

LA BIODIVERSIDAD EN
MICHOACÁN

ESTUDIO DE ESTADO 2

Vol. III





DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

La biodiversidad en **MICHOACÁN**

ESTUDIO DE ESTADO 2

Vol. III



CONABIO
COMISIÓN NACIONAL PARA
EL CONOCIMIENTO Y USO
DE LA BIODIVERSIDAD



**Secretaría de Medio
Ambiente, Cambio Climático
y Desarrollo Territorial**
Gobierno del Estado de Michoacán



DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

Primera edición, 2019

Versión digital

OBRA COMPLETA: ISBN 978-607-8570-33-1

VOLUMEN III: 978-607-8570-36-2

Coordinación y seguimiento general:

Andrea Cruz Angón¹

Karla Carolina Nájera Cordero¹

Erika Daniela Melgarejo¹

Cuidado de la edición:

Karla Carolina Nájera Cordero

Jorge Cruz Medina

Erika Daniela Melgarejo

Diana López Higareda

Corrección de estilo:

Aída Pozos Villanueva

Karla Carolina Nájera Cordero

Juan Corral Aguirre

Diseño y formación:

Aída Pozos Villanueva

Cartografía:

Rocío Aguirre López

Iconografía:

Jorge Cerón Ruiz

¹Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad

D.R. © 2019 Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad Liga Periférico-Insurgentes Sur 4903 Parques del Pedregal, Tlalpan, C.P. 14010, Ciudad de México, <http://www.conabio.gob.mx>.

Salvo en aquellas contribuciones que reflejan el trabajo y quehacer de las instituciones y organizaciones participantes, el contenido de las contribuciones es de exclusiva responsabilidad de los autores.

Impreso en México/Printed in Mexico

DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

Diversidad genética

OMAR DOMÍNGUEZ DOMÍNGUEZ, ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ, FRANCISCO JAVIER GARCÍA DE LEÓN Y ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ

INTRODUCCIÓN

El Convenio sobre la Diversidad Biológica, que surgió en la Conferencia sobre Medio Ambiente y Desarrollo, celebrada en Río de Janeiro en 1992, define la diversidad biológica como el conjunto de toda la variabilidad de los organismos que integran los complejos ecológicos que existen en ambientes terrestres, marinos y otros hábitats acuáticos. Esa definición incluye la diversidad dentro de cada especie, entre especies y de los ecosistemas (artículo 2 del CBD, 2001). También define a la biodiversidad en sus tres componentes: diversidad de ecosistemas, diversidad de especies y, la diversidad genética como componente vital de la diversidad que debe ser conservado y utilizado equitativa y sustentablemente por los pueblos del mundo.

La diversidad genética se define como cualquier diferencia que exista en el material hereditario, entre dos o más organismos, ya sea a nivel de los componentes fundamentales (los nucleótidos individuales: adenina, timina, guanina y citosina) que constituyen la cadena de ADN (ácido desoxirribonucleico), o bien a nivel de genes, cromosomas, incluso genomas completos. Representa la variación heredable dentro y entre poblaciones de organismos.

En la mayoría de los seres vivos el genoma está constituido por dos componentes: la variación adaptativa, que tiene importancia en las principales funciones de los seres vivos, y la variación genética neutral o casi neutral; ambas evolucionan de manera distinta y permiten entender la evolución genómica de los seres vivos.

La diversidad genética ocurre por tres procesos fundamentales: mutación, recombinación de material genético y migración de individuos de una población a otra. La mutación es cualquier alteración heredable de la secuencia del ADN en la estructura o número de cromosomas (Lewin 2005) y ocurre debido a errores en los mecanismos moleculares o celulares que reparan o copian el material genético en las células; sin embargo, en la imperfección de dichos mecanismos radica la posibilidad de que la vida haya evolucionado y sea tan impresionantemente diversa como lo es hoy (Futuyma 2005).

La recombinación se da a nivel de los cromosomas y se produce durante la división celular denominada meiosis, que da origen a las células reproductivas (espermatozoides y óvulos) en las especies con reproducción sexual (Lewin 2005); es gracias a la recombinación genética que ningún individuo es igual a otro (excepto los gemelos idénticos). En algunas especies la incorporación de nuevos mutantes mediante migración de individuos pertenecientes a poblaciones aisladas también genera diversidad genética, aunque en la práctica es difícil diferenciar si esas nuevas variantes surgieron por migración, mutación o recombinación.

Domínguez-Domínguez, O., A. González-Rodríguez, F.J. García-De León y A. Casas. 2019. Diversidad genética. En: *La biodiversidad en Michoacán. Estudio de Estado 2*, vol. III. CONABIO, México, pp. 19-29.

La biodiversidad es exponencialmente más compleja cuando se trata de estimar a nivel de diversidad de genes o de los elementos constituyentes del ADN, o bien cuando se analizan sobre procesos fisiológicos las múltiples relaciones ecológicas entre esos aspectos y el ambiente, o cuando se analizan los mecanismos evolutivos que han esculpido la diversidad biológica durante millones de años. Por lo tanto, estudiar y medir la diversidad genética, de forma práctica y efectiva, no es un trabajo sencillo.

En la entidad, en las últimas décadas se han analizado los patrones de diversidad genética en poblaciones de especies, tanto silvestres como bajo manejo o domesticación (cuadro 1; estudios de caso incluidos en esta sección), sin embargo, el número de estudios es escaso si se toma en cuenta la gran diversidad biológica presente en el estado y el potencial de recursos genéticos que posee.

¿POR QUÉ ES IMPORTANTE CONOCER LA DIVERSIDAD GENÉTICA?

De inicio, la diversidad genética es indispensable para que la evolución pueda ocurrir (Hartl y Clark 2007); además, la diversidad biológica que se encuentra en niveles superiores de organización (p.e. la diversidad de especies o de ecosistemas) tiene su origen en la diversidad genética (Futuyma 2005), y es fundamental para que las especies puedan adaptarse a los constantes cambios que ocurren en el ambiente, incluido el cambio climático global contemporáneo (véase Estudio de caso. Variación genética altitudinal entre poblaciones de especies forestales, en esta obra).

En la diversidad genética reside la capacidad de respuesta de las poblaciones ante cambios ambientales inesperados y fluctuaciones demográficas, y su magnitud es un indicador de la “salud” de una población o de una

CUADRO 1. Principales técnicas moleculares utilizadas, organismos estudiados y conclusiones relevantes de algunos estudios sobre diversidad genética.

Técnica molecular	Información obtenida	Organismo estudiado	Conclusiones	Nombre del capítulo (en esta obra)
RAPD (siglas en inglés de ADN polimórfico amplificado al azar)	Estimación de los niveles de variación y estructura genética entre poblaciones	<i>Lupinus elegans</i> (Fabaceae) y <i>Salvia elegans</i> (Lamiaceae)	Se encontraron niveles altos de diversidad genética en <i>L. elegans</i> . En el caso de <i>S. elegans</i> se encontraron diferencias genéticas entre poblaciones de Michoacán y del Estado de México. Se recomienda usar semillas de origen local para propósitos de reintroducción o restauración	Genética de la restauración en bosques templados
Microsatélites del ADN nuclear y de cloroplasto	Variación genética poblacional	Varias especies de encinos (género <i>Quercus</i>)	Las poblaciones de encinos de las especies estudiadas, muestran niveles excepcionalmente altos de variación genética. Se requieren programas de manejo y conservación que preserven los niveles de variación y el potencial evolutivo de las especies	Diversidad genética de los encinos (<i>Quercus</i> spp.)
Secuencias del ADN mitocondrial	Relaciones evolutivas entre especies, reconocimiento de nuevas especies	Alacranes del género <i>Centruroides</i>	Se reconoció una nueva especie, <i>Centruroides balsasensis</i> y la subespecie <i>C. limpidus tecomanus</i> se elevó al nivel de especie (<i>C. tecomanus</i>)	Uso de marcadores moleculares en la sistemática de alacranes
Código de barras de la vida (secuencias del gen mitocondrial citocromo oxidasa c subunidad I; COI) ¹	Identificación de especies y reconocimiento de nuevas especies	Lepidópteros nocturnos asociados a encinares en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán	A partir de 251 especímenes adultos se determinó la presencia de especies pertenecientes a 75 géneros. De éstas, 60% podrían ser nuevos registros para Michoacán y representaría un incremento de al menos 30% en la diversidad de especies de lepidópteros en el estado	Evaluación de la diversidad de lepidópteros nocturnos, utilizando código de barras de ADN

¹También nombrado *Cox1*, CO1.

CUADRO 1. Continuación.

Técnica molecular	Información obtenida	Organismo estudiado	Conclusiones	Nombre del capítulo (en esta obra)
Secuencias del ADN mitocondrial y del ADN nuclear	Identificación de especies, reconocimiento de nuevas especies, relaciones entre poblaciones	Varios grupos de helmintos parásitos de peces y aves	Se describieron varias especies nuevas de helmintos parásitos con base en el análisis de los datos genéticos, mientras que en otros casos se reconoció que especies aparentemente distintas de helmintos en realidad son una misma	Diversidad genética de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas y estuarinos
Secuencias de ADN y microsatélites	Variación genética poblacional	Pez picote (<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>)	De las poblaciones de esta especie 67% se han extinguido debido a la desecación, contaminación y otras alteraciones de los cuerpos de agua donde habita, mientras que las poblaciones que persisten muestran evidencia de erosión genética	Pérdida de diversidad genética en el pez <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> asociada a perturbaciones humanas
Secuencias del ADN mitocondrial	Reconocimiento de nuevas especies	<i>Zoogoneticus purhepechus</i> (Goodeidae), <i>Notropis grandis</i> (Cyprinidae), <i>Notropis marhabatiensis</i> (Cyprinidae)	Estas tres especies fueron reconocidas debido a que presentaron un grado de divergencia considerable en el gen mitocondrial citocromo b, además de que también muestran diferencias fenotípicas. Las tres especies tienen una distribución restringida y se encuentran en riesgo de desaparecer debido a la perturbación de los cuerpos de agua	El uso de marcadores moleculares en la descripción de nuevas especies de peces
Diversos marcadores mitocondriales y nucleares	Variación genética y distribución geográfica de la variación genética	Varias especies de peces	Identificación de nueve unidades operativas de conservación (UOC) basados en estudios genéticos: sección alta, media y baja del Lerma, sección alta y baja del Balsas, Zirahuén, Pátzcuaro, Zacapu y Chapala	Unidades de conservación basadas en algunas especies de peces
Secuencias del ADN mitocondrial, microsatélites	Niveles de variación genética y relaciones entre poblaciones	Tortugas marinas de las especies <i>Dermochelys coriacea</i> (tortuga laúd), <i>Lepidochelys olivacea</i> (tortuga golfina) y <i>Chelonia mydas</i> (tortuga negra)	Las poblaciones michoacanas de tortugas marinas tienen niveles de diversidad genética similares a otras poblaciones de tortugas marinas demográficamente estables. Para el caso de <i>C. mydas</i> no existe diferenciación genética significativa entre las playas de anidamiento analizadas, pero en cada playa se encontraron algunos haplotipos únicos. Se recomienda mantener los esfuerzos de conservación en todas las poblaciones michoacanas de tortugas marinas para mantener su viabilidad a largo plazo	Diversidad genética de tortugas marinas y sistemática de la tortuga negra (<i>Chelonia mydas</i>)

especie, ya que su escasez o ausencia limita la capacidad de respuesta de una población a un medio cambiante en el corto y largo plazo, y podría conducir a su extinción (Gautschi *et al.* 2002). En general, se espera que entre mayor diversidad genética tenga una población sus integrantes tendrán mayor capacidad de adecuarse a un medio ambiente determinado, sobrevivir y dejar descendencia (Reed y Frankham 2003, Futuyma 2005).

La diversidad genética es importante en el mantenimiento de la diversidad biológica global, y con ello de los servicios y beneficios que proporciona a la humanidad, que van desde la implicación económica hasta el mantenimiento de la agricultura, la pesca y otras actividades relacionadas con la seguridad alimentaria (National Research Council 1999, Greer y Harvey 2004, Esquinas-Alcázar 2005, FAO 2011).

Por otra parte, basta revisar algunos datos sobre el Proyecto genoma humano, para comprender que la diversidad genética, en la biodiversidad, representa un enorme potencial de desarrollo; se estima que por cada dólar invertido (cerca de 10 mil millones dólares) en la obtención del genoma humano hubo un rendimiento de 141 dólares (Jiménez-Sánchez *et al.* 2011); dicho proyecto, motivado para resolver problemas de salud, mostró su utilidad práctica en actividades como agricultura, ganadería, energía y ambiente. Los avances tecnológicos consecuentes más importantes fueron los secuenciadores de última generación, mismos que se han desarrollado para abaratar costos, permitiendo acceder a genomas de organismos no modelo e investigar nuevas áreas biológicas, como el estudio de genomas antiguos, la caracterización de la diversidad ecológica y la identificación de agentes etiológicos, entre otras (Mardis 2008).

Un área de la investigación genómica es la metagenómica, que es el estudio de ADN genómico obtenido a partir de microorganismos que no pueden ser cultivados en el laboratorio. Ese estudio se ha extendido a campos tan diversos como la biorremediación (Uhlík *et al.* 2013), la estructura y función de la comunidad microbiana del suelo (Poisot *et al.* 2013), el estudio de los fondos marinos (Orsi *et al.* 2013), el desarrollo de biocombustibles y biocatalizadores (Wilson y Piel 2013, Wrighton *et al.* 2012). Esas investigaciones han mostrado la importancia de los estudios genómicos para valorar la riqueza de especies y genes existentes en la biodiversidad, destacando su importancia como factor transformador de una economía.

Revisar las investigaciones muestra que existen pocos estudios genómicos en el estado, uno de ellos es el del aguacate, realizado para conocer los genes que se expresan en el mesocarpo de dicho fruto (López-Gómez *et al.* 2007); otro es sobre la obtención de secuencias genómicas mediante secuenciación masiva de última generación en algunas especies de peces de

agua dulce (el charal *Chirostoma humboldtianum*; Barriga-Sosa *et al.* 2014, y la pintada *Xenotoca variata*; datos no publicados), para generar marcadores moleculares y ensamblar genomas mitocondriales, con la intención de realizar investigaciones en genética de poblaciones y evolución.

Otro ejemplo es la conformación de bancos de semillas de especies con potencial agrícola, para obtener recursos genéticos hacia futuros retos ambientales o alimentarios. A través de la SAGARPA se ha contribuido a preservar la riqueza genética del país, de América Latina y de otras regiones del mundo, eso a través del Centro Nacional de Recursos Genéticos en Tepatlán, Jalisco (INIFAP 2012); sin embargo, en la entidad no existen bancos genéticos y es indispensable constituirlos, y para ello se debe conocer la diversidad y estructura genética de las poblaciones o especies, ya que su valor dependerá de la diversidad genética ahí resguardada (véase Genética de la restauración en bosques templados, en esta obra).

Asimismo, en programas de reintroducción o reforzamiento de especies de importancia comercial o de conservación, es necesario conocer el grado de similitud de poblaciones de una misma especie, incluso el nivel de variación genética de la población que se reintroduce y de la que se encuentra en el sitio, con el fin de tomar decisiones acerca de la población más apropiada para reforzar poblaciones objetivo, tanto para organismos silvestres como de granja (véase Genética de la restauración en bosques templados, en esta obra).

A su vez, conocer la variación genética entre especies y poblaciones es una herramienta vital en análisis forense, por ejemplo, para identificar el origen de tejidos, partes u organismos completos confiscados por tráfico de especies y aplicar la legislación correspondiente (García-Vázquez *et al.* 2009, Nielsen *et al.* 2012). En México existen pocos estudios dirigidos a esos objetivos, uno es el relativo al estatus de conservación de poblaciones nativas de la lobina negra en el noreste de México (García-De León *et al.* 2015); o el caso particular de estudios sobre grupos de especies mexicanas como las cactáceas y las tarántulas, para los cuales se han propuesto técnicas genéticas para identificar ejemplares de dichas especies protegidas (Petersen *et al.* 2007, Yesson *et al.* 2011).

GENÉTICA Y CONOCIMIENTO DE LA DIVERSIDAD

La clasificación de la diversidad biológica es la base de cualquier estudio, análisis y decisión en torno a su uso y conservación. Para conocer con qué recursos se cuenta y cómo deben gestionarse para un uso sustentable, es necesario catalogarlos en un sistema de clasifica-

ción basado en categorías taxonómicas (órdenes, familias, géneros, especies, subespecies, variedades, entre otras). En las ciencias biológicas la taxonomía sirve para nombrar y clasificar a los organismos, y permite proyectar la diversidad de forma sencilla, aunque existen sistemas de clasificación tradicionales o etnoclasificaciones capaces de distinguir la diversidad biológica en categorías muy finas; un ejemplo puede apreciarse entre los pueblos mazahua de la Reserva de la Biosfera de la Mariposa Monarca (Farfán *et al.* 2007) o con los purépechas del lago de Pátzcuaro (véase Estudio de caso. Conocimiento etnomicológico de los macromicetos, en esta obra).

Tales sistemas de clasificación tienen limitaciones que impone la complejidad del mundo viviente. Dentro de esa complejidad, la genética de poblaciones, la filogeografía y la biología evolutiva han ayudado a determinar que el concepto de especie es más complejo de lo que consideran los diversos sistemas de clasificación, incluyendo aquellos que se basan en herramientas genéticas.

En el ámbito de la diversidad, la genética se ha desarrollado como una potente herramienta para la identificación, reconocimiento y descubrimiento de especies nuevas (véase Estudio de caso. El uso de marcadores moleculares en la descripción de nuevas especies de peces, en esta obra). En la actualidad existen iniciativas que tienen como finalidad identificar y descubrir nuevas especies utilizando secuencias de ADN, tal es el caso del Proyecto internacional de código de barras de la vida (<http://barcoding.si.edu/dnabarcoding.htm>; véase Estudio de caso. Evaluación de la diversidad de lepidópteros nocturnos utilizando código de barras de ADN, en esta obra).

Actualmente, la pregunta crucial radica en cómo usar la información genética para entender y evaluar la diversidad biológica. Se trata de una tarea compleja que requiere esfuerzos multidisciplinarios, porque existen individuos diferentes entre sí, pero que pertenecen a la misma especie. Ilustran dicha situación las poblaciones humanas, el jaguar y la pantera negra, el pez *Goodea atripinnis*, la tortuga negra y la tortuga verde (véase Estudio de caso. Diversidad genética de tortugas marinas y sistemática de la tortuga negra *Chelonia mydas*, en esta obra), poblaciones de especies en las cuales no hay duda de que las variantes pertenecen a la misma especie, pero con fuertes diferencias en sus caracteres corporales. Por otro lado, se tienen numerosos casos de especies morfológicamente similares o incluso indistinguibles entre sí, pero que debido a que se encuentran aisladas reproductiva y genéticamente deben ser consideradas especies diferentes. Esas situaciones se designan con el nombre de especies crípticas (véase Diversidad genética de helmintos parásitos de peces, en esta obra).

Desde el punto de vista de las políticas de conservación, en algunos países la protección legal se extiende a tres categorías taxonómicas: especies, subespecies y variedades (O'Brien 1994). Incluso, dada la complejidad para organizar la diversidad de la vida, han surgido conceptos como unidad operativa de conservación (UOC) y unidad evolutiva significativa (UES), conceptos que han sido incluso incorporados a la legislación ambiental de diversos países como una forma de identificar poblaciones genéticamente distintivas con fines de conservación, aunque su definición y operatividad no sean universalmente aceptados (Pennock y Dimmick 1997). Dichos conceptos asumen que la conservación como unidad puede garantizar la viabilidad de las poblaciones a largo plazo y su potencial evolutivo.

Los análisis genéticos moleculares son una herramienta poderosa capaz de distinguir a una población genéticamente diferente del resto, con lo que se puede poner especial atención desde el punto de vista de la conservación y el manejo (véase Estudio de caso. Unidades de conservación basadas en algunas especies de peces, en esta obra). Incluso, con datos genéticos se puede discernir si debe asignarse a una población un nombre diferente al resto de las especies conocidas en el mundo, descubriéndose en ese momento una especie nueva (véase El uso de marcadores moleculares en la descripción de nuevas especies de peces, en esta obra).

¿CÓMO SE MIDE LA DIVERSIDAD GENÉTICA?

La cuantificación de la diversidad genética en poblaciones naturales ha sido uno de los principales retos de la biología evolutiva (Leffler *et al.* 2012). La variación fenotípica (en la forma, composición o función de estructuras corporales) puede proporcionar un indicio de la cantidad de variación genética que existe en una población, sin embargo, el ambiente puede afectar muchos rasgos fenotípicos y contribuir a incrementarla de forma considerable.

Afortunadamente, con los avances de la biología molecular, es cada vez más factible estudiar la variación genética de forma directa a nivel del ADN. Hoy se usan de manera rutinaria marcadores moleculares para hacer estimaciones de la diversidad genética en prácticamente cualquier organismo de interés (cuadros 1 y 2). Un marcador molecular es un *locus* (una posición específica en el ADN) que puede ser analizado de forma fácil en gran cantidad de individuos y que se considera representativo de los procesos evolutivos del genoma completo (Avice 1994).

Los marcadores moleculares son una herramienta útil para responder preguntas sobre la conservación y uso sostenible de la diversidad biológica, pero deben

usarse en combinación con otras aproximaciones, como los estudios ecológicos sobre la historia natural de los organismos. Como ejemplo de la utilidad de esa herramienta para la diferenciación de especies o identificación de nuevos registros, se pueden mencionar las investigaciones realizadas en alacranes, mariposas y peces, que se han llevado a cabo en la entidad michoacana y que se presentan en esta obra.

GENÉTICA Y CONSERVACIÓN

En la actualidad, se vive una crisis ambiental sin precedentes, tanto a escala local y regional (fragmentación y destrucción de hábitats, invasiones de especies exóticas, contaminación), como global (cambio climático por causas antropogénicas, agujero de la capa de ozono, crisis del agua, cambios en ciclos biogeoquímicos), que está afectando a multitud de especies y mermando la biodiversidad del planeta (véase Estudio de caso. Pérdida de diversidad genética en el pez *Zoogoneticus quitzeoensis* asociada a perturbaciones humanas, en esta obra). Con un escaso presupuesto dedicado a la ciencia surgen diversos cuestionamientos para asumir acciones al respecto: ¿cómo priorizar acciones de conservación? y ¿qué tan importante es considerar a la diversidad genética en los planes de conservación?

El paradigma central de la biología de la conservación es preservar el potencial evolutivo de las especies y con ello las posibilidades de una especie o población de adaptarse y adecuarse a cambios en su entorno (Futuyma 2005). Considerando esa premisa, es posible percatarse que toda política de conservación debe contemplar el mantenimiento de la variabilidad genética, de no ser así la conservación está condenada al fracaso, lo que condena también a la humanidad a no contar en un futuro con especies clave por los servicios que proporcionan para el beneficio y desarrollo de las sociedades.

El uso de herramientas moleculares ha permitido la aplicación de conceptos de biología evolutiva en el

manejo y conservación de los recursos naturales (Allendorf y Luikart 2007, Luikart *et al.* 2010, Lankau *et al.* 2011). En EUA y países europeos, en los que la conservación de la diversidad lleva un avance significativo en comparación con la desarrollada en México, la biología de la conservación tiene entre sus metas centrales aplicar los principios y conocimientos de la genética para contribuir a minimizar los riesgos de extinción y preservar la capacidad evolutiva de las especies (Frankham *et al.* 2002). Por ejemplo, las herramientas de la genética de la conservación permiten diagnosticar y prevenir el riesgo de pérdida de viabilidad en una determinada unidad de estudio, ésta puede ser en una o varias poblaciones, alguna categoría taxonómica infraespecífica o una especie, y particularmente en aquellas que se encuentran en peligro de extinción o amenazadas, ya que por lo general presentan niveles menores de diversidad genética en comparación con aquellas especies que no se encuentran en alguna categoría de riesgo (Palstra y Ruzzante 2008, Spielman *et al.* 2004). La pérdida de viabilidad indica que existe mayor probabilidad de extinción de la población o especie en un determinado lapso de tiempo, como resultado de la interacción de factores demográficos, genéticos y ambientales (Rocha y Gasca 2007; véase Estudio de caso. Diversidad genética de los encinos (*Quercus* spp.), en esta obra; cuadro 3).

A nivel de especie, se ha propuesto utilizar la información de relaciones de parentesco entre especies (filogenética) como criterio para establecer prioridades de conservación (Faith 1996), lo que puede ser útil en la toma de decisiones para preservar la diversidad biológica (cuadro 1; véase Estudio de caso. Unidades de conservación basadas en algunas especies de peces, en esta obra).

A nivel poblacional, la genética de la conservación es relevante en el contexto del cambio climático global contemporáneo. Procesos como la pérdida y fragmentación del hábitat y el cambio climático antropogénico ponen en riesgo la viabilidad de las poblaciones de numerosas especies, como ha sido documentado para especies de pinos y goodeidos presentes en la enti-

CUADRO 2. Definición de las medidas de variación genética usadas a partir de los marcadores moleculares.

Medida de variación	Definición
Diversidad génica	Es la proporción de <i>loci</i> polimórficos (es decir, variables) del total de <i>loci</i> estudiados. Un <i>locus</i> (vocablo en latín que significa lugar, el plural es <i>loci</i>), es una región específica del genoma de un organismo
Número de alelos por <i>locus</i>	Es el número de variantes (es decir, secuencias distintas de ADN) que pueden existir para cada <i>locus</i>
Heterocigosidad	Es la proporción de los individuos estudiados que tienen <i>loci</i> variables. Se dice que un individuo (diploide) es homocigoto para un <i>locus</i> dado cuando tiene dos alelos iguales y heterocigoto cuando tiene dos alelos distintos

Fuente: Futuyma 2005.

CUADRO 3. Procesos genéticos que contribuyen a disminuir la viabilidad poblacional.

Proceso	Descripción
Deriva génica	Es el cambio aleatorio en la frecuencia poblacional de los alelos en un <i>locus</i> de una generación a la siguiente. Resulta en la reducción de la variación genética con el paso del tiempo, hasta que para cada <i>locus</i> se pierden todos los alelos, excepto uno. La acción de la deriva génica es más rápida y marcada en las poblaciones pequeñas que en las grandes
Depresión por endogamia	Es la disminución en la adecuación promedio de los individuos en una población, resultado de la endogamia, es decir, del frecuente apareamiento entre individuos emparentados. La endogamia incrementa la probabilidad de que dos copias del mismo alelo recesivo deletéreo (letal) se encuentren juntas en los individuos, ocasionando que se exprese fenotípicamente el rasgo perjudicial
Depresión por exogamia	Es la reducción en la adecuación que ocurre por el cruzamiento entre individuos genéticamente diferentes, como pueden ser individuos que pertenecen a poblaciones adaptadas a condiciones ambientales distintas. La descendencia de tal cruce podría no estar bien adaptada a ninguno de los dos ambientes y por lo tanto mostrar menor adecuación

Fuente: Frankham *et al.* 2002.

dad (véase Estudio de caso. Pérdida de diversidad genética en el pez *Zoogoneticus quitzeoensis* asociada a perturbaciones humanas, en esta obra). Por tal motivo, es necesario documentar los niveles y la distribución de la variación genética en las poblaciones o especies potencialmente vulnerables a tales procesos.

En esencia, se trata de estimar la variación genética de una especie y la forma en que se encuentra repartida entre las poblaciones, criterio que se utiliza para establecer prioridades de conservación. Distintos niveles de variación tienen diferentes implicaciones para las recomendaciones de manejo y conservación que deben tomarse en cuenta para cada caso particular, considerando asimismo otros aspectos de la biología y ecología del organismo en cuestión, así como factores de tipo socioeconómico que pueden limitar o impulsar el éxito de conservación de los organismos (Rocha y Gasca 2007; véase Diversidad genética de tortugas marinas y sistemática de la tortuga negra *Chelonia mydas*, en esta obra).

RECURSOS GENÉTICOS Y DOMESTICACIÓN

En el análisis de la diversidad genética un lugar especial lo ocupa la agrobiodiversidad, que incluye la diversidad de organismos, microbios, plantas, animales domesticados o silvestres, y que es aprovechada a partir del entorno natural y de la originada a partir de procesos antropogénicos (Parra *et al.* 2010, FAO 2011, Aguirre-Dugua *et al.* 2012).

Los seres humanos han interactuado durante miles de años con el entorno natural y desarrollado diversas

formas de manejo de la diversidad genética contenida en poblaciones de organismos específicos y sus ecosistemas.

Los estudios etnoecológicos, es decir, aquellos enfocados en analizar las relaciones entre el entorno natural y los pueblos tradicionales, aportan información sobre muchas especies de plantas, animales y microorganismos que las diversas culturas han utilizado a lo largo de su historia (Caballero *et al.* 1998), a través de diferentes prácticas que han buscado asegurar o aumentar la disponibilidad de los recursos, así como incrementar y diversificar su calidad. Existen diversas formas de crianza de plantas, animales, insectos o fermentos, entre las que se incluyen el manejo de organismos silvestres en contextos artificiales (p.e. la introducción de plantas silvestres en sistemas agroforestales o huertos, la crianza de abejas y peces silvestres bajo distintas técnicas; Reyes-González *et al.* 2014). A ese proceso se le denomina selección artificial; es la expresión básica del manejo empírico de la diversidad genética y opera año tras año, de acuerdo con cambios muy dinámicos y en contextos ecológicos, culturales y tecnológicos específicos. La condición de este proceso es la existencia de diversidad genética, expresada en atributos percibidos por las personas que ponen en práctica el proceso selectivo.

El resultado de la selección artificial es un proceso evolutivo conocido como domesticación, que actúa continuamente sobre características (morfológicas, fisiológicas y de comportamiento) que se heredan. Para algunas especies, como maíz, frijol y calabaza, la domesticación se inició hace varios miles de años y continúa aún operando. Para otras especies, como es el caso del agave utilizado en la producción de mezcal,

el proceso se encuentra en etapas iniciales, y así de forma continua se incorporan nuevas especies al proceso de evolución bajo domesticación.

México, y particularmente el área conocida como Mesoamérica, ha sido relevante en la historia de la domesticación de plantas. Los estudios de MacNeish (1967) en el valle de Tehuacán, y los de Flannery (1986) en Guilá Naquitz, Oaxaca, permitieron identificar a México como uno de los principales centros de origen de la agricultura y de la domesticación de plantas. La historia de la domesticación en México es de cerca de 10 mil años, mientras que la historia de los procesos evolutivos naturales es del orden de cientos de miles o millones de años, de manera que los grandes reservorios de diversidad genética se encuentran en las poblaciones silvestres.

Michoacán ha sido escenario de domesticación desde etapas tempranas a la ocupación humana del territorio. Especies como el maíz (*Zea mays*), frijol (*Phaseolus vulgaris* y *P. coccineus*) y calabaza (*Cucurbita moschata*), tienen representados sus parientes silvestres en diversos ecosistemas michoacanos. Así, en las partes altas de la meseta Purépecha, en la provincia fisiográfica del Sistema Volcánico Transversal, es posible encontrar importantes poblaciones del teocintle *Zea mays* subsp. *mexicana*, mientras que en la región de la cuenca del río Balsas, en la provincia fisiográfica Depresión del Balsas-Tepalcatepec, se encuentra el teocintle *Zea mays* subsp. *parviglumis*; los dos parientes silvestres más cercanos del maíz (particularmente esta última especie). Ambos interactúan con las poblaciones manejadas, de manera que continuamente enriquecen su diversidad genética y permiten el mantenimiento de los procesos artificiales de diversificación.

En el caso de magueyes como *Agave inaequidens* y *A. hookeri*, los cuales fueron importante fuente de alimento desde la prehistoria y hoy en día se utilizan en la industria del mezcal, es importante identificar, caracterizar y proteger dichos recursos genéticos de importancia regional. Realizar el diagnóstico del estado de la diversidad e interacciones genéticas entre las poblaciones silvestres y manejadas, así como documentar la experiencia de manejo que existe en la región, es información útil para potenciar el aprovechamiento de tan importantes recursos.

AMENAZAS A LA DIVERSIDAD GENÉTICA

El desconocimiento de la diversidad biológica y genética es una de las amenazas que están presentes en la mayoría de las regiones del mundo, así como la introducción de especies, la fragmentación, la destrucción del hábitat y la hibridación, entre muchas otras.

Hibridación e introducción de especies

A pesar de que diversos estudios mencionan que la hibridación es un fenómeno natural que se presenta de forma uniforme a través de todo el reino animal, también es frecuente la reproducción entre especies introducidas y nativas estrechamente relacionadas (Schwenk *et al.* 2008), lo cual puede ser un factor de amenaza importante para la conservación de la diversidad genética, sobre todo para plantas, aunque se reporta cada vez con mayor frecuencia en animales (Simberloff 2001).

Cuando la hibridación ocurre en especies raras o en peligro de extinción puede considerarse una fuente de extinción *per se* (Cucherousset y Olden 2011, Puigcerver *et al.* 2013). Así, la extinción de una especie ocurre no por la desaparición del material genético de la especie rara o amenazada, sino por la incorporación del acervo genético de la especie intrusa, en ese momento la especie amenazada u original desaparece como especie válida, lo cual ha sido llamada extinción genética.

Otro problema es la depresión genética por exogamia, es decir, que al reproducirse dos grupos de individuos de una misma especie, los silvestres y la especie introducida, la poca diversidad genética que normalmente tienen las poblaciones introducidas reduce la diversidad de las poblaciones silvestres, haciéndolas más vulnerables a los cambios en el ambiente.

Si bien el estudio de la hibridación, que ocurre de manera natural, ha permitido obtener valiosa información para comprender procesos más complejos como la especiación, la formación de zonas híbridas y la adaptación de los seres vivos (Harrison 1993), se sabe poco de los efectos reales o de la situación actual de la hibridación por procesos no naturales, persistiendo preguntas aun sin respuesta, como las consecuencias de la hibridación entre organismos genéticamente modificados y sus congéneres silvestres, o bien, en qué medida la hibridación determina el destino de las especies amenazadas o en peligro de extinción.

Fragmentación

La fragmentación del hábitat es otra de las amenazas contemporáneas a la viabilidad genética de las poblaciones de gran número de plantas y animales (Saunders *et al.* 1991, Young *et al.* 1996, Walther *et al.* 2002). Ocurre como resultado del cambio de uso del suelo, modificación y aislamiento artificial de cuerpos de agua, lo cual conlleva a la creación de un mosaico de tierras de cultivo y pastoreo, ciudades, carreteras, presas, áreas contaminadas y otras áreas de uso antropogénico que se mezclan con algunos parches del hábitat original. Como resultado de ese proceso, las poblaciones naturales de los organismos que se encuentran en los parches de hábitat original experimentan aislamiento genético (los

individuos, polen o semillas, no logran desplazarse de un parche de hábitat a otro, ya que las áreas de uso antropogénico funcionan como barreras que impiden el desplazamiento físico y por lo tanto del material genético). Esta disminución en el flujo de genes tiene como consecuencia mayor probabilidad de pérdida de variación genética en las poblaciones, como resultado del incremento en la deriva génica y en los niveles de endogamia (cuadro 3; véase Estudio de caso. Pérdida de diversidad genética en el pez *Zoogoneticus quitzeoensis* asociada a perturbaciones humanas, en esta obra).

Recientemente, se analizó la variación genética de las poblaciones del encino (*Quercus castanea*) en un paisaje muy fragmentado de la cuenca de Cuitzeo, dentro del Sistema Volcánico Transversal (Herrera-Arroyo *et al.* 2013). Los resultados de ese estudio mostraron que la nueva generación de individuos (es decir, las plántulas) en las poblaciones de *Q. castanea* mostraban indicios de pérdida de variación genética con respecto a los individuos adultos, sobre todo en los fragmentos de bosque más pequeños, lo cual puede tener consecuencias a largo plazo sobre la viabilidad de dicha especie en la región.

Subvaloración de la riqueza genética

Michoacán es el primer estado del país que publicó un libro sobre su biodiversidad y el primero que está realizando la actualización del mismo. Estos estudios han permitido difundir el conocimiento de las más de 12 900 especies de flora y fauna en el estado, ubicándolo en quinto lugar entre las entidades biológicamente más ricas del país. Cerca de 250 especies que se distribuyen en el estado son endémicas de Michoacán, además de presentarse gran variedad de ecosistemas, por lo que es posible prever un enorme potencial genómico. Los compromisos para conocer, manejar y conservar la diversidad genética de ese acervo biológico deben ser congruentes con los avances tecnológicos ya disponibles, como los secuenciadores de última generación o la capacidad de analizar datos masivos cada vez más grandes que permitan desarrollar los potenciales usos de esa diversidad. Se trata de una pieza estratégica clave para potenciar el desarrollo económico del estado y para proteger el conocimiento que han generado sus pueblos tradicionales a lo largo de milenios; de otro modo, importantes recursos bióticos –como las especies que han sido listadas en alguna categoría de riesgo (262 especies de animales, 131 de plantas y 21 de hongos) o especies emblemáticas como los pescados blancos, los goodeidos, el aguacate, el teocintle y todas las especies animales y vegetales que no han sido evaluadas pero que podrían tener un potencial biotecnológico real– están en peligro de perder su valor actual y potencial debido simplemente a su desconocimiento.

México representa uno de los centros mundiales en diversidad natural, cultural y agrícola (CONABIO 2008), y aunque se han hecho esfuerzos importantes para valorar la diversidad genética, han sido aislados (Piñero *et al.* 2008), por lo que es pertinente consolidar una infraestructura acorde al reto de evaluar genéticamente la megadiversidad del país.

México también es uno de los países más socorridos por empresas biotecnológicas (Diversa, Novartis, Savia, Monsanto, Dupont, Glaxo Wellcome, Shaman Pharmaceuticals, entre otras; Tarrío-García *et al.* 2004) en busca de recursos genéticos y los conocimientos asociados a ellos, por lo que no es ocioso pensar que la brecha entre la bioprospección (investigación sobre la diversidad biológica con valor comercial) y la biopiratería (investigación sobre la diversidad biológica con valor comercial sin control y sin regulación) se acorte de forma alarmante. Efectivamente, con el advenimiento de secuenciadores cada vez más sofisticados y baratos para secuenciar genomas de todo tipo, y los minúsculos requerimientos de tejidos que pueden salir del país de forma ilegal y desapercibida, estas predicciones no son irreales. Por ejemplo, en la página de la red Genoma OnLine Data Base (base de datos de genomas en línea, GOLD por sus siglas en inglés, <http://www.genomesonline.org/>) se encuentran especies de peces de agua dulce mexicanos nativos (*Xiphophorus* spp., *Poecilia* spp., *Astyanax mexicanus*) que se están secuenciando; el interés, al menos en *Xiphophorus* sp., consiste en su uso para estudios de cáncer en humanos.

CONCLUSIONES

El conocimiento de la diversidad genética es un agente transformador, donde la información (genómica de la biodiversidad) se vuelve conocimiento y éste se convierte en aplicaciones. En los países desarrollados tal conocimiento genera valor y riqueza, impactando a la economía global y posicionando el conocimiento de los genes como un motor para la competitividad y el desarrollo sustentable.

Michoacán y todo México se encuentran alarmantemente atrasados en el monitoreo, diagnóstico y conformación de bases de datos genómicos del capital nacional que permitan su utilización para la apropiación de los recursos genéticos y el desencadenamiento de un verdadero crecimiento económico, en un mundo globalizado donde impera la economía del conocimiento. Está claro que ya no es posible postergar la adquisición de conocimiento sobre la diversidad genómica de las especies, en esta época en que los avances en esa disciplina son una realidad y están cada vez más accesibles. El riesgo de no hacerlo es subvalorar los recursos bióticos y permitir el acceso al conocimiento

genómico a aquellos que invierten en estos temas para generar riqueza económica. Por ejemplo, sería fundamental la creación de un banco de germoplasma regional en el que se almacenaran semillas o gametos de organismos potencialmente útiles y en peligro de extinción de Michoacán. De la misma manera, es importante documentar la experiencia y el estado de la variabilidad genética de numerosas especies de flora y fauna silvestres cuya importancia es limitada a contextos locales, pero sobre las cuales existe una experiencia de manejo.

Los estudios genéticos a nivel intraespecífico, es decir, entre los individuos de una misma especie, proporcionan un método eficaz para identificar aquellas poblaciones o grupos de poblaciones que deben ser objetivos prioritarios de conservación. Cualquier estrategia de conservación y manejo que ignore la existencia de estas unidades “distintivas” tiene un alto riesgo de extinción local para poblaciones genéticamente diferenciadas y, por lo tanto la pérdida de diversidad genética necesaria para la subsistencia de las especies, a largo plazo.

REFERENCIAS

Aguirre-Dugua, X., L.E. Eguarte, A. González-Rodríguez y A. Casas. 2012. Round and large: morphological and genetic consequences of artificial selection on the gourd tree *Crescentia cujete* by the Maya of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Annals of Botany* 109:1297-1306.

Allendorf, F.W. y G. Luikart. 2007. *Conservation and the genetics of populations*. Blackwell Publishing, Reino Unido.

Avise, J.C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Sinauer Associates Inc., EUA.

Barriga-Sosa, I.D., F.J. García de León y M.A. del Río-Portilla. 2014. The complete mitochondrial DNA of the endemic shortfin silverside, *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes, 1835). *Mitochondrial DNA* 4:1-2.

Caballero, J., A. Casas, L. Cortés y C. Mapes. 1998. Patrones en el conocimiento, uso y manejo de plantas en pueblos indígenas de México. *Revista de Estudios Atacameños* 16:181-196.

CONABIO. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2008. *Capital natural de México, vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México.

Cucherousset, J. y J.D. Olden. 2011. Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries* 36(5):215-230.

Esquinas-Alcázar, J. 2005. Protecting crop genetic diversity for food security: political, ethical and technical challenges. *Nature Reviews Genetics* 6:946-953.

Faith, D.P. 1996. Conservation priorities and phylogenetic pattern. *Conservation Biology* 10:1286-1289.

FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2011. *Biodiversity for food and agriculture. Contributing to food security and sustainability in a changing world*. FAO, Roma.

Farfán, B., A. Casas, G. Ibarra-Manríquez y E. Pérez-Negrón. 2007. Mazahua ethnobotany and subsistence in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Economic Botany* 61:173-191.

Flannery, K.V. (ed). 1986. *Guilá Naquitz: archaic foraging and early agriculture in Oaxaca, Mexico*. Academic Press, EUA.

Frankham, R., D.A. Briscoe y J.D. Ballou. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Nueva York.

Futuyma, D.J. 2005. *Evolution*. Sinauer Associates, Massachusetts.

García-De León, F.J., R.I. Rodríguez Martínez y D.A. Hendrickson. 2015. Genetic analysis and conservation status of native populations of largemouth bass in northeastern Mexico. En: *Black bass diversity: multidisciplinary science for conservation*. M.D. Tringali, J.M. Long, T.W. Birdsong y M.S. Allent (eds.). American Fishery Society, EUA, pp. 635-657.

García-Vázquez, E., J.L. Horreo, D. Campo et al. 2009. Mislabeling of commercial North American hake suggests underreported exploitation of *Merluccius albidus*. *Transactions of the American Fisheries Society* 138:790-796.

Gautschi, B., A. Widmer, J. Joshi y J.C. Koella. 2002. Increased frequency of scale anomalies and loss of genetic variation in serially bottlenecked populations of the dice snake, *Natrix tessellata*. *Conservation Genetics* 3:235-245.

Greer, D. y B. Harvey. 2004. *Blue genes: sharing and conserving the world's aquatic biodiversity*. Earthscan and the International Development Research Centre, Canadá.

Harrison, R.G. 1993. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, EUA.

Hartl, D.L. y A.G. Clark. 2007. *Principles of population genetics*. Sinauer Associates, Massachusetts.

Herrera-Arroyo, M.L., V.L. Sork, A. González-Rodríguez et al. 2013. Seed-mediated connectivity among fragmented populations of *Quercus castanea* (Fagaceae) in a Mexican landscape. *American Journal of Botany* 100:1663-1671.

INIFAP. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. 2012. *Boletín informativo para la comunidad del INIFAP* 5:1-6.

Jiménez-Sánchez, G., J. Frenk y G. Soberón. 2011. El poder transformador de la genómica en la economía global. *EstePaís. Sección Bioeconomía* 244:36-44.

Lankau, R., P.S. Jorgensen, D.J. Harris y A. Sih. 2011. Incorporating evolutionary principles into environmental management and policy. *Evolutionary Applications* 4:315-325.

Leffler, E.M., K. Bullaughey, D.R. Matute et al. 2012. Revisiting an old riddle: what determines genetic diversity levels within species? *PLOS Biology* e1001388.

Lewin, B. 2005. *Essential Genes*. Pearson, EUA.

López-Gómez, R., Y. Torres-Cárdenas, M. Chávez-Moctezuma et al. 2007. Genomics of avocado criollo fruit *Persea americana* Mill. var. *drymifolia*. En: *Proceedings of 6th world avocado congress (Sect. Biotechnology)*. Viña del Mar.

Luikart, G., N. Ryman, D.A. Tallmon et al. 2010. Estimation of census and effective population sizes: the increasing usefulness of DNA-based approaches. *Conservation Genetics* 11:355-373.

MacNeish, R.S. 1967. A summary of the subsistence. En: *The prehistory of the Tehuacán Valley*. D.S. Byers (ed.) University of Texas Press, EUA, pp. 290-331.

Mardis, E.R. 2008. Next-generation DNA sequencing methods. *Annual Review in Genomics and Human Genetics* 9:387-402.

National Research Council. 1999. *Perspectives on biodiversity: valuing its role in an everchanging world*. The National Academies Press, Washington.

- Nielsen, E.E., A. Cariani, E. Mac Aoidh *et al.* 2012. Gene-associated markers provide tools for tackling illegal fishing and false eco-certification. *Nature Communications* 3:851.
- O'Brien, S.J. 1994. A role for molecular genetics in biological conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:5748-5755.
- Orsi, W.D., V.P. Edgcomb, G.D. Christman y J.F. Biddle. 2013. Gene expression in the deep biosphere. *Nature* 499:205-208.
- Palstra, F.P. y D.E. Ruzzante. 2008. Genetic estimates of contemporary effective population size: what can they tell us about the importance of genetic stochasticity for wild population persistence? *Molecular Ecology* 17:3428-3447.
- Parra, F., A. Casas, J.M. Peñaloza-Ramírez *et al.* 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany* 106:483-496.
- Pennock, D.S. y W.W. Dimmick. 1997. Critique of the evolutionarily significant unit as a definition for "distinct population segments" under the U.S. Endangered Species Act. *Conservation Biology* 11:611-619.
- Petersen, S.D., T. Mason, S. Akber *et al.* 2007. Species identification of tarantulas using exuviae for international wildlife law enforcement. *Conservation Genetics* 8:497-502.
- Piñero, D., A. Barahona, L. Eguiarte *et al.* 2008. La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México. En: *Capital natural de México. Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 415-435.
- Poisot, T., B. Pequin y D. Gravel. 2013. High-throughput sequencing: a roadmap toward community ecology. *Ecology and Evolution* 3:1125-1139.
- Puigcerver, M., I. Sánchez-Donoso e I.C. Vilà. 2013. Hybridization between the common quail (*Coturnix coturnix*) and farm-reared quails: state of the art of a conservation problem. *Ecosistemas* 22(2):48-53.
- Reed, D.H. y R. Frankham. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17:230-237.
- Reyes-González, A., A. Camou-Guerrero, O. Reyes-Salas *et al.* 2014. Diversity, local knowledge and use of stingless bees (Apidae: Meliponini) in the municipality of Nocupétaro, Michoacán, México. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 10:47.
- Rocha, M. y J. Gasca. 2007. Ecología molecular de la conservación. En: *Ecología Molecular*. L. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre (eds.). SEMARNAT/INE/UNAM/CONABIO, México.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs y C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:118-32.
- Schwenk, K., N. Brede y B. Streit. 2008. Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:2805-2811.
- Simberloff, D. 2001. Biological invasions-how are they affecting us, and what can we do about them? *Western North American Naturalist* 61:308-315.
- Spielman, D., B.W. Brook, D.A. Briscoe y R. Frankham. 2004. Does inbreeding and loss of genetic diversity decrease disease resistance? *Conservation Genetics* 5:439-448.
- Tarrío-García, M., L. Concheiro Bórquez y S. Combonu Salinas. 2004. Chiapas: un análisis sobre los nuevos caminos de la conquista biológica. *Estudios Sociales. Universidad de Sonora* 12(24):56-89.
- Uhlik, O., M.C. Leewis, M. Strejcek *et al.* 2013. Stable isotope probing in the metagenomics era: a bridge towards improved bioremediation. *Biotechnology Advances* 31:154-165.
- Walther, G.R., E. Post, P. Convey *et al.* 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.
- Wilson, M.C. y J. Piel. 2013. Metagenomic approaches for exploiting uncultivated bacteria as a resource for novel biosynthetic enzymology. *Chemistry & Biology* 20(5): 636-647.
- Wrighton, K.C., B.C. Thomas, I. Sharol *et al.* 2012. Fermentation, hydrogen, and sulfur metabolism in multiple uncultivated bacterial phyla. *Science* 337:1661-1665.
- Yesson, C., R.T. Bárcenas, H.M. Hernández *et al.* 2011. DNA barcodes for mexican cactaceae, plants under pressure from wild collecting. *Molecular Ecology Resources* 11: 775-783.
- Young, A., T. Boyle y T. Brown. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11:413-418.