

Genética del paisaje: una disciplina joven pero bien consolidada

Landscape genetics: a novel but well consolidated discipline

Majela Hernández Rodríguez¹ 

¹Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Biología, Universidad de la Habana, Calle 25 # 455, e/ I y J Vedado, La Habana, Cuba. C.P. 10400.

e-mail: majela@fbio.uh.cu

RESUMEN

La genética del paisaje integra la genética poblacional, la ecología del paisaje y las estadísticas espaciales para cuantificar el efecto de la composición del paisaje, la configuración y la calidad de la matriz en el flujo de genes y la variación genética espacial. Estos estudios permiten analizar la influencia de las variables del paisaje en la variación genética, identificar barreras al flujo de genes, evaluar y crear corredores biológicos, entender la escala espacial y temporal de los procesos ecológicos, probar hipótesis evolutivas especie-específicas y apoyar medidas de manejo en especies amenazadas. En apenas dos décadas de investigaciones de genética del paisaje se han perfeccionado las herramientas y métodos de análisis genéticos y espaciales que emplea esta disciplina. A pesar de sus potencialidades, no existen estudios en Cuba en este campo, por lo que la presente revisión ofrece una panorámica general del estado actual de la genética del paisaje como disciplina, sus aplicaciones y los principales métodos de análisis que permiten correlacionar los patrones genéticos con las características ambientales. La creación de equipos multidisciplinarios de trabajo que permitan realizar estudios complejos y bien fundamentados desde ambas disciplinas (la genética poblacional y la ecología del paisaje), podría garantizar el surgimiento y expansión de las investigaciones de genética del paisaje en la comunidad científica cubana.

Palabras clave: aislamiento por distancia, análisis espacial, ecología del paisaje, genética poblacional

ABSTRACT

Landscape genetics integrates population genetics, landscape ecology and spatial statistics to quantify the effect of landscape composition, configuration and matrix quality on gene flow and spatial genetic variation. These studies allow us to analyze the influence of landscape variables on genetic variation, identify barriers to gene flow, evaluate and create biological corridors, understand the spatial and temporal scale of ecological processes, to test species-specific evolutionary hypotheses and support measures of management in endangered species. In just two decades of research on landscape genetics, the tools and methods of genetic and spatial analysis used by this discipline have been improved. Despite its potential, there are no landscape genetics studies in Cuba, so this review offers an overview of the current state of landscape genetics as a discipline, its applications and the main methods of analysis that allow to correlate the genetic patterns with the environmental characteristics. The creation of multidisciplinary work teams that allow complex and well-fundamented studies from both disciplines (population genetics and landscape ecology), could guarantee the emergence and expansion of landscape genetic in the Cuban scientific community.

Keywords: *isolation by distance, spatial analysis, landscape ecology, population genetics*

Citación: Hernández, M. 2020. Genética del paisaje: una disciplina joven pero bien consolidada. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 41: 1-13.

Recibido: 15 de noviembre de 2019. **Aceptado:** 17 de enero de 2020. **Publicado en línea:** 3 de junio de 2020. **Editor encargado:** Luis Manuel Leyva.

INTRODUCCIÓN

El surgimiento de las herramientas moleculares y los Sistemas de Información Geográfica (SIG), ha traído consigo que numerosos estudios se enfoquen, en evaluar la estructura y la diversidad genética en poblaciones de plantas o animales y dar una explicación ecológica a los patrones encontrados (e.g., Condit & al. 2000, Hughes & al. 2008, Aparicio & al. 2012). Por otra parte, son varios los ejemplos de investigaciones centradas en describir y cuantificar las propiedades del paisaje y predecir sus efectos en poblaciones de especies raras o amenazadas (e.g., Fahrig 2002, Gu & al. 2002, Honnay & Jacquemyn 2007).

Sin embargo, la unión de ambos enfoques era prácticamente nula en la literatura científica hasta hace alrededor de dos décadas. Es entonces cuando se comienzan a combinar la alta resolución de los marcadores genéticos con datos espaciales y una gran variedad de métodos estadísticos, para evaluar el rol que juegan las variables espaciales en la diversidad genética y la estructura poblacional. Surge así la genética del paisaje, definida por Manel & al. (2003) como un área de estudio que

integra la genética poblacional, la ecología del paisaje y las estadísticas espaciales (métodos estadísticos que se emplean para identificar la escala espacial de patrones y procesos). Según Storfer & al. (2007) cualquier estudio que cuantifique de manera explícita el efecto de la composición del paisaje, la configuración y la calidad de la matriz en el flujo de genes y la variación genética espacial, se puede considerar un estudio de genética del paisaje.

Esta combinación de técnicas moleculares, datos ambientales detallados y nuevas herramientas estadísticas, ha permitido incorporar diferentes niveles de estudio (desde genomas a biomas), así como extender las escalas espaciales (de escala local a escala global) y temporales (de una a múltiples generaciones) (Whitman & al. 2006). Las potencialidades de este campo son enormes y aún poco explotadas. Por ejemplo, desde una perspectiva conservacionista, estos estudios permiten identificar barreras antropogénicas que reducen el flujo de genes o la diversidad genética (Epps & al. 2005, Frantz & al. 2012), así como predecir los efectos de las medidas de maestudios de genética del paisaje se han desarrollado

desde hace unos 20 años, por lo que si bien no es un campo emergente, sí se puede considerar relativamente nuevo. Aunque estos estudios continúan su incremento a nivel mundial, aún están ausentes en la comunidad científica cubana. Por tales razones, el presente artículo tiene como objetivos 1) brindar una panorámica general del estado actual de la genética del paisaje como disciplina; 2) enumerar sus principales aplicaciones; 3) describir los tipos de datos y la estructura de estos estudios y 4) caracterizar los principales análisis que permiten correlacionar los patrones genéticos y las características ambientales.

SURGIMIENTO Y EVOLUCIÓN

Los primeros acercamientos a la evaluación de la distribución de genes en el espacio estuvieron a cargo de la genética de poblaciones y la filogeografía. La primera de estas disciplinas brinda una explicación espacial a la variación genética, a través de la relación entre distancias genéticas y geográficas (Wright 1943), pero sin considerar los atributos del paisaje (Holderegger & Wagner 2008). La segunda, explica las relaciones de las distancias filogenéticas con la distribución geográfica de las especies, por lo que sólo incluye procesos históricos y no los procesos recientes que afectan la variación genética.

En los últimos años del siglo pasado y con la llegada del nuevo milenio, comienzan a emplearse herramientas de diversas áreas como la genética de poblaciones, la ecología del paisaje y la estadística espacial como parte de una única investigación (e.g., Sokal & Thomson 1998, Keyghobadi & al. 1999, Michels & al. 2001, Castric & al. 2001). Estos estudios constituyen los primeros pasos en la genética del paisaje. García (2019) describe de manera explícita los principales avances teóricos en ecología, biología evolutiva, genética y geografía, que llevaron al surgimiento de la genética del paisaje. Esta disciplina, relativamente nueva pero ya bien consolidada, permite describir, analizar y explicar la forma en que interactúan las características del paisaje con la estructura y variabilidad genética en individuos y poblaciones (Manel & al. 2003).

La genética del paisaje ha evolucionado a la par de los marcadores moleculares y las herramientas SIG. Ha transitado desde las isoenzimas, los marcadores que se basan en fragmentos del ADN (nuclear, de cloroplasto y mitocondrial) hasta las técnicas de secuenciación masiva (García 2019). Estas últimas permiten caracterizar la variabilidad funcional del genoma completo, lo cual ha supuesto el inicio de la genómica del paisaje (Luikart & al. 2003). Específicamente, esa última, tiene como objetivo identificar ambientes o factores del paisaje que afectan la diversidad genética adaptativa de especies silvestres, con el empleo de escáneres del genoma que tienen un gran número de marcadores moleculares genotipificados para cada individuo.

Durante las casi dos décadas de estudios de genética del paisaje, varios autores han presentado, resumido y criticado los principales conceptos de paisaje genético (Storfer & al. 2007) y los marcadores moleculares que resultan más eficientes en las estimaciones de la diversidad genética en estos estudios

(Anderson & al. 2010). Otros autores han comentado sobre los métodos y análisis estadísticos que se deben emplear en función de la hipótesis y los objetivos de trabajo (Balkenhol & al. 2009, Mateo-Sánchez & al. 2015, van Strien & al. 2015, Shirk & al. 2017), así como las limitaciones y uso inadecuado de estas herramientas (Richardson & al. 2016), los avances más significativos, y las perspectivas futuras (Storfer & al. 2010, Manel & Holderegger 2013, Rico 2019). De esta forma y sin lugar a dudas, la genética del paisaje gana cada vez más seguidores. No obstante, existen aún tendencias negativas, que deben ser corregidas en el futuro. Manel & Holderegger (2013) incluyen entre estas tendencias la regionalización de las investigaciones y el desbalance en los grupos taxonómicos abordados.

En la presente revisión se realizó una búsqueda en la Web of Science (<http://www.isiknowledge.com>) y Google Scholar (<http://scholar.google.com>), de artículos científicos que incluyeran en sus metadatos las siguientes combinaciones, tanto en inglés como en español, de palabras clave o *keywords*: “*landscape genetics*”; “*landscape*” junto con: “*genetics*”, “*genetic diversity*” o “*genetic structure*”; “*habitat fragmentation*” con: “*gene flow*”, “*genetic diversity*”, “*genetic structure*” o “*connectivity*”; “*spatial analysis*” y “*genetic*”. Se encontraron un total de 124 artículos y fueron excluidos del análisis aquellos correspondientes a revisiones o manuscritos puramente teóricos. Finalmente se extrajeron los datos de 92 artículos de investigaciones aplicadas de genética del paisaje comprendidos entre 1997 y 2019, y se obtuvo un comportamiento similar a lo encontrado por Storfer & al. 2010 (Figura 1).

La mayoría de los estudios se concentran en los Estados Unidos de América, seguido de Europa Occidental. El resto de los trabajos se localizan de manera aislada en el resto de los continentes, y la mayoría de las zonas consideradas *hotspots* o puntos calientes de biodiversidad no presentan investigaciones en este campo. Esto contradice el hecho de que cerca de una tercera parte de la diversidad conocida se encuentra en los Trópicos (Pimm & Raven 2000) y la pérdida de los bosques tropicales es una realidad difícilmente reversible. Sin embargo, Monteiro & al. (2019) realizaron un meta-análisis con toda la literatura disponible hasta la fecha sobre la influencia del paisaje en el flujo de genes de especies tropicales y encontraron una mayor representatividad para los trópicos, que la mostrada en la Figura 1. Probablemente, en la presente revisión exista el sesgo de que la mayor parte de la literatura consultada corresponde a revistas de alto impacto, indexadas en bases de datos internacionales y reconocidas, donde el idioma inglés prevalece. Por lo tanto, pueden no verse reflejadas en esta muestra, investigaciones que quizás toquen aspectos de la genética del paisaje, pero que hayan sido publicadas en revistas locales y de menor impacto, así como también tesis de grado, memorias de eventos y otros materiales.

Al igual que ocurre con las regiones, el análisis de los grupos taxonómicos a los que han sido dirigidos estos enfoques muestra un desbalance (Figura 2). Sin considerar grupos

que históricamente han sido poco estudiados en ecología y genética poblacional (como las bacterias, algas y hongos), los invertebrados y las aves resultan los menos favorecidos entre los animales. Mientras que de las plantas se observan unos pocos estudios en árboles (Liepelt & al. 2002, Craft & Ashley 2007, Eckert & al. 2010, Guajardo & al. 2010) y aún menos en plantas herbáceas y arbustos (Hirao & Kudo 2004, Jacquemyn & al. 2004, Vandepitte & al. 2007, Manel & al. 2010, Lanes & al. 2018). Varios autores han enfatizado este sesgo taxonómico (e.g., Storfer & al. 2010, Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez 2013).

Storfer & al. (2010) analizaron la proporción de estudios de diferentes tópicos dentro de genética del paisaje para diferentes grupos taxonómicos. Según estos autores, la mayoría de los estudios en animales se enfocaron en investigar los efectos de barreras al flujo de genes y la conectividad funcional. Por otra parte, los estudios en plantas evaluaron, principalmente, los efectos del retraso temporal en la estructura genética, lo que podría reflejar los largos tiempos de persistencia de muchas poblaciones de plantas y/o la facilidad de muestreo de múltiples generaciones. Rico (2019) realizó una revisión de los estudios de genética del paisaje en México y encontró en algunos casos tendencias similares a las comentadas anteriormente. Además, reportó que la mayoría de los estudios estuvieron enfocados en una única especie, en ecosistemas templados, en áreas naturales y dirigidos a especies sin ningún estatus de conservación.

LA FUSIÓN DE GENÉTICA Y PAISAJE AMERITA NUEVOS ENFOQUES

Existen una amplia variedad de preguntas de investigación que antes resultaban difíciles de evaluar y que actualmente pueden ser respondidas a través de estudios teóricos o experimentales de genética del paisaje. Por ejemplo: ¿En qué medida influyen las variables del paisaje en la diversidad y variabilidad genética? ¿Constituyen ciertos elementos del paisaje una barrera al flujo de genes? ¿Existe relación entre la estructura genética poblacional microespacial y la heterogeneidad del hábitat? ¿Afectan los cambios históricos del hábitat la conectividad genética actual de las especies?, por solo mencionar algunas. A continuación, se enumeran y ejemplifican las principales aplicaciones de esta disciplina.

(1) Cuantificar la influencia de las variables del paisaje en la variación genética: cuantificar el efecto de la configuración del paisaje y la resistencia de la matriz en el flujo de genes y la estructura genética han sido uno de los aspectos más abordados en los últimos años. Por ejemplo, Barros & al. (2019) utilizaron datos de cobertura vegetal y altitud para crear modelos de resistencia del paisaje y correlacionarlos con los patrones históricos de dispersión de la mangosta de Egipto en Portugal. Sin embargo, según sus resultados los modelos de resistencia sólo explicaron parcialmente los patrones de dispersión.

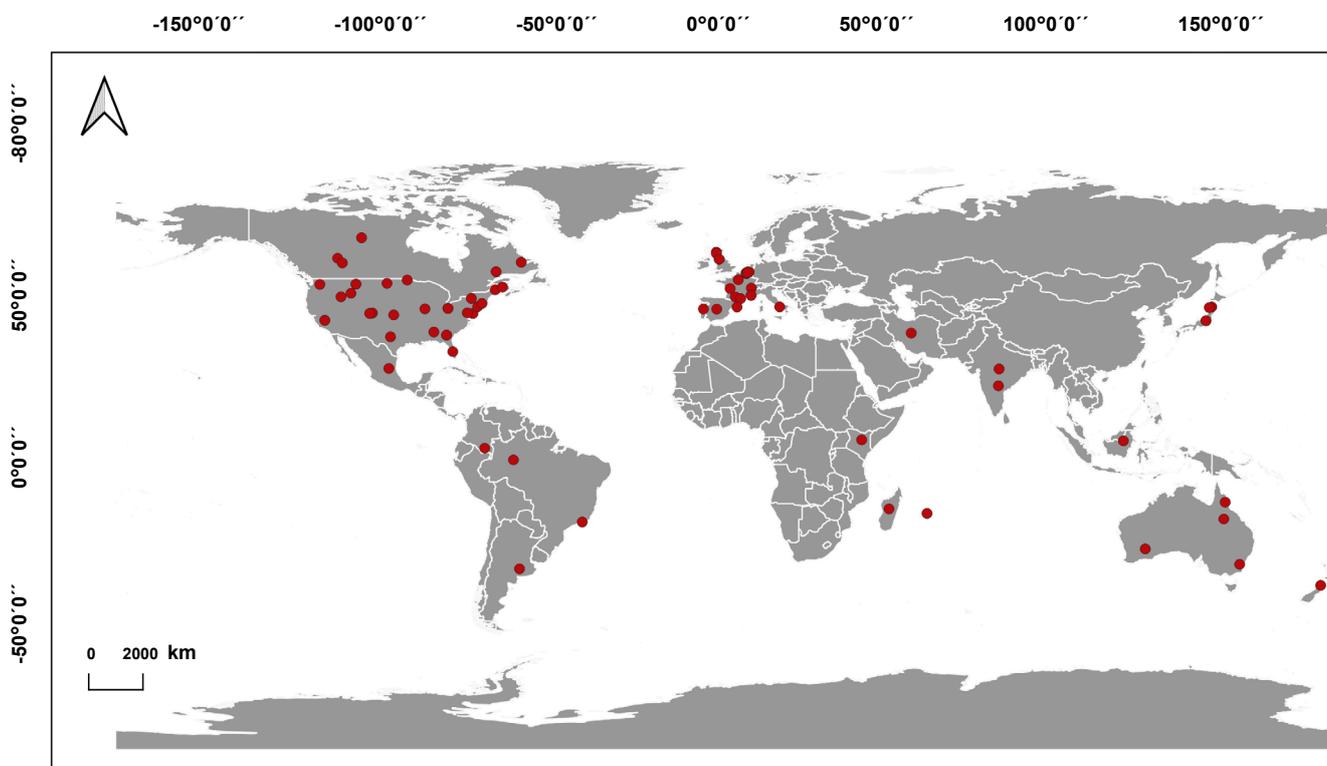


Fig. 1. Distribución mundial de los estudios de genética del paisaje correspondiente a una muestra de 92 artículos publicados entre los años 1997 y 2019, consultados para la elaboración de la presente revisión.

Fig. 1. Global distribution of landscape genetic studies corresponding to a sample of 92 papers published between 1997 and 2019, consulted for the preparation of this review.

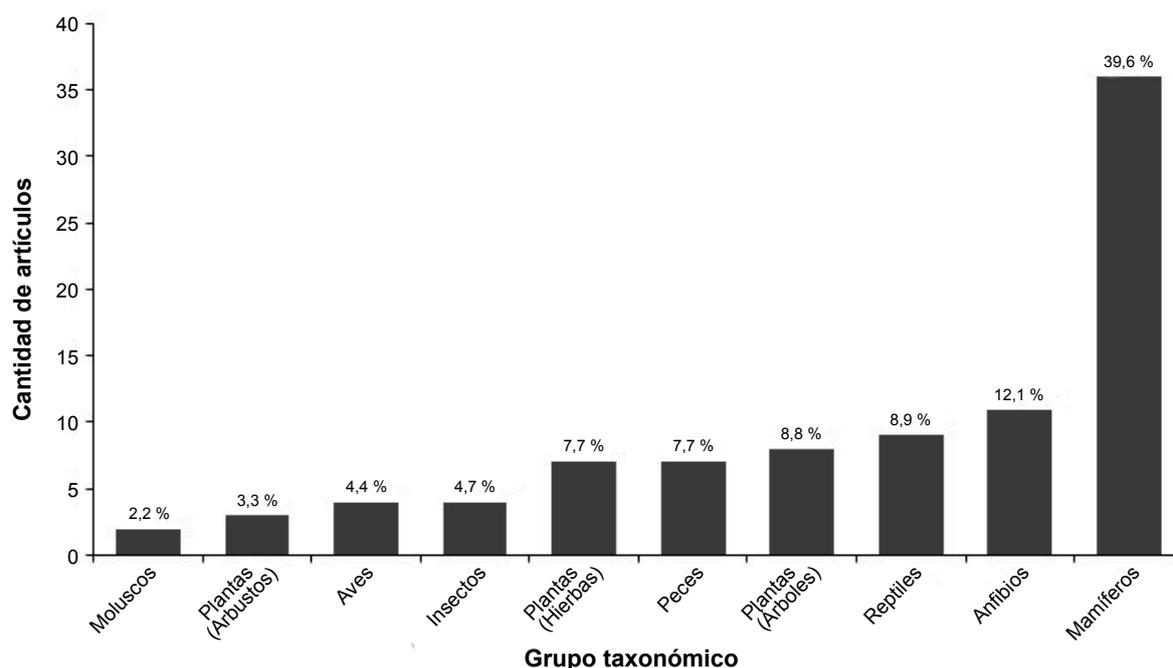


Fig. 2. Número de estudios por grupo taxonómico correspondiente a una muestra de 92 artículos de genética del paisaje publicados entre los años 1997 y 2019, consultados para la elaboración de la presente revisión. Se declara encima de cada barra vertical el porcentaje que representa cada grupo del total.

Fig. 2. Number of studies by taxonomic group corresponding to a sample of 92 landscape genetics articles published between 1997 and 2019, consulted for the preparation of this review. The percentage that represents each group of the total is included above each vertical bar.

Dos Anjos Oliveira & al. (2019), asociaron la diferenciación genética de dos especies de tortugas del Amazonas, con variables de conectividad, para probar hipótesis de aislamiento por distancia, aislamiento por resistencia y aislamiento por barrera. Los autores encontraron que, aunque las variables locales a menudo se subestiman en estudios genéticos en especies que viven en los ríos, estas pueden influir en la diversidad genética intrapoblacional de especies acuáticas, incluso aquellas con una alta capacidad de dispersión.

Otro de los enfoques es la evaluación del efecto del cambio climático global en los patrones genéticos (Manel & Holderegger 2013). De esta manera se puede conocer cómo el cambio global (uso de suelo, cobertura del suelo, aumentos de temperatura, etc.) afecta los patrones de variación genética adaptativa y neutral. Un estudio que ilustra esta relación es el de Shimizu-Inatsugi & al. (2009), quienes desarrollaron un modelo para explicar cómo la variación genética en el *locus* de autoincompatibilidad de *Arabidopsis halleri* L., reacciona y cambia bajo ciertos escenarios de temperatura.

(2) Identificar barreras al flujo de genes: la presencia de barreras al flujo génico, tanto naturales (estrechos marinos o sistemas montañosos), como generadas por la acción del hombre (autopistas, embalses o terrenos deforestados) impide el movimiento de individuos y genera agrupamientos genéticos que se pueden identificar con claridad. Por ejemplo, Zalewski & al. (2009), comprobaron que la diferenciación genética entre poblaciones del visón americano (*Neovison vison*) era congruente con las cadenas montañosas de la zona. De igual forma,

Epps & al. (2005) evaluaron la diversidad y estructura genética en 27 poblaciones de la oveja cimarrona (*Ovis canadensis nelsoni*) y encontraron que la diversidad estuvo correlacionada negativamente con la carreteras, canales y desarrollo urbano.

(3) Evaluar y crear corredores biológicos: comprender la dinámica del paisaje y los elementos que facilitan o impiden el flujo génico, puede ser importante para la identificación de corredores biológicos potenciales. Banks & al. (2005) emplearon análisis de autocorrelación espacial para demostrar que las zonas ribereñas de bosques de eucaliptos nativos, facilitan la dispersión del marsupial *Antechinus agilis* comparadas con la matriz de hábitat de plantaciones de *Pinus* sp. Por lo tanto, los bosques de *Eucalyptus* sp. nativos constituyen corredores biológicos naturales.

(4) Entender la escala espacial y temporal de los procesos ecológicos: conocer el efecto de la escala en los patrones de variación genética es complejo y debe tenerse en consideración desde el muestreo, la selección de los marcadores moleculares y los métodos de análisis (Anderson & al. 2010). Pavlacky & al. (2009) evaluaron la influencia de la heterogeneidad del hábitat histórico y contemporáneo, en la conectividad espacial de las poblaciones del ave de bosque *Orthonyx temminckii*. Los autores encontraron que el paisaje contemporáneo explica, ligeramente mejor que el paisaje histórico, la diferenciación genética. Sin embargo, aunque la heterogeneidad del paisaje facilita el flujo de genes, la deforestación actual comienza a ser la barrera más importante a la dispersión de la especie.

(5) Probar hipótesis evolutivas especie-específicas: según Manel & Holderegger (2013), los dos procesos evolutivos mayormente abordados en estudios de genética del paisaje son el flujo de genes y la adaptación. Por una parte, la genética del paisaje ha contribuido al cambio de la evaluación del flujo de genes en un espacio teórico caracterizado solamente por las distancias geográficas, a estudios del flujo de genes en paisajes heterogéneos y fragmentados, con estimaciones de conectividad funcional y no solamente estructural (Wang 2013). Por otra parte, la genética del paisaje ofrece un acercamiento empírico para investigar patrones de variación genética adaptativa en paisajes reales (Schoville & al. 2012).

(6) Apoyar medidas de manejo en especies amenazadas: este tipo de estudios permiten encontrar unidades de manejo, unidades que en el contexto de conservación de especies se definen como poblaciones demográficamente independientes (Crandall & al. 2000), o aquellas definidas genéticamente y que se conocen como unidades evolutivamente significativas (Moritz 1994). Por ejemplo, Apodaca & al. (2012) encontraron que la pérdida y fragmentación de hábitat reducen la migración, promueven altos niveles de endogamia e inducen cuello de botella en *Phaeognathus hubrichti*, una especie de salamandra amenazada de extinción.

Manel & Holderegger (2013) afirman que una de las limitantes de los estudios de genética del paisaje aplicados a la conservación es que la mayoría se centran en una sola especie en un paisaje único. Esto hace que sea difícil hacer generalizaciones o extra-policiones a otros organismos o hábitats similares.

TIPOS DE DATOS, MUESTREO Y ESTRUCTURA DE LOS ESTUDIOS

Para cualquier estudio de genética del paisaje se necesitan dos grupos de datos. Por una parte, los de genética poblacional, y por otro, los de ecología del paisaje. Las herramientas moleculares más usadas en la genética del paisaje son datos genéticos *multilocus*, marcadores neutrales e hipervariables, tal es el caso de los microsatélites o SSR (del inglés *Simple Sequence Repeat*), AFLPs (del inglés *Amplified Fragment Length Polymorphisms*), RFLPs (del inglés *Restriction Fragment Length Polymorphisms*) o SNPs (del inglés *Single Nucleotide Polymorphism*) (García 2019).

El segundo grupo de datos, los espaciales, pueden provenir de sensores remotos, mapas cartográficos, modelos de elevación digital, colecciones de campo, variables climáticas, entre otros. Varios autores han ofrecido resúmenes basados en diversos estudios de caso que detallan el grupo taxonómico, los métodos y principales resultados de estudios de genética del paisaje mediante cuadros resúmenes (Manel & al. 2003, Storfer & al. 2007). Sin embargo, no se ha publicado hasta la fecha, un resumen que relacione los datos genéticos y espaciales que se pueden tomar, así como los diferentes métodos para correlacionarlos. La Tabla I, aunque solo incluye algunos de los estudios más recientes en este campo, ofrece una panorámica general de lo comentado anteriormente.

Otro elemento importante es cómo obtener estos datos, o sea, seleccionar un muestreo que sea adecuado y representativo. Existen diferentes tipos de muestreos aplicables a la genética del paisaje como: el sistemático, el aleatorio, el jerárquico, el anidado y el estratificado (Storfer & al. 2007). Algunos de ellos confieren ventajas por encima de otros, por ejemplo: el muestreo aleatorio tiene la ventaja de generar un amplio rango de distancias entre puntos, mientras que en el muestreo jerárquico se pueden muestrear variables con diferente intensidad y escala espacial. Esta solución puede ser factible muchas veces, en estudios de genética del paisaje, pues las variables de paisaje tienden a ser más baratas y cambian más rápido que la variación genética.

La elección del tipo de muestreo depende de la pregunta de interés y de la escala (grano y extensión). El grano es la resolución mínima de los datos, mientras que la extensión es el área total de interés (Storfer & al. 2007). Según Anderson & al. (2010) el grano deberá ser menor que el promedio del tamaño de ámbito hogareño y de la distancia de dispersión del organismo de estudio. Por lo tanto, si hay dos conjuntos de datos (los genéticos y los espaciales), el grano y la extensión deben ser definidos para cada uno de ellos.

Por ejemplo: si en un estudio se desea relacionar la estructura y la diversidad genética de una planta, con el grado de fragmentación del hábitat, a partir de marcadores microsatélites e imágenes satelitales, para el conjunto de datos genéticos el grano es un individuo y la extensión es el total de poblaciones incluidas en el estudio. Para el conjunto de datos del paisaje, el grano es la resolución de la imagen satelital (e.g., 30 m²) y la extensión es el área total de hábitat dentro del rango de distribución de la especie, en la cual se calcularán los índices de fragmentación. Aunque, por lo general en la genética del paisaje, el individuo es la unidad básica de estudio, mediante el empleo de las frecuencias alélicas estos estudios pueden extenderse a las poblaciones.

De igual importancia es una adecuada selección del número de poblaciones, la cantidad de individuos muestreados y el número de marcadores moleculares (Hall & Beissinger 2014). Además, la elección de un muestreo basado en poblaciones en lugar de individuos no puede ser trivial (Rico 2019). Por ejemplo, en las especies que presenten distribuciones continuas y grandes distancias de dispersión, un muestreo basado en poblaciones, con muestras espaciales agregadas y pérdida de los sitios de ocurrencia, puede no capturar el verdadero patrón de estructura genética (Landguth & Schwartz 2014).

Es importante también considerar cómo la escala temporal puede afectar la variación genética. Existe cierta tendencia a pensar que las distancias genéticas reflejan patrones históricos de flujo de genes y no tienen por qué ser reflejo del flujo en un paisaje contemporáneo. Sin embargo, los resultados experimentales de diferentes investigaciones enfocadas en analizar este efecto, no han sido consistentes con esta hipótesis. Por ejemplo, Landguth & al. (2010) demostraron a

través de modelos teóricos que la aparición de una barrera tiene efectos casi inmediatos sobre la composición genética, mientras que, el efecto genético de la desaparición de una barrera ya existente puede tardar varias generaciones en ser detectado.

Un acercamiento para descubrir cómo la genética de poblaciones ha respondido a condiciones cambiantes, es incorporar datos históricos del paisaje (Keyghobadi & al. 2005). Epps & Keyghobadi (2015) evaluaron las vías principales que permiten hacer inferencias acerca de los paisajes cambiantes y su efecto en la genética poblacional, con el empleo de datos genéticos únicamente o en combinación con otros datos (Figura 3).

Por una parte, se puede evaluar la habilidad de los paisajes históricos vs contemporáneos, en explicar los patrones

actuales de la estructura genética de una población. Por otra parte, se pueden evaluar los efectos del paisaje en un período de tiempo condicional al paisaje en un período anterior.

Una vez seleccionado el muestreo y obtenido los datos genéticos y ambientales, se deben realizar varios análisis de manera ordenada. Manel & al. (2003) y Balkenhol & al. (2009) han propuesto que el desarrollo y análisis de estudios de genética del paisaje deben hacerse en dos etapas: 1) describir los patrones genéticos y espaciales y 2) correlacionar el paisaje (variables ambientales) con dichos patrones genéticos. En cambio, Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez (2013) proponen cinco etapas: 1) evaluar los patrones de variación y estructura genética, 2) evaluar los patrones de estructura genética en el espacio, 3) evaluar el flujo genético (conectividad funcional),

TABLA I

Ejemplos de estudios recientes de genética del paisaje, se incluye la especie o grupo de interés, el tipo de marcador molecular, los datos genéticos, los datos espaciales y los métodos de análisis que permiten correlacionarlos

SNP: Polimorfismos de simple nucleótido; DNAMt: ADN mitocondrial.

TABLE I

Examples of recent studies of landscape genetics, including the species or group of interest, the type of molecular marker, the genetic data, the spatial data and the methods of analysis that allow them to be correlated

SNP: Single-Nucleotide Polymorphisms; DNAMt: mitochondrial DNA.

Especies de interés / País	Marcadores	Datos genéticos	Datos espaciales	Métodos de análisis	Fuente
<i>Ipomoea cavalcantei</i> D.F. Austin, <i>Ipomoea maurandioides</i> Meisn. (hierbas) Brasil	SNP	Diversidad genética Estructura genética Tamaño efectivo	Mapas de cobertura del suelo, elevación, rugosidad del terreno, temperatura, precipitación Mapas de cobertura de suelo de tres décadas Distancias geográficas	Modelos mixtos de factor latente (LFMM) Análisis de Componentes Principales Autocorrelación espacial Aislamiento por distancia (IBD)	Lanes & al. (2018)
<i>Quercus rugosa</i> Née (árbol) México	SNP	Distancias genéticas entre poblaciones (Fst) Estructura genética	19 variables climáticas Mapa de autovectores de Moran (MEM) Escenarios de cambio climático para el 2080	Aislamiento por distancia (IBD) Modelos mixtos de factor latente (LFMM) Gradientes de bosques	Martins & al. (2018)
<i>Herpestes ichneumon</i> (mangosta) Portugal	microsatélites	Diversidad genética	Modelo de elevación digital Cobertura de vegetación (para cuatro décadas)	Modelos de resistencia de Kernel Correlaciones de Spearman	Barros & al. (2019)
<i>Podocnemis erythrocephala</i> , <i>Podocnemis sextuberculata</i> (tortugas) Perú, Colombia y Brasil	DNAMt	Estructura genética Diversidad haplotípica Diversidad nucleotídica Valores ϕ ST de la comparación por pares	Modelos de nicho ecológico Modelos de nicho climático Mapas de ríos y afluentes Mapas de asentamientos humanos Mapa de distancias al Amazonas	Análisis de varianza molecular (AMOVA) Aislamiento por distancia (IBD) Aislamiento por resistencia (IBR) Aislamiento por barrera (IBB) Autocorrelación espacial Rutas de menor costo (LCP)	dos Anjos Oliveira & al. (2019)
<i>Plethodon cinereus</i> (salamandra) Estados Unidos de América	microsatélites	Diversidad genética Estructura genética Flujo de genes Deriva genética Distancias genéticas	Mapas de elevación, cobertura del dosel, cursos de agua Modelos de nicho ecológico Distancias geográficas Distancia de resistencia	Rutas de menor costo (LCP) Interpolación espacial Aislamiento por resistencia (IBR) Modelos lineales mixtos con efectos poblacionales de máxima verosimilitud (MLPE)	Hantak & al. (2019)

4) evaluar las características del paisaje (conectividad estructural) y 5) correlacionar los patrones genéticos con las características del paisaje. En este caso los pasos 1, 2, 3 y 4 corresponden con el primero de la propuesta de Manel & al. (2003) y Balkenhol & al. (2009), mientras que el paso 5 corresponde con el segundo.

Aunque ambos enfoques pueden considerarse igualmente válidos, el de Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez (2013), deja explícita la importancia de los análisis de conectividad funcional, los cuales en algunos casos pueden resultar imprescindibles para la comprensión del flujo de genes de muchas especies. La conectividad funcional es el grado en el cual el paisaje impide o facilita el movimiento entre parches y describe la respuesta de los individuos a las características del paisaje. Se diferencia de la conectividad estructural en que esta última hace referencia al estado en el que los parches de hábitat están ligados mediante características estructurales en el paisaje, independientemente de que ellos provoquen una conectividad funcional (Taylor & al. 1993). En su artículo Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez (2013) presentan, además, una integración de los métodos de análisis utilizados con mayor frecuencia en genética del paisaje, a partir de sus bases teóricas, supuestos, ventajas y limitaciones. También incluyen una revisión amplia de estudios de caso, que facilitan la comprensión de las aplicaciones de los diferentes métodos propuestos.

¿CUÁLES MÉTODOS DE ANÁLISIS PERMITEN DESCRIBIR LOS PATRONES GENÉTICOS ESPACIALES?

Entre los patrones genéticos espaciales se encuentran: la estructura genética, el aislamiento por distancia o IBD (del inglés *Isolation by distance*), la autocorrelación espacial y la dependencia espacial. En función de cuál de estos sea el patrón a evaluar, los métodos que se empleen van a dilucidar diferentes aspectos de la variación genética espacial (Tabla I).

Estructura genética

La estructura genética se refiere a cómo se organiza la variación genética en el espacio y el tiempo. Está determinada por las características ambientales y del paisaje, por la distribución de las poblaciones en relación con dicho paisaje y por los procesos microevolutivos asociados, tales como selección, recombinación, mutación y flujo génico (Futuyma & Kirkpatrick 2018).

Para analizar cómo se organiza la variación genética en el espacio se emplean las pruebas de asignación, las cuales permiten identificar discontinuidades genéticas en poblaciones que estén espacialmente contiguas. Un conjunto de estas pruebas asigna individuos a categorías predefinidas y se conocen como métodos de clasificación (Manel & al. 2005). Por ejemplo, los Análisis de Componentes Principales (ACP), Análisis de Coordenadas Principales (ACoP), Escalados Multidimensionales y los Análisis Discriminantes. Jombart & al. (2008) propusieron un nuevo método, el ACPs (Análisis de Componentes Principales espacial), como una herramienta que permite evaluar patrones espaciales de variabilidad

genética, al incorporar como variable la georreferenciación de cada genotipo. Todos estos métodos requieren que se definan grupos *a priori*, no definen o asignan grupos, pero permiten visualizar posibles patrones de estructura genética (Manel & al. 2003), que pueden ser corroborados con análisis complementarios.

El otro grupo son los métodos de asignación que permiten estimar la probabilidad de que un individuo pertenezca a un grupo o población, en base a su genotipo y dada la frecuencia alélica de los *loci* de todos los individuos en diferentes poblaciones (Dawson & Belkhir 2001). Entre los algoritmos usados en estos análisis se encuentran *STRUCTURE* (Pritchard & al. 2000), *PARTITION* (Dawson & Belkhir 2001) y *BAPS* (Corander & al. 2004).

Algunos de estos tienen como premisas el equilibrio de Hardy-Weinberg y Desequilibrio por ligamiento (Pritchard & al. 2000, Beaumont & Rannala 2004), aunque otros permiten utilizar datos que no cumplan dichos supuestos. Por ejemplo, el agrupamiento bayesiano identifica una población con asunciones mínimas sobre los límites poblacionales. Este método ubica primeramente a los individuos en grupos por medio de cadenas de Markov-Monte Carlo, en poblaciones de apareamiento aleatorio que minimizan el equilibrio de Hardy-Weinberg y el desequilibrio por ligamiento (Dawson & Belkhir 2001).

Aislamiento por distancia

El aislamiento por distancia se puede considerar el patrón genético del paisaje más simple y común que existe. En este patrón las variaciones estimadas a partir de las distancias genéticas por pares son explicadas solamente por las distancias geográficas (Wright 1943). Aunque es un concepto simple, la complejidad de evaluar la presencia de IBD radica en diferenciar si la presencia del fenómeno es causada por las características de la especie de interés o por algún elemento del paisaje. En el primero de los casos la disminución de las probabilidades de inmigración o intercambio genético se deben a la topología de las poblaciones y las limitaciones físicas de la especie. En el segundo, las fluctuaciones en las probabilidades de inmigración son causadas por la resistencia al movimiento de ciertos elementos del paisaje (Van Strien & al. 2015).

Para evitar esta incertidumbre, varios autores afirman que los estudios de genética del paisaje deberían limitarse solamente al análisis de los grupos poblacionales o demos, entre los que pueda existir de manera potencial un flujo directo de genes (Angelone & al. 2011, Keller & al. 2013). Es decir, medir el flujo de genes solo entre pares de poblaciones que estén dentro de los límites de la distancia en la que puede ocurrir migración o distancia migratoria máxima (DMM). Según este criterio, se excluirían del análisis aquellas poblaciones que experimentan un flujo de genes indirecto (a través de las generaciones), vía poblaciones intermedias. Si se asume que la DMM está determinada por límites físicos o ambientales de una especie en particular, la intervención del paisaje debería influenciar positiva o negativamente las tasas de migración solo dentro de esta distancia (Van Strien & al. 2015).

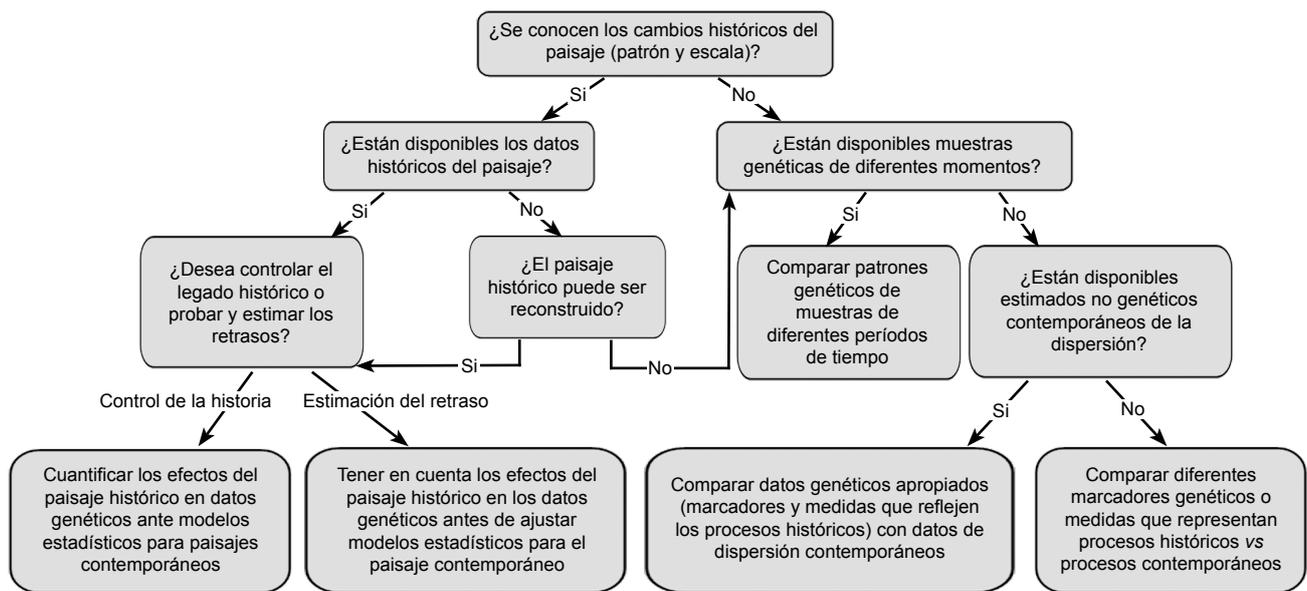


Fig. 3. Guía para la realización de estudios de genética del paisaje en el contexto de paisajes cambiantes. Traducido de Epps & Keyghobadi (2015).

Fig. 3. Guide for studies of landscape genetics in the context of changing landscapes. Translated from Epps & Keyghobadi (2015).

La DMM puede ser estimada mediante estudios de captura-marcaje-recaptura (Hassal & Thompson 2012) o análisis genéticos de paternidad (Kamm & *al.* 2009). Una solución podría ser solo analizar pares de demos vecinos y si el patrón de arreglo espacial no es regular, los demos vecinos podrían definirse por triangulación Delaunay (Goldberg & Waits 2010) o triangulación Gabriel (Keller & *al.* 2013).

La Figura 4 muestra dos situaciones en las cuales se puede evaluar la presencia de IBD, pero con interpretaciones a nivel de la genética del paisaje totalmente distintas. Se representa un paisaje fragmentado con tres núcleos poblacionales o demos de una especie hipotética cuya DMM es de 30 km. Esta distancia podría estar dada por movimientos de los individuos que son miembros de cada núcleo poblacional (en el caso de que la especie fuera un animal) o por movimientos de sus gametos o de polinizadores y dispersores (si se tratase de un animal de vida sésil o una planta). Teniendo en cuenta esta distancia, los núcleos poblacionales 2 y 3 pueden intercambiar genes entre sí, mientras que el núcleo poblacional 1 queda aislado.

La matriz A no aporta ningún impedimento al movimiento de individuos, a diferencia de la matriz B, la cual se puede considerar desfavorable a la migración. La matriz A es una barrera al flujo de genes para el núcleo 1 porque la especie es físicamente incapaz de cruzarla, debido a su DMM, lo que resulta en bajas probabilidades de migración a largas distancias (>30 km). Incluso en presencia de un hábitat continuo el aislamiento para el núcleo poblacional 1 persiste. Por el contrario, la matriz B es una barrera al flujo de genes, dado que incluso aquellos núcleos que potencialmente podrían intercambiar genes teniendo en cuenta su DMM, disminuyen su probabilidad de intercambio debido a limitaciones de algún elemento del paisaje y no a limitaciones especie-específicas.

Aunque para ambas situaciones un análisis de aislamiento por distancia podría resultar en correlaciones significativas, las interpretaciones son completamente distintas. Para la primera, es la especie la causa principal del aislamiento, por lo que un análisis de este resultado fundamentado a través de la ecología y la genética de poblaciones sería lo más sensato. Para la segunda, hay una alta probabilidad de que sea el paisaje, por lo que sí valdría la pena analizarlo desde la perspectiva de la genética del paisaje.

Los análisis de correlación (e.g., Prueba de Mantel) comprueban la presencia de aislamiento por distancia entre individuos o poblaciones, mediante la correlación de matrices de diferenciación genética y matrices de distancias geográficas euclidianas o del paisaje. Aunque se encuentran entre los métodos más utilizados en estudios de genética del paisaje (Storfer & *al.* 2010), también han recibido una fuerte crítica (Manel & Holderegger 2013). Una alternativa es usar modelos de efectos mixtos que incorporen la estructura de covarianza de las frecuencias alélicas (Van Strien & *al.* 2012). Otra variante es utilizar análisis de regresión múltiple o de redundancia canónica, así como medir el flujo de genes directamente de las frecuencias alélicas (Legendre & Fortin 2010). Algunos algoritmos como el de Leblois & *al.* (2009) incluyen en el análisis de correlación la identidad por descendencia, el efecto del tamaño de la muestra, factores mutacionales y demográficos. Además, permite obtener distancias geográficas más precisas, considerando las variables del paisaje y la topografía.

Autocorrelación espacial

En presencia de este patrón, el genotipo de un individuo en una localidad, es dependiente del genotipo de un individuo de una localidad cercana (Manel & *al.* 2003). La estructura espacial en un análisis de autocorrelación se describe,

a través de funciones que permiten cuantificar y dividir el espacio en diferentes clases de determinada distancia. Dichas funciones se describen por medio de gráficos, conocidos como correlogramas o variogramas, donde se trazan los valores de autocorrelación en función de las distintas clases de distancia (Isaaks & Srivastava 1989). A pesar de que la autocorrelación espacial puede determinar la escala de los patrones espaciales, no puede identificar el lugar específico de una discontinuidad genética tales como ríos, montañas, etc. (Barbujani 2000).

Dependencia espacial

La dependencia espacial hace referencia a la distribución de las muestras en el espacio y las barreras que afectan el flujo génico. Localizan discontinuidades genéticas entre poblaciones a partir de los genotipos de los individuos. Los algoritmos de análisis de agrupación espacial bayesianos desarrollados en programas como *GENELAND* (Guillot & al. 2005), *GENECLUST* (François & al. 2006) y *TESS* (Chen & al. 2007) permiten evaluar estos aspectos.

Otra manera de analizar la dependencia espacial es mediante los algoritmos para detección de borde. Estos son modelos que permiten identificar barreras al ser capaces de detectar áreas en las que hay cambios significativos en las frecuencias alélicas. Otros algoritmos que permiten detectar barreras, a partir de la distribución espacial de las frecuencias alélicas, son Monmonier (Monmonier 1973) y Wombling (Womble 1951). Programas como *BARRIER* (Manni & al. 2004), *ALLELES IN SPACE* (Miller 2005) y *WOMBSOFT* (Crida & Manel 2007) han sido empleados con éxito en estudios de genética del paisaje, para evaluar la presencia de dependencia espacial e identificar barreras al flujo génico.

¿CÓMO CORRELACIONAR LOS PATRONES GENÉTICOS Y LAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES?

Una vez caracterizado el patrón genético espacial, es necesario relacionar este patrón con las características del paisaje. A continuación, se mencionan brevemente algunos de los análisis que permiten medir este grado de asociación (algunos de los cuales se mencionan en la Tabla I). Para más detalles del funcionamiento y las aplicaciones potenciales de estos métodos se pueden consultar los artículos citados a continuación de cada uno de ellos.

Prueba parcial de Mantel (Smouse & al. 1986): mide la asociación entre dos matrices, controlada por el efecto de una tercera matriz. Se pueden correlacionar matrices de distancias genéticas, geográficas y una matriz (o varias) de variables ambientales. Por ejemplo, cobertura boscosa, temperatura, estacionalidad de la temperatura y precipitación media anual. Estas pruebas se pueden combinar con los modelos causales (Legendre & Troussellier 1988) de conectividad del paisaje. De esta manera, se evalúa la relación entre la disimilitud genética entre individuos y múltiples alternativas de hipótesis de resistencia al paisaje, provista de una evaluación rigurosa de factores que limitan el flujo génico (Cushman & al. 2006). Tanto la prueba parcial de Mantel, como los modelos causales,

consideran que las relaciones son lineales, lo cual puede considerarse una limitante de ambos. Una alternativa son los modelos generalizados de disimilitud (MGD) (Ferrier & al. 2007). El MGD relaciona la disimilitud de variables predictivas, es decir clima o vegetación, con la disimilitud de las variables de respuesta, por ejemplo, la distancia genética, y permite modelar una relación no-lineal. A través de un proceso iterativo se añaden y remueven variables predictivas y sólo aquellas altamente significativas son seleccionadas.

Regresiones múltiples: se realizan entre las distancias genéticas y variables ambientales (biogeográficas, discontinuidad de hábitat). Pueden relacionarse también con métricas del paisaje e índices de fragmentación (Keyghobadi & al. 2005).

Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) (Manel & al. 2003): relacionan la diversidad genética con factores ambientales, para evaluar qué factores contribuyen significativamente a la variación en la diversidad genética. Por ejemplo, se pueden relacionar variables genotípicas con variables topográficas (Angers & al. 1999) o climáticas (Sork & al. 2010).

Modelos de *least-cost path* (LCP) (Adriaensen & al. 2003): conocidos como de costo mínimo o de la ruta de menor costo, consideran la dispersión de los individuos de una especie, a través de un paisaje heterogéneo, por lo que evalúan el camino más probable por el cual los genes 'se mueven'. Para el análisis se debe asignar un costo o valor de fricción a las características del paisaje, que reflejan la resistencia o movilidad a través de este. Las variables se representan en un mapa *raster* y el modelo se realiza en Sistemas de Información Geográfica (SIG), por medio de extensiones como *Spatial Analyst* (Childs 2004) o *Pathmatrix* (Ray 2005).

Interpolación espacial: se emplean herramientas SIG para combinar los datos genéticos georreferenciados con mapas de uso de la tierra, cobertura del suelo o mapas topográficos con grupos genéticos o límites genéticos. Ejemplo de estos métodos son los semivariogramas que crean una superficie que se puede superponer con el hábitat de la especie en un SIG. Los análisis de interpolación pueden apoyarse estadísticamente en las pruebas de autocorrelación entre mapas, las cuales emplean el coeficiente de correlación de Pearson para datos espaciales. Estas permiten probar si dos límites (genético y espacial) ocurren exactamente en el mismo lugar. No obstante, las potencialidades de estos sistemas permanecen sin ser totalmente exploradas.

CONSIDERACIONES FINALES

El empleo de marcadores moleculares con alta variabilidad, unido a la caracterización exhaustiva de la heterogeneidad ambiental, han permitido que la genética del paisaje sea considerada una de las disciplinas más exitosas en los últimos años (García 2019). Las investigaciones en este campo se han centrado fundamentalmente en: inventariar la diversidad genética dentro de individuos, poblaciones o especies, identificar patrones genéticos en poblaciones naturales y los factores ecológicos actuales o históricos que los determinan.

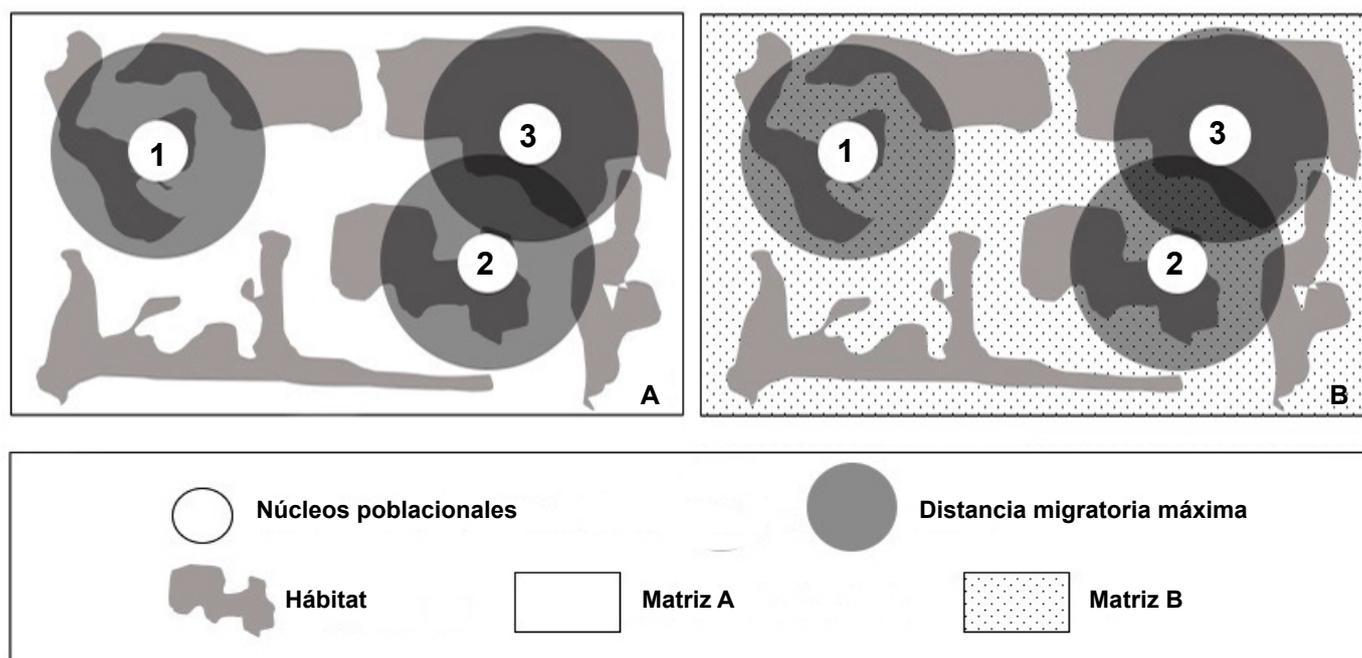


Fig. 4. Paisajes fragmentados con tres núcleos poblacionales o demos de una especie hipotética cuya distancia migratoria máxima es de 30 km. **A.** La matriz A no aporta ningún impedimento al movimiento de individuos por lo que la presencia de aislamiento por distancia es debida a limitaciones físicas de la especie. **B.** La matriz B es una barrera al flujo de genes por lo que la presencia de aislamiento por distancia es debida a limitaciones del paisaje.

Fig. 4. *Fragmented landscapes with three population centers or demos of a hypothetical species whose maximum migratory distance is 30 km. A. Matrix A does not provide any impediment to the movement of individuals, so the presence of distance isolation is due to physical limitations of the species. B. The matrix B is a barrier to the flow of genes, so the presence of distance isolation is due to landscape limitations.*

Asimismo, permiten cuantificar procesos macroevolutivos actuales o históricos (migración, especiación, hibridación), el efecto de la diversidad genética/genómica en la dinámica poblacional y monitorear espacial y/o temporalmente la diversidad genética, por solo mencionar algunas de sus potencialidades.

A su vez, existe una gran variedad de métodos estadísticos que permiten relacionar las variables genéticas (diversidad, distancias genéticas, estructura poblacional) con los datos espaciales (mapas de uso de suelo, mapas de cobertura, mapas de variables climatológicas, medidas de fragmentación). Entre estos métodos destacan las pruebas de Mantel, los autocorrelogramas, las regresiones simples y múltiples, los análisis de correspondencia y la interpolación espacial.

Todas estas herramientas tienen un potencial enorme para facilitar estudios en ecología, evolución y biología de la conservación. El problema fundamental radica en el hecho de que los genetistas y conservacionistas no manejan con frecuencia herramientas para el análisis del paisaje, mientras que aquellos que trabajan con este tipo de información no lo hacen desde una perspectiva genética y rara vez dominan los métodos y herramientas moleculares. La solución en un principio es trabajar en equipos multidisciplinarios que permitan realizar estudios complejos y bien fundamentados desde ambas disciplinas: la genética poblacional y la ecología del paisaje.

AGRADECIMIENTOS

A Diego Alameda por su colaboración en la clasificación y extracción de información de parte de los manuscritos revisados. A la Facultad de Biología de la Universidad de La Habana, al Jardín Botánico Nacional de Cuba y a la Iniciativa *Planta!* por su ayuda. A los revisores anónimos por sus prontas revisiones y efectivas recomendaciones, así como a los editores de la Revista del Jardín Botánico Nacional.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

M. Hernández concibió la idea original, realizó la búsqueda y recopilación de la bibliografía, procesó y sintetizó la información, redactó el manuscrito, y confeccionó los gráficos y tablas que se presentan.

CUMPLIMIENTO DE NORMAS ÉTICAS

Conflicto de intereses: La autora declara que no existen conflictos de intereses.

Consentimiento para la publicación: La autora ha dado su consentimiento para publicar este trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adriaensen, F., Chardon, J.P., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H. & Matthysen, E. 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and urban planning* 64(4): 233-247.

Anderson, C.D., Epperson, B.K., Fortin, M.J., Holderegger, R., James, P.M.A., Rosenberg, M.S., Scribner, K.T. & Spear, S. 2010. Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow. *Mol. Ecol.* 19: 3565-3575.

Angelone, S., Kienast, F. & Holderegger, R. 2011. Where movement happens: scale-dependent landscape effects on genetic differentiation in the European tree frog. *Ecography* 34(5): 714-722.

- Angers, B., Magnan, P., Plante, M. & Bernatchez, L. 1999. Canonical correspondence analysis for estimating spatial and environmental effects on microsatellite gene diversity in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Mol. Ecol.* 8: 1043-1053.
- Aparicio, A., Hampe, A., Fernández-Carrillo L. & Albaladejo, R.G. 2012. Fragmentation and comparative genetic structure of four mediterranean woody species: complex interactions between life history traits and the landscape context. *Diversity and Distributions* 18: 226-235.
- Apodaca, J.J., Rissler, L.J. & Godwin, J.C. 2012. Population structure and gene flow in a heavily disturbed habitat: implications for the management of the imperilled Red Hills salamander (*Phaeognathus hubrichti*). *Conservation Genetics* 13(4): 913-923.
- Balkenhol, N., Waits P.W. & Dezzani, R.J. 2009. Statistical approaches in landscape genetics: an evaluation of methods for linking landscape and genetic data. *Ecography* 32: 818-830.
- Banks, S.C., Lindenmayer, D.B., Ward, S.J. & Taylor, A.C. 2005. The effects of habitat fragmentation via forestry plantation establishment on spatial genotypic structure in the small marsupial carnivore, *Antechinus agilis*. *Mol. Ecol.* 14: 1667-1680.
- Barbujani, G. 2000. Geographic patterns: how to identify them and why. *Hum. Biol.* 72: 133-153.
- Barros, T., Carvalho, J., Fonseca, C. & Cushman, S.A. 2019. Assessing the complex relationship between landscape, gene flow, and range expansion of a Mediterranean carnivore. *European Journal of Wildlife Research* 65(3): 44.
- Beaumont, M.A. & Rannala, B. 2004. The Bayesian revolution in genetics. *Nature Reviews Genetics* 5(4): 251.
- Castric, V., Bonney, F. & Bernatchez, L. 2001. Landscape structure and hierarchical genetic diversity in the brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *Evolution* 55(5): 1016-1028.
- Chen, C., Durand, E., Forbes, F. & François, O. 2007. Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: a new computer program and a comparison study. *Molecular Ecology Notes* 7(5): 747-756.
- Childs, C. 2004. Interpolating surfaces in ArcGIS spatial analyst. ArcUser, July-September, 3235, 569.
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke S. & Yamakura, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288(5470): 1414-1418.
- Corander, J., Waldmann, P., Marttinen, P. & Sillanpää, M. 2004. BAPS 2: enhanced possibilities for the analysis of genetic population structure. *Bioinformatics* 20: 2363-2369.
- Craft, K.J. & Ashley, M.V. 2007. Landscape genetic structure of bur oak (*Quercus macrocarpa*) savannas in Illinois. *Forest Ecology and Management* 239(1-3): 13-20.
- Crandall, K.A., Bininda-Emonds, O.R., Mace, G.M. & Wayne, R.K. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 15(7): 290-295.
- Crida, A. & Manel, S. 2007. WOMBOSOF: an R package that implements the Wombling method to identify genetic boundary. *Molecular Ecology Notes* 7(4): 588-591.
- Cushman, S.A., McKelvey, K.S., Hayden, J. & Schwartz, M.K. 2006. Gene flow in complex landscapes: testing multiple hypotheses with causal modeling. *The American Naturalist* 168(4): 486-499.
- Dawson, K.J. & Belkhir, K. 2001. A Bayesian approach to the identification of panmictic populations and the assignment of individuals. *Genetics Research* 78(1): 59-77.
- dos Anjos Oliveira, J., Farias, I.P., Costa, G.C. & Werneck, F.P. 2019. Model-based riverscape genetics: disentangling the roles of local and connectivity factors in shaping spatial genetic patterns of two Amazonian turtles with different dispersal abilities. *Evolutionary Ecology* 33(2): 273-298.
- Eckert, A.J., Bower, A.D., González-Martínez, S.C., Wegrzyn, J.L., Coop, G. & Neale, D. B. 2010. Back to nature: ecological genomics of loblolly pine (*Pinus taeda*, Pinaceae). *Mol. Ecol.* 19(17): 3789-3805.
- Epps, C.W. & Keyghobadi, N. 2015. Landscape genetics in a changing world: disentangling historical and contemporary influences and inferring change. *Mol. Ecol.* 24(24): 6021-6040.
- Epps, C.W., Palsb II, P.J., Wehausen, J.D., Roderick, G.K., Ramey II, R.R. & McCullough, D.R. 2005. Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep. *Ecol. Lett.* 8: 1029-1038.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications* 12: 346-353.
- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J. & Richardson, K. 2007. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and distributions* 13(3): 252-264.
- François, O., Ancelet, S. & Guillot, G. 2006. Bayesian clustering using hidden Markov random fields in spatial population genetics. *Genetics* 174(2): 805-816.
- Frantz, A.C., Bertouille, S., Eloy, M.C., Licoppe, A., Chaumont, F. & Flamand, M. C. 2012. Comparative landscape genetic analysis show a Belgian motorway to be a gene flow barrier for red deer (*Cervus elaphus*), but not wild boars (*Sus scrofa*). *Molecular Ecology* 21(14): 3445-3457.
- Futuyma, D. & Kirkpatrick, M. 2018. Evolution. Oxford University Press, Fourth Edition, Oxford, UK.
- García, C. 2019. Integrando demografía y genética a través de la genética del paisaje. *Revista Ecosistemas* 28(2): 75-90.
- Garrido-Garduño, T. & Vázquez-Domínguez, E. 2013. Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1031-1054.
- Goldberg, C.S. & Waits, L.P. 2010. Comparative landscape genetics of two pond-breeding amphibian species in a highly modified agricultural landscape. *Mol. Ecol.* 19(17): 3650-3663.
- Gu, W., Heikkilä, R. & Hanski, I. 2002. Estimating the consequences of habitat fragmentation on extinction risk in dynamic landscapes. *Landscape Ecology* 17: 699-710.
- Guajardo, R., Schnabel, A., Ennos, R., Preuss, S., Otero-Araiz, A. & Stone, G. 2010. Landscape genetics of the key African acacia species *Senegalia mellifera* (Vahl)—the importance of the Kenyan Rift Valley. *Mol. Ecol.* 19(23): 5126-5139.
- Guillot, G., Mortier, F. & Estoup, A. 2005. GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Mol. Ecol. notes* 5(3): 712-715.
- Hall, L.A. & Beissinger, S.R. 2014. A practical toolbox for design and analysis of landscape genetics studies. *Landscape Ecology* 29(9): 1487-1504.

- Hantak, M.M., Page, R.B., Converse, P.E., Anthony, C.D., Hickerson, C.A. M. & Kuchta, S.R. 2019. Do genetic structure and landscape heterogeneity impact color morph frequency in a polymorphic salamander? *Ecography* doi: [10.1111/ecog.04534]
- Hassall, C. & Thompson, D.J. 2012. Study design and mark recapture estimates of dispersal: a case study with the endangered damselfly *Coenagrion mercuriale*. *Journal of Insect Conservation* 16(1): 111-120.
- Hirao, A.S. & Kudo, G. 2004. Landscape genetics of alpine-snowbed plants: comparisons along geographic and snowmelt gradients. *Heredity* 93(3): 290.
- Holderegger, R. & Wagner, H.H. 2008. Landscape genetics. *Bioscience* 58(3): 199-207.
- Honnay, O. & Jacquemyn, H. 2007. Susceptibility of Common and Rare Plant Species to the Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Conservation Biology* 21(3): 823-831.
- Hughes, A.R., Inouye, B.D., Johnson, M.T.J., Underwood, N. & Velend, M. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* 11: 609-623.
- Isaaks, E.H. & Srivastava, M.R. 1989. Applied geostatistics (No. 551.72 ISA).
- Jacquemyn, H., Honnay, O., Galbusera, P. & Roldán-Ruiz, I. 2004. Genetic structure of the forest herb *Primula elatior* in a changing landscape. *Mol. Ecol.* 13(1): 211-219.
- Jombart, T., Devillard, S., Dufour, A.B. & Pontier, D. 2008. Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a new multivariate method. *Heredity* 101(1): 92.
- Kamm, U., Rotach, P., Gugerli, F., Siroky, M., Edwards, P. & Holderegger, R. 2009. Frequent long-distance gene flow in a rare temperate forest tree (*Sorbus domestica*) at the landscape scale. *Heredity* 103(6): 476.
- Keller, D., Holderegger, R. & van Strien, M.J. 2013. Spatial scale affects landscape genetic analysis of a wetland grasshopper. *Mol. Ecol.* 22(9): 2467-2482.
- Keyghobadi, N., Roland, J. & Strobeck, C. 1999. Influence of landscape on the population genetic structure of the alpine butterfly *Parnassius smintheus* (Papilionidae). *Mol. Ecol.* 8(9): 1481-1495.
- Keyghobadi, N., Roland, J., Matter, S.F. & Strobeck, C. 2005. Among and within patch components of genetic diversity respond at different rates to habitat fragmentation: an empirical demonstration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1562): 553-560.
- Landguth, E.L. & Schwartz, M.K. 2014. Evaluating sample allocation and effort in detecting population differentiation for discrete and continuously distributed individuals. *Conservation Genetics* 15(4): 981-992.
- Landguth, E.L., Cushman, S.A., Schwartz, M.K., McKelvey, K.S., Murphy, M. & Luikart, G. 2010. Quantifying the lag time to detect barriers in landscape genetics. *Mol. Ecol.* 19(19): 4179-4191.
- Leblois, R., Estoup, A. & Rousset, F. 2009. IBDSim: a computer program to simulate genotypic data under isolation by distance. *Molecular Ecology Resources* 9(1): 107-109.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. 2010 Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources* 10: 831-844.
- Legendre, P. & Troussellier, M. 1988. Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnology and Oceanography* 33(5): 1055-1067.
- Liepert, S., Bialozyt, R. & Ziegenhagen, B. 2002. Wind-dispersed pollen mediates postglacial gene flow among refugia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(22): 14590-14594.
- Luikart, G., England, P.R., Tallmon, D., Jordan, S. & Taberlet, P. 2003. The power and promise of population genomics: from genotyping to genome typing. *Nature reviews genetics* 4(12): 981-994.
- Manel, S. & Holderegger, R. 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology & Evolution* 28(10): 614-621.
- Manel, S., Gaggiotti, O.E. & Waples, R.S. 2005. Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology & Evolution* 20(3): 136-142.
- Manel, S., Poncet, B.N., Legendre, P., Gugerli, F. & Holderegger, R. 2010. Common factors drive adaptive genetic variation at different spatial scales in *Arabis alpina*. *Mol. Ecol.* 19: 3824-3835.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G. & Taberlet, P. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution* 18(4): 189-197.
- Manni, F., Guerard, E. & Heyer, E. 2004. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human biology* 76(2): 173-190.
- Martins, K., Gugger, P.F., Llanderal-Mendoza, J., González-Rodríguez, A., Fitz-Gibbon, S.T., Zhao, J.L. & Sork, V.L. 2018. Landscape genomics provides evidence of climate-associated genetic variation in Mexican populations of *Quercus rugosa*. *Evolutionary Applications* 11(10): 1842-1858.
- Mateo-Sánchez, M.C., Balkenhol, N., Cushman, S., Pérez, T., Domínguez, A. & Saura, S. 2015. A comparative framework to infer landscape effects on population genetic structure: are habitat suitability models effective in explaining gene flow? *Landscape Ecology* 30(8): 1405-1420.
- Michels, E., Cottenie, K., Neys, L., De Gelas, K., Coppin, P. & De Meester, L. 2001. Geographical and genetic distances among zooplankton populations in a set of interconnected ponds: a plea for using GIS modelling of the effective geographical distance. *Mol. Ecol.* 10(8): 1929-1938.
- Miller, M.P. 2005. Alleles In Space (AIS): computer software for the joint analysis of interindividual spatial and genetic information. *Journal of Heredity* 96(6): 722-724.
- Monmonier, M.S. 1973. Maximum-difference barriers: an alternative numerical regionalization method. *Geographical analysis* 5(3): 245-261.
- Monteiro, W.P., Veiga, J.C., Silva, A.R., Carvalho, C.S., Lanes, E.C.M., Rico, Y. & Jaffé, R. 2019. Everything you always wanted to know about gene flow in tropical landscape (but were afraid to ask). *PeerJ* 7: e6446.
- Moritz, C. 1994. Defining 'evolutionarily significant units' for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 9 (10): 373-375.
- Pavlacky Jr, D.C., Goldizen, A.W., Prentis, P.J., Nicholls, J.A. & Lowe, A.J. 2009. A landscape genetics approach for quantifying the relative influence of historic and contemporary habitat heterogeneity on the genetic connectivity of a rainforest bird. *Molecular Ecology* 18(14): 2945-2960.
- Pimm, S.L. & Raven, P. 2000 Biodiversity - extinction by numbers. *Nature* 403: 843-845.

- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155(2): 945-959.
- Ray, N. 2005. PATHMATRIX: a geographical information system tool to compute effective distances among samples. *Molecular Ecology Notes* 5(1): 177-180.
- Richardson, J.L., Brady, S.P., Wang, I.J. & Spear, S.F. 2016. Navigating the pitfalls and promise of landscape genetics. *Mol. Ecol.* 25(4): 849-863.
- Rico, Y. 2019. Landscape genetics of Mexican biodiversity: A review. *Acta Universitaria* 29: e1894.
- Schoville, S.D., Bonin, A., François, O., Lobreaux, S., Melodelima, C. & Manel, S. 2012. Adaptive genetic variation on the landscape: methods and cases. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 23-43.
- Scribner, K.T., Blanchong, J.A., Bruggeman, D.J., Epperson, B.K., LEE, C.Y., PAN, Y.W., & Luukkonen, D.R. 2005. Geographical genetics: conceptual foundations and empirical applications of spatial genetic data in wildlife management. *The Journal of wildlife management* 69(4): 1434-1453.
- Shimizu-Inatsugi, R.I. E., Lihova, J., Iwanaga, H., Kudoh, H., Marhold, K., Savolainen, O. & Shimizu, K.K. 2009. The allopolyploid *Arabidopsis kamchatica* originated from multiple individuals of *Arabidopsis lyrata* and *Arabidopsis halleri*. *Mol. Ecol.* 18(19): 4024-4048.
- Shirk, A.J., Landguth, E.L. & Cushman, S.A. 2018. A comparison of regression methods for model selection in individual-based landscape genetic analysis. *Molecular Ecology Resources* 18(1): 55-67.
- Smouse, P.E., Long, J.C. & Sokal, R.R. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic zoology* 35(4): 627-632.
- Sokal, R.R. & Thomson, B.A. 1998. Spatial genetic structure of human populations in Japan. *Human biology* 1-22.
- Sork, V.L., Davis, F.W., Westfall, R., Flint, A., Ikegami, M., Wang, H. & Grivet, D. 2010. Gene movement and genetic association with regional climate gradients in California valley oak (*Quercus lobata noe*) in the face of climate change. *Mol. Ecol.* 19: 3806-3823.
- Storfer, A., Murphy, M.A., Evans, J.S., Goldberg, C.S., Robinson, S., Spear, S.F. & Waits, L.P. 2007. Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity* 98(3): 128.
- Storfer, A., Murphy, M.A., Spear, S.F., Holderegger, R. & Waits, L.P. 2010. Landscape genetics: where are we now? *Mol. Ecol.* 19(17): 3496-3514.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-573.
- Van Strien, M.J., Holderegger, R. & Van Heck, H.J. 2015. Isolation-by-distance in landscapes: considerations for landscape genetics. *Heredity* 114: 27-37.
- Van Strien, M.J., Keller, D. & Holderegger, R. 2012. A new analytical approach to landscape genetic modelling: Least-cost transect analysis and linear mixed models. *Mol. Ecol.* 21(16): 4010-4023.
- Vandepitte, K., Jacquemyn, H., Roldán-Ruiz, I. & Honnay, O. 2007. Landscape genetics of the self-compatible forest herb *Geum urbanum*: effects of habitat age, fragmentation and local environment. *Mol. Ecol.* 16(19): 4171-4179.
- Wang, I.J. 2013. Examining the full effects of landscape heterogeneity on spatial genetic variation: a multiple matrix regression approach for quantifying geographic and ecological isolation. *Evolution* 67(12): 3403-3411.
- Womble, W.H. 1951. Differential systematics. *Science* 114(2961): 315-322.
- Wright, S. 1943 Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- Zalewski, A., Piertney, S.B., Zalewska, H. & Lambin, X. 2009. Landscape barriers reduce gene flow in an invasive carnivore: geographical and local genetic structure of American mink in Scotland. *Mol. Ecol.* 18(8): 1601-1615.