459	71.6	0.084	ISSR	Aguirre 2004
Promedio subgénero <i>Agave</i> ISSR	5.33	33.3	0.29	78	0.114		
Promedio plantas ISSR, Nybom (2004), 13 estudios	10.3	54.9	0.22 ± 0.08	—	0.35 ± 0.25		

NP = número de poblaciones; L = número de loci; He = promedio de heterocigosidad esperada por población; P = porcentaje de loci o bandas polimórficas; F_{ST}/G_{ST} = diferenciación genética.
Fuente: Eguiarte et al. 2000; Good-Ávila et al. 2006.

Muchas plantas de zonas áridas, especialmente las cactáceas y las agaváceas son conocidas por su capacidad de crecimiento clonal o vegetativo, y este sistema de reproducción ha sido históricamente el mecanismo de propagación silvícola. Con este antecedente se han llevado a cabo análisis para discernir la importancia de la propagación vegetativa frente a la reproducción sexual en poblaciones silvestres. Aún no hay muchos resultados, pero se determinó, por ejemplo, que en *Stenocereus eruca* de cada diez plantas muestreadas al azar solo dos tienen genotipos iguales, por lo que en este caso la reproducción sexual tiene mayor importancia en el reclutamiento de nuevos individuos, y por ello debe considerarse este sistema al producir plantas en vivero con fines de conservación. Por otro lado, las poblaciones silvestres de especies de *Agave* (cuadro 15.10, por ejemplo *A. cerulata* y *A. striata*) generalmente presentan niveles elevados de variación genética, mientras que las poblaciones cultivadas tienden a tener muy poca diversidad, ya que es común que las prácticas de manejo impliquen exclusivamente propagación clonal. Por ejemplo, Gil-Vega *et al.* (2001) en un estudio con RAPD encontraron que *A. tequilana* azul es solo un genotipo de *A. angustifolia*, con poca variación ($He = 0.0004$) y en las plantaciones que se ha detectado más variación es de alrededor de una cuarta parte de la que se encuentra en poblaciones silvestres (Vargas-Ponce 2007). El mismo proceso de erosión genética sucede en el henequén de Yucatán (*A. fourcroydes*) que es una variedad pentaploide de *A. angustifolia* (Colunga-GarcíaMarín *et al.* 1999).

Agave es un género relativamente joven (unos 10 millones de años) que sufrió recientemente una espectacular radiación adaptativa (Eguiarte *et al.* 2000). A pesar de su importancia económica se sabe relativamente poco sobre sus recursos genéticos y cómo el manejo humano puede afectar tanto poblaciones silvestres como domesticadas. La baja diferenciación genética en la mayoría de las especies sugiere que no se necesita un número muy grande de poblaciones para conservar la poza génica. Sin embargo, dado que se trata de plantas de vida larga, la variación genética y la alta depresión por endogamia indican que se requiere una gran cantidad de organismos para conservar muestras representativas de la variación.

En lo que respecta a los análisis de poblaciones silvestres, manejadas y cultivadas de cactáceas columnares (cuadro 15.9), en general se ha encontrado que sus grados de diversidad son similares entre sí. Sin embargo, en las poblaciones manejadas *in situ* para obtener frutos de *Escontria chiotilla* la variación genética es menor que en

las silvestres, lo que indica que la selección fenotípica que se lleva a cabo está reduciendo la diversidad, aunque el efecto de la domesticación sobre la estructura genética de las poblaciones aún es incipiente. El otro extremo de la historia ocurre en *Stenocereus stellatus*, que también se utiliza para producir frutos en la Mixteca y el Valle de Tehuacán: las poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas resultaron con mayores niveles de heterocigosidad que las poblaciones silvestres ($He = 0.270, 0.289, 0.253$, respectivamente; Casas *et al.* 2006), lo que aparentemente se debe al continuo reemplazo e introducción de plantas asociado con las técnicas tradicionales indígenas (nahuas, popolocas y mixtecos). Esta relación entre el mantenimiento de la biodiversidad y las técnicas tradicionales se explora más a fondo en el capítulo 16 de este volumen. En conclusión, las poblaciones manipuladas pueden ser reservorios de variación cruciales para el mantenimiento de la diversidad de las poblaciones silvestres, siempre y cuando su manejo sea correcto.

15.5.5 Cícadas

Las cícadas son plantas semileñosas que pertenecen al grupo de las gimnospermas y que junto con ginkgo son el grupo más antiguo de plantas vivientes con semilla. México ocupa el segundo lugar en diversidad de especies de cícadas, con alrededor de 50 de las 301 conocidas (Vovides *et al.* 2003).

Los patrones de distribución geográfica del género *Dioon* se ajustan a la topografía del país (González-As-torga *et al.* 2003a; Vovides *et al.* 2003), lo que permite formular hipótesis sobre los patrones de diversidad de especies, el aislamiento geográfico y genético, y los procesos de especiación (González y Vovides 2002).

A pesar de que en el mundo las cícadas son consideradas como un grupo de plantas amenazadas y en peligro de extinción, a la fecha solo se han publicado una veintena de estudios sobre su genética de poblaciones. En cícadas mexicanas se tienen únicamente dos especies para las que se han publicado los datos genéticos y otras cinco con estudios en proceso. Los valores de diversidad genética y los marcadores utilizados se encuentran en el cuadro 15.11.

Los promedios de la diversidad genética para las especies de *Dioon* son 1.8 alelos por locus; 70.2% de loci polimórficos y heterocigosidad esperada de 0.286. Estos parámetros son altos comparados con especies endémicas y con distribución restringida (Hamrick y Godt, 1996) y su distribución concuerda con las hipótesis de los refu-

Cuadro 15.11 Diversidad y estructura genética en especies de cícadas estudiadas en México

Especie	MM	N	A	P	He	G _{ST}	Referencia
<i>Zamia loddigesii</i> Miq.	Isoenzimas	4	1.80	66.6	0.266	0.790	González-Astorga <i>et al.</i> 2006
<i>Microcycas calocoma</i> Miq.	—	7	1.49	48.1	0.170	0.337	Pinares de la Fe <i>et al.</i> (datos no publicados)
<i>Dioon sonorensis</i> (De Luca, Sábado y Vázq. Torres) Chemnick, T.J. Greg. y S. Salas-Mor.	—	4	2.00	81.6	0.314	0.151	González-Astorga y Vovides (datos no publicados)
<i>Dioon tomasellii</i> De Luca, Sábado y Vázq. Torres	—	5	1.96	83.1	0.309	0.295	González-Astorga y Vovides (datos no publicados)
<i>Dioon caputoi</i> De Luca, Sábado y Vázq. Torres	—	4	1.91	79.0	0.350	0.099	Cabrera Toledo <i>et al.</i> (datos no publicados)
<i>Dioon edule</i> Lindl.	Isoenzimas	8	1.44	54.8	0.240	0.075	González-Astorga <i>et al.</i> 2003b
<i>Dioon angustifolium</i> Miq.	Isoenzimas	3	1.67	52.4	0.218	0.167	González-Astorga <i>et al.</i> 2005

N = número de poblaciones; A = promedio de alelos por locus; P = porcentaje de loci polimórficos; He = heterocigosis esperada; G_{ST} = diferenciación genética entre poblaciones.

gios del pleistoceno. La diferenciación genética promedio para el género *Dioon* (G_{ST} = 0.157) y entre las poblaciones por especie (cuadro 15.11) es muy heterogénea e indica una significativa estructura genética, proceso que puede estar determinado por su alta especificidad de polinizadores (Norstog y Nicholls 1997), el aislamiento genético por distancia (González-Astorga *et al.* 2003b), el efecto reciente de cuellos de botella (González-Astorga *et al.* 2005), el origen más reciente de algunas especies y la fragmentación diferencial tanto natural como antropogénica.

15.5.6 *Salvia hispanica* o chía

Junto con *Chenopodium* y *Amaranthus*, la chía (*Salvia hispanica*) forma parte de las plantas que podrían ocupar el lugar de los cereales en la comida mesoamericana. Particularmente la chía contiene en una gran concentración (alrededor de 10 veces más que cualquier otro cultivo) el ácido graso llamado omega 3 o α -linoleico. Tiene, además, una alta concentración de proteínas (similar al trigo) y un alto contenido de fibra.

En México esta especie está distribuida en bosques de pino en todas las grandes cadenas montañosas, excepto en la Sierra Madre Oriental, donde son raras.

Salvia hispanica es una planta altamente autógama (Cahill 2004) y por ello se esperaría que tuviera una gran proporción de variación genética entre variantes geográficas, lo cual se confirma con los datos basados en RAPD de Cahill (2004). Al mismo tiempo, en ese trabajo se

muestra la existencia de una mayor variación en las poblaciones silvestres (índice de información de Shannon-Weaver = 0.15) que en las cultivadas (0.10), lo que señala un patrón de selección direccional en las variedades cultivadas o lo que se ha llamado selección masal. Este patrón es particularmente evidente en las variedades cultivadas comerciales, donde el índice de Shannon-Weaver es 0.02.

El trabajo de Cahill abre la puerta para explorar con más profundidad los aspectos de domesticación, de filogeografía y de genética de la conservación de las especies de este género que son o pueden ser cultivadas, como por ejemplo *Salvia polystachya*.

15.5.7 Frijoles

A los aportes culturales, gastronómicos y nutricionales que en torno a los frijoles ha dado México hay que sumar la importancia biológica, pues nuestro territorio se encuentra en uno de los centros de domesticación de esta planta: los Andes y Mesoamérica, en donde existen cuatro de las cinco especies domesticadas y 45 de las 50 especies del género.

Las dos especies de frijol más importantes son *Phaseolus vulgaris* (frijol común), cuyo centro de domesticación está ubicado en el centro-occidente de México (Jalisco, Michoacán y Guanajuato) y *Phaseolus lunatus* (frijol ibes), cuya mayor diversidad de poblaciones silvestres y cultivadas se encuentra en la Península de Yucatán (Ballesteros, 1999; Martínez-Castillo *et al.* 2004). De ambas,

además de ser cultivadas, se encuentran formas silvestres y arvenses.

En las poblaciones silvestres de ambos frijoles se han realizado análisis de la diversidad, estructura genética y flujo genético. Para *P. vulgaris* en las lagunas de Yuriria, Guanajuato, y Cuitzeo, Michoacán (Payró de la Cruz *et al.* 2005; Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005), y para *P. lunatus* en cuatro regiones de agricultura tradicional en la Península de Yucatán (Martínez-Castillo *et al.* 2004). También se analizaron la diversidad, estructura genética, flujo génico y relaciones evolutivas dentro y entre el complejo de poblaciones silvestre-arvense-domesticado. Los marcadores utilizados, la diversidad genética y el resto de resultados de *P. vulgaris* se encuentran en el cuadro 15.12 y los de *P. lunatus* en el cuadro 15.13.

Las poblaciones domesticadas de *P. vulgaris* dentro del complejo silvestre-arvense-domesticada fueron entre dos y cuatro veces más diversas que las variedades comerciales locales y cuatro a nueve veces más diversas que las líneas híbridas. La diversidad genética total dentro de las poblaciones silvestres, arvenses y domesticadas comparando los tres complejos fue similar (0.24, 0.22, 0.26, cuadro 15.12). Dado que los valores de flujo génico fueron cercanos a uno, teóricamente suficiente para contrarrestar la deriva génica o la autogamia, es probable que la selección humana sea el mecanismo evolutivo más importante para mantener la diferenciación silvestre-domesticado (Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005).

En *P. vulgaris* el flujo génico es de las poblaciones silvestres a las domesticadas, mientras que en *P. lunatus* es hasta tres veces mayor en la dirección opuesta (Martínez-Castillo *et al.* 2007). En esta especie las poblaciones arvenses están más relacionadas con las domesticadas que con las silvestres y estas últimas son más semejantes a su cultivo más cercano que al resto de su tipo. En ambas especies los campesinos pueden influenciar la magnitud y las características del flujo génico, entre las poblaciones dentro de cada complejo, mediante el manejo de la distancia entre los cultivos y las poblaciones silvestres, de la diversidad dentro de las variedades tradicionales sembradas, y de la tolerancia y cosecha de poblaciones arvenses (Martínez-Castillo *et al.* 2004 y Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005).

El caso de *P. lunatus* muestra que, manejada correctamente y con lapsos de descanso de por lo menos tres años (Ouédraogo y Baudoin 2002), la intensificación agrícola puede aumentar la diversidad; no obstante, con un manejo inadecuado las poblaciones domesticadas podrían asimilar a las silvestres dado que el flujo génico de las po-

blaciones domesticadas a las silvestres fue tres veces mayor. En este sentido la conservación *in situ* debe contemplar tanto poblaciones silvestres aisladas como complejos silvestres-arvenses-domesticadas que además pueden incrementar la productividad y la adaptación de las variedades cultivadas. Por otro lado, en esta especie se ha encontrado un alto riesgo de erosión en tiempos muy cortos (Martínez-Castillo *et al.* 2008).

A pesar de que los frijoles son autógamos existe cierto flujo entre las poblaciones, por ejemplo en *P. lunatus*, Nm intrarregional = 0.31 a 0.51 y Nm interregional = 0.44 (Martínez-Castillo *et al.* 2007); por ende, la introducción de genotipos nuevos y de transgénicos debe ser seriamente considerada como un asunto de bioseguridad, pues el escape de genes provenientes de los Andes y transgenes tanto a poblaciones domesticadas como a silvestres sería probable.

15.5.8 Maíz

Sin duda, de los cultivos de México la planta más importante es el maíz, y representa, en el contexto biológico, un paradigma sobre el proceso de domesticación, que en este caso particular ocurrió en la Cuenca del Balsas en los últimos 6 000 años. Además el maíz ha sido usado ya casi durante 100 años como un modelo para estudiar los procesos genéticos fundamentales. Los estudios en maíz han mostrado en general que la variación de los parientes silvestres, como el teocinte, es mayor que aquella encontrada en el maíz (0.269 y 0.212, respectivamente, Sánchez-Velázquez *et al.* 2000). A lo largo del país y de las regiones agrícolas existe una gran gama de variedades de maíz. En este sentido, para diferentes razas, Doebley *et al.* (1985) encontraron, usando enzimas, una heterocigosidad esperada entre 0.18 y 0.25. Utilizando 93 microsatélites, Fukunaga *et al.* (2005) encontraron valores altos de heterocigosidad (0.33 a 0.50 para las subespecies de la especie *Zea mays* y 0.33 para las especies de la sección Luxuriantes) y de diversidad genética (0.72 a 0.89 para las subespecies de la especie *Zea mays* y de 0.65 a 0.73 para las especies de la sección Luxuriantes).

Se sabe que existe una selección artificial muy intensa, que además se ha localizado en regiones genómicas alrededor de los genes sujetos a selección; por ejemplo, el gen relacionado con el patrón de dominancia apical, *tb1*; los relacionados con la ruta de biosíntesis de almidón, *ae1*, *tb2*, *sh1*, *sh2*, *su1* y *wx1*; y el regulador de la antocianina, *c1*. Usando además un modelo de coalescencia se han explorado con mayor detalle los patrones de variación, y

Cuadro 15.12 Escimadores de diversidad genética en *Phaseolus vulgaris* en poblaciones silvestres, arvenses y domesticadas de diferentes regiones

Complejo, población o variedad	n	Tipo de población	MM	P	He	I	Ht	Hs	G _{ST}	Nm	Referencia
Jéruco	20	Silvestre	ISSR	59	0.13	0.22	—	—	—	—	Payró de la Cruz et al. 2005
	22	Arvense	ISSR	43	0.13	0.20	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
	21	Domesticada	ISSR	35	0.13	0.19	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
	20		ISSR	—	—	—	0.19	0.13	0.33	1.04	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
Tupátaro	22	Silvestre	ISSR	65	0.18	0.28	—	—	—	—	Payró de la Cruz et al. 2005
	20	Arvense	ISSR	54	0.13	0.22	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
	20	Domesticada	ISSR	84	0.26	0.40	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
			ISSR	—	—	—	0.29	0.19	0.34	0.98	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
Yuriria	22	Silvestre	ISSR	57	0.13	0.22	—	—	—	—	Payró de la Cruz et al. 2005
	22	Arvense	ISSR	57	0.16	0.25	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
	21	Domesticada	ISSR	68	0.20	0.31	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
			ISSR	—	—	—	0.23	0.17	0.26	1.39	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
San Agustín	21	Silvestre	ISSR	35	0.14	0.20	—	—	—	—	Payró de la Cruz et al. 2005
Cepio	21	Silvestre	ISSR	57	0.20	0.29	—	—	—	—	Payró de la Cruz et al. 2005
Flor de Junio	20	Variedad comercial local	ISSR	22	0.06	0.10	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
Anita	20	Línea híbrida	ISSR	14	0.03	0.07	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
Total silvestres	106			87	—	—	0.24	—	0.40	0.77	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
Total arvenses	64			84	—	—	0.22	—	0.39	0.79	Zizumbo-Villarreal et al. 2005
Total domesticadas	62			95	—	—	0.26	—	0.26	1.4	Zizumbo-Villarreal et al. 2005

Nombre del complejo, la población o la variedad; n = número de plantas; MM = marcador molecular; P = porcentaje de loci polimórficos; He = diversidad genética de Nei (He) suponiendo $F_{IS} = 0.95$; I = índice de información de Shannon de las poblaciones estudiadas, suponiendo autogamia predominante ($F_{IS} = 0.95$); Ht = diversidad total; Hs = diversidad intrapoblacional; G_{ST} = diversidad interpoblacional; Nm = flujo génico, suponiendo autogamia predominante ($F_{IS} = 0.95$).

Cuadro 15.13 Estimadores de la diversidad genética y prueba de Duncan de poblaciones silvestres de *Phaseolus lunatus* en diferentes regiones agrícolas de la Península de Yucatán. Datos de Martínez-Castillo *et al.* 2006

Región agrícola	Población	MM	n	A*	Ae/A	Ho*	He
Centro-este de Quintana Roo	Holpat	SSR	20	3.38	0.70	0.46	0.54
	Kik	SSR	20	3.38	0.64	0.60	0.48
	Nohcá	SSR	14	3.38	0.67	0.52	0.51
	Media		44.7	3.38^A	0.67	0.53^C	0.51
Sureste de Yucatán	Boje	SSR	20	2.87	0.72	0.51	0.47
	San Fernando	SSR	20	2.38	0.70	0.49	0.35
	Media	SSR	20	2.63^B	0.71	0.50^C	0.41
Noreste de Campeche	Bolonchén	SSR	20	2.37	0.81	0.67	0.41
	Chunchintok	SSR	19	3.13	0.83	0.67	0.57
	Itzinté	SSR	20	3.25	0.85	0.82	0.59
	Media		19.7	2.92^{AB}	0.83	0.72^B	0.52
Sur de Yucatán	Nohcacab	SSR	20	3.13	0.73	0.87	0.53
	Xohuayán-1	SSR	20	3.25	0.77	0.82	0.55
	Xohuayán-2	SSR	20	3.01	0.81	0.90	0.57
	Media		20	3.13^{AB}	0.77	0.86^A	0.55

MM = marcador molecular; n = número de plantas; A = número promedio de alelos; Ae/A = equitatividad de la frecuencia alélica; Ho = heterocigosidad observada; He = índice de diversidad de Nei (heterocigosidad esperada). La media de los estimadores para cada región agrícola se muestra en negritas.

* Los resultados de la prueba de Duncan para la comparación de las medias de los valores de Ho y A se muestran como superíndices con las letras A a C; regiones con la misma letra no son significativamente diferentes ($p \geq 0.05$).

se ha detectado la firma de dicha selección artificial. Así, los valores de variación encontrados en zonas genómicas supuestamente neutrales están entre 1.3 y 2% (Tenaillon *et al.* 2001). Cuando se estudió esta variación alrededor de los genes sujetos a selección artificial se encontraron valores menores, desde casi cero en *tb1* hasta casi 2% en *sh1* (Whitt *et al.* 2002).

Estudios filogeográficos (Buckler *et al.* 2006) en maíz sugieren haplotipos ancestrales en la parte este de la distribución, es decir, en las partes centrales de Oaxaca y la Faja Volcánica Transmexicana usando secuencias de cloroplasto. Asimismo, un modelo sencillo de dispersión parece explicar mejor la distribución de la variación que un modelo que supone aislamiento por distancia, además de que la altitud explicó también una parte significativa de la distribución de la variación genética.

Estos estudios muestran la importancia de elaborar y recabar la información de variación genética en especies cultivadas y apuntan a que el maíz debe ser recuperado en todo el país e investigado con mucha mayor profundidad. En particular sobresale el hecho de que en los últimos tres años, y como consecuencia del abandono de su

siembra en muchas partes de México (particularmente en la Cuenca del Balsas debido a razones comerciales), se ha fragmentado y reducido el área de distribución del maíz, lo que ha disminuido la interacción del teocinte con el maíz. A este respecto Wilkes (2007) ha hecho un llamado para recuperar al teocinte como fuente de germoplasma de dicha cosecha.

15.5.9 Chiles (*Capsicum* spp.)

Otro de los cultivos centrales en la dieta de Mesoamérica y actualmente de muchas partes del mundo es el chile. En México, este cultivo ha sido domesticado aparentemente en diversos lugares y de distintas formas. El género *Capsicum* (Solanaceae) comprende alrededor de 30 especies. De ellas, 22 son endémicas de Sudamérica, lo que lo hace un género sudamericano. Solo cinco de las especies, *C. annuum*, *C. frutescens*, *C. chinense*, *C. baccatum* y *C. pubescens*, incluyen variedades domesticadas.

El primer estudio amplio acerca de la variación genética de este cultivo en México se hizo usando isoenzimas (Loaiza-Figueroa *et al.* 1989) con una muestra geográfica

muy amplia (186 muestras), aunque es notorio que no incluyeron ninguna colecta de Sinaloa. Las conclusiones de ese trabajo incluyeron una estructura genética destacable seguramente debido a un sistema de cruzamiento dominado por la autofecundación y quizá por cuellos de botella frecuentes. Esta diferenciación genética tiene una base geográfica importante, lo que llevó a concluir que hay tres especies domesticadas en México: *C. annuum* var. *annuum*, *C. chinense* y *C. pubescens*. Las formas semidomesticadas y silvestres incluyen otros dos taxa, *C. frutescens* y *C. annuum* var. *glabriusculum*. Más recientemente se hizo un estudio, particularmente en *C. annuum*, usando también isoenzimas (Hernández-Verdugo *et al.* 2001). Se encontró una alta variación genética tanto en cultivos como en poblaciones silvestres ($He = 0.408$ y $He = 0.461$, respectivamente) sin erosión aparente causada por la domesticación. Por otro lado, aunque se halló una pequeña diferenciación genética entre poblaciones silvestres ($G_{ST} = 0.056$), esta fue mayor en poblaciones cultivadas ($G_{ST} = 0.167$), reforzando la hipótesis de que el sistema de apareamiento y los cuellos de botella producidos por la domesticación han generado estas consecuencias. Por último, la alta distancia encontrada entre los cultivos apunta a que la domesticación ha tomado diferentes direcciones. Estas conclusiones se reforzaron con un estudio posterior (Oyama *et al.* 2006), utilizando RAPD, en el que encontraron que las poblaciones silvestres y cultivadas se resolvieron claramente en un análisis de similitud, así como en un análisis molecular de varianza (17.2% de la variación entre poblaciones) y un análisis de escalamiento multidimensional. Aun así los autores proponen que esta diferenciación puede asociarse no solo con la domesticación sino también con el origen geográfico de las muestras analizadas.

15.5.10 Calabacitas

Las plantas del género *Cucurbita* (que incluye las calabazas y calabacitas) tienen, al igual que muchas especies cultivadas, su centro de origen y de diversidad genética en México; sin embargo hay pocos trabajos (Wilson *et al.* 1994; Montes-Hernández y Eguiarte 2002) en los que se estudia la diversidad genética de cucurbitas mexicanas. En particular, Montes-Hernández y Eguiarte (2002) reportan la variación de dos subespecies: la cultivada, *Cucurbita argyrosperma* subsp. *argyrosperma*, y la silvestre, *Cucurbita argyrosperma* subsp. *sororia*, así como la variación de otra especie cultivada, *Cucurbita moschata*, en seis poblaciones del estado de Jalisco. La heterocigoti-

dad esperada usando marcadores isoenzimáticos fue muy alta ($He = 0.407$) aunque la diferenciación entre poblaciones conespecíficas fue baja ($F_{ST} = 0.087$). Se encontraron asimismo dos linajes, uno compuesto por las dos subespecies (cultivada y silvestre) y el otro compuesto por las poblaciones de *Cucurbita moschata*. Las consecuencias que esta estructura genética tiene para el uso de calabacitas transgénicas, dado que además en este género se han reportado hibridaciones interespecíficas, deben considerarse para la toma de decisiones (Wilson *et al.* 1994; Arriaga *et al.* 2006).

15.5.11 Ciruela mexicana o jocote

La ciruela mexicana o jocote (*Spondias purpurea*) es una especie de árbol de la familia Anacardiaceae que aparentemente ha sido domesticada al menos dos veces de forma independiente (Miller y Schaal 2005). Al igual que otros árboles frutales, esta especie es propagada en forma vegetativa en los traspatios de Mesoamérica. Además de *Spondias purpurea* se cultivan en menor proporción otras especies, como *S. radlkoferi* y *S. mombin* var. *mombin* o jobo que se consume desde México hasta Paraguay y que ocasionalmente se usa también como cerca viva.

En el caso de la ciruela mexicana o jocote, al utilizar el espaciador *trnG-trnS* y el modelo de Kimura de dos parámetros se encontró una divergencia en las secuencias de entre 0 y 3.37% para todas las especies de *Spondias* y de entre 0 y 0.86% en *S. purpurea*. Los dos centros aparentes de domesticación, usando una red de haplotipos, incluyen por un lado el oeste de la Faja Volcánica Transmexicana y por el otro el sur de México y América Central. Con las mismas muestras, Miller y Schaal (2006) usaron otros marcadores moleculares (AFLP) para reevaluar los procesos de domesticación, obtuvieron resultados similares a aquellos encontrados con marcadores de secuencia del cloroplasto, y además hallaron una menor variación y una mayor diferenciación (esto último particularmente en las poblaciones de las cercas vivas y de los huertos, probablemente debido al uso de la propagación vegetativa) en poblaciones cultivadas. Sin embargo, en el caso de las plantas cultivadas en traspatios la variación de sus poblaciones fue igual a la de las silvestres.

15.5.12 Aguacate (*Persea americana*)

El aguacate es un cultivo que ha sido utilizado por varios miles de años. El progenitor silvestre incluye tres variedades: *Persea americana* var. *americana*, raza de las in-

dias occidentales (islas del Caribe), *Persea americana* var. *drymifolia*, raza mexicana y *Persea americana* var. *guatemalensis*, raza guatemalteca (Bergh y Ellstrand 1986). El aguacate es una fuente muy rica de alimentación, ya que tiene un contenido de lípidos muy alto (entre 5% y 30% dependiendo de la variedad) y es una fuente importante de vitaminas y antioxidantes. Se han hecho estudios usando marcadores moleculares, como RAPD y microsatélites, sobre todo acerca de las relaciones entre las diferentes razas y variedades (Fiedler *et al.* 1998; Ashworth y Clegg 2003). Estos estudios muestran no solamente las tres variedades descritas, sino también una amplia gama de razas producidas seguramente por eventos de hibridación entre las variedades o por el hecho de que las razas sean más nuevas de lo que se había pensado (Ashworth y Clegg 2003).

Más recientemente se ha publicado un estudio acerca de la cantidad de variación genética usando cuatro genes nucleares (Chen *et al.* 2008) que muestran valores de diversidad genética moderada y muy parecida para los cuatro marcadores nucleares y sin evidencia de selección natural ($h = 0.884$; $\pi = 0.00658$; $\theta_{(Watterson)} = 0.00709$). Asimismo pudieron separar los efectos de la mutación y la recombinación en la variación genética, y mostraron que la recombinación es menos importante que la mutación como fuente de diversidad haplotípica, a diferencia de lo que se ha encontrado en maíz y cebada.

15.5.13 Algodón

Otro de los cultivos importantes de México es el algodón; de las cuatro especies domesticadas del género *Gossypium*, la que actualmente ocupa 90% de los cultivos de todo el mundo y tuvo su origen en México es *Gossypium hirsutum*. Los primeros registros de su utilización fueron encontrados por McNeish en la Cueva del Maíz en Tehuacán, Puebla (Rodríguez, 2000). Posteriormente fue sembrada y domesticada por las culturas precolombinas mesoamericanas. Actualmente es de donde se extrae la mayor cantidad de aceite de semilla, se utiliza como alimento para ganado, además de diversos usos que tiene la fibra natural en la industria textil, farmacéutica y papelera.

En México se distribuyen aún poblaciones silvestres de esta especie. Estas ocurren principalmente en dunas costeras y selvas bajas caducifolias. Estas poblaciones presentan una estructura genética moderada como producto de los procesos históricos y recientes; la variación genética encontrada en ellas, utilizando microsatélites de cloroplasto, es alta $He = 0.80 \pm 0.004$ (Wegier, 2005) si

se compara con estudios realizados en la colección de la Universidad de Texas, con enzimas (Wendel *et al.* 1992) y RFLP (Brubaker y Wendel 1994) de 0.006 y 0.004 para la heterocigosis observada, respectivamente, y que fueron reanalizados por Small *et al.* (1999), quienes además trabajaron con secuencias de deshidrogenasa alcohólica encontrando valores de θ_w de 0.00024 y 0.00074 para los subgenomas A y D, respectivamente. Por otro lado, Iqbal *et al.* (2001) encontraron que las plantas cultivadas tienen muy baja diversidad genética (índice de similitud pareada > 0.96), resultando evidente que el proceso de domesticación de esta especie causó cuellos de botella y disminuyó la variación genética. Por lo anterior, se hace más importante conservar las poblaciones silvestres que aún quedan en México, ya que las poblaciones que se habían reportado en el sur de Tamaulipas, Veracruz y Tabasco ya están extintas, mientras que las poblaciones de Campeche, Nayarit y Yucatán continúan preservando gran diferenciación intraespecífica.

15.5.14 Otras plantas domesticadas

Mesoamérica es uno de los tres centros de origen de la agricultura (Harlan 1971), junto con el norte de China y el cercano Oriente, por lo que no es de sorprender que una lista significativa de plantas útiles se hayan domesticado y cuenten con parientes silvestres en nuestro territorio. Como hemos visto, tal es el caso del maíz, el frijol, el algodón, el chile, las agaves, la vainilla, la chía, el jocote, el aguacate y ciertas cactáceas columnares que se han tratado en el presente capítulo. Sin embargo, quedan sin mencionar otras especies cuya variación genética es importante e incluso evidente, pero que no cuentan con estudios que utilicen marcadores moleculares o estos son demasiado escasos. Tal es el caso, por ejemplo, del henequén, la guayaba, el xoconostle, el camote y la jícama. En otros casos, como el cacao, los estudios genéticos han estado enfocados a delimitar los orígenes del cultivo. Se ha propuesto que el cacao criollo tuvo su origen en una domesticación en Mesoamérica independiente de la domesticación del cacao forastero de Sudamérica, en particular en la cuenca del Amazonas. Estudios recientes (Motamayor *et al.* 2002) usando RFLP y microsatélites sugieren que los criollos antiguos de Mesoamérica, que muestran una variación genética mucho menor, provienen probablemente de una pequeña muestra de criollos antiguos de la cuenca del Amazonas. El caso de la papaya es similar, ya que se están estableciendo las relaciones filogenéticas (Kynndt *et al.* 2005)

pero no se ha publicado una exploración de su variación genética en Mesoamérica.

El jitomate es uno de estos casos. En un estudio experimental de jardín común Sánchez-Peña *et al.* (2006) encontraron que las poblaciones de la especie cultivada de jitomate *Solanum lycopersicum* presentan diferente resistencia a la mosquita blanca y densidad de tricomas. Del mismo modo, encontraron que la especie cultivada (*S. lycopersicum*) tiene mayor incidencia de dicha plaga que sus parientes silvestres (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme* y *S. habrochaites*). *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* crece en campos abandonados en selva tropical caducifolia cerca de zonas costeras y en la Sierra Madre Occidental en Sinaloa. Estas poblaciones constituyen una fuente natural de genes de resistencia contra la mosquita blanca (Sánchez-Peña *et al.* 2006).

Por lo anterior, emprender estudios en estas y otras plantas poco atendidas nativas de México es de especial trascendencia ya que su cultivo a gran escala, la pérdida de parientes silvestres y la producción de transgénicos podrían amenazar su diversidad genética y con ello poner en riesgo su sustentabilidad a futuro.

15.6 ANIMALES

15.6.1 *Taenia*

La teniasis y la cisticercosis son enfermedades causadas por los parásitos obligados del género *Taenia*, que utilizan dos hospederos mamíferos: uno herbívoro intermediario y un carnívoro definitivo. En nuestro país representan un problema de salud pública, asociado sobre todo a las prácticas tradicionales de crianza de cerdos y a la ingesta de carne contaminada, malas condiciones sanitarias e higiénicas, ignorancia y pobreza (Sarti 1997). El género cuenta con 45 especies, de las cuales tres parasitan al hombre como hospedero definitivo: *T. solium*, *T. saginata* y *T. asiatica*; las dos primeras se encuentran en México, y sus hospederos intermediarios son el cerdo y la vaca, respectivamente.

Se cree que el ancestro común de las tenias pudo haber surgido en África hace un millón de años, y que sus hospederos intermediarios eran antílopes y los obligados leones y hienas. Cuando la carnivoría evolucionó en los homínidos la tenia se adaptó al nuevo nicho intestinal y las vacas y los cerdos se hicieron nuevos hospederos intermediarios (Hoberg *et al.* 2001; Hoberg 2006), proceso que probablemente ocurrió en tres ocasiones separadas.

Se han realizado estudios de diferenciación genética con RAPD de ADN entre cisticercos de *T. solium* procedentes de cerdos infectados de México y Madagascar, cuyo resultado fue una distancia genética de aproximadamente $D = 0.2$ (Vega *et al.* 2003), y entre México y Tanzania de $D = 0.39$ (Maravilla *et al.* 2003). Esta diferenciación no es inesperada considerando la edad atribuida a este parásito y su asociación tardía con el cerdo. En el mismo rubro, la información actual sugiere múltiples y quizá diferentes introducciones del parásito a Latinoamérica, hace alrededor de 500 años, procedentes de África, Europa y posiblemente Asia. En México se encontró una distancia genética significativa ($D = 0.05$) entre cisticercos procedentes de México central y Yucatán (Vega *et al.* 2003). En estos mismos estudios se observó además un bajo flujo genético entre las poblaciones. Por otro lado, se han identificado secuencias de ADN que pueden ser utilizadas para facilitar la comprensión de los mecanismos de transmisión (Sarti 1997).

15.6.2 Insectos

Se han realizado estudios en alrededor de 30 especies de insectos de nuestro país, pertenecientes a los órdenes Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera, Homoptera e Isoptera (cuadro 15.14). Sin embargo, esta cifra se ve empujada cuando se compara con las aproximadamente 19 000 especies conocidas para el territorio mexicano. Las especies analizadas provienen de 26 estados de la República y gran parte de la investigación se ha realizado en insectos de interés económico (plagas) o de salud (vectores de enfermedades), con el objetivo principal de realizar predicciones acerca de su dispersión temporal y espacial, así como mejorar las estrategias de control.

Hemiptera

Los hemípteros examinados pertenecen al grupo de los triatomíneos, insectos que son transmisores de la enfermedad de Chagas (para más información véase *Trypanosoma cruzi* en este capítulo).

Muchos de los estudios se han enfocado en la taxonomía a nivel de grupos. Por ejemplo, con RAPD se diferenciaron individuos en el nivel de género en *Panstrongylus*, *Rhodnius* y *Triatoma* y al mismo tiempo se hallaron casos en los que no se encontró diferenciación, como entre *T. longipennis* y *T. picturata* (Breniere *et al.* 2003). Por otro lado, con estudios de reloj molecular en secuencias

Cuadro 15.14 Estimadores de diversidad genética para insectos de distribución en México según el marcador molecular utilizado

Especie	Orden	Localidad	Núm. loci/haplotipos	% P	Ho	He	Referencia
MICROSATÉLITES							
<i>Horismenus depressus</i>	Hymenoptera	Atila, México	6	100	0.60	0.68	
<i>Horismenus depressus</i>	Hymenoptera	Temascaltepec, México	6	100	0.48	0.72	
<i>Horismenus missouriensis</i>	Hymenoptera	Temascaltepec, México	6	100	0.53	0.62	Aebi et al. 2004
<i>Horismenus missouriensis</i>	Hymenoptera	Malinalco, México	6	100	0.52	0.69	
<i>Horismenus butcheri</i>	Hymenoptera	Temascaltepec, México	6	100	0.49	0.58	
<i>Horismenus butcheri</i>	Hymenoptera	Malinalco, México	6	100	0.31	0.36	
Promedio <i>Horismenus</i>					0.488	0.608	
<i>Aedes aegypti</i>	Diptera	Guaymas, Sonora	2	100	0.155	0.172	Ravel et al. 2001
<i>Aedes aegypti</i>	Diptera	Hermosillo, Sonora	2	100	0.167	0.150	
Promedio <i>Aedes</i>					0.161	0.161	
<i>Anopheles albimanus</i>	Diptera	Zapata, Chiapas	4	100	0.775	0.83	
<i>Anopheles albimanus</i>	Diptera	Cossalapa, Chiapas	4	100	0.81	0.827	Molina-Cruz et al. 2004
<i>Anopheles albimanus</i>	Diptera	Nueva Independencia, Chiapas	4	100	0.77	0.835	
Promedio <i>Anopheles</i>					0.785	0.830	
ISOENZIMAS							
<i>Triatoma barberi</i>	Hemiptera	San Felipe Tejalpa, San Bartolo de Coyotepec, Jalisco	17	0.000	0.000	0.038	Flores et al. 2001
<i>Triatoma picturata</i>	Hemiptera	San Martín de Hidalgo, Jalisco Guaymas, Sonora	17	0.016	0.016	0.124	Flores et al. 2001
<i>Triatoma dimidiata</i>	Hemiptera	San Juan Comaltepec, Oaxaca San Antonio, San Luis Potosí Compostela, Nayarit	17	0.000	0.000	0.187	Flores et al. 2001
<i>Triatoma longipennis</i>	Hemiptera	San Martín de Hidalgo, Jalisco Moyagua, Zacatecas	17	0.017	0.017	0.109	Flores et al. 2001

Cuadro 15.14 [continúa]

Especie	Orden	Localidad	Núm. loci	Ho	He	Referencia
<i>Triatoma pallidipennis</i>	Hemiptera	Comala, Colima Cuernavaca, E. Zapata, Jantetelco, Joteopec, Temixco, Xochitepec, Yautepec, Morelos	1	0.018	0.072	Flores et al. 2001
Promedio <i>Triatoma</i>			0.0102		0.106	
<i>Acanthoscelides obtectus</i>	Coleoptera	Aguaxitán, Puebla Veracruz, Veracruz	6	0.263	0.259	González-Rodríguez et al. 2000
<i>Acanthoscelides obvelatus</i>	Coleoptera	Tepoztlán, San Andrés de la Cal, Morelos Jalpan, Querétaro Tepoztlán, Huiztilac, San Andrés de la Cal, Morelos	6	0.076	0.084	González-Rodríguez et al. 2000
Promedio <i>Acanthoscelides</i>			0.169		0.171	
<i>Drosophila pachea</i>	Diptera	Guaymas, Sonora	7	0.174 ± 0.075	0.179 ± 0.075	Pfeiler y Markow 2001
<i>Drosophila mettleri</i>	Diptera	Guaymas, Sonora	7	0.125 ± 0.069	0.112 ± 0.05	Pfeiler y Markow 2001
<i>Drosophila nigrospiracula</i>	Diptera	Guaymas, Sonora	7	0.142 ± 0.083	0.160 ± 0.086	Pfeiler y Markow 2001
Promedio <i>Drosophila</i>			0.147		0.150	
<i>Brevicoryne brassicae</i>	Homoptera	Mitzitón, Ballún, Chamula, Teopisca, Chiapas La Conchita, Xilitlilla, San Luis Potosí	11	0.352	0.444	Ruiz-Montoya et al. 2003
<i>Enantia albania</i>	Lepidoptera	Pilcuatla, Tlaxcalantongo, Ahuaxentitla Xico, Fortín, Teocelo, Sochiapa, Veracruz Cuetzalan, Puebla	9	0.128 (0.023)	0.156 (0.020)	Castañeda-Sortibrán 1996
<i>Enantia jethys</i>	Lepidoptera	Xico, Fortín, Teocelo, Sochiapa, Veracruz	9	0.107 (0.015)	0.150 (0.006)	Castañeda-Sortibrán 1996
<i>Enantia mazai mazai</i>	Lepidoptera	Cuarenteño, Nayarit Los Mazos, Jalisco	9	0.138 (0.020)	0.175 (0.030)	Castañeda-Sortibrán 1996
<i>Enantia mazai diazi</i>	Lepidoptera	Zumpimito, Michoacán Nueva Delhi, Guerrero	9	0.322 (0.045)	0.358 (0.030)	Castañeda-Sortibrán 1996
Promedio <i>Enantia</i>			0.173		0.209	

Cuadro 15.14 [concluye]

Especie	Orden	Localidad	ADNmt	<i>h</i>	Número promedio de diferencias	π	Referencia
<i>Anthrenomus grandis</i>	Coleoptera	Tampico, Tamaulipas		0.81 ± 0.04		0.026	Kim y Sappington 2004
<i>Apis mellifera</i>	Hymenoptera	Península de Yucatán		0.331			Clarke et al. 2001
<i>Danaus plexippus</i>	Lepidoptera	Sierra Chincua, Michoacán Agabampo, Navejoa		0.133		0.00016	Brower y Boyce 1991
<i>Drosophila pachea</i>	Diptera	Rancho Costa Rica, Catavilla, BC Desierto del Vizcaíno, Virgenes, Ciudad Constitución, Punta Conejo, Ensenada de los Muertos, BCS Guaymas, Sonora Chapala, BC Bahía Concepción, El Cien, Punta Conejo, BCS Guaymas, Sonora		0.96	4.77 ± 2.34	0.007 ± 0.004	Hurtado et al. 2004
<i>Drosophila mettleri</i>	Diptera	Desierto del Vizcaíno, Bahía Concepción, Nopolo, Puente Tevalle, BCS		0.72	1.37 ± 0.85	0.002 ± 0.001	Hurtado et al. 2004
<i>Drosophila nigrospiracula</i>	Diptera	Cuernavaca, Morelos Pachuca, Hidalgo		0.18	0.19 ± 0.24	0.0002 ± 0.000	Hurtado et al. 2004
<i>Drosophila pseudobscura</i>	Diptera	Agabampo, Navejoa, Guaymas, Sonora Rancho Costa Rica, Catavilla, BC				0.0036	Austin et al. 2005
<i>Anopheles albimanus</i>	Diptera	Chiapas					De Mérida et al. 1999

h = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica; *H_o* = heterocigosidad observada; *H_e* = heterocigosidad esperada; % *P* = porcentaje de loci polimórficos.

de ADN se ha estimado que la tasa de sustitución para la tribu Triatomini es de 41.4 a 99.4% de sustituciones por 100 millones de años, dato que ha servido para calcular los tiempos de divergencia entre diferentes especies (Barques *et al.* 2000).

En cuanto a la variación genética, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis* y *T. picturata* fueron analizadas con ADNmt. El porcentaje encontrado de sitios polimórficos fue de 32.7 para los genes 12S; 32.2 para los 16S y 44.08% para el citocromo oxidasa I (García *et al.* 2001; Hypsa *et al.* 2002; Sainz *et al.* 2004). Con secuencias del citocromo b se analizaron las especies *T. barberi*, *T. bassolsae*, *T. lecticularia*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. mexicana*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma*, *T. picturata* y *T. rubida* (Martínez-Sánchez *et al.* 2007).

Para las especies *Triatoma barberi*, *T. dimidiata*, *T. longipennis*, *T. pallidipennis* y *T. picturata* los niveles de heterocigosidad con isoenzimas fueron bajos ($H_o = 0.0102$ y $H_e = 0.106$) pero dentro de los triatominos, fueron las especies más polimórficas, con valores entre 53 y 36% (Flores *et al.* 2001). Por otro lado, los datos de estructura genética validaron la idea propuesta con base en la morfología de que *T. longipennis*, *T. pallidipennis* y *T. picturata* representan un complejo de especies (Flores *et al.* 2001). En *T. dimidiata* se han realizado análisis en las poblaciones de Campeche, Oaxaca, San Luis Potosí, Veracruz y Yucatán, en comparación con las poblaciones de Honduras y Nicaragua. Se identificaron nueve haplotipos diferentes y la mayor variación se localizó entre Campeche y Oaxaca, y Veracruz y San Luis Potosí (Marcilla *et al.* 2001).

Coleoptera

Los coleópteros son el orden con mayor cantidad de estudios. Dos especies del género *Acanthoscelides* (*A. obtectus* y *A. obvelatus*) son plagas del frijol; una, *Anthonomus grandis* es plaga del algodón; *Moneilema appressum* es el escarabajo del cactus; *Stator limbatus* y *S. beali* son dos especies fitopatógenas, la primera generalista y la segunda especializada; finalmente, del género *Dendroctonus* se tienen estudios en tres especies (*D. mexicanus*, *D. adjunctus*, *D. pseudostugae*) que forman parte de los escarabajos barrenadores que más impacto ecológico y económico tienen sobre los bosques de coníferas.

La heterocigosidad promedio esperada, con isoenzimas, fue significativamente mayor en *A. obtectus* ($H_e = 0.259$) respecto de *A. obvelatus* ($H_e = 0.084$), lo que parece estar influenciado por sus distintas características de histo-

ria de vida y distribución geográfica (González-Rodríguez *et al.* 2000). Un análisis filogeográfico mostró que el origen de *A. obtectus* es más sureño que Mesoamérica, y que su dispersión a Europa ocurrió hace aproximadamente 500 años (Álvarez *et al.* 2005); por otro lado, se encontró una fuerte estructura genética entre poblaciones del este y el oeste de Norteamérica (Kim y Sappington 2004). La plaga del algodón, *A. grandis* se estudió con ADNmt en 18 poblaciones del sureste de Estados Unidos y una de México (Tampico, Tamaulipas); los resultados indican que el número de haplotipos y la diversidad nucleotídica es mayor en las poblaciones sureñas; además se encontró una pronunciada diferenciación genética entre las poblaciones del este y el oeste y se sugirió un evento de expansión del área de distribución de *A. grandis* desde México hacia Estados Unidos. En *M. appressum* se hicieron investigaciones filogeográficas que demostraron que el intervalo de fragmentación de la especie es considerablemente más antiguo que el final de la más reciente glaciación, y coincide con un mayor número de eventos interglaciales cálidos más viejos (Smith y Farrell 2005). Además, se encontró que *S. beali* derivó de *S. limbatus*, y se dilucidaron los orígenes geográficos de los procesos relacionados con la especialización y el aislamiento reproductivo (Morse y Farrell 2005).

Dendroctonus adjunctus parasita 20 especies de pinos y se distribuye desde el suroeste de Estados Unidos hasta Guatemala; *D. mexicanus* parasita 21 especies de pinos de México. Ambas especies se encuentran en todos los sistemas montañosos del país. Los estudios con isoenzimas muestran que *D. mexicanus* y *D. adjunctus* tienen un polimorfismo y heterocigosidad altos ($55 \leq P \leq 77.7\%$; $0.304 \leq H_e \leq 0.334$ y $55 \leq P \leq 69\%$; $0.272 \leq H_e \leq 0.320$, respectivamente) con respecto a otros escolítidos (Zúñiga *et al.* 2006a, b). La diversidad nucleotídica y haplotípica en ADNmt de *D. mexicanus* también son altas respecto a otras especies ($\pi = 0.018$ y $h = 0.818$), y 84.7% de la variación genética total es exclusiva de las poblaciones (M. Anducho-Reyes, datos no publicados). Para esta especie se distinguieron tres linajes haplotípicos: el de la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental; el del Cofre de Perote, y finalmente el de la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Juárez en Oaxaca. Por otro lado, en las poblaciones de *D. mexicanus* de la Faja Volcánica Transmexicana hay muchos loci fuera del equilibrio y ausencia de alelos fijos, además las poblaciones se encuentran ligeramente diferenciadas a pesar del flujo genético ($F_{ST} = 0.100$, $F_{IT} = 0.314$, $F_{IS} = 0.236$), lo que indica aislamiento por distan-

cia y dispersión reciente (Zúñiga *et al.* 2006a). En *D. adjunctus* se encontraron resultados similares: las poblaciones están fuera del equilibrio Hardy-Weinberg a pesar de que el flujo génico entre ellas es alto ($Nm = 18.5$). Los F_{IT} (0.078 ± 0.01) y F_{IS} (0.071 ± 0.01) muestran desviaciones estadísticamente significativas; sin embargo, el F_{ST} (0.007 ± 0.002) y la distancia genética promedio ($D = 0.011 \pm 0.004$) indican que no existe diferenciación y que la especie describe un modelo de panmixia en la zona, todo lo cual obedece a un efecto Wahlund (Zúñiga *et al.* 2006b).

La otra especie de escarabajo barrenador, *D. pseudotsugae*, es un parásito especialista de *Pseudotsuga menziesii*, y se distribuye desde el suroeste de Canadá, por la costa oeste de Estados Unidos hasta Chihuahua, Durango y Coahuila en México. De este coleóptero se han estudiado las poblaciones de México y Canadá-Estados Unidos con el propósito de validar la división en dos subespecies: *D. pseudotsugae barragan* para México y *D. pseudotsugae pseudotsugae* en los otros dos países. La distancia genética promedio con RAPD entre el conjunto de poblaciones de Canadá-Estados Unidos y las de México ($D = 0.17$) fue similar a la que se presenta entre subespecies ($D = 0.23$) y el análisis molecular de varianza indica que un alto porcentaje de la variación total es exclusiva de los conjuntos de poblaciones (96.32% y 99%); esto sugiere que las poblaciones describen un modelo de aislamiento por distancia en sentido norte-sur, lo que indica que efectivamente existe una débil pero consistente diferenciación entre las subespecies (Ruiz-Durán 2006).

Lepidoptera

Se han estudiado tres especies de lepidópteros con isoenzimas (Castañeda-Sortibrán, 1996): *Enantia albania*, *E. jethys* y *E. mazai* (incluyendo las subespecies *E. mazai mazai* y *E. mazai diazi*) y con ADNmt *Danaus plexippus*, la mariposa monarca (Brower y Boyce 1991). Los niveles de heterocigosidad hallados en *Enantia* son similares a las de otros insectos. Las poblaciones de *E. albania* y *E. jethys* presentaron niveles relativamente altos de flujo génico ($F_{ST} = 0.096$ y $F_{ST} = 0.044$, respectivamente), mientras que las poblaciones de *E. mazai* presentaron una mayor estructura genética ($F_{ST} = 0.232$) y un alto flujo génico entre pares de poblaciones (promedio $Nm = 8.34$) que está inversamente relacionado con la distancia geográfica, lo cual corresponde con un modelo de aislamiento por distancia. Los resultados, ade-

más, apoyan la división en subespecies de *E. mazai*. Por otro lado, para la mariposa monarca se encontraron niveles bajos de diversidad nucleotídica y haplotípica (Brower y Boyce 1991).

Hymenoptera

Los himenópteros analizados por Aebi *et al.* (2004) pertenecen al género *Horusmenus* y son parasitoides de escarabajos que a su vez son plagas del frijol. Los niveles de heterocigosidad encontrados con microsatélites son relativamente altos ($H_o = 0.488$ y $H_e = 0.608$).

El otro himenóptero del que se tiene información es *Apis mellifera*, la abeja europea, que se ha estudiado con RFLP en África, Europa y Norteamérica (México incluido) para evaluar su proceso de "africanización". Los resultados sugieren que las etapas de africanización no implicaron un reemplazo rápido de biotipos europeos con africanos, por lo que los estudios anteriores pudieron sobreestimar el predominio africano (Clarke *et al.* 2001).

Diptera

En cuanto a dípteros, se han estudiado tres especies de *Drosophila* (*D. nigrospiracula*, *D. pachea* y *D. mettleri*) y dos vectores de enfermedades: *Anopheles albimanus*, que es transmisor de la malaria, y *Aedes aegypti*, vector del dengue.

Los estudios con isoenzimas (Pfeiler y Markow 2001) en *Drosophila* no mostraron evidencia de estructura genética entre sus poblaciones, y sus niveles de heterocigosidad promedio son similares a los esperados en otras especies de dípteros. Con ADNmt (Hurtado *et al.* 2004) se determinó que el Mar de Cortés probablemente ha constituido una barrera efectiva para la dispersión de *D. pachea*, conduciendo a una diferenciación genética significativa entre la distribución peninsular y continental de dicha especie. Por otra parte, en *D. mettleri* y *D. nigrospiracula* se demostró que no hay diferenciación genética entre las poblaciones de las áreas continentales y peninsulares, aunque en *D. mettleri* la población de Santa Catalina sí se encuentra genéticamente diferenciada.

Los estudios con microsatélites en *Anopheles albimanus* (Molina-Cruz *et al.* 2004) muestran que existe una barrera para el flujo génico entre Centro y Sudamérica, y que las poblaciones continentales parecen haber tenido su origen en el Caribe, donde están los haplotipos más ancestrales y hay una mayor diversidad. Sin embargo, las poblaciones mexicanas (Chiapas) también son altamente

diversas. En esta misma especie se encontró una barrera para el flujo genético entre Centro y Sudamérica (Molina-Cruz *et al.* 2004) y se encontró también que las poblaciones costeras del Atlántico y del Pacífico separadas por 200 o menos kilómetros son panmícticas (De Mérida *et al.* 1999). La otra especie vector, *A. aegypti*, fue estudiada con microsatélites en Sonora (Ravel *et al.* 2001), con objeto de conocer su desplazamiento temporal y se determinó que las poblaciones de Guaymas están invadiendo nuevamente Hermosillo.

Isoptera

El único isóptero que se ha estudiado, con ARNmt, es *Reticulitermes flavipes*, la termita común. El estudio abarca además de México otras zonas de Norteamérica, pero no se encontró ninguna estructura genética en sus poblaciones, aunque sí hubo tanto haplotipos ampliamente distribuidos como otros restringidos a pocas poblaciones (Austin *et al.* 2005).

Homoptera

El áfido *Brevicoryne brassicae* es el único homóptero mexicano del cual se tienen estudios. Está asociado a *Brassica campestris* y *B. oleraceae* var. *capitata*, dos especies de plantas de la familia de la coliflor que existen simpátricamente en los Altos de Chiapas. Los niveles de heterocigosidad fueron altos ($H_o = 0.352$ y $H_e = 0.444$), la diferenciación total fue significativamente alta ($F_{ST} = 0.22$) y entre localidades ($F_{ST} = 0.13$) fue mayor que entre los hospederos ($F_{ST} = 0.03$). Dado que las condiciones ambientales son similares entre los sitios evaluados es posible que la selección en cada especie de planta hospedera cause la divergencia observada entre las subpoblaciones de *B. brassicae* (Ruiz-Montoya *et al.* 2003). [Véase recuadro 15.1 en la adenda, pág. 494-1.]

15.6.3 Tortugas marinas

Uno de los hechos por los que la biodiversidad de México es especialmente importante en el ámbito mundial es porque nuestro territorio es parte de la zona de reproducción de muchas especies. Tal es el caso de las tortugas marinas: en las costas del Atlántico y del Pacífico mexicanos se encuentran colonias reproductoras de seis de las siete especies de tortugas marinas de todo el mundo: *Dermochelys coriacea*, *Lepidochelys olivacea*, *L. kempii*, *Chelonia mydas*, *Caretta caretta* y *Eretmochelys imbricata*.

Todas estas especies se encuentran registradas en peligro de extinción en el Apéndice I de CITES y en la NOM-059-SEMARNAT-2001 de México (CITES 2000; Semarnat 2002), pues en las últimas décadas su tamaño poblacional ha decaído de manera drástica por motivos directamente antropogénicos. Los resultados de los análisis de diversidad genética, los marcadores y la localización de las poblaciones de tortugas que se han estudiado en México se encuentran en el cuadro 15.15.

Hay una controversia taxonómica entre *C. mydas* (Golfo de México y Caribe) y *C. agassizii* (Pacífico). Los datos morfológicos apoyan separarlas como taxones diferentes, pero los moleculares (Dutton *et al.* 1996; Karl y Bowen 1999; Chassin-Noria 2002) no reconocen tal distinción. Esto ha generado discrepancias entre CITES y la NOM-059-SEMARNAT-2001 (Semarnat 2002), ya que la norma mexicana sí considera válido proteger a *C. agassizii* como una especie, mientras que la internacional no.

A escala mundial el nivel de diferenciación genética entre poblaciones que anidan separadas por grandes distancias (más de 1 500 km) comprueba la teoría de que las tortugas se reproducen en las playas en que fueron incubadas como huevo. Con este mismo parámetro, en poblaciones de *Chelonia* que se reproducen en playas separadas por menos de 50 km, no se encontró subdivisión entre las colonias, lo que sugiere que la teoría no opera en escalas finas. Sin embargo, *L. olivacea* presenta una somera diferenciación genética entre las poblaciones de Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca, lo que sugeriría estrategias de conservación que consideren dos unidades evolutivas (López-Castro y Rocha-Olivares 2005). El contraste entre estas especies puede ser reflejo de un flujo genético histórico o eventos recientes de colonización. Lo anterior indica que las estrategias de conservación deben basarse en análisis específicos de cada caso, ya que no pueden extrapolarse directamente los resultados de grandes distancias.

En 1965 alrededor de 25 000 hembras de *Chelonia* anidaron en las playas de Michoacán, y en los años noventa este valor había decaído a apenas 1 400 tortugas. Tal cuello de botella no resulta tan desesperanzador cuando se compara con el tamaño histórico de la población estimado, N_e , que varía de 1 860 a 2 260 individuos, lo que muestra que gracias al periodo generacional de estos reptiles (40 años) no ha transcurrido el tiempo suficiente para que la endogamia y la deriva comprometan el futuro de estas poblaciones. Así, si los esfuerzos de conservación dan resultado, las tortugas podrían recuperarse de su actual exposición a tamaños reducidos.

Cuadro 15.15 Estimadores de la diversidad genética en tortugas marinas

Especie	Localidades	n (k)	Marcador	h	π	A	He	Referencia
<i>D. coriacea</i>	Mexiquillo, Michoacán	18 (18)	ADNmt región control secuencias	0.71 ± 0.07	0.0017	—	—	Dutton <i>et al.</i> 1999
<i>L. kempii</i>	Rancho Nuevo, Tamaulipas	9 (4)	ADNmt región control secuencias	0.69	0.0033	—	—	Bowen <i>et al.</i> 1998
<i>C. mydas</i>	Michoacán, México	7 (1)	ADNmt RFLP	0.0	0.0	—	—	Bowen <i>et al.</i> 1992
<i>C. mydas</i>	Michoacán, México	123 (5)	ADNmt región control secuencias	0.48 ± 0.04	0.0036	—	—	Chassin-Noria <i>et al.</i> 2004
<i>C. mydas</i>	Quintana Roo	20 (7)	ADNmt región control secuencias	0.82 ± 0.06	0.0057	—	—	Encalada <i>et al.</i> 1996
<i>E. imbricata</i>	Yucatán	15 (2)	ADNmt región control secuencias	0.23	0.0003	—	—	Bass <i>et al.</i> 1996
<i>L. kempii</i>	Rancho Nuevo, Tamaulipas	26	microsatélites (3 loci)	—	—	7-18	0.74	Kichler <i>et al.</i> 1999
<i>L. olivacea</i>	Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero, Oaxaca	137	ADNmt región control secuencias	31	0.06-0.30	2-11	0.16-0.61	López-Castro y Rocha-Olivares 2005
<i>C. mydas</i>	Michoacán, México	123	microsatélites (3 loci)	—	—	33-53	0.895	Chassin-Noria <i>et al.</i> 2004

n = número de muestras; k = número de haplotipos; h = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica; A = número de alelos; He = heterocigosidad esperada.

15.6.4 Peces y crustáceos de importancia comercial

Los principales productos pesqueros de México, tanto por su volumen de captura como por su valor económico, son los atunes, las sardinias y los camarones. Los estudios de diversidad genética en estas y otras especies de importancia comercial son útiles para identificar las unidades de pesca (subpoblaciones) en la administración de las pesquerías. Los valores de diversidad genética y demás información pertinente se encuentran en el cuadro 15.16.

De acuerdo con el volumen de captura, el atún aleta amarilla es la primera pesquería de México. Para poblaciones pescadas en aguas mexicanas se encontró con RFLP una diversidad media haplotípica de $h = 0.86$ y nucleotídica de $\pi = 0.009$ (Scoles y Graves, 1993), y mediante secuencias de la región control del ADNmt se estimaron en $h = 0.999$ y $\pi = 0.033$, respectivamente (Ely *et al.* 2005). Estimaciones similares de heterocigosidad media basadas en un muestreo más amplio fueron ubicadas entre $H = 0.052$ utilizando isoenzimas y $H = 0.43$ con RAPD (Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer 2003), mientras

que mediante microsatélites se ubicó en $H = 0.59$ (Appleyard *et al.* 2001) y en un análisis utilizando un grupo distinto de microsatélites fueron bastante cercanas ($He = 0.52$ a $He = 0.60$; Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer 2006). Los estudios de diferenciación poblacional no han mostrado la presencia de poblaciones distintas en el Pacífico mexicano, aunque en el nivel global se sabe de la divergencia entre las poblaciones al norte y sur del Ecuador.

La estructura genética de varias especies del Pacífico mexicano es congruente con la capacidad de dispersión, con la presencia de patrones filopátricos, como en el tiburón martillo (*Sphyrna lewini*), o con las características oceanográficas; por ejemplo, en el Pacífico oriental se origina una convergencia de la corriente de California proveniente del norte con la del Perú, que viene del hemisferio sur, formando la contracorriente ecuatorial caracterizada por condiciones de marcada heterogeneidad oceanográfica que constituye una posible barrera para la dispersión larvaria de algunas especies a lo largo del litoral del Pacífico mexicano. Por otro lado, la carencia de sistemas lagunares importantes en Michoacán, Jalisco, Colima y parte de Nayarit propicia la discontinuidad en las poblaciones de especies que necesitan dichos cuerpos

Cuadro 15.16 Estimaciones de diversidad genética en diferentes especies de peces y crustáceos (camarones) de importancia comercial en el Pacífico mexicano y en el Golfo de México

Especie	Nombre común	Océano	MM	N	Ho	h	π	Referencia
CAMARONES								
<i>Litopenaeus setiferus</i>	Camarón blanco	GM	D	456	0.68	—	—	Ball y Chapman 2003
<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	Camarón café	PM	A	150	0.092	—	—	Díaz-Jaimes <i>et al.</i> 2006
<i>Litopenaeus stylirostris</i>	Camarón azul	CG	A	31	0.084	—	—	De la Rosa-Vélez <i>et al.</i> 2000
PECES TELEÓSTEOS								
<i>Thunnus albacares</i>	Atún aleta amarilla	PM	C	—	—	0.86	0.009	Scoles y Graves 1993
		PM	A	327	0.052	—	—	Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer 2003
		PM	B	327	0.43	—	—	Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer 2006
		PM	E	115	—	0.999	0.033	Ely <i>et al.</i> 2005
		PM	D	73	0.59	—	—	Appleyard <i>et al.</i> 2001
<i>Centropomus viridis</i>	Róbalo	PM	A	65	0.183	—	—	Sandoval-Castellanos <i>et al.</i> 2005
<i>Centropomus medius</i>	Róbalo	PM	A	45	0.191	—	—	Sandoval-Castellanos <i>et al.</i> 2005
<i>Centropomus robalito</i>	Róbalo	PM	A	82	0.216	—	—	Sandoval-Castellanos <i>et al.</i> 2005
<i>Engraulis mordax</i>	Anchoveta	PM	A	30	0.063	—	—	Grant y Bowen, 1998
			E-Citb	196	—	0.855	0.005	Lecomte <i>et al.</i> 2005
<i>Katsuwonus pelamis</i>	Barrilete	PM	E-RC	32	—	0.998	0.033	Ely <i>et al.</i> 2005
<i>Lutjanus campechanus</i>	Pargo	GM	D	192	0.534	—	—	Heist y Gold 2000
<i>Makaira nigricans</i>	Marlin azul	PM	A	99	0.028	—	—	Buonaccorsi <i>et al.</i> 2001
			C	159	—	0.759	0.016	
			D	768	0.935	—	—	
			F	422	0.268	—	—	
<i>Sardinops sagax</i>	Sardina del Pacífico	PM	A	30	0.036	—	—	Grant y Leslie 1996
			E-RC	15	—	1	0.03	Bowen y Grant 1997
			E-Citb	107	—	0.826	0.003	Lecomte <i>et al.</i> 2005
<i>Scomberomorus cavalla</i>	Sierra, carito	GM	C	390	—	0.684	0.0048	Gold <i>et al.</i> 1997
			D	476	—	—	—	Broughton <i>et al.</i> 2002
<i>Scomberomorus maculatus</i>	Sierra del Golfo	GM	C	74	—	0.812	0.026	Buonaccorsi <i>et al.</i> 2001
F	305	0.242	—	—				
<i>Xiphias gladius</i>	Pez espada	PM	C	34	—	0.92	—	Chow <i>et al.</i> 1997
TIBURONES								
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	Tiburón trozo	GM	A	400	0.005	—	—	Heist <i>et al.</i> 1995
			C	95	—	0.22	0.0005	
<i>Carcharhinus limbatus</i>	Puntas negras	GM	D	418	0.5	—	—	Keeney <i>et al.</i> 2005
			E-RC	312	—	0.805	0.0021	
<i>Carcharhinus falciformes</i>	Tiburón sedoso	PM	B	130	0.424	—	—	Castillo-Olguín 2005
			G-Citb	145	—	0.331	0.017	
<i>Sphyrna lewini</i>	Tiburón martillo	PM	B	88	0.386	—	—	Castillo Olguín 2005
			G-Citb	92	—	0.38	0.022	

PM = Pacífico mexicano; GM = Golfo de México; MM = marcador molecular; Citb = citocromo b ADNmt; RC = región control ADNmt; A = aloenzimas; B = RAPDS; C = RFLPS-ADNmt; D = microsatélites; E = secuencias; F = RFLPS-ADNnuclear; G = SSCPS; Ho = heterocigosidad observada media; h = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica.

de agua para completar su ciclo de vida, como el camarón *Farfantepenaeus californiensis* y los róbalo *Centroponus viridis*, *C. medius* y *C. robalito*. De estas especies solo las poblaciones de *C. robalito* no difieren de manera significativa, probablemente porque su mayor densidad permite el flujo larvario a mar abierto. Esta información resalta lo mucho que los estuarios y lagunas costeras pueden significar como recurso para nuestro país, y de ahí la importancia de protegerlos.

15.6.5 Pinnípedos

Los pinnípedos son el grupo de mamíferos marinos que incluye a las morsas, focas y lobos marinos. En México actualmente existen cuatro especies, todas en el Pacífico, y en alguna categoría de la NOM-059-SEMARNAT-2001: el lobo marino de California (*Zalophus californianus*) sujeto a protección especial; el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) en peligro de extinción; la foca elefante o elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) amenazado, y la foca común o de puerto (*Phoca vitulina richardsi*) sujeta a protección especial.

La situación de los pinnípedos mexicanos es tan grave (debido a una histórica sobreexplotación) que en los últimos 200 años llevó a muchos al borde de la extinción. La caza del lobo marino de California redujo la población de México y del sur de California a tan solo 1 500 animales en la década de los veinte; para 2000 la población en la costa occidental de la Península de Baja California se estimó en 31 000 individuos. El lobo fino de Guadalupe fue prácticamente exterminado entre finales del siglo XVIII y principios del XIX: para 1920 se conocían solo siete individuos; su población actual se limita prácticamente a la Isla Guadalupe, donde en 1993 habitaban 7 408 lobos finos. El elefante marino se declaró extinto tres veces entre 1800 y 1892; la población remanente de aquel entonces, estimada entre 10 y 44 individuos, permaneció en la Isla Guadalupe; en los noventa se calculó una población mundial de 127 000, de los cuales 15 000 estaban en la mencionada isla, y más recientemente se añadieron dos poblaciones, 12 000 en las Islas San Benito y 1 500 en la Isla Cedros. La foca común del Pacífico es una especie poco abundante en nuestro país, no así en el resto de Norteamérica; fue bastante cazada a principios del siglo XX, pero a diferencia de lo que ocurre con el resto de los pinnípedos no se reconoce un cuello de botella.

El estudio de la genética de poblaciones de estos mamíferos marinos es especialmente importante para su conservación, ya que revela en qué aspecto pueden ser más

vulnerables y qué localidades, generalmente islas, deben priorizarse para su conservación. Los valores encontrados y los marcadores se muestran en el cuadro 15.17.

La variación genética del lobo marino de California es relativamente alta comparada con la de otros pinnípedos, y no es concluyente que haya ocurrido un cuello de botella. La distribución de la variación en el Golfo de California concuerda con el grado de explotación que hubo en cada zona: menor variación en las loberas del sur, donde la caza fue mayor. El análisis de la estructura genética de este lobo marino reveló cuatro poblaciones diferentes para México. Aunque esta especie demográficamente se considera recuperada y su variación genética es buena, es aún vulnerable ya que se encuentra subdividido del modo mencionado (Maldonado *et al.* 1995).

El lobo fino de Guadalupe permanece en peligro de extinción ya que el tamaño de su población no se ha recuperado. Tiene una variación genética moderada, pero el efecto de cuello de botella es claro, ya que solo uno de los haplotipos actuales coincide con uno de los 25 obtenidos de restos óseos previos al declive (Weber *et al.* 2004).

A pesar del éxito del elefante marino para recolonizar su distribución anterior a la sobreexplotación, su diversidad genética es muy reducida en todos los marcadores que se han utilizado (isoenzimas, ADNmt, microsatélites, entre otros). Aparentemente los animales actuales representan una porción reducida de la poza génica original, lo cual constituye una vulnerabilidad (Abadía 2006).

La foca común no se ha estudiado específicamente en México, pero fuera de nuestro país se sabe que tiene una de las variaciones genéticas más altas para mamíferos marinos. Sin embargo, este pinnípedo es vulnerable en nuestro territorio porque es poco abundante.

15.6.6 Manatíes

La especie de manatí de México es *Trichechus manatus* y está registrada en el Apéndice I de CITES y en la NOM-059-SEMARNAT-2001 como en peligro de extinción. Se distribuye en la costa nororiental de América del Sur en las Antillas y en la costa americana en el Caribe, Florida y el Golfo de México. Las otras dos especies del género son *T. senegalensis* (África) y *T. inunguis* (Amazonas) y también se encuentran incluidas en CITES.

Una parte importante de los estudios moleculares en manatíes se ha dedicado a la filogenia. Se determinó que el origen de *T. senegalensis* y *T. inunguis* fue a partir de *T. manatus* hace aproximadamente 6 Ma (Medrano-González *et al.* 2001a; Medrano-González 2006). Los tiem-

Cuadro 15.17 Variación genética de las especies de pinnípedos de México

Especie	Marcador	Loci	N	k/g	h	π	F_{ST}	Φ_{ST}	Referencia
(1) <i>Z. californianus</i>	ADNmt	Región control	40 (360 pb)	11	*	0.004 – 0.017	—	—	Maldonado <i>et al.</i> 1995
			Total						
(2) <i>Z. californianus</i>	ADNmt	Región control	11 (360 pb)	7	*	*	—	—	Maldonado <i>et al.</i> 1995
			BA y PB						
<i>Z. californianus</i>	ADNmt	Región control	170 (383 pb)	33	0.750 – 0.952	0.006 – 0.015	0.1095	0.1387	Schramm 2002
			Total						
(1) <i>Z. californianus</i>	MHC	Clase II (Zaca-DRB)	227 (8 seq)	40	—	—	—	—	Bowen <i>et al.</i> 2006
			Total						
(2) <i>Z. californianus</i>	MHC	clase II (Zaca-DRB)	98 (8 seq)	29	—	—	—	—	Bowen <i>et al.</i> 2006
			6 loberas RGI						
<i>A. townsendi</i>	ADNn	Huella digital multilocus	29	56	—	—	—	—	Bernardi <i>et al.</i> 1998
<i>A. townsendi</i>	ADNmt	Región control	25 (320 pb)	7	*	*	—	—	Bernardi <i>et al.</i> 1998
<i>A. townsendi</i>	ADNmt	Región control	26 (181 pb) ^a	25	0.997 ± 0.012	0.055 ± 0.004	—	—	Weber <i>et al.</i> 2004
<i>M. angustirostris</i>	ADNmt	Región control	148 (407 pb)	2	0.378 ± 0.036	0.004 ± 0.002	—	—	Abadía 2006

Loci = número o tipo de loci; N = número de organismos utilizados en el estudio y entre paréntesis el número de pares de bases (pb) secuenciadas, secuencias utilizadas (seq) o sistemas enzimáticos (se) probados; k/g = número de haplotipos o genotipos en la muestra; h = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica para datos mitocondriales; F_{ST} y Φ_{ST} = diferenciación genética. Cuando el estudio incluye datos de poblaciones fuera de México, se presenta un renglón con los valores totales (1), seguido de otro renglón (2) con valores exclusivos para México.

BA: Bahía de los Ángeles.

PB: Punta Banda.

RGI: Región de las Grandes Islas.

* No se publicó el dato.

^a Muestras de hueso previas al cuello de botella, procedentes de Punta Magu e Isla San Nicolás, California, EUA.

pos de coalescencia mostraron crecimientos poblacionales que coinciden uno con las fechas posteriores a la glaciación illinoiana (310 000 a 128 000 o 250 000 años) y otro con los orígenes de *T. inunguis* y *T. senegalensis*.

La diversidad genética de *T. manatus* se ha estudiado a lo largo de toda su distribución, incluyendo varias poblaciones de México. La información pertinente se encuentra en el cuadro 15.18. Se identificaron 25 haplotipos, cinco posiblemente se deben a hibridaciones con *T. inunguis*, y de estos últimos tres se encuentran en México.

La estructura genética de *T. manatus* sugiere que, aunque entre casi todas las regiones aleañas ha habido flujo génico reciente, las poblaciones se han diferenciado desde hace más tiempo que otros mamíferos marinos. La fragmentación parece dividirse en un grupo de América del Sur, otro de Centroamérica, un tercero en el Golfo de México y el más reciente en las Antillas y Florida. Los manatíes en el Caribe Occidental, o sea las costas de Quintana Roo y Belice, presentan la mayor diversidad genética regional de la especie, ya que se mezclan las poblaciones de Centroamérica, el Golfo de México y las Antillas y Florida. En el Golfo de México únicamente se registró el haplotipo J, mientras que en Quintana Roo y Yucatán se tienen además haplotipos de las Antillas y Florida. La diferenciación genética entre las dos poblaciones mexicanas es considerable, lo que posiblemente se deba a la presencia de barreras geográficas hidrológicas naturales.

Toda esta información debe considerarse para organizar una mejor estrategia nacional para la conservación de la especie.

15.6.7 Cetáceos

En México se han realizado estudios en cuatro especies de cetáceos. La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*), la ballena gris (*Eschrichtius robustus*), el delfín (*Tursiops truncatus*) y la vaquita marina (*Phocoena sinus*). Todas se encuentran en la NOM-059-SEMARNAT-2001, las tres primeras sujetas a protección especial y la vaquita en peligro de extinción.

Además de los estudios típicos de genética de poblaciones, en la mayoría de estos cetáceos se han evaluado los genes del complejo de histocompatibilidad *Mhc*, que codifican las proteínas necesarias para que las células T puedan iniciar la respuesta inmune (Doherty y Zinkernagel 1975). El grado de polimorfismo de estos genes es crítico para dicha respuesta, de modo que la variabilidad del complejo se considera importante para la supervivencia de especies amenazadas. Tal información es relevante para obtener una idea del potencial de conservación de cada población, ya que estos genes influyen en la supervivencia (Crandall *et al.* 2000).

Tanto la ballena jorobada como la gris sufrieron una intensa sobreexplotación que casi las condujo a la extinción. Desde 1966 están protegidas por la Comisión Ballenera Internacional. La investigación de genética de poblaciones en dichas especies es bastante amplia; el cuadro 15.19 resume los principales resultados de *M. novaeangliae* (ballena jorobada). Esta especie se distribuye en todo el mundo y tiene un ciclo migratorio regular: se alimenta en altas latitudes durante el verano y se reproduce en aguas someras tropicales y subtropicales durante el invierno. Se reconocen tres poblaciones: Atlántico Norte,

Cuadro 15.18 Diversidad genética de los manatíes de México y otras regiones estimada con secuencias de la región control de ADNMT

Región	<i>n</i>	<i>k</i>	<i>h</i>	<i>P</i>	π
Florida	28	1	0.000	0	0.0000
Golfo de México (Ver., Tab., Chis.)	13	1	0.000	0	0.0000
Caribe occidental (Q. Roo)	18	3	0.850	25	0.0441
Antillas	68	3	0.542	2	0.0014
Venezuela	4	3	0.833	3	0.0037
Colombia	33	8	0.780	31	0.0312
Guyana y Guyana Francesa	7	6	0.857	5	0.0054
Brasil	30	2	0.067	1	0.0002

n = tamaño de muestra; *k* = número de haplotipos; *h* = diversidad haplotípica; *P* = número de sitios polimórficos; π = diversidad nucleotídica.

Datos de García-Rodríguez *et al.* 1998; Medrano-González *et al.* 2001a y Vianna *et al.* 2006.

Cuadro 15.19 Diversidad genética de las ballenas jorobadas de diferentes regiones y etapas invernales en el Pacífico mexicano muestreadas entre 1990 y 1996

	n	k	π	h	h_{ac}	a_{ms}	A_{ms}
Los Cabos 1	19	4	0.0037	0.667	0.345	23	14.6
Los Cabos 2	58	5	0.0090	0.766	0.459	45	21.6
Los Cabos 3	71	5	0.0089	0.738	0.470	58	25.5
Bahía Banderas 1	44	5	0.0117	0.707	0.463	38	18.6
Bahía Banderas 2	42	5	0.0079	0.663	0.409	39	20.8
Isla Socorro 2	49	4	0.0084	0.713	0.401	42	20.7
Isla Socorro 3	37	4	0.0079	0.637	0.451	43	23.0

Etapas: Etapa 1: hasta el 28 de enero en Baja California y 21 de enero en las otras regiones. Etapa 2: después de la etapa 1 hasta el 4 de marzo. Etapa 3: posterior al 4 de marzo.

n = tamaño de muestra mitocondrial (el tamaño de muestra de los otros marcadores es similar); k = número de haplotipos mitocondriales; π = diversidad nucleotídica mitocondrial; h = diversidad genética mitocondrial; h_{ac} = diversidad genética en un sitio de restricción del intrón 1 de la actina; a_{ms} = número total de alelos en cuatro loci de microsatélites; A_{ms} = la suma correspondiente del número efectivo de alelos.

Datos de Medrano-González *et al.* 1995; Robles-Saavedra (en preparación) y Vázquez-Cuevas 2007.

Pacífico Norte y Océano Austral, separadas por el desfase estacional y por las zonas de hielo. Las ballenas del Pacífico mexicano son las de la subpoblación oriental del Pacífico Norte que se reproducen en Baja California Sur y Centroamérica; las que viven todo el año en el Golfo de California y las de la agregación invernal en las Islas Revillagigedo, cuya zona de alimentación se desconoce. El tamaño de estas poblaciones es difícil de asegurar; Urban *et al.* (1999) calcularon mediante marcaje un total de 2 000 individuos para todo el Pacífico mexicano, pero una investigación en proceso señala que la tasa de crecimiento de las poblaciones del Pacífico norte ha sido de 7% anual desde 1966 y que la subpoblación de Revillagigedo en sí misma cuenta con aproximadamente 2 000 individuos.

Los análisis filogeográficos y de coalescencia muestran dos crecimientos poblacionales, uno previo al Pleistoceno y otro al periodo interglacial postillinoiano. Se ha planteado la hipótesis de que, como resultado del descongelamiento de sus zonas de alimentación cerca de las costas, durante estas temporadas las ballenas jorobadas incrementan su abundancia, se dispersan y encuentran diferentes sitios de reproducción formando nuevas poblaciones. Tal podría ser el origen del grupo de las Islas Revillagigedo, luego de la pequeña glaciación entre los siglos XIV y XVIII (Herman 1979). En contraparte, durante las glaciaciones disminuye la abundancia de ballenas y se congregan cerca del Ecuador, incrementando el flujo génico e incluso cambiando de hemisferio (Medrano-González *et al.* 2001b; Baker y Medrano-González 2002).

Se calcula que el declive poblacional al que *M. novaeangliae* fue sometida por la caza disminuyó la diversidad genética de la especie en menos de 4% de su valor prístino (Medrano-González *et al.* 2001b), a pesar de lo cual las ballenas jorobadas del Pacífico mexicano tienen un grado de polimorfismo genético alto. Los niveles de diversidad mitocondrial y nuclear son mayores que los de ejemplares de otras partes del mundo, además esta zona es muy representativa de la variación mundial: 13% de los haplotipos y 83% de los alelos de microsatélites. Tal condición se debe a que se trata de una zona de reproducción en la que confluyen ballenas de diferentes zonas de alimentación del Pacífico Norte y de otras aún no caracterizadas (además de las ballenas de las Islas Revillagigedo), aunado a que durante las glaciaciones ha habido flujo genético con las poblaciones que normalmente se reproducen y alimentan en Centro y Suramérica (Baker *et al.* 1998; Vázquez-Cuevas 2007). La variación dentro de las diferentes zonas de agregación del Pacífico mexicano es mayor en Los Cabos; además, y al contrario de lo que ocurre en el resto de las agregaciones, aquí los loci nucleares no se encuentran en equilibrio y los valores F_{IS} son positivos y relativamente altos (Baker *et al.* 1993; Medrano-González *et al.* 2001b). La interpretación es que se trata de un efecto Wahlund, lo cual sugiere que Los Cabos es más una zona de tránsito que destino migratorio (Baker *et al.* 1998; Vázquez-Cuevas 2007).

Otro descubrimiento interesante es que la diversidad genética varía estacionalmente, lo cual indica que las ballenas jorobadas arriban de diferentes zonas de alimenta-

ción y se dispersan en el Pacífico mexicano con patrones espacio-temporales heterogéneos. Por otro lado, la diferenciación genética mitocondrial resultó ser mayor a la nuclear en todos los niveles, desde entre cuencas oceánicas hasta entre las zonas de una región. Esto puede ser prueba de que el flujo genético de los machos es mayor ya que se dispersan más en la búsqueda de hembras (Baker *et al.* 1998; Medrano-González *et al.* 2001b; Vázquez-Cuevas 2007; Robles-Saavedra, en preparación).

La investigación de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano forma parte de un esfuerzo internacional para estudiar con detalle la estructura genética e historia poblacional de estos mamíferos. La información a la fecha indica que México es una zona de reproducción importante para el mantenimiento de la diversidad genética del Pacífico Norte y para los procesos de dispersión y fragmentación poblacional que determinan la unidad evolutiva de la especie a escala mundial.

La otra ballena, *Eschrichtius robustus* o ballena gris, ha sido ampliamente estudiada en todo el mundo; sin embargo se mencionarán solo los resultados que más competen a México. A comienzos del siglo XVIII la población del Atlántico se extinguió debido a la caza, y las remanentes en el Pacífico, Oriental y Occidental, casi sufren el mismo destino a mediados del XIX y principios del XX. La población del Pacífico Occidental ha recuperado su abundancia original, pero la Oriental, con apenas 100 individuos, se considera gravemente amenazada (Weller *et al.* 1999, 2002; Hilton-Taylor 2000). La comparación entre estas dos poblaciones mostró que son genéticamente distintas, de acuerdo con el análisis de varianza molecular de ADNmt ($\Phi_{ST} = 0.117$, $p < 0.001$, $F_{ST} = 0.087$, $p < 0.001$) (LeDuc *et al.* 2002). Dichos resultados son consistentes con los de Lang *et al.* (2004), las diferencias en diversidad haplotípica y nucleotídica muestran que la Oriental es relativamente divergente. En total se hallaron 36 haplotipos, 33 en la Occidental y solo 10 en la Oriental, con siete en común entre ambas. El análisis con microsatélites (Lang *et al.* 2004) mostró igualmente una mayor diversidad media en la población Occidental ($H = 0.76$ y 10.2 alelos por locus) que en la Oriental ($H = 0.72$, 9.5 alelos por locus). Esta diferencia no es tan grande como se esperaría dado el estado de la población Oriental, posiblemente porque el cuello de botella aún es muy reciente.

Se ha estudiado la variabilidad mitocondrial de ballenas grises en dos lagunas: San Ignacio y Ojo de Liebre, ambas zonas de reproducción en Baja California. La diversidad haplotípica y nucleotídica fueron similares en-

tre ambos sitios y en San Ignacio fueron consistentes en años sucesivos (Goerlitz *et al.* 2003).

El análisis de la diversidad de los genes del complejo *Mhc* en ballenas de la población Occidental indica que efectivamente se encuentran sometidos a selección positiva (Flores-Ramírez 2005; Flores-Ramírez *et al.* 2000, 2004). Comparar estos resultados con los de la Oriental sería un estudio importante para determinar si su polimorfismo histocompatible está en niveles adecuados o si, por el contrario, podría afectar su recuperación.

Otra forma que podría usarse para evaluar la variación genética en cetáceos es mediante el uso de marcadores ligados al cromosoma Y, que permite identificar a los machos reproductores, su éxito y la edad de madurez sexual, parámetros necesarios para un mejor manejo.

El delfín *Tursiops truncatus* se distribuye en todo el mundo y se caracteriza por tener una gran plasticidad fenotípica. Se reconocen dos ecotipos: la forma costera y la forma pelágica (Walker 1981; Hersh y Duffield 1990; Mead y Potter 1990, 1995; Hoelzel *et al.* 1998; Natoli *et al.* 2004). Actualmente la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN) considera que en general el conocimiento actual de estos delfines es insuficiente para definir su administración sustentable. Los estudios genéticos como estructura genética, grado de depresión por endogamia, tamaño efectivo y capacidad inmune son particularmente útiles para evaluar la vulnerabilidad de sus poblaciones ante los procesos de extracción.

Los estudios de *T. truncatus* en nuestro país se han realizado por un lado en las poblaciones del Golfo de México, Caribe y Atlántico Norte y por el otro en las del Golfo de California y Sinaloa. Los resultados de estos estudios se encuentran sintetizados en el cuadro 15.20.

En el Golfo de México y el Caribe se analizaron muestras de animales en cautiverio de Tabasco, Veracruz (agrupados como Sur del Golfo de México), Quintana Roo y Cuba, a las que se agregaron secuencias de delfines costeros del Atlántico Norte (WNAC por sus siglas en inglés), de pelágicos del mismo océano (WNAP) (Natoli *et al.* 2004), de pelágicos del norte del Golfo de México (NGM) y del GenBank (Bahamas y Cuba). En estas poblaciones se encontraron valores muy altos de estructura genética mitocondrial (F_{ST}), principalmente entre el Atlántico Norte y el resto (Islas 2005), por ejemplo $F_{ST} = 0.54266$ entre WNAC y Bahamas-Cuba. Por otro lado, todas las poblaciones mostraron una fina estructura genética: se encontró mayor flujo genético entre los delfines pelágicos del Atlántico Norte con los del sur del Golfo de México y Caribe, y a su vez estos con los del norte del

Cuadro 15.20 Diversidad genética en ADNmt en *Tursiops truncatus* en el Golfo de California, Golfo de México, Caribe y Atlántico Norte

Localidad	Marcador	<i>n</i>	<i>A</i> (<i>L</i>)	<i>H_o</i>	<i>k</i>	<i>h</i>	π	Referencia
ATLÁNTICO NORTE, GOLFO DE MÉXICO Y CARIBE								
WNAP		25	—	—	11	0.8767	0.02131	Islas 2005
WNAC		29	—	—	6	0.8767	0.00735	Islas 2005
NGM		14	—	—	7	0.8571	0.01235	Islas 2005
SGM		16	—	—	9	0.8583	0.01309	Islas 2005
Quintana Roo	Mn y ADNmt	8	4.75(4)	0.7951	4	0.8214	0.055830	Islas 2005
Bah-Cuba	Mn y ADNmt	21	4.75(4)	0.652	6	0.4952	0.011056	Islas 2005
Tabasco-Veracruz	Mn y ADNmt	18	5.25(4)	0.666	9	0.8476	0.015433	Islas 2005
GOLFO DE CALIFORNIA								
GC Norte	ADNMT	23	—	—	8	0.83	0.0104	Segura 2004
GC Islas	ADNMT	8	—	—	6	0.93	0.0177	Segura 2004
GC Centro	ADNMT	16	—	—	11	0.94	0.0119	Segura 2004
GC Sur	ADNMT	44	—	—	16	0.92	0.0118	Segura 2004
Sinaloa	ADNMT	11	—	—	6	0.80	0.0036	Segura 2004
Sinaloa		19	4.25(4)	0.6230	2	0.6000	0.001818	Islas 2005
Costeros GC	ADNMT	34	—	—	17	0.89	0.0113	Segura 2004
Oceánicos GC	ADNMT	52	—	—	20	0.94	0.0135	Segura 2004
Costeros GC	ADNMT e i.PLP	12	—	—	6	0.8030	0.01144	Rojo-Arreola 2005
Oceánicos GC	ADNMT e i.PLP	43	—	—	22	0.9568	0.01422	Rojo-Arreola 2005
PACÍFICO NE, ATLÁNTICO NORTE Y GOLFO DE MÉXICO								
ENP	Mn	14	4.2(9)	0.536	—	—	—	Natoli <i>et al.</i> 2004
GM	Mn	22	4.9(9)	0.517	—	—	—	Natoli <i>et al.</i> 2004
WNAP	Mn	27	8.4(9)	0.655	—	—	—	Natoli <i>et al.</i> 2004
WNAC	Mn	27	5.6(9)	0.558	—	—	—	Natoli <i>et al.</i> 2004
ENA	Mn	27	5.3(9)	0.522	—	—	—	Natoli <i>et al.</i> 2004
MS	Mn	45	9.8(9)	0.527	—	—	—	Natoli <i>et al.</i> 2004

Marcador: marcador molecular utilizado; Mn = microsatélites nucleares; i.PLP = secuencia del intrón de la proteína PLP; *n* = número de muestras; *A* = media del número de alelos por locus; *L* = número de loci; *H_o* = heterocigosidad observada media; *k* = número de haplotipos; *h* = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica; WNAP = animales pelágicos de la región occidental del Atlántico Norte; WNAC = Costa occidental del Atlántico Norte; NGM = norte del Golfo de México; SGM = sur del Golfo de México; Bah-Cuba = Cuba y secuencias del GenBank provenientes de Bahamas (AF155162, AF378178, AF155160, AF155161, AF378176 y AF378177); GC = Golfo de California; ENA = oriente del Atlántico Norte (Inglaterra y Escocia); ms = Mar Mediterráneo.

mismo golfo (Natoli *et al.* 2004). También se observó flujo entre el Golfo de México y el Caribe, donde además los tres haplotipos de Quintana Roo representan 60% de la muestra, de modo que es probable que haya migración de delfines pelágicos en la zona (Islas 2005). Los análisis filogeográficos indican que estas poblaciones son un grupo monofilético dividido en cuatro, según sus haplotipos: 1] pelágicos; 2] costeros del Atlántico Norte; 3] norte y

sur del Golfo de México, y 4] sur del Golfo de México y Caribe (Islas 2005).

En el Golfo de California se han realizado estudios con ADNmt en animales varados y en cautiverio en cinco localidades: San Felipe, Bahía de los Ángeles, Bahía Concepción, Loreto y Sinaloa (Segura 2004) y utilizando ADNmt y la secuencia del intrón de la proteína PLP en Bahía de la Paz, Concepción y el resto del Golfo de Cali-

fornia (Rojo-Arreola 2005). En general los delfines de este golfo presentaron diversidad haplotípica alta y nucleotídica moderada; con la proteína se encontraron valores de dichas diversidades menores a los hallados en el ADNmt ($h = 0.6246$ y $\pi = 0.002297$), lo que podría deberse al tamaño de muestra y a que todos los individuos eran machos. Por otro lado, los análisis de estructura genética mitocondrial entre los ecotipos costeros y pelágicos mostraron valores ligeramente bajos y marginalmente significativos ($F_{ST} = 0.10128$, $p < 0.002$; $\Phi_{ST} = 0.07616$, $p = 0.05474$), lo que indica un importante flujo genético entre ambos grupos (Rojo-Arreola 2005). A escala regional también se encontraron diferencias dentro del Golfo de California ($F_{ST} = 0.083$ y $\Phi_{ST} = 0.170$, $p < 0.0001$ en ambos) según la latitud: el Golfo norte, el Golfo sur y Sinaloa fueron las localidades más diferenciadas (Segura 2004; Rojo-Arreola 2005).

Por último, las poblaciones de Sinaloa se incluyeron en un análisis con microsatélites con las poblaciones del sur del Golfo de México y el Caribe (Islas 2005). Todas las poblaciones presentaron valores de heterocigosidad bastante altos (entre 0.6230 y 0.7251); sin embargo las agregaciones de delfines del Golfo de California presentaron una diversidad nucleotídica tres veces superior a las de Sinaloa (0.0036, Segura 2004). Dado que se han definido unidades poblacionales con base en dicha diversidad (Hayano *et al.* 2004; Natoli *et al.* 2004), la población de Sinaloa debe considerarse para estudios futuros.

En general las poblaciones del ecotipo pelágico fueron más diversas. Los valores de diversidad haplotípica fueron menores en el Caribe y el Golfo de México que en el de California, lo cual tal vez se deba al menor tamaño de muestra. En cambio la diversidad nucleotídica es muy

similar en todas las poblaciones, exceptuando a Sinaloa y a los delfines costeros del Atlántico Norte Occidental, que estuvieron en un orden de magnitud por abajo. Por otro lado, en Quintana Roo se encontraron los valores más altos, además de la presencia de haplotipos que se cree provienen de delfines pelágicos.

Al igual que en otros cetáceos aún quedan vacíos de información que futuros análisis podrían completar. Por ejemplo, la variación del complejo *Mhc*, los marcadores ligados al cromosoma Y y la implementación de estrategias de entrecruzamiento con animales en cautiverio.

El siguiente y último cetáceo estudiado es la vaquita marina, *Phocoena sinus*. Se trata de una especie endémica de México que se encuentra representada por una sola población en las aguas someras del Alto Golfo de California. El tamaño poblacional más reciente y confiable es de 567 individuos (I.C._{95%} 177-1073, Jaramillo-Legorreta *et al.* 1999).

Los resultados de los estudios de diversidad genética se encuentran en el cuadro 15.21 y se han realizado en ADNmt y en genes del complejo *Mhc*, en los exones responsables de codificar la región de unión del péptido (PBR) de loci clase II, y específicamente 171 pb del segundo exón del locus *DQB* y 210 pb del segundo exón del locus *DRB*. Además, se han analizado el segundo exón (147 pb), el segundo intrón (201 pb) y el tercer exón (198 pb) de al menos cuatro distintos loci clase I presentes en la especie.

La especie se distingue por una ausencia de variación genética en general, caracterizada por un monomorfismo mitocondrial, fijación en el locus *DQA* o *DQB* del *Mhc*, y un polimorfismo reducido pero funcional en *DRB*. Los únicos genes que han demostrado variación entre indivi-

Cuadro 15.21 Estimadores de diversidad genética en *Phocoena sinus*

	<i>n</i>	<i>A o k</i>	<i>S</i>	% <i>N</i>	% <i>aa</i>	<i>dN</i> *	<i>dS</i> **	<i>h</i>	<i>F</i>
Región control	43	1	0	0	—	—	—	0	—
DQB*	25	1	0	0	0	0	0	0	1
DRB*	28	2	1	0.5 (1)	1.5 (1)	0.006	0	0.35	2
Mhc-I-A*	1	1	0	0	0	0	0	0	1
Mhc-I-B*	2	4	7	2.5 (2-4)	2.1 (1)	0.023	0.034	1	4
Mhc-I-C*	4	4	3	1.1 (1-2)	2.1 (1)	0.004	0.030	1	2
Mhc-I-D*	2	2	18	12.2	26.5 (13)	0.149	0.055	0	2

n = tamaño de muestra; *A* = número de alelos; *k* = número de haplotipos, *S* = sitios segregantes; %*N* = porcentaje de divergencia de nucleótidos (mínimo y máximo de diferencias); %*aa* = porcentaje de divergencia de aminoácidos (diferencias); *dN* = sustituciones no sinónimas por sitio; *dS* = sustituciones sinónimas por sitio; *h*: diversidad haplotípica; *F* = fenotipos.

* exón 2; ** calculado con MEGA 3.1 (Kumar *et al.* 2004).

Datos de Munguía-Vega 2002 y Munguía-Vega *et al.* 2007.

duos son aquellos del *Mhc* cuyos coeficientes de selección son los más altos como *DRB* y clase I (Satta *et al.* 1994). El análisis del ADNmt reveló la presencia de un solo haplotipo fijo en todos los individuos (Rosel y Rojas-Bracho 1999), mientras que el locus *DQB* también mostró una ausencia de variación genética con todos los individuos homocigotos para un alelo (Munguía-Vega 2002). El locus *DRB* presenta tan solo dos alelos que difieren entre sí en una sola sustitución nucleotídica no sinónima (Munguía-Vega *et al.* 2007). Los loci *Mhc-I-B* y *Mhc-I-C* mostraron heterocigosidad en los pocos individuos analizados. A excepción del locus *Mhc-I-D*, los alelos en general son muy similares entre sí y su traducción a aminoácidos muestra distintos fenotipos que difieren en un solo residuo. La ausencia de variación entre individuos en la región control y el locus *DQB* indican una elevada homocigosidad, tal vez la mayor entre cetáceos.

Esta escasa variación es una característica común en especies de mamíferos insulares endémicos, y a diferencia de lo que ocurre en otros cetáceos, en la vaquita puede deberse primordialmente a un tamaño poblacional reducido a lo largo de su historia evolutiva (Taylor y Rojas-Bracho 1999; Hedrick 2001; Munguía-Vega 2002) y no a su reciente disminución por causas antropogénicas. Se estima que la vaquita divergió hace uno a dos millones de años en un proceso que involucró efecto fundador y especiación *in situ* en el Golfo de California (Taylor y Rojas-Bracho 1999). Dada la ineficacia de la selección para genes deletéreos en poblaciones pequeñas se han fijado algunos alelos que se asocian con las malformaciones características de la especie (un sexto dígito en ambas aletas pectorales, hiperosteosis y fusión de vértebras, entre otros: Ortega-Ortiz *et al.* 2000), pero que aparentemente no comprometen la viabilidad de los organismos. Por otro lado, el tamaño efectivo actual en la población se estima entre 50 y 250 individuos (Frankham 1995). Con estos datos los tiempos de coalescencia en genes neutrales de ADNmt se estiman en 50 a 250 generaciones, y para uno nuclear en 200 a 1000 (Nichols 2001).

La información genética actual indica una elevada susceptibilidad, sobre todo a patógenos extraños, pero no sugiere que la población esté condenada a la extinción. Por el contrario, indica una extraordinaria flexibilidad genómica capaz de absorber una carga genética durante miles de años y contrarrestar los efectos a largo plazo de la endogamia. Para evitar la extinción de esta especie endémica se debe eliminar su principal fuente de amenaza: la captura incidental en redes de pesca, lo que requiere implementar una serie de estrategias, como opciones so-

cioeconómicas y de artes de pesca. La conservación *ex situ* no es una alternativa debido a que la vaquita sí se está reproduciendo en estado natural y su manejo en cautiverio sería difícil y posiblemente más perjudicial.

15.6.8 Roedores

El orden Rodentia es el que alberga el mayor número de especies entre los mamíferos de México y del mundo. Una gran cantidad de estas son de distribución amplia y se encuentran en una extensa gama de tipos de vegetación, hecho que eleva considerablemente su importancia ecológica. Sin embargo existe muy poca investigación genética sobre ellos. Por otro lado, muchos de los estudios en especies consideradas mexicanas fueron realizados en la distribución del roedor al norte o sur de las fronteras del país. Con todo, la información encontrada sobre variabilidad genética en roedores de México se presenta en el cuadro 15.22.

Dada esta escasez de información no es posible desprender demasiadas conclusiones sobre los niveles de variación genética. *Peromyscus guardia*, la única especie del género considerada en peligro de extinción en la NOM-059-SEMARNAT-2001, presentó la condición de que tiene los menores valores de variación y es isleña.

15.6.9 Murciélagos

Después de los roedores, el orden de mamíferos más diverso es Chiroptera, los murciélagos. En México existen 140 especies, de las cuales 20 se encuentran en la NOM-059-SEMARNAT-2001; dos en peligro de extinción, 15 amenazadas y tres sujetas a protección especial. Tal como sucede con los roedores, a pesar de la gran riqueza de especies de este orden los estudios genéticos son escasos, y pocos se enfocan en la variabilidad genética de las poblaciones.

Se han realizado estudios taxonómicos y filogenéticos que sugieren la existencia de especies de murciélagos mexicanas no reconocidas antes. Por ejemplo, con citocromo b del ADNmt se encontró (Guerrero *et al.* 2004) que *Artibeus jamaicensis triomylus* muestra distancias genéticas importantes con otras subespecies de *A. jamaicensis* como para merecer el estatus de especie. Por otro lado, estudios con ADNmt en las especies del género *Balantiopteryx* muestran que, suponiendo que el origen del género esté en las islas del Caribe antes del surgimiento del Istmo de Panamá, algunos individuos llegaron al sur de México y quedaron aislados por movimientos tectóni-

Cuadro 15.22 Estimadores de variación genética para especies de roedores mexicanos

Taxón	Localidad o estado	Marcador	P	k	He	π	Referencia
GEOMYIDAE							
<i>Thomomys bottae</i>	Baja California, Baja California Sur	Citb	—	72/142	—	—	Álvarez-Castañeda y Patton 2004
HETEROMYIDAE							
<i>Liomys pictus</i>	Jalisco	Isoenzimas (30)	73	—	0.089	—	Vázquez-Domínguez et al. 2002
<i>Chaetodipus bailey</i>	Sonora, Baja California, Baja California Sur	COIII y Citb	—	42/49	—	—	Riddle et al. 2000
<i>Neotoma fuscipes</i>	Baja California	Citb	—	42/53	—	0.039	Matocq 2002
MURIDAE							
<i>Oryzomys couesi</i>	Cozumel	Microsatélites (5)	—	—	0.689	—	Vega 2006
<i>Oryzomys couesi</i>	Cozumel, Chiapas, Campeche	Citb	—	18/28	—	0.005	Vega 2006
<i>Peromyscus guardia</i>	I.Estanque, Baja California Sur	Isoenzimas (23)	—	—	0.010	—	Vázquez-Domínguez et al. 2004
<i>Peromyscus guardia</i>	I.A. Guarda, Baja California Sur	Isoenzimas (21)	—	—	0.014	—	Avise et al. 1971
<i>Peromyscus furvus</i>	San Luis Potosí, Puebla, Hidalgo, Veracruz, Oaxaca	Isoenzimas (33)	24-45	—	0.01-0.05	—	Harris y Rogers 1999
<i>Peromyscus mexicanus</i>	Veracruz	Isoenzimas (33)	3	—	0.03	—	Harris y Rogers 1999
<i>Peromyscus zarhynchus</i>	Chiapas	Isoenzimas (33)	3	—	0.03	—	Harris y Rogers 1999
<i>Peromyscus melanosis</i>	Durango	Microsatélites (11)	—	—	0.8-0.95	—	Chirhart et al. 2005
<i>Reithodontomys sumichrasti</i>	Hidalgo, Oaxaca, Veracruz, Guerrero, Chiapas, Michoacán, DF	Citb	30/43	—	0.039	—	Sullivan et al., 2000

P = porcentaje de alelos polimórficos; k = número de haplotipos/respecto al total de individuos analizados; He = heterocigosidad esperada; π = diversidad nucleotídica.

cos, dando lugar a *B. plicata*. Posteriormente en el Golfo de México se describió *B. io* (Lim *et al.* 2004a). Además Lim *et al.* (2004b) analizaron la filogenia del gen del citocromo b de ADNmt de las especies de *Artibeus* de tamaño corporal grande, y obtuvieron una filogenia de máxima parsimonia de especies aparentemente monofiléticas; *A. jamaicensis* y *A. planirostris* no conformaron un grupo monofilético a pesar de su parecido morfológico. Por otro lado, *A. lituratus* y *A. intermedius* deben estudiarse más a fondo para determinar si efectivamente se trata de dos especies distintas. El género *Natales*, del que recientemente se describió una nueva especie para México (Tejedor 2005), ha sido estudiado con citocromo b del ADNmt (Dávalos 2005) y se cambió el centro hipotético de diversificación de dicho género, de Mesoamérica al Caribe. Por otro lado Stadelmann *et al.* (2004), utilizando el mismo marcador, determinaron la posición taxonómica del murciélago pescador de Baja California (*Myotis vivesi*), especie endémica que dada su extraordinaria morfología contaba con su propio género (*Pizonyx*); sin embargo el estudio muestra que la especie forma parte de un clado bien definido junto con otras especies mexicanas (*M. velifer*, *M. yumanensis*, *M. nigricans* y *M. albescens*).

En lo que respecta a la filogeografía solo se ha analizado una especie: el murciélago guanero, *Tadarida brasiliensis*, usando ADNmt (Russell *et al.* 2005). Los resultados indican una virtual ausencia de estructura genética en los patrones de distribución, lo cual quiere decir que aunque al parecer existen grupos de murciélagos con un comportamiento migratorio específico, que utilizan rutas migratorias y regiones distintas, estos grupos realmente no son entidades genéticamente separadas. En esta misma especie se reportó una diversidad genética considerable (86 haplotipos) en colonias de México y el sur de Estados Unidos.

Otra serie de resultados importantes se ha obtenido usando microsatélites en estudios de parentesco en *Artibeus jamaicensis* (Ortega *et al.* 2003). El grado de diferenciación genética entre hembras de dos diferentes colonias fue muy pequeño. Los machos dominantes fueron los progenitores de la mayoría de las crías, seguidos por los machos satélites y luego por los machos subordinados, lo cual es consistente con la hipótesis de que el macho dominante es el padre del macho subordinado.

15.6.10 Aves

A pesar de que México ocupa en el mundo un lugar importante en la diversidad de aves (con alrededor de 1 000

especies), hay poca investigación sobre su variación genética. Los estudios que existen son muy recientes e incluyen dos tipos de especies: en peligro de extinción, por un lado, y que migran de Norteamérica a nuestro país, o que compartimos con Sudamérica, por el otro. En ambos casos el interés por conocer la variación genética y los patrones geográficos de su distribución es importante para su manejo.

El loro de cabeza amarilla y el quetzal (*Pharomachrus mocinno*) son dos valiosas especies que están en peligro de extinción según la legislación mexicana, y se distribuyen además en otras partes de América. En ambos casos el estatus taxonómico de las diferentes subespecies está en discusión (véase Ribas *et al.* 2007; Solórzano *et al.* 2004). En particular, para el quetzal la diversidad genética (usando una parte de 255 pb de la región control del ADN mitocondrial) de la subespecie que está en México (*Ph. mocinno mocinno*) estimada como $\pi = 0.0021$ es muy similar a la de la subespecie *Ph. mocinno costaricensis* ($\pi = 0.0026$), valores similares a los de otras especies de aves. En total se encontraron ocho haplotipos y una $\pi = 0.0171$. *Oporornis tolmei* (chiipe de Potosí) es un gorrión migratorio descrito con estatus amenazado en la legislación mexicana. Se compararon las poblaciones del noroeste de Estados Unidos con las mexicanas de Coahuila y Nuevo León (Milá *et al.* 2000). En Estados Unidos se encontró un patrón de expansión poblacional, pero no en México, donde las redes de haplotipos tenían una estructura mucho mayor y la diversidad genética fue baja ($\pi = 0.006$).

En el chinchinero común, *Chlorospingus ophthalmicus*, se encontraron cinco áreas filogeográficamente diferentes (García-Moreno *et al.* 2004) que incluyen: 1] sur de Chiapas y norte de Centroamérica; 2] Los Tuxtlas (subespecie listada por la NOM-059-SEMARNAT-2001 de México como sujeta a protección especial); 3] Sierra Madre del Sur; 4] este de Oaxaca y norte de Chiapas, y 5] Sierra Madre Oriental. La diferenciación genética, usando 686 pb alrededor del gene mitocondrial de ATP8 y no corregida por mutaciones múltiples, entre las muestras de Mesoamérica varió entre 0.3% y 7.3%, mientras que entre las muestras mesoamericanas y las de Sudamérica fue de 4.7% a 8%. Lo anterior muestra una estructura geográfica muy profunda.

En el atlepes de gorra castaña (*Buarremon brunneinucha*), con una parte de la región control de la mitocondria, se encontró una variación para las localidades mexicanas relativamente alta ($\pi = 0.0459$) cuando se compara con los otros clados estudiados para esta especie, cuya diversidad es de alrededor de 0.013 a 0.026. Esto coloca a los

linajes mexicanos como ancestrales y a los de los clados sureños como derivados (Cadena *et al.* 2007).

15.7 CONCLUSIONES

Hasta ahora la mayoría de los estudios de diversidad genética de México se han enfocado en el acceso a recursos genéticos y beneficios y participación justa, pero no se había considerado su importancia como componente de la diversidad y base de la evolución. Por ello este capítulo representa una contribución novedosa por un lado, y significativa por el otro, ya que la diversidad genética desempeña un papel crucial en la viabilidad de las especies, su conservación y su uso potencial.

Alrededor de esto destacan las siguientes conclusiones: los estudios de genética de poblaciones pueden revelar la historia evolutiva del grupo, encontrar evidencias de cuellos de botella y brindar otros datos filogeográficos útiles para la conservación.

Los cuellos de botella son un indicador de pérdida de diversidad genética y por ende una amenaza para la conservación. Por lo anterior se debe prestar atención a las especies que a pesar de estar aumentando en número no han recuperado su diversidad genética, como es el caso del elefante marino. En otros casos, como el de la vaquita marina, el riesgo es mucho mayor porque no ha habido ni siquiera una recuperación demográfica.

A partir de los resultados encontrados en frijol, *Stenocereus stellatus*, agaves y otras plantas domesticadas, es evidente que las especies cultivadas nativas de México y sus parientes silvestres deben tener su propia estrategia de conservación. No como la que tradicionalmente se lleva a cabo en áreas protegidas sino una que esté vinculada a su manejo, tanto tecnificado como tradicional, y a una política de conservación *ex situ*.

Muchos de los estudios presentados comprueban que hay mayor diversidad genética en el centro de origen. Ciertas especies, como *Rhizobium*, algodón y otras más cuyo centro es México, siguen dicho patrón, mientras que otras de reciente introducción, como *Gluconacetobacter diazotrophicus*, tienen poca diversidad.

La diferenciación genética entre subpoblaciones es un indicador de la conectividad y es producida en gran parte por la diversidad de ambientes. Los estimados de diferenciación genética en especies mexicanas, como pinos, encinos, agaves, cícadas y algunos insectos, entre otros, ejemplifican que la heterogeneidad de ecosistemas de nuestro país se refleja también en una heterogeneidad

genética. Este hecho tiene dos consecuencias: *a*] en las políticas de conservación y restauración debe considerarse una representatividad poblacional mayor por especie, y *b*] debe vincularse la información genética con el análisis de las regiones de México que han sido definidas como prioritarias para la conservación.

El impacto de la fragmentación debida a actividades humanas se refleja en la estructura y en la cantidad de variación genética de las poblaciones. Aun así, hacen falta más estudios explícitos que evalúen dicho riesgo, particularmente en especies con tamaños poblacionales pequeños.

Las zonas de reproducción de algunas especies como los manatíes, la ballena jorobada, las tortugas marinas, entre otras, que se encuentran en territorio mexicano son especialmente importantes para el mantenimiento de la diversidad genética, ya que se encuentran en un punto intermedio donde confluyen diversas subpoblaciones.

El presente capítulo también presenta aportaciones en ámbitos no estrictamente relacionados con la conservación de la diversidad. Por ejemplo, las especies patógenas que hasta ahora se han estudiado, muchas de ellas clonales como *Trypanosoma cruzi*, han mostrado una enorme heterogeneidad genética. Esto sugiere que deben adoptarse políticas de salud basadas en estrategias diversificadas y dirigidas contra varios linajes de forma simultánea. Los estudios de diversidad genética en parásitos del hombre y especies agroforestales pueden resultar una pieza importante para la epidemiología.

Por otro lado, la variación genética asociada a la adecuación ha sido poco estudiada en México y por ello está escasamente incorporada en este capítulo. Uno de esos marcadores moleculares es el complejo de histocompatibilidad, que ya ha sido trabajado en mamíferos marinos. Este tipo de enfoques, sumados a otros (ensayos de procedencias en especies forestales y agrícolas, por ejemplo) deben de ser favorecidos para entender de manera más completa no solo la variación genética *sensu lato*, sino sobre todo aquella asociada a la adaptación. Tal acercamiento resultaría relevante para las políticas de restauración, conservación y aprovechamiento.

Así, como hemos visto, estudiar la diversidad genética es fundamental para alcanzar un mejor nivel de vida en áreas como la salud pública, la sustentabilidad y la productividad agrícola, pecuaria, pesquera y forestal, la domesticación y la biomedicina.

Por otro lado, la riqueza genética de México da lugar a que muchos investigadores de otras partes del mundo

deseen estudiar las especies mexicanas. En este sentido, y considerando que los grupos de investigación asociados a esta área son pequeños, es fundamental la formación de recursos humanos que garanticen la fortaleza del campo en el futuro. Aunque el nivel de conocimiento actual de la variación genética en México se ha incrementado mucho (particularmente en los últimos 15 años) es todavía muy limitado si lo comparamos con el total de especies del país, y además se encuentra sesgado a algunos grupos (cuadro 15.1). Solamente alrededor de 45 de las especies estudiadas en este capítulo se encuentran en la NOM-059-SEMARNAT-2001, ya que su condición requiere especial atención; sin embargo, aún es un porcentaje muy pequeño de las 2 583 incluidas en la lista.

Para finalizar, la información recabada en este capítulo debe ser la base para dar continuidad a un esfuerzo nacional que conjunte el trabajo de los diferentes grupos de investigación. Debe plantearse crear una red de investigadores y una base de datos en línea con posibilidad de ser editada por los especialistas, y fomentarse las reuniones periódicas para revisar las políticas nacionales usando criterios genéticos. De este modo la información podrá analizarse de manera conjunta y su papel en la conservación y el manejo de recursos será más efectivo.

REFERENCIAS

- Abadía, C.A. 2006. *Variabilidad genética del elefante marino del norte*, *Mirounga angustirostris*, en *Isla Guadalupe, Isla Cedros e Islas San Benito, Baja California, México*. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- Aebi, A., N. Álvarez, R.D.J. Butcher, C. Hansson, A.M. Risterucci *et al.* 2004. Microsatellite markers in a complex of *Horismenus* sp. (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids of bruchid beetles. *Molecular Ecology Notes* **4**: 707-709.
- Aguirre, X. 2004. *Genética de poblaciones de dos especies mezcaleras: Agave cupreta y A. potatorum*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Aguirre-Planter, E., G.R. Furnier y L.E. Eguiarte. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* **87**: 362-371.
- Alfonso-Corrado, C., R. Esteban-Jiménez, R. Clark-Tapia, D. Piñero, J.E. Campos *et al.* 2004. Clonal and genetic structure of two Mexican oaks: *Quercus eduardii* and *Quercus potosina* (Fagaceae). *Evolutionary Ecology* **18**: 585-599.
- Álvarez, N., D. McKey, M. Hossaert-McKey, C. Born, C. Mercier *et al.* 2005. Ancient and recent evolutionary history of the bruchid beetle, *Acanthoscelides obtectus* Say, a cosmopolitan pest of beans. *Molecular Ecology* **14**: 1015-1024.
- Álvarez-Castañeda, S.T., y J.L. Patton. 2004. Geographic genetic architecture of pocket gopher (*Thomomys bottae*) populations in Baja California, Mexico. *Molecular Ecology* **13**: 2287-2301.
- Appleyard, S.A., P.M. Grewe, B.H. Innes y R.D. Ward. 2001. Population structure of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the western Pacific Ocean, inferred from microsatellite loci. *Marine Biology* **139**: 383-393.
- Arriaga, L., E. Huerta, R. Lira-Saade, E. Moreno y J. Alarcón. 2006. Assessing the risk of releasing transgenic *Cucurbita* spp. in Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **112**: 291-299.
- Ashworth, T.M., y M.T. Clegg. 2003. Microsatellite markers in avocado (*Persea americana* Mill.) genealogical relationships among cultivated avocado genotypes. *Journal of Heredity* **94**: 407-415.
- Austin, J.W., A.L. Szalanski, R.H. Scheffrahn y M.T. Messenger. 2005. Genetic variation of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) in North America applying the mitochondrial rRNA 16S gene. *Annals of the Entomological Society of America* **98**: 980-988.
- Ávila-Díaz, I., y K. Oyama. 2007. Conservation genetics of an endemic and endangered epiphytic *Laelia speciosa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* **94**: 184-193.
- Awise, J.C., M.H. Smith, R.K. Selander, T.E. Lawlor y P.R. Ramsey. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*: V. Insular and mainland species of the subgenus *Haplomylomys*. *Systematic Zoology* **23**: 226-238.
- Baker, C.S., A. Perry, J.L. Bannister, M.T. Weinrich, R.B. Abernethy *et al.* 1993. Abundant mitochondrial DNA variation and worldwide population structure in humpback whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **90**: 8239-8243.
- Baker, C.S., L. Medrano-González, J. Calambokidis, A. Perry, F.B. Pichler *et al.* 1998. Population structure of nuclear and mitochondrial DNA variation among humpback whales in the North Pacific. *Molecular Ecology* **7**: 695-707.
- Baker, C.S., y L. Medrano-González. 2002. World-wide distribution and diversity of humpback whale mitochondrial DNA lineages, en C.J. Pfeiffer (ed.), *Molecular and cell biology of marine mammals*. Krieger, Melbourne, pp. 84-99.
- Ball, A.O., y R.W. Chapman. 2003. Population genetic analysis of the white shrimp, *Litopenaeus setiferus*, using microsatellite genetic markers. *Molecular Ecology* **12**: 2319-2330.
- Ballesteros, G.A. 1999. *Contribuciones al conocimiento del frijol Lima* (*Phaseolus lunatus* L.) en América tropical. Tesis de doctorado. Colegio de Postgraduados. Montecillos, Estado de México.

- Bargues, M.D., A. Marcilla, J.M. Ramsey, J.P. Dujardin, C.J. Schofield *et al.* 2000. Nuclear rDNA-based molecular clock of the evolution of triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vectors of Chagas disease. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **95**: 567-573.
- Barrera, L.L., M.E. Trujillo, M. Goodfellow, F.J. García, I. Hernández-Lucas *et al.* 1997. Biodiversity of bradyrhizobia nodulating *Lupinus* spp. *International Journal of Systematic Bacteriology* **47**: 1086-1091.
- Bass, A.L., D.A. Good, K.A. Bjorndal, J.I. Richardson, Z.M. Hillis *et al.* 1996. Host race or species? Allozyme characterization of the flowering dogwoodfly, a member of the *Rhagoletis pomonella* complex. *Heredity* **83**: 652-662.
- Bergh, B., y N. Ellstrand. 1986. Taxonomy of the avocado. California Avocado Society Yearbook **70**: 135-145.
- Bermejo, V.B. 1993. *Genetic diversity and the mating system in Pinus engelmannii* Carr. PhD thesis, Wisconsin University, Wisconsin.
- Bernal, G.R., y P.H. Graham. 2001. Diversity in the rhizobia associated with *Phaseolus vulgaris* L. in Ecuador, and comparisons with Mexican bean rhizobia. *Canadian Journal of Microbiology* **47**: 526-534.
- Bernardi, G., S.R. Fain, J.P. Gallo-Reynoso, A.L. Figueroa-Carranza y B.J. Le Boeuf. 1998. Genetic variability in Guadalupe fur seals. *Journal of Heredity* **89**: 301-305.
- Bory, S., M. Grisoni, M.F. Duval y P. Besse. 2008. Biodiversity and preservation of vanilla: Present state of knowledge. *Genetic Resources and Crop Evolution* **55**: 551-571.
- Bosseno, M.F., C. Barnabe, E. Magallón Gastélum, F. Lozano Kasten, J. Ramsey *et al.* 2002. Predominance of *Trypanosoma cruzi* lineage in Mexico. *Journal of Clinical Microbiology* **40**: 627-632.
- Bowen, B.W., A.B. Meylan, J.P. Ross, C.J. Limpus, G.H. Balazs *et al.* 1992. Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matrilineal phylogeny. *Evolution* **46**: 865-881.
- Bowen, B.W., y W.S. Grant. 1997. Phylogeography of the sardines (*Sardinops* spp.): Assessing biogeographic models and population histories in temperature upwelling zones. *Evolution* **51**: 1601-1610.
- Bowen, B.W., A.M. Clark, F.A. Abreu-Grobois, A. Chaves, H.A. Reichart *et al.* 1998. Global phylogeography of the ridley sea turtles (*Lepidochelys* spp.) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Genetica* **101**: 179-189.
- Bowen, L., B.M. Aldridge, R. DeLong, S. Melin, C. Godínez *et al.* 2006. MHC gene configuration variation in geographically disparate populations of California sea lions (*Zalophus californianus*). *Molecular Ecology* **15**: 529-533.
- Breniere, S.F., B. Taveira, M.F. Bosseno, R. Ordóñez, F. Lozano-Kasten *et al.* 2003. Preliminary results of random amplification of polymorphic DNA among Triatominae of the phyllosoma Complex (Hemiptera, Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **98**: 1033-1038.
- Broughton, R.E., L.B. Stewart y J.R. Gold. 2002. Microsatellite variation suggests substantial gene flow between king mackerel (*Scomberomorus cavalla*) in the western Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Fisheries Research* **54**: 305-316.
- Brower, A.V.Z., y T.M. Boyce. 1991. Mitochondrial DNA variation in monarch butterflies. *Evolution* **45**: 281-286.
- Brubaker, C.L., y J.F. Wendel. 1994. Reevaluating the origin of domesticated cotton (*Gossypium hirsutum*; Malvaceae) using nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). *American Journal of Botany* **81**: 1309-1326.
- Buckler, E.S., M.M. Goodman, T.P. Holstford, J.F. Doebley y G.J. Sánchez. 2006. Phylogeography of the wild subspecies of *Zea mays*. *Maydica* **51**: 123-134.
- Buonaccorsi, V.P., J.R. McDowell y J.E. Graves. 2001. Reconciling patterns of inter-ocean molecular variance from four classes of molecular markers in blue marlin (*Makaira nigricans*). *Molecular Ecology* **10**: 1179-1196.
- Caballero-Mellado, J., L.E. Fuentes-Ramírez, V.M. Reis y E. Martínez-Romero. 1995. Genetic structure of *Acetobacter diazotrophicus* populations and identification of a new genetically distant group. *Applied and Environmental Microbiology* **61**: 3008-3013.
- Caballero-Mellado, J., y E. Martínez-Romero. 1999. Soil fertilization limits the genetic diversity of *Rhizobium* in bean nodules. *Symbiosis* **26**: 111-121.
- Cadena, C.D., J. Klicka y R.E. Ricklefs. 2007. Evolutionary differentiation in the Neotropical montane region: Molecular phylogenetics and phylogeography of *Buarremon brushwaches* (Aves: Emberizidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **44**: 993-1016.
- Cahill, J.P. 2004. Genetic diversity among varieties of chía (*Salvia hispanica* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution* **51**: 773-781.
- Canteros, C.E. 2005. *Caracterización de cepas de Histoplasma capsulatum asociadas a histoplasmosis en pacientes con inmunocompromiso severo*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Canteros, C.E., M.F. Zuiani, V. Ritacco, D.E. Perrotta, M.R. Reyes-Montes *et al.* 2005. Electrophoresis karyotypes and chromosome-length polymorphism of *Histoplasma capsulatum* clinical isolates from Latin America. *FEMS Immunology and Medical Microbiology* **45**: 423-428.
- Carr, J., y G. Shearer, Jr. 1998. Genome size, complexity and ploidy of the pathogenic fungus *Histoplasma capsulatum*. *Journal of bacteriology* **180**: 6697-6703.
- Casas, A., J. Cruse, E. Morales, A. Otero-Arnaiz y A. Valiente-Banuet. 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* **15**: 879-898.
- Castañeda-Sortibrán, A.N. 1996. *Estructura y variación genética en el complejo "jethys" (Lepidoptera: Papilionoidea:*

- Enantia*) en México. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Castillo, A., L.E. Eguiarte y V. Souza. 2005. A genomic population genetics analysis of the pathogenic LEE island in *E. coli*: In search of the unit of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**: 1542-1547.
- Castillo-Olguín, E. 2005. *Estructura genética poblacional de dos especies de tiburones (Carcharhinus falciformis y Sphyrna lewini) del Pacífico mexicano*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Chassin-Noria, O. 2002. *Estructura genética y sistemática molecular de la tortuga negra Chelonia mydas (Linnaeus, 1758) del estado de Michoacán, México*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Chassin-Noria, O., A. Abreu-Grobois, P.H. Dutton y K. Oyama. 2004. Conservation genetics of the east Pacific green turtle (*Chelonia mydas*) in Michoacán, Mexico. *Genetica* **121**: 195-206.
- Chen, H., P.L. Morrell, M. de la Cruz y M.T. Clegg. 2008. Nucleotide diversity and linkage disequilibrium in wild avocado (*Persea americana* Mill.). *Journal of Heredity* **99**: 382-389.
- Chirhart, S.E., R.L. Honeycutt e I.F. Greenbaum. 2005. Microsatellite variation and evolution in the *Peromyscus maniculatus* species group. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **34**: 408-415.
- Chow, S., H. Okamoto, Y. Uozumi e Y. Takeuchi. 1997. Genetic stock structure of the swordfish (*Xiphias gladius*) inferred by PCR-RFLP analysis of the mitochondrial DNA control region. *Marine Biology* **127**: 359-367.
- CITES. 2000. The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Checklist of CITES species. Appendices I and II. As adopted by the Conference of the Parties, valid from 19 July, 2000.
- Clark-Tapia, R. 2000. *Estructura genética de dos cactáceas columnares del Desierto Sonorense: Stenocereus gummosus y S. eruca (Cactaceae)*. Tesis de maestría, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Clark-Tapia, R., y F. Molina-Freaner. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran Desert. *Heredity* **90**: 443-450.
- Clark-Tapia, R., C. Alfonso-Corrado, L.E. Eguiarte y F. Molina-Freaner. 2005. Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca* (Cactaceae), a narrow endemic cactus of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* **92**: 272-278.
- Clarke, K.E., B.P. Oldroyd, J.J.G. Quezada-Euán y T.E. Rinderer. 2001. Origin of honeybees *Apis mellifera* L. from the Yucatán peninsula inferred from mitochondrial DNA analysis. *Molecular Ecology* **10**: 1347-1355.
- Colín-Núñez, R. 2006. *Análisis de la diversidad genética y estructura poblacional de Agave xylonacantha (Agavaceae) utilizando "Inter Simple Sequence Repets" (ISSR) como marcador molecular*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Colunga-García Marín, P., J. Coello-Coello, L. Eguiarte y D. Piñero. 1999. Isoenzymatic variation and phylogenetic relations between henequén *Agave furcroydes* Lem. and its wild ancestor *A. angustifolia* Haw. *American Journal of Botany* **86**: 115-123.
- Crandall, K.A., O.R.P. Bininda-Emonds, G.M. Mace y R.K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* **15**: 290-295.
- Cuenca, A., A.E. Escalante y D. Piñero. 2003. Long distance colonization, isolation by distance, and historical demography in a relictual Mexican pinyon pine (*Pinus nelsonii* Shaw) as revealed by paternally inherited genetic markers (cpSSRs). *Molecular Ecology* **12**: 2087-2097.
- Cuevas, E. 2005. *Esterilidad masculina en Kallstroemia grandiflora y sus consecuencias en componentes reproductivos y en la estructura genética*. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Dávalos, L.M. 2005. Molecular phylogeny of funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae), with notes on biogeography and conservation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **37**: 91-103.
- De la Rosa-Vélez, J., R. Escobar-Fernández, F. Correa, M. Maqueda-Cornejo y J. de la Torre-Cueto. 2000. Genetic structure of two commercial penaeids (*Penaeus californiensis* and *P. stylirostris*) from the Gulf of California. *Fishery Bulletin* **98**: 674-683.
- De Mérida, A.M., M. Palmieri, M. Yurrita, A. Molina, E. Molina *et al.* 1999. Mitochondrial DNA variation among *Anopheles albimanus* populations. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **61**: 230-239.
- Delgado, P. 2002. *Estructura poblacional, variación genética y conservación de cinco especies del género Pinus, endémicas de México*. Reporte Técnico-R116. CONABIO, México.
- Delgado, P., D. Piñero, A. Chaos, N. Pérez-Nasser y E. Álvarez-Buylla. 1999. High population differentiation and genetic variation in the endangered Mexican pine *Pinus rzedowskii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* **86**: 669-676.
- Delgado, P., R. Salas-Lizana, A. Vázquez-Lobo, A. Wegier, M. Anzidei *et al.* 2007. Introgressive hybridization in *Pinus montezumae* Lamb. and *P. pseudostrobus* Lindl. (Pinaceae): Morphological and molecular (cpSSR) evidence. *International Journal of Plant Sciences* **168**: 861-875.
- Delgado, P., L.E. Eguiarte, F. Molina-Freaner, E. Álvarez-Buylla y D. Piñero. 2008. Using phylogenetic, genetic and demographic evidence for setting conservation priorities for Mexican rare pines. *Biodiversity and Conservation* **17**: 121-138.
- Díaz-Jaimes, P., y M. Uribe-Alcocer. 2003. Allozyme and RAPD variation in the eastern Pacific yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Fishery Bulletin* **101**: 769-777.

- Díaz-Jaimes, P., y M. Uribe-Alcocer. 2006. Spatial differentiation in the eastern Pacific yellowfin tuna revealed by micro-satellite variation. *Fisheries Science* **72**: 590-596.
- Díaz-Jaimes, P., M.L. Barbosa-Saldaña y M. Uribe-Alcocer. 2006. Allozyme variation in eastern Pacific brown shrimp *Farfantepenaeus californiensis* populations. *Fisheries Science* **72**: 696-698.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman y C.W. Stuber. 1985. Isozymic variation in *Zea* (Graminae). *Systematic Botany* **9**: 203-218.
- Doherty, P.C., y R.M. Zinkernagel. 1975. A biological role for the major histocompatibility antigens. *Lancet* **1**: 1406-1409.
- Duran, K.L., T.K. Lowrey, R.R. Parmenter y P.O. Lewis. 2005. Genetic diversity in Chihuahuan Desert populations of cresotebush (Zygophyllaceae: *Larrea tridentata*). *American Journal of Botany* **92**: 722-729.
- Dutton, P.H., T.G. Davis y D. Owens. 1996. Molecular phylogeny for marine turtles based on sequences of the ND4-Leucine tRNA and control region of mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **5**: 511-521.
- Dutton, P.H., B.W. Bowen, D.W. Owens, A. Barragán y S.K. Davis. 1999. Global phylogeography of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *Journal of Zoology* **248**: 397-409.
- Eguiarte, L.E., V. Souza y A. Silva-Montellano. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **66**: 131-150.
- Eguiarte, L.E., G.A. González y G.E. Sheinvar. 2006. *Genética de poblaciones en viveros de A. cupreata e impactos de los planes de manejo en la diversidad y estructuración de esta especie*. Informe Final Proyecto CONABIO CS016, enero de 2006, México.
- Ely, B., J. Viñas, J.R. Alvarado-Bremer, D. Black, L. Lucas *et al.* 2005. Consequences of the historical demography on the global populatrion structure of two highly migratory cosmopolitan marine fishes: The yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). *BMC Evolutionary Biology* **5**: 19.
- Encalada, S.E., P.N. Lahanas, K.A. Bjordnal, A.B. Boltén, M.M. Miyamoto *et al.* 1996. Phylogeography and population structure of Atlantic and Mediterranean green turtle (*Chelonia mydas*): A mitochondrial DNA control region sequence assessment. *Molecular Ecology* **5**: 473-484.
- Escalante, A.E. 2001. *Estructura genética de poblaciones de Pinus pinceana G. Gordon y Glendinning usando como marcadores moleculares microsátélites de cloroplasto (cpSSRs)*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Espinoza, B., J.M. Vera-Cruz, H. González, E. Ortega y R. Hernández. 1998. Genotypic and virulence correlation within Mexican stocks of *Trypanosoma cruzi* isolated from patients. *Acta Tropica* **69**: 239-254.
- Fielder, J., G. Buffer y F. Bangerth. 1998. Genetic relationships for avocado (*Persea americana* Mill.) using RAPD markers. *Euphytica* **101**: 249-255.
- Flores, A., E. Magallón-Gastélum, M.F. Obsceno, R. Ordóñez, F. Lozano Kasten *et al.* 2001. Isoenzyme variability of five principal triatomine vectorspecies of Chagas disease in Mexico. *Infection, Genetics and Evolution* **1**: 21-28.
- Flores-Ramírez, S. 2005. *Evolutionary patterns in the cetacean major histocompatibility complex*. Doctoral dissertation. The University of New Mexico.
- Flores-Ramírez, S., J. Urbán-Ramírez y R.D. Miller. 2000. Major histocompatibility complex class I loci from the gray whale (*Eschrichtius robustus*). *Journal of Heredity* **91**: 279-282.
- Flores-Ramírez, S., R.D. Miller y J. Urbán-Ramírez. 2004. Major histocompatibility complex I polymorphism in a cetacean: The gray whale (*Eschrichtius robustus*). *Marine Mammal Science* **20**: 262-273.
- Frankham, R. 1995. Effective population size/adult size ratios in wildlife: A review. *Genetical Research* **66**: 95-107.
- Fuentes-Ramírez, L.E., T. Jiménez-Salgado, I.R. Abarca-Ocampo y J. Caballero-Mellado. 1993. *Acetobacter diazotrophicus*, and indoleacetic acid producing bacterium isolated from sugarcane cultivars of Mexico. *Plant and Soil* **154**: 145-150.
- Fukunaga, K., J. Hill, Y. Vigoroux, Y. Matsuoka, J. Sánchez G. *et al.* 2005. Genetic diversity and population structure of teosinte. *Genetics* **169**: 2241-2254.
- García, B.A., E.N. Moriyama y J.R. Powell. 2001. Mitochondrial DNA sequence of Triatomines (Hemiptera: Reduviidae): Phylogenetic relationships. *Journal of Medical Entomology* **38**: 675-683.
- García-Moreno, J., D.G. Navarro-Sigüenza, A.T Peterson y L.A. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **33**: 186-196.
- García-Rodríguez, A.I., B.W. Bowen, D. Domning, A.A. Mignucci-Giannoni, M. Marmontel *et al.* 1998. Phylogeography of the West Indian manatee (*Trichechus manatus*): How many populations and how many taxa. *Molecular Ecology* **7**: 1137-1149.
- Gil-Vega, K., M. González-Chavira, O. Martínez de la Vega, J. Simpson y G. Vandemark. 2001. Analysis of genetic diversity in *Agave tequilana* var. azul using RAPD markers. *Euphytica* **119**: 335-341.
- Goerlitz, D.S., J. Urbán, L. Rojas-Bracho, M. Belson y C.M. Schaeff. 2003. Mitochondrial DNA variation among eastern North Pacific gray whales (*Eschrichtius robustus*) on winter breeding grounds in Baja California. *Canadian Journal of Zoology* **81**: 1965-1972.
- Gold, J.R., A.Y. Kristmundsdóttir y L.R. Richardson. 1997. Mitochondrial DNA variation in king mackerel

- (*Scomberomorus cavalla*) from the western Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Marine Biology* **129**:221-232.
- González, D., y A.P. Vovides. 2002. Low intralinesage divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA trnL-F non-coding region. *Systematic Biology* **27**:654-661.
- González-Astorga, J., A.P. Vovides y C. Iglesias. 2003a. Morphological and geographical variation of the cycad *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae): Ecological and evolutionary implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* **141**:465-470.
- González-Astorga, J., A.P. Vovides, M.M. Ferrer y C. Iglesias. 2003b. Population genetics of *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae, Cycadales): Biogeographical and evolutionary implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* **80**:457-467.
- González-Astorga, J., A. Cruz-Angón, A. Flores-Palacios y A.P. Vovides. 2004. Diversity and genetic structure of the Mexican endemic epiphyte *Tillandsia achyrostachys* E. Morr. ex Baker var. *achyrostachys* (Bromeliaceae). *Annals of Botany* **94**:545-551.
- González-Astorga, J., A.P. Vovides, A. Cruz-Angón, P. Octavio-Aguilar y C. Iglesias. 2005. Allozyme variation in three extant populations of the narrowly endemic cycad *Dioon angustifolium* Miq. (Zamiaceae) from north-eastern Mexico. *Annals of Botany* **95**:999-1007.
- González-Astorga, J., A.P. Vovides, P. Octavio-Aguilar, D. Aguirre-Fey, F. Nicolalde-Morejón *et al.* 2006. Genetic diversity and structure of the cycad *Zamia loddigesii* Miq. (Zamiaceae): Implications for evolution and conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society* **52**:533-544.
- González-González, A. 2004. *Biología reproductiva y genética de poblaciones de Agave garciaemendozae*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- González-Rodríguez, A., B. Benrey, A. Castañeda y K. Oyama. 2000. Population genetic structure of *Acanthoscelides obtectus* and *A. obvelatus* (Coleoptera: Bruchidae) from wild and cultivated *Phaseolus* spp. (Leguminosidae). *Annals of the Entomological Society of America* **93**:1100-1107.
- González-Rodríguez, A., J.F. Bain, J.L. Golden y K. Oyama. 2004. Chloroplast variation in the *Quercus affinis*-*Q. laurinae* complex in Mexico: Geographical structure and associations with nuclear and morphological variation. *Molecular Ecology* **13**:3467-3476.
- Good-Ávila, S.V., V. Souza, B.S. Gaut y L.E. Eguiarte. 2006. Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**:9124-9129.
- Grant, W.S., y R.W. Leslie. 1996. Late Pleistocene dispersal of Indian-Pacific sardine populations in an ancient lineage of the genus *Sardinops*. *Marine Biology* **26**:133-142.
- Grant, W.S., y B.W. Bowen. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity* **89**:415-426.
- Guerrero, J.A., E. de Luna y D. González. 2004. Taxonomic status of *Artibeus jamaicensis triomylus* inferred from molecular and morphometric data. *Journal of Mammalogy* **85**:866-874.
- Hamrick, J.L., y M.J. Godt. 1990. Allozyme diversity in plant species, en A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler y B.S. Weir (eds.), *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 43-63.
- Hamrick, J.L., y M.J.W. Godt. 1996. Conservation genetics of endemic plant species, en J.C. Avise y J.L. Hamrick (eds.), *Conservation genetics. Case histories from nature*. Chapman and Hall, Nueva York, pp. 281-304.
- Hamrick, J.L., J.D. Nason, T.H. Fleming y J.F. Nassar. 2002. Genetic diversity in columnar cacti, en T.H. Fleming y A. Valiente-Banuet (eds.), *Columnar cacti and their mutualists: Evolution, ecology and conservation*. University of Arizona Press, Tucson, pp. 122-133.
- Han, Y., X. Liu, U. Benny, H.C. Kistler y H.D. VanEtten. 2001. Genes determining pathogenicity to pea are clustered on a supernumerary chromosome in the fungal plant pathogen *Nectria haematococca*. *The Plant Journal* **25**:305-314.
- Harlan, J.R. 1971. Agricultural origins: Centers and noncenters. *Science* **174**:468-474.
- Harris, D., y D.S. Rogers. 1999. Species limits and phylogenetic relationships among populations of *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy* **80**:530-544.
- Hatta, R., K. Ito, Y. Hosaki, T. Tanaka, A. Tanaka *et al.* 2002. A conditionally dispensable chromosome control host-specific pathogenicity in the fungal plant pathogen *Alternaria alternata*. *Genetics* **161**:59-70.
- Hayano, A., M. Yoshioka, M. Tanaka y M. Amano. 2004. Population differentiation in the Pacific white-sided dolphin *Lagenorhynchus obliquidens* inferred from mitochondrial DNA and microsatellite analyses. *Zoological Science* **21**:989-999.
- Hedrick, P.W. 2001. Conservation genetics: where are we now? *Trends in Ecology and Evolution* **16**:629-636.
- Heist, J.E., J.E. Graves y J.A. Musick. 1995. Population genetics of the sandbar shark (*Carcharinus plumbeus*) in the Gulf of Mexico and Mid-Atlantic bight. *Copeia* **3**:555-562.
- Heist, J.E., y J.R. Gold. 2000. DNA microsatellite loci and genetic structure of red snapper in the Gulf of Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society* **129**:469-475.
- Herman, L.M. 1979. Humpback whales in Hawaiian waters: A study in historical ecology. *Pacific Science* **33**:1-15.
- Hernández, A. 1999. *Consecuencias genéticas y evolutivas del surgimiento del Golfo de California en poblaciones de Bursera microphylla (Burseraceae) en el Desierto Sonorense*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Hernández, R., J. Herrera, M.F. Bosseno, S.F. Breniere y B. Espinoza. 2001. *Trypanosoma cruzi*: Data supporting clonality in Mexican stocks. *Journal of Parasitology* **87**:1178-1181.

- Hernández Verdugo, S., R. Luna Reyes y K. Oyama. 2001. Genetic structure and differentiation between of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* (Solanaceae) from Mexico. *Plant Systematics and Evolution* **226**: 129-142.
- Hersh, S.L., y D.A. Duffield. 1990. Distinction between north-west Atlantic offshore and coastal bottlenose dolphins based on hemoglobin profile and morphology, en S. Leatherwood y R.R. Reeves (eds.), *The bottlenose dolphin*. Academic Press, San Diego, pp. 129-142.
- Hilton-Taylor, C. 2000. IUCN red list of threatened species. IUCN/SSC, Gland y Cambridge.
- Hoberg, E.P. 2006. Phylogeny of *Taenia*: Species definitions and origins of human parasites. *Parasitology International* **50** (Supplement): S23-S30.
- Hoberg, E.P., N.L. Alkire, A. de Queiroz y A. Jones. 2001. Out of Africa: Origins of the *Taenia* tapeworms in humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268**: 781-787.
- Hoelzel, A.R., C.W. Potter y P.B. Best. 1998. Genetic differentiation between parapatric "nearshore" and "offshore" populations of the bottlenose dolphin. *Proceedings of the Royal Society London B* **265**: 1177-1183.
- Hurtado, L.A., T. Erez, S. Castrezana y T.A. Markow. 2004. Contrasting population genetic patterns and evolutionary histories among sympatric Sonoran Desert cactophilic *Drosophila*. *Molecular Ecology* **13**: 1365-1375.
- Hypsa, V., D. Tietz, J. Zivavy, R.O. Rigo, C. Galvao *et al.* 2002. Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): Molecular evidence of a New World origin of the Asiatic clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **23**: 447-457.
- Iqbal, M.J., O.U.K. Reddy, K.M. El-Zik y A.E. Pepper. 2001. A genetic bottleneck in the 'evolution under domestication' of upland cotton *Gossypium hirsutum* L. examined using DNA fingerprinting. *TAG Theoretical and Applied Genetics* **103**: 547-554.
- Islas, V.V. 2005. *Genética de poblaciones y filogeografía de toninas Tursiops truncatus, en el sur del Golfo de México y el Caribe*. Tesis de maestría, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Izquierdo, L.Y. 1995. *Estructura y variación genética en cuatro especies de Aechmea (Bromeliaceae) en México: A. mexicana (Barker), A. lueddemanniana (K. Koch) Grog. Ex Mez in Engl., Pflanzen; A. macvaughii L.B. Smith y A. tuitensis (P. Magaña y E. Lott)*. Tesis de doctorado, Centro de Ecología, UNAM, México.
- Jaramillo-Legorreta, A.M., L Rojas-Bracho y T. Gerrodette. 1999. A new abundant estimate for vaquitas: First step for recovery. *Marine Mammal Science* **15**: 957-973.
- Jiménez-Salgado, T., L.E. Fuentes-Ramírez, A. Tapia-Hernández, M.A. Mascarúa-Esparza, E. Martínez-Romero *et al.* 1997. *Coffea arabica* L., a new host plant for *Acetobacter diazotrophicus*, and isolation of other nitrogen-fixing acetobacteria. *Applied and Environmental Microbiology* **63**: 3676-3683.
- Karl, S.A., y W.B. Bowen. 1999. Evolutionary significant units versus geopolitical taxonomy: Molecular systematics of an endangered sea turtle (genus *Chelonia*). *Conservation Biology* **13**: 990-999.
- Kasuga, T., J.W. Taylor y T.J. White. 1999. Phylogenetic relationships of varieties and geographical groups of the human pathogenic fungus *Histoplasma capsulatum* Darling. *J. Clin. Microbiology* **37**: 653-663.
- Kasuga, T., T.J. White, G. Koenig, J. McEwen, A. Restrepo *et al.* 2003. Phylogeography of the fungal pathogen *Histoplasma capsulatum*. *Molecular Ecology* **12**: 3383-3401.
- Keeney, D.B., M.R. Heupel, R.E. Hueter y J.E. Heist. 2005. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of the genetic structure of blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) nurseries in the northwestern Atlantic, Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Molecular Ecology* **14**: 1911-1923.
- Kichler, K.L., M.T. Holder, S.K. Davis, R. Márquez y D.W. Owens. 1999. Detection of multiple paternity in the Kemp's ridley sea turtle with limited sampling. *Molecular Ecology* **8**: 819-830.
- Kim, K.S., y T.W. Sappington. 2004. Boll weevil (*Anthonomus grandis* Boheman) (Coleoptera: Curculionidae) dispersal in the southern United States: Evidence from mitochondrial DNA variation. *Environmental Entomology* **33**: 457-470.
- Kumar, S., K. Tamura y M. Nei. 2004. MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics* **5**: 150-163.
- Kwon-Chung, K.J. 1972a. Sexual stage of *Histoplasma capsulatum*. *Science* **175**: 326.
- Kwon-Chung, K.J. 1972b. *Emmonsella capsulata*: Perfect state of *Histoplasma capsulatum*. *Science* **177**: 368-369.
- Kyndt, T., B. van Droogenbroeck, E. Romeijn-Peeters, J.P. Romero-Motochi, X. Scheldeman *et al.* 2005. Molecular phylogeny and evolution of Caricaceae based on rDNA internal transcribed spacers and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **37**: 442-459.
- Lang, A.R., D.W. Weller, R.G. LeDuc, A.M. Burdin, J. Hyde *et al.* 2004. Genetic differentiation between western and eastern gray whale populations using microsatellite markers. *International Whaling Commission*. SC/56/BRG38.
- Lecomte, F.T., S.W. Grant, J.J. Dodson, R. Rodríguez-Sánchez y B.W. Owens. 2005. Living with uncertainty: Genetic imprints of climate shifts in East Pacific anchovy (*Engraulis mordax*) and sardine (*Sardinops sagax*). *Molecular Ecology* **3**: 2169-2182.
- Ledig, F.T. 1997. Genetic variation in *Pinus*, en D.M. Richardson (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 251-280.
- Ledig, F.T., V. Jacob-Cervantes, P.D. Hodgskiss y T. Eguiluz-Piedra. 1997. Recent evolution and divergence among popu-

- lations of rare Mexican endemic, Chihuahua spruce, following Holocene climatic warming. *Evolution* **51**: 1815-1827.
- Ledig, F.T., M. Capó-Arteaga, P.D. Hodgskiss, H. Sbay, C. Flores-López *et al.* 2001. Genetic diversity and the mating system of a rare Mexican piñon, *Pinus pinceana*, and a comparison with *Pinus maximartinezii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* **88**: 1977-1987.
- Ledig, F.T., P.D. Hodgskiss y V. Jacob-Cervantes. 2002. Genic diversity, the mating system, and conservation of a Mexican subalpine relic, *Picea mexicana* Martínez. *Conservation Genetics* **3**: 113-122.
- Ledig, F.T., P. Hodgskiss, K.V. Krutovskii, D.B. Neale y T.E. Piedra. 2004. Relationships among the spruce (*Picea*, Pinaceae) of southwestern North America. *Systematic Botany* **29**: 75-295.
- LeDuc, R.G., D.W. Weller, J. Hyde, A.M. Burdin, P.E. Rosel *et al.* 2002. Genetic differences between western and eastern gray whales (*Eschrichtius robustus*). *Journal of Cetacean Research and Management* **4**: 1-5.
- Lim, B.K., M.D. Engstrom, N.B. Simmons y J.M. Dunlop. 2004a. Phylogenetics and biogeography of least sac-winged bats (*Balantiopteryx*) based on morphological and molecular data. *Mammalian Biology* **69**: 225-237.
- Lim, B.K., M.D. Engstrom, T.E. Lee, J.C. Patton y J.W. Bickham. 2004b. Molecular differentiation of large species of fruit-eating bats (*Artibeus*) and phylogenetic relationships based on the cytochrome b gene. *Acta Chiropterologica* **6**: 1-12.
- Loaiza-Figueroa, F., K. Ritland, J.A. Laborde-Cancino y S.D. Tanksley. 1989. Patterns of genetic variation of the genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* **165**: 159-188.
- López-Castro, M.C., y A. Rocha-Olivares. 2005. The panmixia paradigm of eastern Pacific olive ridley turtles revised: Consequences for their conservation and evolutionary biology. *Molecular Ecology* **14**: 3325-3334.
- López-Olmos, V., N. Pérez-Nasser, D. Piñero, E. Ortega, R. Hernández *et al.* 1998. Biological characterization and genetic diversity of Mexican isolates of *Trypanosoma cruzi*. *Acta Tropica* **69**: 239-254.
- Lucio, J.D. 2006. *Genética de poblaciones y proceso de domesticación de Polaskia chichipe en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.
- Maldonado, E.J., F. Orta-Dávila, B.S. Stewart, E. Geffen y R.K. Wayne. 1995. Intraspecific genetic differentiation in California sea lions (*Zalophus californianus*) from southern California and the Gulf of California. *Marine Mammal Science* **11**: 46-58.
- Maravilla, P., V. Souza, A. Valera, M. Romero-Valdovinos, Y. López-Vidal *et al.* 2003. Detection of genetic variation in *Taenia solium*. *Journal of Parasitology* **89**: 1250-1254.
- Marcilla, A., M.D. BARGUES, J.M. Ramsey, E. Magallón-Gastélum, P.M. Salazar-Shettino *et al.* 2001. The ITS-2 of the nuclear rDNA as a molecular marker for populations, species, and phylogenetic relationships in Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vector of Chagas disease. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **18**: 136-142.
- Martínez, L., J. Caballero-Mellado, J. Orozco y E. Martínez-Romero. 2003. Diazotrophic bacteria associated with banana (*Musa* sp.). *Plant and Soil* **257**: 35-47.
- Martínez, N. 2001. Variabilidad izoenzimática en especies de distribución restringida: *Pinus culminicola* y *P. greggii*. XV Congreso Mexicano de Botánica, Querétaro, México.
- Martínez-Castillo, J., D. Zizumbo-Villarreal, H. Perales-Rivera y P. Colunga-García Marín. 2004. Intraspecific diversity and morpho-phenological variation in *Phaseolus lunatus* L. from the Yucatán Peninsula, Mexico. *Economic Botany* **58**: 354-380.
- Martínez-Castillo, J., D. Zizumbo-Villarreal, P. Gepts, P. Delgado-Valerio y P. Colunga-García Marín. 2006. Structure and genetic diversity of wild populations of Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) from the Yucatán Peninsula, Mexico. *Crop Science* **46**: 1071-1080.
- Martínez-Castillo, J., D. Zizumbo-Villarreal, P. Gepts y P. Colunga-García Marín. 2007. Gene flow and genetic structure in the wild-weedy-domesticated complex of *Phaseolus lunatus* L. in its Mesoamerican center of domestication and diversity. *Crop Science* **47**: 58-66.
- Martínez-Castillo, J., D. Zizumbo-Villarreal y P. Colunga-García Marín. 2008. Genetic erosion and *in situ* conservation of Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) landraces in its Mesoamerican diversity center. *Genetic Resources and Crop Evolution* DOI 1007/s10722-008-93141.
- Martínez-Palacios, A., L.E. Eguiarte y G.R. Furnier. 1999. Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert. *American Journal of Botany* **86**: 1093-1098.
- Martínez-Romero, E., L. Segovia, F.M. Mercante, A.A. Franco, P. Graham *et al.* 1991. *Rhizobium tropici*, a novel species nodulating *Phaseolus vulgaris* L. beans and *Leucaena* sp. trees. *International Journal of Systematic Bacteriology* **41**: 417-426.
- Martínez-Sánchez, A., A.D. Camacho, M.T. Quintero-Martínez y R. Alejandro-Aguilar. 2007. Effect of ectoparasitic *Pimeliaphilus plumifer* mites (Acari: Pterygosomatidae) on *Meccus pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae) and several other Chagas' disease vectors under laboratory conditions. *Experimental and Applied Acarology* **42**: 139-149.
- Matheson, A.C., J.C. Bell y R.D. Barnes. 1989. Breeding systems and genetic structure in some Central American pine populations. *Silvae Genetica* **38**: 107-113.
- Matocq, M.D. 2002. Phylogeographical structure and regional history of the dusky-footed woodrat, *Neotoma fuscipes*. *Molecular Ecology* **11**: 229-242.
- McGinnis, M.R., y B. Katz. 1979. *Ajellomyces* and its synonym *Emmonsia*. *Mycotaxon* **8**: 157-164.

- Mead, J.G., y C.W. Potter. 1990. Natural history of bottlenose dolphins along the central Atlantic coast of the United States, en S. Leatherwood y R. Reeves (eds.), *The bottlenose dolphin*. Academic Press, San Diego, pp. 165-195.
- Mead, J.G., y C.W. Potter. 1995. Recognizing two populations of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) off the Atlantic coast of North America: Morphological and ecological considerations. *IBI Reports* **5**:31-44.
- Medrano-González, L. 2006. Hacia una dinámica de la mastofauna marina mexicana: análisis de composición funcional y de algunas estructuras genéticas poblacionales, en E. Vázquez-Domínguez y D.J. Hafner (eds.), *Genética de mamíferos mexicanos: presente y futuro*. *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.* **32**:9-19.
- Medrano-González, L., A. Aguayo-Lobo, J. Urbán-Ramírez y C.S. Baker. 1995. Diversity and distribution of mitochondrial DNA lineages among humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology* **73**: 1735-1743.
- Medrano-González, L., B. Morales Vela, M.R. Robles Saavedra, A.I. García Rodríguez y C.S. Baker. 2001a. Análisis preliminar de la filogenia mitocondrial de *Trichechus* y de su variación genética en México. XXVI Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Ensenada.
- Medrano-González L., C.S. Baker, M.R. Robles-Saavedra, J. Murrell, M.J. Vázquez-Cuevas *et al.* 2001b. Trans-oceanic population genetic structure of humpback whales in the North and South Pacific. *Mem. Qld. Mus.* **47**:465-479.
- Milá, B., D.J. Girman, M. Kimura y T.B. Smith. 2000. Genetic evidence for the effect of a postglacial population expansion on the phylogeography of a North American songbird. *Proceedings of the Royal Society London B* **267**: 1033-1040.
- Miles, M.A., R.A. Cedillos, M.M. Povoá, A.A. Souza, A. de Prata *et al.* 1981. Do radically dissimilar *Trypanosoma cruzi* strains (zymodemes) cause Venezuela and Brazilian forms of Chagas' disease? *Lancet* **20**:1338-1340.
- Milgroom, M.G. 1996. Recombination and the multilocus structure of fungal populations. *Annual Review of Phytopathology* **34**:454-477.
- Millar, C.I. 1993. Impact of the Eocene on the evolution of *Pinus*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**: 471-498.
- Miller, A.J., y B.A. Schaal. 2005. Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree, *Spondias purpurea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **102**: 12801-12806.
- Miller, A.J., y B.A. Schaal. 2006. Domestication and the distribution of genetic variation in wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* **15**: 1467-1480.
- Minter, D.W. 1981. Lophodermium on pines. *Mycological Papers* **147**: 1-54.
- Molina-Cruz, A., A.M.P. de Mérida, K. Mills, F. Rodríguez, C. Schoua *et al.* 2004. Gene flow among *Anopheles albimanus* populations in Central America, South America, and the Caribbean assessed by microsatellites and mitochondrial DNA. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **71**:350-359.
- Molina-Freaner, F., P. Delgado, D. Piñero, N. Pérez-Nasser y E. Álvarez-Buylla. 2001. Do rare pines need different conservation strategies? Evidence from three Mexican rare species. *Canadian Journal of Botany* **79**: 131-138.
- Montes-Hernández, S., y L.E. Eguiarte. 2002. Genetic structure and indirect estimates of gene flow in three taxa of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) in western Mexico. *American Journal of Botany* **89**: 1156-1163.
- Morse, G.E., y B.D. Farrell. 2005. Interspecific phylogeography of the *Stator limbatus* species complex: The geographic context of speciation and specialization. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **36**:201-213.
- Motamayor, J.C., A.M. Risterucci, P.A. López, C.F. Ortiz, A. Moreno *et al.* 2002. Cacao domestication I: The origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity* **89**: 380-386.
- Munguía-Vega, A. 2002. *Estudio del complejo principal de histocompatibilidad en la historia evolutiva y demográfica de la vaquita Phocoena sinus*. Tesis de maestría, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz.
- Munguía-Vega, A., Y. Esquer-Garrigos, L. Rojas-Bracho, R. Vázquez-Juárez, A. Castro-Prieto *et al.* 2007. Genetic drift vs. natural selection in a long-term small isolated population: Major histocompatibility complex class II variation in the Gulf of California endemic porpoise (*Phocoena sinus*). *Molecular Ecology* **16**:4051-4065.
- Muñoz-Rojas, J., y J. Caballero-Mellado. 2003. Population dynamics of *Gluconacetobacter diazotrophicus* in sugarcane cultivars and its effect on plant growth. *Microbial Ecology* **46**:454-464.
- Muthukumarasamy, R., G. Revathi y P. Loganathan. 2002. Effect of inorganic N on the population, in vitro colonization and morphology of *Acetobacter diazotrophicus* (syn. *Gluconacetobacter diazotrophicus*). *Plant and Soil* **243**:91-102.
- Nason, J.D., J.L. Hamrick y T.H. Fleming. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of the genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution* **56**:2214-2226.
- Natoli, A., V.M. Peddemors y A.R. Hoelzel. 2004. Population structure and speciation in the genus *Tursiops* based on microsatellite and mitochondrial DNA analyses. *Journal of Evolutionary Biology* **17**:363-375.
- Navarro-Quesada, A., R. González-Chauvet, F. Molina-Freaner y L.E. Eguiarte. 2003. Genetic differentiation in the *Agave deserti* (Agavaceae) complex of the Sonoran Desert. *Heredity* **90**:220-227.
- Nichols, R. 2001. Gene trees and species trees are not the same. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:358-364.

- Norstog, K.J., y T.J. Nicholls. 1997. *The biology of cycads*. Cornell University Press. Ithaca.
- Nybom, H. 2004. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* **13**: 1143-1155.
- Nybom, H., e I. Bartish. 2000. Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**: 93-114.
- Ortega, J., J.E. Maldonado, G.S. Wilkinson, H.T. Arita y R.C. Fleischer. 2003. Male dominance, paternity, and relatedness in the Jamaican fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis*). *Molecular Ecology* **12**: 2409-2415.
- Ortega-Ortiz, J.G., B. Villa-Ramírez y J.R. Gersenowies. 2000. Polydactyly and other features of the manus of the vaquita *Phocoena sinus*. *Marine Mammal Science* **16**: 277-286.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, J.L. Hamrick y J. Cruce-Sanders. 2005a. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in Tehuacán Valley, Mexico. *Molecular Ecology* **14**: 1603-1611.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas y J.L. Hamrick. 2005b. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in central Mexico. *Molecular Ecology* **14**: 4313-4322.
- Ouédraogo, M., y J.P. Baudoin. 2002. Comparative analysis of genetic structure and diversity in wild Lima bean populations from the Central Valley of Costa Rica, using microsatellite and isozyme markers. *Annual Report of the Bean Improvement Cooperative* **45**: 240-241.
- Oyama, K., S. Hernández-Verdugo, C. Sánchez, A. González Rodríguez, P. Sánchez Peña *et al.* 2006. Genetic structure of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* (Solanaceae) from northwestern Mexico analyzed by RAPDs. *Genetic Resources and Crop Evolution* **53**: 553-562.
- Payró de la Cruz, E., P. Gepts, P. Colunga-García Marín y D. Zizumbo Villarreal. 2005. Spatial distribution of genetic diversity in wild populations of *Phaseolus vulgaris* L. from Guanajuato and Michoacán, Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* **52**: 589-599.
- Perry, J.L. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland.
- Pfeiler, E., y T.A. Markow. 2001. Ecology and population genetics of Sonoran Desert *Drosophila*. *Molecular Ecology* **10**: 1787-1791.
- Piñero, D., E. Martínez y R.K. Selander. 1988. Genetic diversity and relationships among isolates of *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli*. *Applied and Environmental Microbiology* **54**: 2825-2832.
- Price, R.A., A. Liston y S.H. Strauss. 1998. Phylogeny and systematics of pines, en D.M. Richardson (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 48-98.
- Rangel-Flores, H., B. Sánchez, J. Mendoza-Duarte, C. Barnabé, S.F. Brenière *et al.* 2001. Serological and parasitological demonstration of *Trypanosoma cruzi* infections in an urban central area of Mexico: Correlation with electrocardiographic alterations. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **65**: 887-895.
- Ravel, S., N. Monteny, D. Velasco-Olmos, J. Escalante-Verdugo y G. Cuny. 2001. A preliminary study of the population genetics of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) from Mexico using microsatellite and AFLP markers. *Acta Tropica* **78**: 241-250.
- Reyes-Montes, M.R., M. Bobadilla-del Valle, M.A. Martínez-Rivera, G. Rodríguez-Arellanes, E. Flores-Robles *et al.* 1998. Tipificación de aislados clínicos de *Histoplasma capsulatum* por métodos fenotípicos y genotípicos. *Revista del Instituto Nacional de Enfermedades Respiratorias México* **11**: 195-201.
- Reyes-Montes, M.R., M. Bobadilla-del Valle, M.A. Martínez-Rivera, G. Rodríguez-Arellanes, E. Maravilla *et al.* 1999. Relatedness analyses of *Histoplasma capsulatum* isolates from Mexican patients with AIDS-associated histoplasmosis by using histoplasmin electrophoretic profiles and randomly amplified polymorphic DNA patterns. *Journal of Clinical Microbiology* **37**: 1404-1408.
- Ribas, C.C., E.S. Tavares, C. Yoshihara y C.Y. Miyaki. 2007. Phylogeny and biogeography of yellow-headed and blue-fronted parrots (*Amazona ochrocephala* and *Amazona aestiva*) with special reference to the South American taxa. *Ibis* **149**: 564-574.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner y L.F. Alexander. 2000. Comparative phylogeography of Baileys' pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* species group: Historical vicariance of the Baja California Peninsular Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**: 161-172.
- Robles-Saavedra, M.R. En preparación. *Variación genética mitocondrial y nuclear de la ballena jorobada* (Megaptera novaeangliae) en el Pacífico mexicano. Tesis de maestría, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México.
- Rocha, M. 2006. *Ecología evolutiva comparada en cinco especies de Agave*. Tesis de doctorado, UNAM, México.
- Rodríguez, I. 2000. Vestigios de la industria textil. *Actualidades Arqueológicas* **24**: 5-10.
- Rojo-Arreola, A.L. 2005. *Estructura genética y poblacional de Tursiops truncatus (Cetacea: Delphinidae) en el Golfo de California: ¿Son las formas costera y oceánica genéticamente divergentes?* Tesis de maestría, Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz.
- Rosel, P.E., y L. Rojas-Bracho. 1999. Mitochondrial DNA variation in the critically endangered vaquita, *Phocoena sinus*. *Marine Mammal Science* **15**: 990-1003.
- Ruiz-Durán, M.E. 2006. *Patrones de diversidad genética y procesos de domesticación de Polaskia chende (Cactaceae)*. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.

- Ruiz-Montoya, L., J. Núñez-Farfán y J. Vargas. 2003. Host-associated genetic structure of Mexican populations of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* L. (Homoptera: Aphididae). *Heredity* **91**: 415-421.
- Russell, A.L., R.A. Medellín y G.F. McCracken. 2005. Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Molecular Ecology* **14**: 2207-2222.
- Sahaza-Cardona, J.H. 2004. *Relación genética entre aislamientos de Histoplasma capsulatum asociados a diferentes formas clínicas y distribución geográfica*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Sahaza-Cardona, J.H., M.R. Reyes-Montes, G. Zúñiga, M. Bobadilla-del Valle, C. Canteros et al. 2003. Variabilidad genética de aislamientos clínicos de *Histoplasma capsulatum* de Latinoamérica, revelados por RAPD-PCR y secuencias parciales de cuatro genes nucleares. V Congreso de Biología Molecular y Celular, Resumen 118, Sociedad Mexicana de Bioquímica, Querétaro.
- Sainz, A., L. Mauro, E. Moriyama y B. García. 2004. Phylogeny of triatomine vectors of *Trypanosoma cruzi* suggested by mitochondrial DNA sequences. *Genetica* **121**: 229-240.
- Salas-Ríos, M.A., M.R. Reyes-Montes, M.A. Martínez-Rivera, E. Curiel-Quesada y M.L. Taylor. 1998. Genotipificación de cepas de *Histoplasma capsulatum* aisladas de pacientes con histoplasmosis asociada al sida, mediante el polimorfismo en la longitud de los fragmentos de restricción. *Revista del Instituto Nacional de Enfermedades Respiratorias México* **11**: 202-207.
- Sánchez, B., V. Monteón, P. Reyes y B. Espinoza. 2001. Standardization of ELISA and Western blot for detection of *Trypanosoma cruzi* antibodies using extracts of Mexican strains as antigens: Concordance between laboratories. *Archives of Medical Research* **32**: 382-388.
- Sánchez-Peña, P., K. Oyama, J. Núñez-Farfán, J. Fornoni, S. Hernández-Verdugo et al. 2006. Sources of resistance to whitefly (*Bemisia* spp.) in wild populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* (Dunal) Spooner, G.J. Anderson et R.K. Jansen in northwestern Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* **53**: 711-719.
- Sánchez-Velázquez, L.R., M.M. Goodman y C.W. Stuber. 2000. Isozymatic and morphological diversity in the races of maize, Mexico. *Economic Botany* **54**: 43-59.
- Sandner, L., L.E. Eguiarte, A. Navarro, A. Cravioto y V. Souza. 2001. The elements of the focus of enterocyte effacement in human and wild mammal isolates of *Escherichia coli*: evolution by assemblage or disruption? *Microbiology-SGM* **147**: 3149-3158.
- Sandoval-Castellanos, E., M. Uribe-Alcocer y P. Díaz-Jaimes. 2005. Diferenciación genética poblacional en robalos (Pisces: Centropomidae) del Pacífico mexicano. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* **21**: 35-41.
- Sarti, E. 1997. La teniasis y cisticercosis por *Taenia solium*. *Salud Pública de México* **39**: 225-231.
- Satta, Y., C. O'Huigin, N. Takahata y J. Klein. 1994. Intensity of natural selection at the major histocompatibility complex loci. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91**: 7181-7188.
- Schlüter, P.M., M. Soto-Arenas y S.A. Harris. 2007. Genetic variation in *Vanilla planifolia* (Orchidaceae). *Economic Botany* **61**: 328-336.
- Schofield, C.J., y J.P. Dujardin. 1997. Chagas disease vector control in Central America. *Parasitology Today* **13**: 141-144.
- Schramm, Y. 2002. *Estructura genética y filogeografía del lobo marino de California (Zalophus californianus californianus) en aguas adyacentes a la Península de Baja California, México*. Tesis de doctorado, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.
- Scoles, R.D., y J.E. Graves. 1993. Genetic analysis of the population structure of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from the Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* **91**: 690-698.
- Segura, G.I. 2004. *Diferenciación de ecotipos y estructura genética del delfín Tursiops truncatus en el Golfo de California*. Tesis de maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- Semarnat. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestre- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 6 de marzo de 2002, México. Disponible en <<http://www.semarnat.gob.mx/leyesynormas/Normas%20Oficiales%20Mexicanas%20vigentes/NOM-ECOL-059-2001.pdf>>.
- Silva, C., L.E. Eguiarte, V. Souza. 1999. Reticulated and epidemic population genetic structure of *Rhizobium etli* biovar *phaseoli* in a traditionally managed locality in Mexico. *Molecular Ecology* **8**: 277-287.
- Silva, C., P. Vinuesa, L.E. Eguiarte, E. Martínez-Romero, V. Souza. 2003. *Rhizobium etli* and *Rhizobium gallicum* nodulate common bean (*Phaseolus vulgaris*) in a traditionally managed milpa plot in Mexico: Population genetics and biogeographic implications. *Applied and Environmental Microbiology* **69**: 884-893.
- Silva, C., P. Vinuesa, L.E. Eguiarte, V. Souza, E. Martínez-Romero. 2005. Evolutionary genetics and biogeographic structure of *Rhizobium gallicum sensu lato*, a widely distributed bacterial symbiont of diverse legumes. *Molecular Ecology* **14**: 4033-4050.
- Silva, C., F.L. Kan, E. Martínez-Romero. 2007. Population genetic structure of *Sinorhizobium meliloti* and *S. medicae* isolated from nodules of *Medicago* spp. in Mexico. *Fems Microbiology Ecology* **60**: 477-489.
- Silva-Montellano, A., y L.E. Eguiarte. 2003. Geographical patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert. II. Genetic varia-

- tion, differentiation, and inbreeding estimates. *American Journal of Botany* **90**:700-706.
- Small, R.L., J.A. Ryburn y J.F. Wendel. 1999. Low levels of nucleotide diversity at homoeologous Adh loci in allotetraploid cotton (*Gossypium* L.). *Mol. Biol. Evol.* **16**:491-501.
- Smith, C.I., y B.D. Farrell. 2005. Phylogeography of the long-horn cactus beetle *Moneilema appesum* LeConte (Coleoptera: Cerambycidae): Was the differentiation of the Madrean sky islands driven by Pleistocene climate changes? *Molecular Ecology* **14**: 3049-3065.
- Solórzano, S., A.J. Baker y K.Oyama. 2004. Conservation priorities for resplendent quetzals based on analysis of mitochondrial DNA control region sequences. *The Condor* **106**: 449-456.
- Souto, R.P., O. Fernandes, A.M. Macedo, D.A. Campbell y B. Zingales. 1996. DNA markers define two major phylogenetics lineages of *Trypanosoma cruzi*. *Molecular and Biochemical Parasitology* **83**: 141-152.
- Souza, V., L.E. Eguarte, G. Ávila, R. Capello, C. Gallardo *et al.* 1994. Genetic structure of *Rhizobium etli* biovar *phaseoli* associated with wild and cultivated bean plants (*Phaseolus vulgaris* and *Phaseolus coccineus*) in Morelos, Mexico. *Applied and Environmental Microbiology* **60**: 1260-1268.
- Souza, V., M. Rocha, A. Valera y L.E. Eguarte. 1999. Genetic structure of natural populations of *Escherichia coli* in wild hosts on different continents. *Applied and Environmental Microbiology* **65**: 3373-3385.
- Stadelmann, B., L.G. Herrera, J. Arroyo-Cabreres, J.J. Flores-Martínez, B.P. May *et al.* 2004. Molecular systematics of the fishing bat *Myotis (Pizonyx) vivesi*. *Journal of Mammalogy* **85**: 133-139.
- Steele, P.E., G.F. Carle, G.S. Kobayashi y G. Medoff. 1989. Electrophoretic analysis of *Histoplasma capsulatum* chromosomal DNA. *Molecular and Cellular Biology* **9**:983-987.
- Sullivan, J., E. Arellano y D.S. Rogers. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: Concerted versus independent response to past climatic fluctuations. *The American Naturalist* **155**:755-768.
- Tapia-Hernández, A., M.R. Bustillos-Cristales, T. Jiménez-Salgado, J. Caballero-Mellado y L.E. Fuentes-Ramírez. 2000. Natural endophytic occurrence of *Acetobacter diazotrophicus* in pineapple plants. *Microbial Ecology* **39**:49-55.
- Taylor, B., y L. Rojas-Bracho. 1999. Examining the risk of inbreeding depression in a naturally rare cetacean, the vaquita (*Phocoena sinus*). *Marine Mammal Science* **15**: 1004-1029.
- Taylor, B.L., K. Martien, S. Chivers y G. O'Corry-Crowe. 2005. Optimizing analyses of mtDNA sequence data to maximize power to detect population structure. Abstract. 16th. Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. San Diego, CA, 12 a 16 de diciembre de 2005.
- Tejedor, A. 2005. A new species of funnel-eared bat (Natalidae: *Natalus*) from Mexico. *Journal of Mammalogy* **86**: 1109-1120.
- Tenaillon, M.I., M.C. Sawkins, A.D. Long, R.L. Gaut, J.F. Doebley *et al.* 2001. Patterns of DNA sequence polymorphism along chromosome 1 of maize (*Zea mays* ssp. *mays* L.). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:9161-9166.
- Tibayrenc, M. 1995. Population genetics of parasitic protozoa and other microorganisms. *Advances in Parasitology* **36**: 48-115.
- Tibayrenc, M. 1996. Towards a unified evolutionary genetics in microorganisms. *Annual Reviews in Microbiology* **50**: 401-429.
- Tibayrenc, M., y F.J. Ayala. 1988. Isoenzyme variability in *Trypanosoma cruzi*, the agent of Chagas' disease: Genetical, taxonomical and epidemiological significance. *Evolution* **42**:277-292.
- Tibayrenc, M., F. Kjellberg, J. Arnaud, B. Oury, S.F. Breniere *et al.* 1991. Are eucariotic organisms clonal or sexual? A population genetics vantage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **88**:5129-5133.
- Tinoco, A., A. Casas, R. Luna y K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* **52**:525-538.
- Tovar-Sánchez, E., y K. Oyama. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: Morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany* **91**: 1352-1361.
- Trejo, L. 2006. *Genética de poblaciones de Agave striata* Zucc. Tesis de maestría, UNAM, México.
- Trujillo-Contreras, E., F. Lozano-Kasten, M.M. Soto-Gutiérrez y R. Hernández-Gutiérrez. 1993. Prevalencia de infección a *Trypanosoma cruzi* en donadores de sangre en el estado de Jalisco, México. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* **26**:89-92.
- Urbán, J., C. Álvarez, M. Salinas, J. Jacobsen, K.C. Balcomb *et al.* 1999. Population size of humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in waters of the Pacific coast of Mexico. *Fisheries Bulletin* **97**: 1017-1024.
- Valencia, A.S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 33-53.
- Vargas, J. 2000. *Impacto de la formación de la península de Baja California sobre la estructura genética de Bursaria hindsiana*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Vargas, C.F., V. Parra-Tabla, P. Feisinger y J. Leirana-Alcocer. 2006. Genetic diversity and structure in fragmented populations of the tropical orchid *Myrmecophila christinae* var. *christinae*. *Biotropica* **38**:754-763.
- Vargas-Ponce, O. 2007. *Diversidad y relaciones genéticas del complejo Agave angustifolia Haw. y los agaves mezcaderos del occidente de México*. Tesis de doctorado, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida.

- Vásquez-Arroyo, J., A. Sessitsch, E. Martínez y J.J. Peña-Cabriales. 1998. Nitrogen fixation and nodule occupancy by native strains of *Rhizobium* on different cultivars of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant and Soil* **204**: 147-154.
- Vázquez-Cuevas, M.J.G. 2007. *Distribución espacial y temporal de microsatélites de las ballenas jorobadas*, Megaptera novaeangliae, en el Pacífico mexicano. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- 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 Zoológica Mexicana* (nueva serie) **86**: 17-29.
- Vázquez-Domínguez, E., G. Ceballos y J. Cruzado. 2004. Extirpation of an insular subspecies by a single introduced cat: the case of the endemic deer mouse *Peromyscus guardia* on Estanque Island, Mexico. *Oryx* **38**: 347-350.
- Vega, R. 2006. *Estructura y diversidad genética de Oryzomys palustris cozumelae de la isla de Cozumel*. Tesis de maestría, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Vega, R., D. Piñero, B. Ramanankandrasana, M. Dumas, B. Bouteille et al. 2003. Population genetic structure of *Taenia solium* from Madagascar and Mexico: Implications for clinical profile diversity and immunological technology. *International Journal for Parasitology* **33**: 1479-1485.
- Velasco, C.O., J.L. Valdespino, C.R. Tapia, B. Salvatierra, B.C. Guzmán et al. 1992. Seroepidemiología de la enfermedad de Chagas en México. *Salud Pública de México* **34**: 186.
- Vianna, J.A., R.K. Bonde, S. Caballero, J.P. Giraldo, R.P. Lima et al. 2006. Phylogeography, phylogeny and hybridization in trichechid sirenians: Implications for manatee conservation. *Molecular Ecology* **15**: 433-447.
- Vinuesa, P., y C. Silva. 2004. **Species delineation and biogeography of symbiotic bacteria associated with cultivated and wild legumes**, en D. Werner (ed.), *Biological resources and migration*. Springer Verlag, Berlín, pp. 143-155.
- Vovides, A.P., M.A. Pérez-Farrera, J. González-Astorga, D. González, T. Gregory et al. 2003. **An outline of our current knowledge on Mexican cycads (Zamiaceae: Cycadales)**. *Current Topics in Plant Biology* **4**: 159-174.
- Walker, W.A. 1981. Geographical variation in morphology and biology of bottlenose dolphin (*Tursiops*) in the eastern North Pacific. *NOAA/NMFS Southwest Fisheries Center Administrative Report*, LJ-81-03C, La Jolla.
- Weber, D.S., B.S. Stewart y N. Lehman. 2004. **Genetic consequences of a severe population bottleneck in the Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*)**. *J. Hered.* **95**: 144-153.
- Wegier, A. 2005. *Aislamiento por distancia de algodón (*Gossypium hirsutum*) en México: consecuencias para el manejo de plantas transgénicas*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Weller, D.W., B. Würsig, A.L. Bradford, A.M. Burdin, S.A. Blokhin et al. 1999. Gray whales (*Eschrichtius robustus*) off Sakhalin Island, Russia: Seasonal and annual patterns of occurrence. *Mar. Mammal Sci.* **15**: 1208-1227.
- Weller, D.W., A.M. Burdin, B. Wursig, B.L. Taylor y R.L. Brownell, Jr. 2002. The western gray whale: A review of past exploitation, current status and potential threats. *J. Cetacean Res. Manag.* **4**: 7-12.
- Wendel, J.F., C.L. Brubaker y A.E. Percival. 1992. Genetic diversity in *Gossypium hirsutum* and the origin of upland cotton. *Am. J. Bot.* **79**: 1291-1310.
- Whitt, S.R., L.M. Wilson, M.I. Tenaillon, B.S. Gaut y E.S. Buckler IV. 2002. Genetic diversity and selection in the maize starch pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **99**: 12959-12962.
- WHO. 1991. Control of Chagas disease. Report of a World Health Organization expert Committee. Ginebra: World Health Organization, Technical report series. No. 811, 95 pp.
- Wilkes, G. 2007. Urgent notice to all maize researchers: Disappearance and extinction of last wild teocinte population is more than half completed. A modest proposal for teocinte evolution *in situ*: The Balsas, Guerrero, Mexico. *Maydica* **52**: 49-58.
- Wilson, H.D., R. Lira e I. Rodríguez. 1994. Crop-weed gene flow: *Cucurbita argyrosperma* Huber and *C. fraterna* L.H. Bailey (Cucurbitaceae). *Economic Botany* **48**: 293-300.
- Zavala-Castro, J.E., O. Velasco-Castrejón y R. Hernández. 1992. Molecular characterization of Mexican stocks of *Trypanosoma cruzi* using total DNA. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **47**: 201-210.
- Zizumbo-Villarreal, D., P. Colunga-García Marín, E. Payró de la Cruz, P. Delgado Valerio y P. Gepts. 2005. Population structure and evolutionary dynamics of wild-weedy-domesticated complexes of common bean in a Mesoamerican region. *Crop Science* **45**: 1073-1083.
- Zúñiga, G., Y. Salinas-Moreno, R. Cisneros, J.L. Hayes y J. Rinehart. 2006a. Genetic structure of *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Ann. Entom. Soc. Am.* **99**: 945-958.
- Zúñiga, G., Y. Salinas-Moreno y R. Cisneros. 2006b. Deficiency of heterozygotes in the roundhead bark beetle, *Dendroctonus adjunctus* LeConte (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) due to Wahlund effect. *Ann. Entom. Soc. Am.* (en dictamen).

ADENDA POSTERIOR A LA IMPRESIÓN DEL LIBRO

RECUADRO 15.1 VERTEBRADOS E INVERTEBRADOS MARINOS

Axayácatl Rocha Olivares

Se agruparon en esta sección animales marinos de muy distintos taxa (peces, aves, equinodermos, crustáceos y moluscos) ya que, a diferencia de los medios ambientes terrestres y dulceacuícolas, el medio marino es relativamente continuo y sin barreras aparentes, con altos niveles de flujo genético causados, por ejemplo, por el acarreo pasivo de estadios larvarios planctónicos por las corrientes, por lo que estudiar grupos diversos no relacionados de manera filogenética pero sí ecológicamente resulta interesante. Los datos genéticos de esta sección se encuentran en el cuadro 1.

En lo que respecta a los estudios de diversidad genética, comparados con los vertebrados, los invertebrados parecen ser menos diversos; sin embargo, esto resulta de la predominancia de estudios aloenzimáticos y no de una tendencia taxonómica. Cabe mencionar que la baja diversidad mitocondrial de algunas especies se asocia con fluctuaciones demográficas históricas o contemporáneas (p. ej., sobrepesca o destrucción de hábitat). Los pocos estudios con microsatélites arrojan niveles muy variables de diversidad genética ($0.28 < H < 0.84$). Aunque el número de especies estudiadas es comparativamente pequeño, se observa también una diferencia en la variabilidad entre peces óseos y elasmobranquios, consistente con la menor tasa de evolución molecular de los peces cartilaginosos (Martin *et al.* 1992). Estas diferencias entre los marcadores y entre los taxa se observan también en los pocos estudios con más de un marcador en una misma especie (p. ej., 37, 47-50, 57 en el cuadro 1). Por otro lado, cabe resaltar el extremadamente pobre conocimiento genético que se tiene de las poblaciones de aves marinas y elasmobranquios que habitan los litorales mexicanos.

Existen diferencias considerables en la cantidad de especies con poblaciones estructuradas genéticamente para cada región geográfica. Por ejemplo, cuando solo 25% de las especies del Golfo de México y del Caribe se encuentran estructuradas, 80% de las del Golfo de California (GC), 65% de las del GC-Pacífico y 62% de las del Pacífico lo están. Esta alta incidencia de especies marinas altamente estructuradas está ligada al hecho de que el GC constituye uno de los centros de biodiversidad marina más importantes, aunque hacen falta

más datos para corroborarlo. La diferenciación entre poblaciones alopátricas dentro y fuera del Golfo se encuentra mucho mejor documentada, tanto para especies de afinidad templada subtropical con distribuciones interrumpidas (Bernardi *et al.* 2003) como para aquellas de afinidad más tropical sin discontinuidad aparente (Sandoval-Castillo *et al.* 2004; Sandoval-Castillo 2005). Varios estudios apuntan hacia la existencia de un número importante de especies crípticas en el Golfo de California, particularmente entre los elasmobranquios. La influencia de Baja California y del GC en la diversificación de las biotas marinas y terrestres ha sido documentada (Riddle *et al.* 2000; Jacobs *et al.* 2004). La misma península de Baja California es una de las barreras asociadas que separa a los organismos del GC de los del Pacífico; otra barrera es la corriente al norte y al sur de Punta Eugenia (Bernardi y Talley 2000; Bernardi *et al.* 2003).

Un ejemplo de patrón de población cerrada es el copépodo harpacticóideo *Tigriopus californicus*, a lo largo de la costa de California y Baja California, cuyas poblaciones en Punta Baja y Playa Altamira no comparten alelos con las poblaciones de California. Además, los copépodos de Playa Altamira mostraron aislamiento reproductivo poscigótico con respecto a los demás, por lo que la divergencia ha evolucionado hasta una posible especiación (Ganz y Burton 1995). En el otro extremo del espectro se encuentran las especies como el dorado (*Coryphaena hippurus*) y el huachinango del Golfo (*Lutjanus campechanus*), con amplias distribuciones geográficas, tamaños poblacionales importantes y ausencia de diferenciación genética a grandes escalas geográficas (Gold *et al.* 1997; Rocha-Olivares *et al.* 2006). Las poblaciones de la cabrilla de roca *Paralabrax maculatofasciatus* dentro y fuera del GC manifiestan un aislamiento por distancia, por lo que la conectividad entre sus poblaciones puede darse conforme al patrón de camino de piedras (Stepien *et al.* 2001). Edmans *et al.* (1996) y más tarde Moberg y Burton (2000) reportan la existencia de un parchado genético caótico en las poblaciones de erizo morado de California y Baja California, en las que los niveles de variación geográfica están desacoplados de la distancia que separa a las poblaciones y es del mismo orden que la variación

RECUADRO 15.1 [continúa]

encontrada entre las cohortes de erizos analizadas.

Existe una cantidad no despreciable de estudios sobre especies de vertebrados e invertebrados que habitan los litorales mexicanos, la mayoría de los cuales se han realizado fuera del país pero incluyen poblaciones mexicanas. Esta

información es fundamental no sólo para aplicarla directamente a los planes de manejo y administración de los recursos explotados y explotables, sino para evaluar la vulnerabilidad de los ecosistemas a los cambios globales, como el cambio climático.

Cuadro 1 Índices de diversidad y estructura genéticas de especies de vertebrados e invertebrados marinos que abarcan poblaciones mexicanas

Especie	Nombre común ^a	Región ^b	Marcador ^c	Loci (pb) ^d	Pobl. ^e	N ^f	Diversidad promedio			Referencia(s)	
							A/k ^g	H/h ^h	π		Estructura ⁱ
VERTEBRADOS											
<i>Peces óseos</i>											
<i>Stegastes leucostictus</i>	Jaqueta bonita	CRB	RFLP-MT	1	6	61	7	0.41	0.0007	Φ _{St} = 0.172***	1
<i>Ophioblennius atlanticus</i>	Blenido común	CRB	RFLP-MT	1	6	64	55	1.00	0.0104	Φ _{St} = 0.003	1
<i>Abudefduf saxatilis</i>	Petaca rayada	CRB	RFLP-MT	1	6	67	18	0.79	0.0029	Φ _{St} = -0.011	1
<i>Gnatholepis thompsoni</i>	Gobio puntadorada	CRB	RFLP-MT	1	6	61	42	0.98	0.0057	Φ _{St} = 0.082**	1
<i>Haemulon flavolineatum</i>	Ronco condenado	CRB	RFLP-MT	1	6	65	17	0.78	0.0029	Φ _{St} = 0.001	1
<i>Halichoeres bivittatus</i>	Doncella rayada	CRB	RFLP-MT	1	6	57	23	0.74	0.0028	Φ _{St} = 0.079**	1
<i>Holocentrus adscensionis</i>	Candil de vidrio	CRB	RFLP-MT	1	6	61	34	0.94	0.0044	Φ _{St} = -0.003	1
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	Cara de cotorra	CRB	RFLP-MT	1	6	89	20	0.55	0.0015	Φ _{St} = -0.012	1
<i>Lutjanus campechanus</i>	Huachinango del Golfo	GM	RFLP-MT	1	9	707	92	0.74	0.0022	F _{St} = -0.001	2,3
<i>Lutjanus campechanus</i>	Huachinango del Golfo	GM	MSAT	20	4	193	11.2	0.60	n.d.	Φ _{St} ≤ 0.008	4
<i>Epinephelus morio</i>	Cherna americana	GM	RFLP-MT	1	2	100	16	0.39	0.0006	F _{St} = -0.007	3
<i>Abudefduf declivifrons</i>	Petaca mexicana	GC	ALO	25	2	51	1.2	n.d.	n.d.	n.d.	5
<i>Axoclinus nigricaudus</i>	Tres aletas colinegra	GC	SEC	mt D-loop (480)	9	105	86	0.99	0.0271	Φ _{St} = 0.485***	6
<i>Malacocentrus hubbsi</i>	Trambollo rojo	GC	SEC	mt D-loop (399)	4	36	17	n.d.	0.0060	Φ _{St} = 0.246***	7
<i>Coralliozetus micropes</i>	Tubícola cara de cebra	GC	SEC	mt D-loop (407)	4	25	12	n.d.	n.d.	F _{St} = 0.75*	7
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	Borracho mono	GC	SEC	mt D-loop (321)	4	34	34	1.00	0.0617	Φ _{St} = 0.00	7
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	Borracho mono	GC, PA	SEC	mt Cytb (630)	4	50	n.d.	0.92	0.0110	Φ _{St} = 0.387**	8
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	Cabrilla de roca	GC, PA	ALO	17	2	36	n.d.	0.09	n.d.	F _{St} = 0.021	9

Cuadro 1 [continúa]

Especie	Nombre común ^a	Región ^b	Marcador ^c	Loci (pb) ^d	Pobl. ^e	N ^f	Diversidad promedio				Referencia(s)
							A/k ^g	H/h ^h	π	Estructura ⁱ	
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	Cabrilla de roca	GC, PA	SEC	mt D-loop (384)	5	63	7	0.14	0.0055	$\Phi_{St} = 0.92^{***}$	9
<i>Leuresthes tenuis</i> , <i>L. sardina</i>	Pejerrey californiano, p. sardina	GC, PA	SEC	mt D-loop (414)	3	11	5	0.72	n.d.	$F_{St} = 0.97^{***}$	10
<i>Girella nigricans</i>	Chopa verde	GC, PA	SEC	mt D-loop (344)	10	107	87	0.99	0.0063	$F_{St} = 0.51^{***}$	11
<i>Hypsoblennius jenkinsi</i>	Borracho mejillonero	GC, PA	SEC	mt D-loop (363)	2	7	5	0.74	n.d.	$F_{St} = 0.84^{***}$	10
<i>Chaenopsis alepidota</i>	Tubícola lucio	GC, PA	SEC	mt D-loop (347)	2	11	9	0.85	n.d.	$F_{St} = 0.67^{***}$	10
<i>Gillichthys mirabilis</i>	Chupalodo grande	GC, PA	SEC	mt Cytb (527)	7	99	58	0.97	0.0014	$F_{St} = 0.62^{***}$	12
<i>Anisotremus davidsonii</i>	Sargo rayado	GC, PA	SEC	mt Cytb (692)	5	25	14	0.88	n.d.	$F_{St} = 0.65^{***}$	10
<i>Lythrypnus dalli</i>	Gobio bonito	GC, PA	SEC	mt Cytb (703)	2	10	4	0.60	n.d.	$F_{St} = 0.71^{***}$	10
<i>Hermosilla azurea</i>	Chopa bonita	GC, PA	SEC	mt D-loop (382)	4	15	12	0.90	n.d.	$F_{St} = 0.02$	10
<i>Halichoeres semicinctus</i>	Señorita piedrera	GC, PA	SEC	mt D-loop (365)	3	21	17	0.93	n.d.	$F_{St} = 0.01$	10
<i>Semicossyphus pulcher</i>	Vieja californiana	GC, PA	SEC	mt D-loop (429)	5	20	14	0.84	n.d.	$F_{St} = 0.00$	10
<i>Sebastes macdonaldi</i>	Rocote mexicano	GC, PA	SEC	mt D-loop (515)	3	95	63	0.97	0.0057	$F_{St} = 0.00$	10
<i>Sebastes macdonaldi</i>	Rocote mexicano	GC, PA	MSAT	7	4	111	13.5	0.76	n.d.	$F_{St} = 0.007^*$	13
<i>Embiotoca jacksoni</i>	Mojarra negra	PA	SEC	mt D-loop (330)	10	240	54	0.88	0.0011	$F_{St} = 0.42^{**}$	14
<i>Fundulus parvipinnis brevis</i>	Sardinilla chococo	PA	ALO	6	1	43	1.4	0.10	n.d.	n.d.	15
<i>Fundulus parvipinnis parvipinnis</i>	Sardinilla chococo	PA	ALO	6	1	42	1.4	0.09	n.d.	n.d.	15
<i>Fundulus parvipinnis</i>	Sardinilla chococo	PA	SEC	mt D-loop (396)	6	60	30.0	0.95	n.d.	$F_{St} = 0.70^{***}$	16
<i>Sebastes auriculatus</i>	Rocote moreno	PA	MSAT	6	8	435	8 ^j	0.60	n.d.	$F_{St} = 0.057^{***}$	17
<i>Sebastes paucispinis</i>	Rocote bocaccio	PA	SEC/ MSAT	mt D-loop (453)/6	15	90/713	36/24.5	0.87/0.84	0.0084	$\Phi_{St} = 0.017/$ $R_{St} = 0.079^{***}$	18
<i>Coryphaena hippurus</i>	Dorado	PA	PCR-RFLP	mt NADH1 (1400)	3	157	20.0	0.71	0.0062	$\Phi_{St} = 0.029^{**}$	19
<i>Coryphaena hippurus</i>	Dorado	GC, PA	SEC	mt NADH1 (751)	4	177	87.0	0.93	0.0052	$\Phi_{St} = 0.02$	20
<i>Lutjanus peru</i>	Huachinango del Pacífico	PA	PCR-RFLP	mt D-loop (1350)	3	100	60	0.97	0.0323	$\Phi_{St} = 0.019$	21
<i>Elasmobranchios</i>											
<i>Rhinobatos productus</i>	Guitarra viola	GC, PA	PCR-RFLP	mt D-loop (1850)	2	64	17	0.77	0.0119	$\Phi_{St} = 0.63^{***}$	22

RECUADRO 15.1 [continúa]

Cuadro 1 [continúa]

Especie	Nombre común ^a	Región ^b	Marcador ^c	Loci (pb) ^d	Pobl. ^e	N ^f	Diversidad promedio				Referencia(s)
							A/k ^g	H/h ^h	π	Estructura ⁱ	
<i>Rhinobatos productus</i>	Guitarra viola	GC, PA	PCR-RFLP	mt NADH2 (1140)	4	136	4	0.52	0.0064	$\Phi_{St} = 0.94^{***}$	23
<i>Narcine entemedor</i>	Raya eléctrica gigante	GC, PA	PCR-RFLP	mt NADH2 (1120)	4	80	1	0.00	0.0000	$\Phi_{St} = 0.00$	23
<i>Gymnura marmorata</i>	Raya mariposa californiana	GC, PA	PCR-RFLP	mt NADH2 (1163)	4	126	11	0.16	0.0022	$\Phi_{St} = 0.44^{***}$	23
<i>Rhinoptera steindachneri</i>	Gavilán dorado	GC, PA	PCR-RFLP	mt NADH2 (1129)	4	84	4	0.50	0.0026	$\Phi_{St} = 0.88^{***}$	23
<i>Myliobatis californica</i>	Tecolote	GC, PA	PCR-RFLP	mt NADH2 (1167)	3	72	14	0.40	0.0020	$\Phi_{St} = 0.12^{***}$	23
<i>Mustelus henlei</i>	Cazón hilacho	GC	SEC/ PCR-RFLP	mt Cytb/ n ITS2	1	8/12	5/1 ^k	n.d.	n.d.	n.d.	24
<i>Mustelus lunulatus</i>	Cazón segador	GC	SEC/ PCR-RFLP	mt Cytb/ n ITS2	1	3/11	3/1 ^k	n.d.	n.d.	n.d.	24
<i>Mustelus californicus</i>	Cazón mamón	GC	SEC/ PCR-RFLP	mt Cytb/ n ITS2	1	4/10	1/1 ^k	n.d.	n.d.	n.d.	24
<i>Mustelus albiginnis</i>	Cazón puntas blancas	GC	SEC/ PCR-RFLP	mt Cytb/ n ITS2	1	6/11	1/1 ^k	n.d.	n.d.	n.d.	24
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	Tiburón aleta de cartón	GM, ATL	MSAT	3	3	71	2.3	0.28	n.d.	$R_{St} = -0.003$	25
<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	Cazón de ley	GM	RFLP-MT	1	3	52	7	0.64	0.0013	Homogeneidad	26
<i>Aves marinas</i>											
<i>Larus occidentalis wymani</i>	Gaviota occidental	PA	ALO	25	5	84	1.30	0.06	n.d.	n.d.	27
<i>Sula dactylatra</i>	Bobo de cara azul	PA	SEC	mt D-loop (500)	14	292	106.0	n.d.	n.d.	n.d.	28
<i>Fregata magnificens</i>	Tijereta	PA CRB	SEC/ RAPD	mt D-loop (495)/5(9) ⁿ	4	89/ 99	2/n.d.	0.21/n.d.	0.0412/ n.d.	$\Phi_{St} = 0.018/0.059^{***}$	29
INVERTEBRADOS											
<i>Equinodermos</i>											
<i>Eucidaris thouarsi</i>	Erizo	GC, PA	ALO	9	2	113	3.11	n.d.	n.d.	$F_{St} = -0.03$	30
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	Erizo morado	PA	ALO/ SEC	6/mt COI (320)	10	551/147	5.67/42	0.49/n.d.	0.0138	$F_{St} = 0.033^*/0.017$	31
<i>Crustáceos</i>											
<i>Panulirus interruptus</i>	Langosta roja	PA	ALO	12	5	244	2.32	0.10	n.d.	$F_{St} = 0.101^*$	32
<i>Panulirus interruptus</i>	Langosta roja	PA	PCR-RFLP	mt D-loop (1350)	6	229	65	0.86	0.0340	$F_{St} = 0.0084$	33
<i>Callinectes bellicosus</i>	Cangrejo	GC, PA	SEC	mt COI (658)/ Cytb (290)	9	67/74	23/21	0.71/0.66	n.d.	$\Phi_{St} = -0.027/-0.018$	34
<i>Penaeus stylirostris</i>	Camarón azul	GC	RAPD	8 (324) ⁿ	6	78	n.d.	n.d.	n.d.	$\Phi_{St} = 0.147^{**}$	35

Cuadro 1 [concluye]

Especie	Nombre común ^a	Región ^b	Marcador ^c	Loci (pb) ^d	Pobl. ^e	N ^f	Diversidad promedio				Referencia(s)
							A/k ^g	H/h ^h	π	Estructura ⁱ	
<i>Lepidopthalmus louisianensis</i>	Camarón fantasma	GM	ALO	19	13	335	3.81	0.11	n.d.	Fst = 0.24*	36
<i>Lepidopthalmus</i> sp.	Camarón fantasma	GM	ALO	19	3	105	1.36	0.04	n.d.	Fst = 0.05	36
<i>Callichirus islagrande</i>	Camarón fantasma	GM	ALO	6	9	280	1.10	0.01	n.d.	Fst = 0.30	37
<i>Pollicipes elegans</i>	Percebe del Pacífico	PA	SEC	mt CO-I (312)	2	14	14	1.00	0.0170	n.d.	38
<i>Tigriopus californicus</i>	Copépodo	PA	ALO	7	11	550	3.85	n.d.	n.d.	d > 1.00 ^m	39
<i>Cletocamptus deborahdexterae</i>	Copépodo	PA	SEC	mt COI (658)/ 16S (290)/ n rDNA (682)	1	11	1/1/2	0/0/0.18	n.d.	n.d.	40
<i>Acartia californiensis</i>	Copépodo	PA	ALO	8	2		1.55	0.07	n.d.	d = 0.006 ^o	41
<i>Moluscos</i>											
<i>Dosidicus gigas</i>	Calamar gigante	GC	SEC	mt CO-I (709)	1	28	17	n.d.	n.d.	n.d.	42
<i>Mercenaria campechiensis</i>	Almeja dura	GM	SEC	mt 16S	4	65	18	0.76	n.d.	n.d.	43
<i>Haliotis corrugata</i>	Abulón amarillo	PA	ALO	8	6	22 ^ℓ	2.28	0.19	n.d.	Fst = 0.093*	44
<i>Modiolus capax</i>	Mejillón de piedra	GC	ALO	12	2	360	1.30	0.23	n.d.	Fst = 0.049***	45
<i>Strombus gigas</i>	Caracol rosado	GM CRB	ALO	8	4	200	2	0.04	n.d.	Fst = 0.104 ^(?)	46
<i>Crassostrea virginica</i>	Ostión americano	GM	ALO	20	8	n.d.	n.d.	0.17	n.d.	n.d.	47

^a Nombres de peces. Fuente: Nelson *et al.* (2004).

^b Origen de muestras mexicanas. CRB = Caribe; GC = Golfo de California; PA = Costa Pacífico; GM = Golfo de México; ATL = Atlántico occidental.

^c SEC = secuencias de ADN, RFLP-mt = fragmentos de restricción de genoma mitocondrial; PCR-RFLP = fragmentos de restricción de amplicones; MSAT = microsátelites; ALO = aloenzimas; RAPD = polimorfismos de ADN amplificados aleatoriamente.

^d Loci aloenzimáticos polimorficos, total de loci microsateles, bp pares de bases analizadas.

^e Pobl. se refiere al número total de localidades o poblaciones estudiadas.

^f N = número total de organismos analizados.

^g A = número promedio de alelos por locus; k = número de haplotipos.

^h H = heterocigosidad promedio esperada; h = diversidad haplotípica promedio.

ⁱ El estadístico Fst o su análogo (Φ st) permiten comparar de manera clara y cuantitativa la diferenciación existente entre poblaciones de distintas especies (véase capítulo 14 de este volumen). *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001; sin asterisco: no significativo.

^j Estandarizado a n = 19.

^k Se encontró sólo un haplotipo RFLP en el ITS2.

^ℓ Tamaño de muestra promedio por locus.

^m Distancia de Nei para una población (Playa Altamira) contra las demás.

ⁿ 8 primers y 324 loci analizados.

^o Distancia de Nei indicando ausencia de diferenciación interpoblacional.

^(?) No se reporta prueba de significancia.

Referencias: ¹Shulman y Bermingham (1995); ²Gold *et al.* (1997); ³Gold y Richardson (1998); ⁴Gold *et al.* (2001); ⁵Lessios *et al.* (1995); ⁶Riginos y Nachman (2001); ⁷Riginos (2005); ⁸Muss *et al.* (2001); ⁹Stepien *et al.* (2001); ¹⁰Bernardi *et al.* (2003); ¹¹Terry *et al.* (2000); ¹²Huang y Bernardi (2001); ¹³Rocha-Olivares *et al.* (2003); ¹⁴Bernardi (2000); ¹⁵Camarena-Rosales *et al.* (2001); ¹⁶Bernardi y Talley (2000); ¹⁷Buonaccorsi *et al.* (2005); ¹⁸Dávila-Ortiz (2004); ¹⁹Rocha-Olivares *et al.* (2006); ²⁰Díaz-Jaimes *et al.* (2006); ²¹Rocha-Olivares y Sandoval-Castillo (2003); ²²Sandoval-Castillo *et al.* (2004); ²³Sandoval-Castillo (2005); ²⁴Pérez-Jiménez (2006); ²⁵Heist y Gold (1999); ²⁶Heist *et al.* (1996); ²⁷Bell (1996); ²⁸Steeves *et al.* (2005); ²⁹González Jaramillo (2006); ³⁰Lessios *et al.* (1999); ³¹Edmands *et al.* (1996); ³²Pérez-Enríquez *et al.* (2001); ³³García-Rodríguez y Pérez-Enríquez (2006); ³⁴Pfeiler *et al.* (2005); ³⁵Aubert y Lightner (2000); ³⁶Staton *et al.* (2000); ³⁷Staton (1995); ³⁸Van Syoc (1994); ³⁹Ganz y Burton (1995); ⁴⁰Rocha-Olivares *et al.* (2001); ⁴¹Trujillo-Ortiz *et al.* (1995); ⁴²Gilly *et al.* (2005); ⁴³Ó Foighil *et al.* (1996); ⁴⁴Del Río-Portilla y Gonzalez-Avilés (2001); ⁴⁵De la Rosa-Vélez *et al.* (2000); ⁴⁶Tello-Cetina *et al.* (2005); ⁴⁷De la Rosa-Vélez y Camarena-Rosales (1988).

RECUADRO 15.1 [concluye]

REFERENCIAS

- Aubert, H., y D.V. Lightner. 2000. Identification of genetic populations of the Pacific blue shrimp *Penaeus stylirostris* of the Gulf of California, Mexico. *Mar. Biol.* **137**:875-885.
- Bell, D. A. 1996. Genetic differentiation, geographic variation and hybridization in gulls of the *Larus glaucescens-occidentalis* complex. *Condor* **98**:527-546.
- Bernardi, G. 2000. Barriers to gene flow in *Embiotoca jacksoni*, a marine fish lacking a pelagic larval stage. *Evolution* **54**:226-237.
- Bernardi, G., L. Findley y A. Rocha-Olivares. 2003. Vicariance and dispersal across Baja California in disjunct marine fish populations. *Evolution* **57**:1599-1609.
- Bernardi, G., y D. Talley. 2000. Genetic evidence for limited dispersal in the coastal California killifish, *Fundulus parvipinnis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **255**:187-199.
- Buonaccorsi, V. P., C. Kimbrell, E. Lynn y R. Vetter. 2005. Limited realized dispersal and introgressive hybridization influence, genetic structure and conservation strategies for brown rockfish *Sebastes auriculatus*. *Conservation Genetics* **6**:697-713.
- Camarena-Rosales, F., J. de la Rosa-Vélez, G. Ruiz-Campos y F. Correa. 2001. Biometric and allozymic characterization of three coastal and inland killifish populations (Pisces: Fundulidae) from the Peninsula of Baja California, Mexico. *Int. Rev. Hydrobiol.* **86**:229-240.
- Dávila-Ortiz, J. 2004. Variabilidad genética, estructura poblacional y efectos de la circulación oceanográfica en el flujo genético del bocaccio *Sebastes paucispinis* (Ayres, 1854), en el Pacífico noroccidental. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- de la Rosa-Vélez, J., y F. Camarena-Rosales. 1988. Aplicability of genetic variability measurements to the fishery of the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin in the Gulf of Mexico. *Cienc. Mar.* **14**:43-56.
- de la Rosa-Vélez, J., C. Farfán y M.A. Cervantes-Franco. 2000. Geographic pattern of genetic variation in *Modiolus capax* (Conrad, 1837) from the Gulf of California. *Cienc. Mar.* **26**:585-606.
- Del Río-Portilla, M.A., y J.G. González-Avilés. 2001. Population genetics of the yellow abalone, *Haliotis corrugata*, in Cedros and San Benito Islands: A preliminary survey. *Journal of Shellfish Research* **20**:765-770.
- Díaz-Jaimes, P., M. Uribe-Alcocer, S. Ortega-García y J.D. Durand. 2006. Spatial and temporal mitochondrial DNA genetic homogeneity of dolphinfish populations (*Coryphaena hippurus*) in the eastern central Pacific. *Fish. Res.* **80**:333-338.
- Edmands, S., P.E. Moberg y R.S. Burton. 1996. Allozyme and mitochondrial DNA evidence of population subdivision in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Mar. Biol.* **126**:443-450.
- Ganz, H.H., y R.S. Burton. 1995. Genetic differentiation and reproductive incompatibility among Baja California populations of the copepod *Tigriopus californicus*. *Mar. Biol.* **123**:821-827.
- García-Rodríguez, F.J., y R. Pérez-Enríquez. 2006. Genetic differentiation of the California spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall, 1840) along the west coast of the Baja California Peninsula, Mexico. *Mar. Biol.* **148**:624-629.
- Gilly, W. F., C.A. Elliger, C.A. Salinas, S. Camarilla-Coop, G. Bazzino y M. Beman. 2005. Spawning by jumbo squid *Dosidicus gigas* in San Pedro Mártir Basin, Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* **313**:125-133.
- Gold, J.R., E. Pak y L.R. Richardson. 2001. Microsatellite variation among red snapper (*Lutjanus campechanus*) from the Gulf of Mexico. *Mar. Biotechnol.* **3**:293-304.
- Gold, J.R., y L.R. Richardson. 1998. Mitochondrial DNA diversification and population structure in fishes from the Gulf of Mexico and Western Atlantic. *J. Hered.* **89**:404-414.
- Gold, J.R., F. Sun y L.R. Richardson. 1997. Population structure of red snapper from the Gulf of Mexico as inferred from analysis of mitochondrial DNA. *Trans. Am. Fish. Soc.* **126**:386-396.
- González Jaramillo, M. 2006. Filopatría reproductiva y flujo genético de *Fregata magnificens*. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- Heist, E.J., y J.R. Gold. 1999. Microsatellite DNA variation in sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*) from the Gulf of Mexico and mid-Atlantic Bight. *Copeia* **1999**:182-186.
- Heist, E.J., J.A. Musick y J.E. Graves. 1996. Mitochondrial DNA diversity and divergence among sharpnose sharks, *Rhizoprionodon terraenovae*, from the Gulf of Mexico and Mid-Atlantic Bight. *Fish. Bull.*, **94**:664-668.
- Huang, D., y G. Bernardi. 2001. Disjunct Sea of Cortez-Pacific Ocean *Gillichthys mirabilis* populations and the evolutionary origin of their Sea of Cortez endemic relative, *Gillichthys seta*. *Mar. Biol.* **138**:421-428.
- Jacobs, D.K., T.A. Haney y K.D. Louie. 2004. Genes, diversity, and geologic process on the Pacific coast. *Annual Review of Earth and Planetary Science* **32**:601-652.
- Lessios, H.A., G.R. Allen, G.M. Wellington y E. Bermingham. 1995. Genetic and morphological evidence that the Eastern Pacific damselfish *Abudefduf declivifrons* is distinct from *A. concolor* (Pomacentridae). *Copeia*, **1995**:277-288.
- Lessios, H.A., B.D. Kessing, D.R. Robertson y G. Paulay. 1999. Phylogeography of the pantropical sea urchin *Eucidaris* in relation to land barriers and ocean currents. *Evolution* **53**:806-817.

- Martin, A.P., G.J.P. Naylor y S.R. Palumbi. 1992. Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. *Nature* **357**: 153-155.
- Moberg, P.E., y R.S. Burton. 2000. Genetic heterogeneity among adult and recruit red sea urchins, *Strongylocentrotus franciscanus*. *Mar. Biol.* **136**: 773-784.
- Muss, A., D.R. Robertson, C.A. Stepien, P. Wirtz y B.W. Bowen. 2001. Phylogeography of *Ophioblennius*: The role of ocean currents and geography in reef fish evolution. *Evolution* **55**: 561-572.
- Ó Foighil, D., T.J. Hilbish y R.M. Showman. 1996. Mitochondrial gene variation in *Mercenaria* clam sibling species reveals a relict secondary contact zone in the western Gulf of Mexico. *Mar. Biol.*, **126**: 675-683.
- Pérez-Enríquez, R., A. Vega, S. Ávila y J.L. Sandoval. 2001. Population genetics of red spiny lobster (*Panulirus interruptus*) along the Baja California Peninsula, Mexico. *Mar. Freshwater Res.* **52**: 1541-1549.
- Pérez-Jiménez, J.C. 2006. Biología y taxonomía de los tiburones del género *Mustelus* (Elasmobranchii) de la región norte del Golfo de California. Tesis de Doctorado. Centro Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- Pfeiler, E., L.A. Hurtado, L.L. Knowles, J. Torre-Cosío, L. Bourillon-Moreno, J.F. Márquez-Farías y G. Montemayor-López. 2005. Population genetics of the swimming crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura : Portunidae) from the eastern Pacific Ocean. *Mar. Biol.* **146**: 559-569.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander y J.R. Jaeger. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **97**: 14438-14443.
- Riginos, C. 2005. Cryptic vicariance in Gulf of California fishes parallels vicariant patterns found in Baja California mammals and reptiles. *Evolution* **59**: 2678-2690.
- Riginos, C., y M.W. Nachman. 2001. Population subdivision in marine environments: The contributions of biogeography, geographical distance and discontinuous habitat to genetic differentiation in a blennioid fish, *Axoclinus nigricaudus*. *Mol. Ecol.* **10**: 1439-1453.
- Rocha-Olivares, A., M. Bobadilla-Jiménez, S. Ortega García, N. Saavedra-Sotelo y J.R. Sandoval-Castillo. 2006. Mitochondrial variability of dolphinfish *Coryphaena hippurus* populations in the Pacific Ocean. *Cienc. Mar.*, **32**: 569-578.
- Rocha-Olivares, A., J.W. Fleeger y D.W. Foltz. 2001. Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod. *Mol. Biol. Evol.* **18**: 1088-1102.
- Rocha-Olivares, A., R.A. Leal-Navarro, C. Kimbrell, E.A. Lynn y R.D. Vetter. 2003. Microsatellite variation in the Mexican rockfish *Sebastes macdonaldi*. *Sci. Mar.*, **67**: 451-460.
- Rocha-Olivares, A., y J.R. Sandoval-Castillo. 2003. Mitochondrial diversity and genetic structure in allopatric populations of Pacific red snapper *Lutjanus peru*. *Cienc. Mar.* **29**: 197-209.
- Sandoval-Castillo, J.R. 2005. Estructura genética en poblaciones de batoideos dentro del Golfo de California y la costa del Pacífico de la península de Baja California. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- Sandoval-Castillo, J.R., A. Rocha-Olivares, C. Villavicencio Garayzar y E. Balart. 2004. Cryptic isolation of Gulf of California shovel-nose guitarfish evidenced by mitochondrial DNA. *Mar. Biol.* **145**: 983-988.
- Shulman, M.J., y E. Bermingham. 1995. Early life histories, ocean currents, and the population genetics of Caribbean reef fishes. *Evolution*, **49**: 897-910.
- Staton, J.L., D.W. Foltz y D.L. Felder. 2000. Genetic variation and systematic diversity in the ghost shrimp genus *Lepidophthalmus* (Decapoda: Thalassinidea: Callinassidae). *J. Crust. Biol.* **20**: 157-169.
- Staton, J.L., y D.L. Felder. 1995. Genetic variation in populations of the ghost shrimp genus *Callichirus* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) in the western Atlantic and Gulf of Mexico. *Bulletin Marine Science* **56**: 523-536.
- Steeves, T.E., D.J. Anderson y V.L. Friesen. 2005. A role for non-physical barriers to gene flow in the diversification of a highly vagile seabird, the masked booby (*Sula dactylatra*). *Mol. Ecol.* **14**: 3877-3887.
- Stepien, C.A., R.H. Rosenblatt y B.A. Bargmeyer. 2001. Phylogeography of the spotted sand bass, *Paralabrax maculatofasciatus*: Divergence of Gulf of California and Pacific Coast populations. *Evolution* **55**: 1852-1862.
- Tello-Cetina, J.A., L.A. Rodríguez-Gil y F. Rodríguez-Romero. 2005. Population genetics of the pink snail *Strombus gigas* in the Yucatan Peninsula: Implications for its management and fishery. *Cienc. Mar.* **31**: 379-386.
- Terry, A., G. Bucciarelli y G. Bernardi. 2000. Restricted gene flow and incipient speciation in disjunct Pacific Ocean and Sea of Cortez populations of a reef fish species, *Girella nigricans*. *Evolution*, **54**: 652-659.
- Trujillo-Ortiz, A., R.S. Burton, J. de la Rosa-Vélez y F. Correa-Sandoval. 1995. Genetic variation in two populations of the marine calanoid copepod *Acartia californiensis* Trinast. *Cienc. Mar.* **21**: 39-58.
- Van Syoc, R.J. 1994. Genetic divergence between subpopulations of the eastern Pacific goose barnacle *Pollicipes elegans*: Mitochondrial cytochrome c subunit 1 nucleotide sequences. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* **3**: 338-346.