

¿DÓNDE ESTAMOS Y HACIA DÓNDE VAMOS EN EL CONOCIMIENTO GENÉTICO DE LOS MAMÍFEROS MEXICANOS?

ELLA VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ Y RODRIGO VEGA

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

Resumen-México, comparado con los países del mundo, ocupa el lugar 14 en términos del tamaño de su territorio y, sin embargo, está situado en el cuarto lugar respecto a la diversidad biológica mundial por lo que es considerado un país 'megadiverso.' En términos de grupos taxonómicos, de entre los países megadiversos ocupa el 5º lugar en mamíferos y 3º si se consideran mamíferos endémicos. Actualmente se reconoce a la diversidad genética como un componente fundamental de la biodiversidad la cual, junto con los procesos evolutivos que la generan y mantienen, debe ser incorporada en los programas de evaluación, conservación y restauración de la diversidad. Así, las especies no deben visualizarse como entidades monotípicas, sino como un conjunto de poblaciones que difieren geográficamente, con una estructura histórica y genética distinguible y medible. En ello radica la importancia de evaluar qué tanto conocemos de la diversidad genética de las especies de flora y fauna de México y, para el caso que nos ocupa, particularmente de los mamíferos de nuestro país. A través de una revisión general de los estudios sobre genética molecular publicados entre 1995 y 2005, se presentan las áreas de estudio donde más se ha trabajado y se tiene mayor información genética sobre especies de mamíferos mexicanos (e.g., sistemática y taxonomía, genética de poblaciones, biogeografía, etc.) y cuáles son en cambio los temas y grupos taxonómicos menos estudiados. Finalmente, se señalan cuáles son las principales áreas y preguntas relevantes que deberían estudiarse, sobre todo considerando la investigación básica y aplicada necesaria para tener un conocimiento más completo de su diversidad genética. Dicha información esencial deberá integrarse al resto del conocimiento que se tiene de los mamíferos, particularmente para poder planear y cumplir los objetivos para su conservación. Algunos de los temas abordados en este capítulo han sido cubiertos a detalle por los otros autores del presente libro, lo cual en conjunto debe darnos un panorama verdaderamente cabal e íntegro de dónde estamos y hacia dónde vamos en el conocimiento genético de los mamíferos mexicanos.

Palabras clave: megadiversidad, diversidad genética, conservación, estudios genéticos, Mammalia, México

Abstract-Although Mexico has the 14th largest geographic size among the world's countries, it ranks 4th in terms of the world's biodiversity, and is considered a 'megadiverse' country. Among the megadiverse countries, Mexico ranks fifth for mammalian diversity and third for endemic mammals. At present, genetic diversity is recognized as a fundamental component of biodiversity that, together with the evolutionary processes that generate and maintain it, should be included in those programs directed to the evaluation, conservation, and restoration of biodiversity. Accordingly, species should not be visualized as monotypic entities, but as a series of populations that differ geographically, with a distinguishable and measurable historic and genetic structure. For these reasons, it is important to evaluate how much is known about the genetic diversity of Mexican species of plants and animals. A general review of recently published molecular-genetic studies reveals the areas of study for which genetic information exists for mammals (e.g., systematics, taxonomy, biogeography), as well as those themes and species less studied. We note major areas of research and relevant questions needed to develop the necessary information that should be incorporated into national planning of mammal conservation. Some of the themes presented in this chapter have been covered in detail elsewhere in this book, which provides a truly comprehensive foundation of where we are and where we are headed in the knowledge of the genetics of Mexican mammals.

Key words: megadiversity, genetic diversity, conservation, genetic studies, Mammalia, Mexico

ANTECEDENTES

México Megadiverso

Aunque por el tamaño de su territorio México ocupa el lugar 14 de entre los países del mundo, en cuanto a su biodiversidad está ubicado en el cuarto lugar mundial, y ha sido clasificado desde hace casi dos décadas como un país 'megadiverso' (Mittermeier 1988). Dichos niveles extraordinarios de biodiversidad son resultado de que México se encuentra en la zona de confluencia de dos regiones biogeográficas, la Neártica y la Neotropical, además de su complejidad geomorfológica, donde coinciden cuatro placas tectónicas (Ramamoorthy *et al.* 1993). La gran diversidad también es consecuencia del gran número de tipos de vegetación presentes en el país, los cuales pueden dividirse desde 30 hasta 50 subtipos, o ecoregiones, dependiendo de la clasificación que se use; Dinerstein *et al.* (1995), en una comparación de la diversidad de ecosistemas terrestres en países latinoamericanos, describen que México cuenta con 51 ecoregiones, seguida de Brasil con 34, Colombia 29, Argentina 19, Chile 12, y Costa Rica 8.

A nivel de especies y sólo considerando angiospermas, insectos (mariposas) y vertebrados, México tiene aproximadamente el 10% de las especies descritas en el mundo, y con un porcentaje aún mayor de especies endémicas (Cuadro 1). México es también considerado un país con una altísima diversidad de especies de flora y fauna marinas y dulceacuícolas, con niveles de riqueza y endemismos comparables con los de la biota terrestre (Salazar-Vallejo y González 1993, Arriaga *et al.* 1998, 2000). Sin embargo, sobre la diversidad marina se conoce mucho menos, igual que sucede en casi todo el mundo, por lo que constantemente se describen especies nuevas (Vázquez-Domínguez *et al.* 1998).

La topografía, junto con la variabilidad climática de México, han permitido el desarrollo de paisajes y ambientes heterogéneos dentro de cada ecosistema, donde la especiación y la evolución han producido una diversidad genética y evolutiva inmensa. La diversidad genética del país, la cual se ha empezado a estimar de manera directa sólo recientemente, va desde la variabilidad genética de muchas especies endémicas o amenazadas hasta, por ejemplo, los genes de *Zea diploperennis*, el único 'pariente' (especie cercana) silvestre del maíz, que se encuentra presente únicamente en un área extremadamente reducida en el país.

La diversidad genética se reconoce ya como un componente fundamental de la biodiversidad, aunque ha sido largamente ignorada en las diferentes estrategias de conservación

comúnmente establecidas en México en particular, pero también de manera general a nivel mundial. Y aunque ya se empieza a incorporar la protección de la diversidad genética dentro de programas y políticas de conservación (Humphries *et al.* 1995), se ha dado poca prioridad a la estimación directa de la diversidad genética, en parte porque no existe la información adecuada y por la dificultad de su obtención, pero también porque se ha asumido, erróneamente, que al proteger la diversidad a nivel o por arriba del nivel de especie, la diversidad genética y evolutiva asociada también se protege (Avise 1989, Moritz *et al.* 1996).

La Diversidad Genética y Su Evaluación

Las especies no deben visualizarse como entidades monotípicas, sino por el contrario como un conjunto de poblaciones que difieren geográficamente, con una estructura histórica, ecológica y genética distinguible, que puede evaluarse y medirse (Vázquez-Domínguez 2002, 2005a). Un gran número de especies de flora y fauna, en diferentes ambientes, muestran tanto una marcada divergencia genética como poblaciones altamente estructuradas (e.g., mamíferos, Patton *et al.* 1997; peces, Johnson 2002; pinos, Cuenca *et al.* 2003), lo cual en muchas ocasiones no es evidente a partir de comparaciones fenotípicas (Vázquez-Domínguez *et al.* 2001). Esto sugiere que la descripción de la biodiversidad basada en la distribución de tipos de vegetación, número de especies, o número de especies endémicas, no representa adecuadamente la diversidad evolutiva de la biota. Así, actualmente se reconoce la importancia de entender mejor los procesos temporales, espaciales, y evolutivos que han conformado la distribución actual de la biodiversidad, y que contar con dicha información es esencial para garantizar la viabilidad a largo plazo de los sistemas naturales.

Por ello, para la evaluación y protección de la diversidad genética se deben considerar la cantidad de diversidad genética dentro y entre poblaciones, lo mismo que el mantenimiento de los patrones históricos de evolución independiente y el potencial evolutivo entre poblaciones dentro de especies; esto es, el entendimiento de la identidad genética única de las poblaciones locales, así como su diversidad genética respecto a otras poblaciones y regiones. Esto ha sido posible con el desarrollo reciente de métodos moleculares que permiten una evaluación relativamente rápida de la diversidad genética de especies y poblaciones.

Es por todo lo anterior que es importante evaluar qué tanto conocemos acerca de la diversidad genética de la flora y fauna de México y, por supuesto, ¿de los mamíferos mexicanos!

Cuadro 1. Número de especies de animales y plantas en México, número de especies endémicas para cada grupo y número total en el mundo. Se muestra el lugar que ocupa México de entre los 17 países megadiversos en relación con un grupo particular y sus endémicos (datos de Mittermeier *et al.* 1998).

| Grupo | # Especies en México | # Especies Endémicas | # Especies en el Mundo | Lugar Megadiversidad | |
|--------------------------|----------------------|----------------------|------------------------|----------------------|---------------|
| | | | | por grupo | por endémicos |
| Mamíferos ^a | 449 | 140 | 4,629 | 5° | 3° |
| Aves | 1,050 | 125 | 9,040 | 12° | 6° |
| Reptiles | 717 | 368 | 6,458 | 2° | 2° |
| Anfibios | 284 | 169 | 4,222 | 4° | 6° |
| Peces agua dulce | 347 | | 8,411 | | |
| Vertebrados ^b | 2,501 | 802 | 10,680 | 6° | 3° |
| Mariposas | 2,237 | 200 | | 6° | 7° |
| Plantas ^c | 18,000-30,000 | 10,000-15,000 | 250,000 | 4° | 8° |

^a sólo terrestres; ^b sin peces; ^c angiospermas, gimnospermas, helechos, y briofitas

¿DÓNDE ESTAMOS?

Una forma de abordar esta pregunta, además del conocimiento que tenemos sobre el tema, fue a través de una revisión general sobre estudios de ecología molecular, con mamíferos, en México. Para ello, revisamos bases de datos de internet (e.g., Science Citation Index Expanded), utilizando palabras clave como "mammals," "genet," "molecular," "Mexico," nombres de familias, nombres de especies, etc., que aparecieran en el título o en las palabras clave, desde 1995 hasta la actualidad. Por supuesto que existen trabajos sobre genética molecular de mamíferos previos a estas fechas (e.g., Avise *et al.* 1974, Schmidt y Engstrom 1994), pero consideramos que concentrarnos en la última década es un buen muestreo dado que considera la época de mayor auge de los estudios moleculares. Con la información encontrada, a continuación describimos: (1) cuáles son los temas o áreas más estudiadas, es decir, dónde existe mayor información publicada; (2) aquellas áreas y grupos taxonómicos con menos información; y (3) finalmente sugerimos las preguntas más relevantes para estudiar y trabajar, considerando la investigación básica y aplicada necesaria para un conocimiento más completo acerca de la diversidad genética de los mamíferos mexicanos. En los primeros dos puntos incluimos también ejemplos de estudios realizados por nuestro grupo de trabajo.

Temas Más Estudiados

En primer lugar están los trabajos sobre sistemática y taxonomía, donde por mencionar sólo algunos y mostrar la diversidad de grupos taxonómicos estudiados, se tienen variedad de roedores como tuzas (*Cratogeomys* spp.; Demastes *et al.* 2002, Hafner *et al.* 2004, Hafner *et al.* en prensa), musarañas (*Cryptotis phillipsii*; Woodman y Timm 2000), lagomorfos (Ramírez-Silva, capítulo III en este libro), *Reithrodontomys* (Arellano *et al.*, capítulo IV en este libro), algunas especies de la familia Muridae (Espinosa, capítulo VI en este libro), o la descripción de una nueva especie de *Habromys* (Carleton *et al.* 2002). Asimismo, mamíferos más grandes como el venado *Odocoileus hemionus crooki*, que se reconoció como una especie híbrida (Heffelfinger 2000) y monos de la especie *Alouatta* (Cortes-Ortiz *et al.* 2003).

Le siguen estudios sobre genética de poblaciones, con diversas aproximaciones y tipos de preguntas a resolver. Estos estudios cubren un amplio número de temas, desde análisis exclusivamente de genética de poblaciones de diferentes especies, otros relacionados con aspectos demográficos, otros más cuyo objetivo es dilucidar la estructura y diferenciación genética entre poblaciones (e.g., *Sorex ornatus* presenta poblaciones con una subdivisión genética significativa; Maldonado *et al.* 2004), sobre aspectos de paternidad (Ortega, capítulo I en este libro), o la estimación de niveles de variabilidad genética de poblaciones y de especies y su comparación a nivel regional o mundial (mamíferos marinos, Medrano-González, capítulo II en este libro; murciélagos, Russell *et al.* 2005).

En un estudio sobre genética y demografía del roedor *Liomys pictus*, en la selva caducifolia de las costas de Jalisco, se observó que los niveles de variabilidad genética (heterocigosidad) estaban directamente relacionados con las diferentes fases del ciclo estacional de densidad: fue durante los periodos de menor densidad (época seca) donde se documentaron los individuos más variables genéticamente (Vázquez-Domínguez *et al.* 1999).

También se han realizado estudios que evalúan aspectos genéticos sobre ciertos parásitos y virus presentes en, o transmitidos por, mamíferos (principalmente roedores), tales como tremátodos, céstodos, morbilivirus, hantavirus, diversas especies de ácaros, especies específicas como *Escherichia coli* y *Eimeria* spp., o estudios relacionados con enfermedades específicas

como la Cisticercosis (Vega *et al.* 2003) y la Leishmaniasis, y un largo etcétera de especies y estudios (Estebanes-González y Cervantes 2005). Una variación interesante en este tema es el estudio de los patrones de especiación entre los huéspedes mamíferos y sus parásitos (e.g., *Cratogeomys* spp. y sus piojos, *Geomydoecus*; Demastes *et al.* 2002; Hafner *et al.* 2004, Hafner *et al.* en prensa).

Finalmente, el gran auge que recientemente han tomado los estudios sobre filogeografía se ha hecho evidente también en relación con los mamíferos mexicanos (Riddle y Hafner, capítulo VII en este libro, Vázquez-Domínguez 2005b). Así, tenemos trabajos sobre filogeografía intraespecífica que han evaluado cómo las poblaciones alopatricas del roedor *Peromyscus furvus*, con altos niveles de diferenciación, son congruentes con la geología e historia de la Sierra Madre Oriental (Harris *et al.* 2000), lo mismo que *Pappogeomys* y *Cratogeomys* en el Cinturón Volcánico Transversal (Demastes *et al.* 2002; Hafner *et al.* 2004; Hafner *et al.* en prensa). También se han hecho estudios sobre estructura genética y filogeografía del manatí (*Trichechus manatus*) a todo lo largo de su distribución (García-Rodríguez *et al.* 1998). En cuanto a filogeografía comparada se han estudiado los patrones filogeográficos de mamíferos neotropicales de México y Sudamérica (Ditchfield 2000) y se han revelado procesos de vicarianza en diferentes especies (*Peromyscus*, *Dipodomys*, *Chaetodipus*) relacionados con la historia de la formación de la biota del desierto de la península de Baja California (Riddle *et al.* 2000a, 2000b, 2000c).

Con este enfoque filogeográfico se ha podido también evaluar la evolución y migración histórica de las especies de liebres del género *Lepus*, encontrándose que el origen más probable de este grupo es el continente Americano, que las especies mexicanas están más cercanamente relacionadas con las especies americanas, y que hubo más de una migración entre Asia-Europa y América a través de la zona Holártica durante el Pleistoceno (Ramírez-Silva *et al.* enviado). A través de un enfoque combinado se ha podido evaluar la genética poblacional, patrones de migración y filogeografía del murciélago *Tadarida brasiliensis mexicana* (Russell *et al.* 2005), especie con diversos grupos a lo largo de su amplia distribución, los cuales presentan variación tanto en patrones migratorios como en las rutas que siguen durante la migración. Sorpresivamente, el estudio reveló que no existe estructuración genética o diferencias conductuales entre los grupos migratorios.

Temas Menos Estudiados

En nuestra revisión bibliográfica y considerando en particular los niveles taxonómicos de orden y familia, encontramos que de los 13 órdenes con especies de mamíferos con distribución en México (Cuadro 2), para 4 de éstos no existe ningún estudio genético, mientras que los órdenes con mayor número de familias (Rodentia, Chiroptera, y Cetacea), sólo entre el 50 y 60% de dichas familias tienen algún estudio sobre genética molecular de alguna de sus especies (Cuadro 2). Además, el total de estudios no supera los 30, ¡considerando a todas las familias juntas! Ello es muestra significativa de lo poco estudiada genéticamente que ha sido nuestra fauna mastozoológica.

Así como describimos las preguntas particulares que más se han estudiado dentro de trabajos sobre genética de poblaciones (i.e., demografía, estructuración y diferenciación), también hay temas poco abordados como son, por mencionar sólo algunos, fisiología, conducta, hibridización, migración, y procesos evolutivos como diversificación y especiación. Un estudio sobre fisiología y genética con el roedor *Liomys pictus* permitió evaluar la relación que existe entre la variabilidad genética y el metabolismo; en los ambientes estacionales que habita esta especie, se observó que los individuos más heterocigos metabolizan más

Cuadro 2. Órdenes y familias de mamíferos para México en las que existe algún estudio sobre genética molecular publicado entre 1995 y 2004.

| Orden | Total Familias | Familias con Estudios Genéticos |
|-----------------|----------------|---|
| Chiroptera | 8 | Vespertilionidae Phyllostomidae Emballonuridae Molossidae Mormoopidae |
| Rodentia | 8 | Muridae Heteromyidae Geomyidae Sciuridae |
| Cetacea | 8 | Delphinidae Phocoenidae Balaenopteridae Eschrichtiidae |
| Carnivora | 5 | Canidae Felidae |
| Lagomorpha | 1 | Leporidae |
| Insectivora | 2 | Soricidae |
| Primates | 1 | Cebidae |
| Pinnipedia | 2 | Otariidae |
| Sirenia | 1 | Trichechidae |
| Artiodactyla | 4 | no hay |
| Xenarthra | 2 | no hay |
| Didelphimorphia | 1 | no hay |
| Perissocactyla | 1 | no hay |

eficientemente el agua y presentan un peso promedio mayor, en comparación con los menos variables (Vázquez-Domínguez *et al.* 1998).

Existen asimismo pocos estudios genéticos con especies mexicanas que involucren especies endémicas y/o amenazadas (o en alguna otra categoría de protección), y que además tengan un objetivo de conservación. Bajo este enfoque se pueden plantear gran diversidad de preguntas y aplicaciones. Por ejemplo, Eizirik y colaboradores (2001) encontraron que, contrario a lo esperado, el jaguar (*Panthera onca*) presenta una estructuración genética que no está correlacionada con la distribución de sus poblaciones a lo largo de su distribución actual, información que tiene importantes aplicaciones en planes de conservación de la especie. En un estudio con el lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*), una subespecie del lobo gris de la que posiblemente sólo existen animales en cautiverio, se determinó que los individuos de las poblaciones cautivas pueden entrecruzarse para aumentar la diversidad genética y evitar la consanguinidad sin amenazar su pureza (García-Moreno *et al.* 1996). En la isla Estanque, en el Golfo de California, se encontró que individuos de *Peromyscus guardia*, roedor endémico de la isla, mantuvieron niveles de variabilidad genética similares durante más de dos décadas, a pesar de haber sufrido una disminución significativa del tamaño poblacional (Vázquez-Domínguez *et al.* 2004). Por otro lado, y de nuevo contrario a lo esperado, en un estudio con el roedor *Oryzomys couesi cozumelae*, endémico de la isla Cozumel y catalogado como especie

amenazada, se han encontrado niveles de variabilidad genética significativamente altos (Vega en preparación), cuando lo que comúnmente se observa en islas son niveles de moderados a bajos (Frankham 1995).

Como puede apreciarse, muchos estudios sobre genética, aunque no implícitamente, tienen aplicaciones en conservación. Sin embargo, lo que no ha sido particularmente estudiado a través de evaluaciones de genética molecular son preguntas específicas y directas de conservación, lo mismo que la utilización de herramientas asociadas con genética (e.g., pruebas de pedigrí, pruebas de asignación) para propósitos de conservación (Maldonado, capítulo V en este libro). Entre las posibilidades de estudio se tiene, por ejemplo, diferenciación de especies crípticas utilizando marcadores altamente variables como los microsatélites y pruebas de asignación; también para la evaluación del movimiento y flujo génico a lo largo de corredores que unen fragmentos de vegetación o de patrones de migración (aves, murciélagos), así como utilizar medidas de diversidad genética (heterocigosidad, diversidad nucleotídica, etc.) para determinar áreas prioritarias para la conservación y evaluar el potencial evolutivo de las especies (Vázquez-Domínguez *et al.* 2001, Moritz 2002, Paetkau *et al.* 2004), entre muchas otras aplicaciones.

¿HACIA DÓNDE VAMOS?

Después de esta breve descripción de los temas más y menos estudiados en relación con los estudios genéticos de especies de mamíferos mexicanos, es evidente que la lista de las preguntas relevantes a estudiar que quisiéramos proponer puede ser más que larga. Sin embargo, nuestro objetivo es resumir aquellas más relevantes y la mejor manera de hacerlo, consideramos, es partiendo de dos escalas de estudio: ecológica e histórica, aproximación que permite enfocarse en áreas particulares de trabajo y que a su vez pueden vincularse en diferentes puntos de unión que conforman un estudio particular.

Escala Ecológica e Histórica

Existen cuatro áreas principales de estudio en la escala ecológica, dentro de las cuales señalamos preguntas o temas particulares de relevancia en el estudio moderno de la genética y ecología molecular, que representa además información que sobre los mamíferos de México es esencial generar y difundir. Asimismo, en la escala mayor, la histórica, identificamos tres áreas con sus temas correspondientes (Fig. 1). Para ambas escalas, hay que enfatizar la necesidad de incrementar los estudios de especies endémicas y en alguna categoría de protección, especies marinas, especies económicamente importantes y con algún tipo de uso, y aquellas sobre las que no exista ninguna información. No sobra repetir que no es ésta una lista exhaustiva, pero sí una propuesta de la cual partir y plantear investigación relevante y de actualidad.

Puntos de Unión

Lo interesante además es que las escalas ecológica e histórica, aunque parecen dos extremos, tienen puntos de unión en los que se pueden abordar estudios combinando diferentes preguntas. Una forma es utilizando aproximaciones de biocomplejidad, que se refiere a combinar diferentes niveles de estudio para resolver un problema; así, se puede evaluar cómo se estructuran las poblaciones de una o más especies en respuesta a dichos niveles, los cuales actúan en sincronía: ambiental (factores abióticos) + genético (diversidad y variabilidad) + comunidades (composición de especies) + morfología.

En las áreas de ecología, biogeografía y conservación las posibilidades de estudio son enormes. Se pueden explorar

Preguntas Relevantes

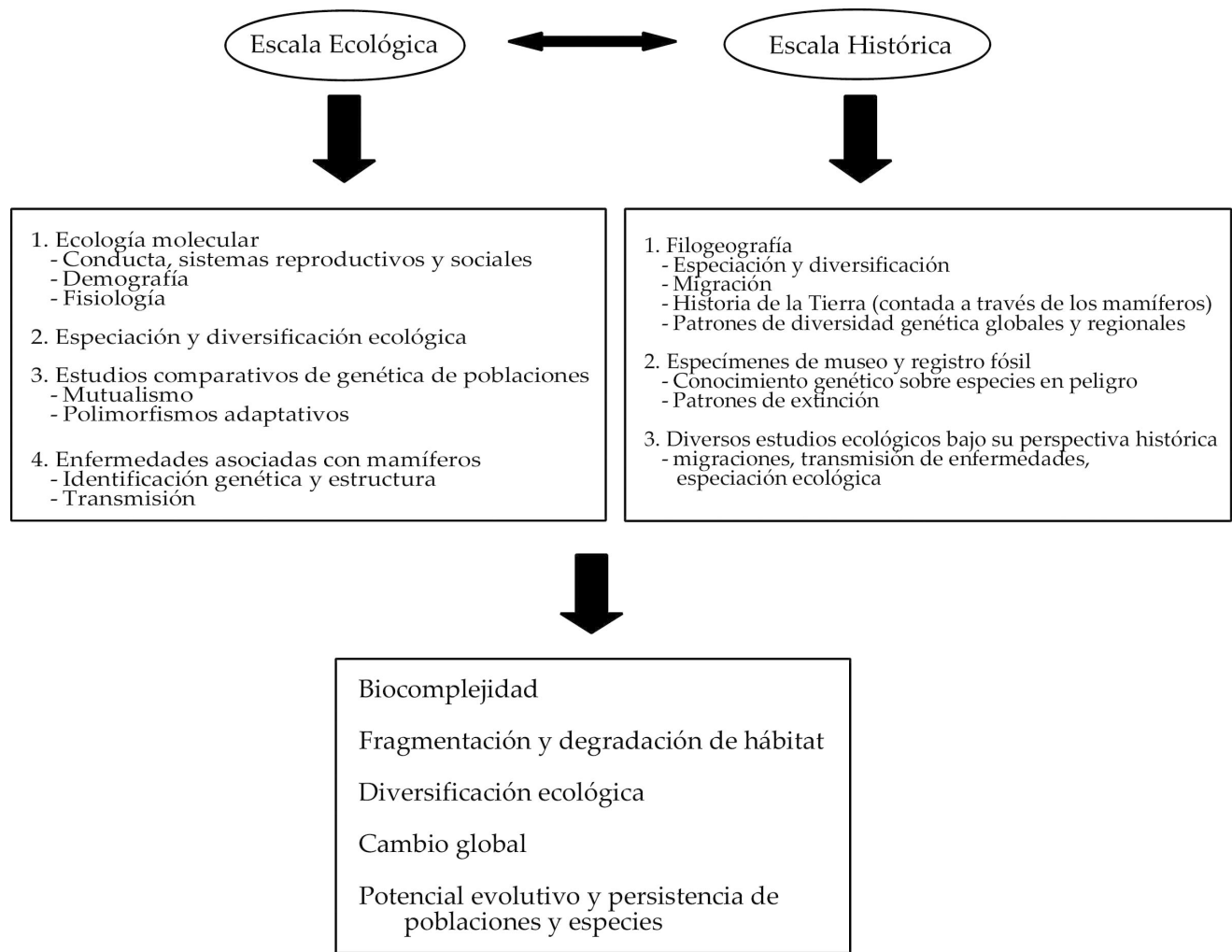


Figura 1. Esquemas de las áreas principales de estudio sobre genética y ecología molecular de mamíferos mexicanos en las escalas histórica y ecológica, y los temas o preguntas correspondientes a cada área y de mayor prioridad.

preguntas específicas con énfasis en: (1) fragmentación y degradación de hábitat; (2) cambio global; (3) hibridización; (4) especies exóticas; (5) programas de restauración; y (6) reintroducción / traslocación de especies. Asimismo, está la posibilidad de plantear estudios a largo plazo, en particular sobre cambios genéticos espaciales y temporales, desde la aproximación ecológica hasta la histórica y evolutiva.

La mayoría, si no todos, los ecosistemas y hábitat naturales en el país están en mayor o menor grado fragmentados. Por ello, para realizar estudios de poblaciones y comunidades silvestres lo mismo que para llevar al cabo acciones de restauración y de conservación, es primordial evaluar el efecto de la fragmentación en los niveles de variación genética de las poblaciones; es necesario estimar la estructuración de las poblaciones asociada a la fragmentación y las diferencias en dichos parámetros entre especies con alta vagilidad comparadas con la menos vágiles, así como los cambios en la diversificación ecológica y especialización de las especies.

Otro aspecto de primordial importancia es evaluar los efectos del cambio global a diferentes niveles; particularmente se

puede pensar en la relación entre cambios en la distribución de las especies y su hábitat (asociadas con el cambio global) y si éstos conllevan cambios a nivel genético. Las áreas naturales protegidas y las especies que las conforman están directamente influenciadas por estos cambios, los cuales habrá que medir y evaluar, entre otros, genéticamente.

Es necesario identificar sitios y áreas donde exista el mayor potencial evolutivo de las poblaciones; ello implica no sólo conocer niveles de variabilidad genética, sino que se requiere evaluar la diversidad biogeográfica, ecológica y evolutiva de éstas, para que pueda asegurarse la real persistencia de las especies. De tal forma que los estudios genéticos deberán enfocarse no sólo a los individuos dentro de las poblaciones, sino que deberán incorporar la historia biogeográfica por un lado, y los patrones ecológicos por el otro.

Debemos enfatizar que otra prioridad para futuros trabajos es continuar e incrementar el desarrollo de herramientas y técnicas genéticas con aplicaciones diversas como las ya comentadas a lo largo de este capítulo. Lo mismo que los temas y áreas de estudio, es necesario diversificar los grupos y taxones

que se estudien, para disminuir el gran hueco de información que existe en muchos órdenes, familias y especies. Por último pero no menos importante, es indispensable que se publiquen los trabajos y estudios en medios de mayor circulación que las tesis de grado, en las cuales hay muchísima información que difícilmente llega a conocer más que un pequeño grupo de personas; sólo a través de revistas de investigación y difusión nacionales e internacionales será posible ir completando el conocimiento sobre los mamíferos de nuestro país.

Jim Patton, en el prefacio de este libro, hace un maravilloso recuento de lo que ha sido la historia y el camino de los estudios sobre genética en México, mostrándonos además un excelente bosquejo de las líneas de investigación más importantes, a las que habrían de dirigirse los actuales y futuros estudiosos de nuestra rica fauna mastozoológica, a lo largo y ancho del camino que hemos de seguir quienes disfrutamos trabajar, estudiar, y enseñar genética molecular y evolución.

AGRADECIMIENTOS

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) otorgó el apoyo económico para la realización del Simposio (Proyecto J200.624/2004) y los autores han tenido apoyo económico para la realización del trabajo de investigación de la DGAPA (IX238004 y IN215205) y del CONACyT (Semarnat-2002-C01-0571) y beca para maestría (CONACyT para RVB).

LITERATURA CITADA

- Arriaga, C.L., V. Aguilar, J. Alcocer (eds.). 2000. *Aguas continentales y diversidad biológica de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Arriaga, C.L., E. Vázquez-Domínguez, J. González-Cano, R. Jiménez, E. Muñoz, V. Aguilar. (coords.). 1998. *Regiones prioritarias marinas de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Avise, J.C. 1989. A role for molecular genetics in the recognition and conservation of endangered species. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 79-281.
- Avise, J.C., M.H. Smith, R.K. Selander, T.E. Lawlor, P.R. Ramsey. 1974. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*: V. Insular and mainland species of the subgenus *Haplomylomys*. *Systematic Zoology* 23, 226-238.
- Cortés-Ortiz, L., E. Bermingham, C. Rico, E. Rodríguez-Luna, I. Sampaio, M. Ruíz-García. 2003. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 64-81.
- Cuenca, A., A.E. Escalante, D. Piñero. 2003. Long-distance colonization, isolation by distance, and historical demography in a relictual Mexican pinyon pine (*Pinus nelsonii* Shaw) as revealed by paternally inherited genetic markers (cpSSRs). *Molecular Ecology* 12: 2087-2097.
- Carleton, M.D., O. Sanchez, G.U. Vidales. 2002. A new species of *Habromys* (Muroidea: Neotominae) from Mexico, with genetic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 488-533.
- Demastes, J.W., T.A. Spradling, M.S. Hafner, D.J. Hafner, D.L. Reed. 2002. Systematics and phylogeography of pocket gophers in the genera *Cratogeomys* and *Pappogeomys*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22: 144-154.
- Dinerstein, E., D. Olson, D. Graham, A. Webster, S. Primm, M. Bookbinder, G. Ledec. 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las ecoregiones terrestres de América Latina y el Caribe*. Fondo Mundial para la Naturaleza-Banco Mundial, Washington D.C.
- Ditchfield, A.D. 2000. The comparative phylogeography of Neotropical mammals: patterns of intraspecific mitochondrial DNA variation among bats contrasted to nonvolant small mammals. *Molecular Ecology* 9: 1307-1318.
- Eizirik, E., J.H. Kim, M. Menotti-Raymond, P.G. Crawshaw, S.J. O'Brien, W.E. Johnson. 2001. Phylogeography, population history and conservation genetics of jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). *Molecular Ecology* 10: 65-79.
- Estebanes-González, M.L., F.A. Cervantes. 2005. Mites and ticks associated with some small mammals in Mexico. *International Journal of Acarology* 31: 23-37.
- Frankham, R. 1995. Conservation genetics. *Annual Review of Genetics* 29: 305-327.
- García-Moreno, J., M.D. Matocq, M.S. Roy, E. Geffen, R.K. Wayne. 1996. Relationships and genetic purity of the endangered Mexican wolf based on analysis of microsatellite loci. *Conservation Biology* 10: 376-389.
- García-Rodríguez, A.I., B.W. Bowen, D. Domning, A.A. Mignucci-Giannoni, M. Marmontel, R.A. Montoya-Ospina, B. Morales-Vela, M. Rudin, R.K. Bonde, P.M. McGuire. 1998. Phylogeography of the West Indian manatee (*Trichechus manatus*): how many populations and how many taxa? *Molecular Ecology* 7: 1137-1149.
- Hafner, M.S., T.A. Spradling, J.E. Light, D.J. Hafner, J.R. Demboski. 2004. Systematic revision of pocket gophers of the *Cratogeomys gymnurus* species group. *Journal of Mammalogy*, 85:1170-1183.
- Hafner, M.S., J.E. Light, D.J. Hafner, S.V. Brant, T.A. Spradling. En prensa. Cryptic species in the Mexican pocket gopher, *Cratogeomys merriami*. *Journal of Mammalogy*.
- Harris, D., D.S. Rogers, J. Sullivan. 2000. Phylogeography of *Peromyscus furvus* (Rodentia; Muridae) based on cytochrome *b* sequence data. *Molecular Ecology* 9: 2129-2135.
- Heffelfinger, J.R. 2000. Status of the name *Odocoileus hemionus crooki* (Mammalia: Cervidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 113: 319-333.
- Humphries, C.J., P.H. Williams, R.I. Vane-Wright. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 93-111.
- Johnson, J.B. 2002. Evolution after the flood: phylogeography of the desert fish Utah chub. *Evolution* 56: 948-960.
- Maldonado, J.E., F. Hertel, C. Vilá. 2004. Discordant patterns of morphological variation in genetically divergent populations of ornate shrews (*Sorex ornatus*). *Journal of Mammalogy* 85: 886-896.
- Mittermeier, R.A. 1988. Primate diversity and the tropical forest: case studies from Brazil and Madagascar and the importance of the megadiversity countries. En: *Biodiversity* (E. Wilson, ed.). Pp. 145-154. National Academic Press, Washington, D.C.
- Mittermeier, R.A., C.G. Mittermeier, P. Robles-Gil. 1998. *Megadiversidad. Los países biológicamente más ricos del mundo*. CEMEX, México.
- Moritz, C. 2002. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic Biology* 51: 238-254.
- Moritz, C., W.J. Worthington, L. Pope, W.B. Sherwin, A.C. Taylor, and C.J. Lipus. 1996. Applications of genetics to the conservation and management of Australian fauna: four case studies from Queensland. En: *Molecular genetic approaches in conservation* (T.B. Smith, R.K. Wayne, eds.). Pp. 442-456. Oxford University Press, Oxford.
- Paetkau, D., R. Slade, M. Burden, A. Estoup. 2004. Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology* 13: 55-65.

- Patton, J.L., M.N.F. da Silva, M.C. Lara, M.A. Mustrangi. 1997. Diversity, differentiation, and the historical biogeography of nonvolant small mammals of the neotropical forests. En: *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities* (W. Laurence, R. Bierregard, eds.). Pp. 455-465. Chicago University Press, Chicago.
- Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot, and J. Fá (eds.). 1993. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, Oxford.
- Ramírez-Silva, J.P., F. González-Cóztatl, E. Vázquez-Domínguez, F. Cervantes, D.S. Rogers. (enviado). Geographical and molecular congruence in *Lepus* (Mammalia: Lagomorpha). *Journal of Biogeography*.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander. 2000a. Phylogeography and systematics of the *Peromyscus eremicus* species group and the historical biogeography of North American warm regional deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17:145-160.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander. 2000b. Comparative phylogeography of Bailey's pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* species group: historical vicariance of the Baja California Peninsular Desert. *Molecular Phylogeography and Evolution*, 17:161-172.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander, J.R. Jaeger. 2000c. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 14438-14443.
- Russell, A.L., R.A. Medellín, G.F. McCracken. 2005. Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Ecología Molecular* 14: 2207-2222.
- Salazar-Vallejo, S.I., N.E. González (eds.). 1993. *Biodiversidad marina y costera de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Schmidt, C.A., M.D. Engstrom. 1994. Genic variation and systematics of rice rats (*Oryzomys palustris* species group) in southern Texas and northeastern Tamaulipas, Mexico. *Journal of Mammalogy* 74: 914-928.
- Vázquez-Domínguez, E. 2002. Phylogeography, historical patterns and conservation of natural areas. En: *Protected areas and the regional planning imperative in North America* (G. Nelson, J.C. Day, L.M. Sportza, J. Loucky, C. Vásquez, eds.). Pp. 369-378. University of Calgary Press, Calgary, Canadá.
- Vázquez-Domínguez, E. 2005a ¿Cuál es el enfoque de la ecología molecular? Ejemplos con un ratón espinoso. En: *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos* (G. Sánchez Rojas, A.E. Rojas Martínez, eds.). CIB-UAEH, México.
- Vázquez-Domínguez, E. 2005b. Filogeografía y vertebrados. En: *Ecología Molecular* (L. Eguiarte, V. Souza, X. Aguirre, eds.). UNAM, México.
- Vázquez-Domínguez, E., D. Piñero, G. Ceballos. 1998. Heterozygosity patterning and its relation to fitness components in experimental populations of *Liomys pictus* from tropical forests in western Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 501-514.
- Vázquez-Domínguez, E., D. Piñero, G. Ceballos. 1999. Linking heterozygosity, demography, and fitness of tropical populations of *Liomys pictus*. *Journal of Mammalogy* 80: 810-822.
- Vázquez-Domínguez, E., G. Ceballos, J. Cruzado. 2004. Extirpation of an insular subspecies by a single introduced cat: the case of the endemic deer mouse *Peromyscus guardia* on Estanque Island, Mexico. *Oryx* 38(3): 347-350.
- Vázquez-Domínguez, E., C. Aguilar, V. Aguilar, V. Arenas. 1998. Áreas prioritarias marinas de alta biodiversidad. En: *Regiones prioritarias marinas de México* (L. Arriaga Cabrera, E. Vázquez-Domínguez, J. González-Cano, R. Jiménez Rosenberg, E. Muñoz López, V. Aguilar Sierra, coords.). Pp. 109-126. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Vázquez-Domínguez, E., D. Paetkau, N.J. Tucker, G. Hinten, C. Moritz. 2001. Resolution of natural groups using iterative assignment tests: an example from two species of Australian native rats (*Rattus*). *Molecular Ecology* 10: 2069-2078.
- Vega, R., D. Piñero, B. Ramanankandrasana, M. Dumas, B. Bouteille, A. Fleury, E. Sciutto, C. Larralde, G. Fragoso. 2003. Population genetic structure of *Taenia solium* from Madagascar and Mexico: implications for clinical profile diversity and immunological technology. *International Journal for Parasitology* 33: 1479-1485.
- Woodman, N., R.M. Timm. 2000. Taxonomy and evolutionary relationships of Phillips' small-eared shrew, *Cryptotis phillipsii* (Schaldach, 1966), from Oaxaca, Mexico (Mammalia: Insectivora: Soricidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 113: 339-355.

