



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS
DE HIDALGO**

Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales



Programa de Maestría en Ciencias en Ecología Integrativa

**“Fragmentación del hábitat y su efecto en la estructura genética de dos
linajes del género *Pinus* distribuidos en la Meseta Purépecha”**

Tesis

Como requisito para obtener el grado académico de
Maestro en Ciencias en Ecología Integrativa

PRESENTA

Ing. Agustín Molina Sánchez

Director de Tesis

Dr. Leonel Arturo López Toledo

Co-directora

Dra. Patricia Delgado Valerio

Morelia, Michoacán. Agosto de 2017



UNIVERSIDAD MICHOACANA
DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO
Cuna de Reyes, crisol de pensadores

Indice

.....	2
RESUMEN GENERAL	3
GENERAL ABSTRACT	4
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	5
Hipótesis.....	10
Objetivo general.....	10
Objetivos particulares	10
Capítulo I	11
Fragmentación y conectividad del hábitat de dos especies de <i>Pinus</i> , distribuidas en la eco-región Meseta Purépecha, México: un enfoque espacio-temporal.....	11
RESUMEN	12
ABSTRACT	13
I. Introducción	14
II. Materiales y métodos	19
III. Resultados	25
IV. Discusión	30
Capitulo II	51
Fragmentación del hábitat y su efecto en la estructura genética de dos linajes del género <i>Pinus</i> distribuidos en la Meseta Purépecha, Michoacán, México	51
I. Introducción	54
2.1. Trabajo de laboratorio	57
2.2. Análisis molecular.....	59
Conclusiones generales.....	80

RESUMEN GENERAL

El tema central del presente trabajo se desarrolló bajo la perspectiva del paisaje genético, para determinar la dinámica de la fragmentación del hábitat y su repercusión en la distribución de la variación genética de dos linajes de *Pinus* (*Pinus montezumae* y *Pinus pseudostrobus*), distribuidos en la eco-región Meseta Purépecha del estado de Michoacán. El trabajo contempla el análisis de datos ambientales y genéticos, auxiliado de métodos y conceptos teóricos de la genética de poblaciones, del paisaje ecológico y de la estadística espacial. A partir de este tipo de información se desarrollaron dos estudios; el primero que trata sobre la fragmentación y conectividad del hábitat de la eco-región, con un enfoque multitemporal (1986, 2011 y 2016), y el segundo, sobre el efecto que la fragmentación del hábitat tiene en la distribución de la variación genética de estas especies, con el uso de marcadores moleculares microsatélites de núcleo (SSRn). Los datos permitieron determinar que la eco-región ha perdido superficie forestal (20.89%), por el incremento de las coberturas agrícolas (13.72%) y se ha fragmentado, donde se estiman entre 77 a 244 parches /Ha, dependiendo del tipo de cobertura, siendo los bosques de encino los más afectados. Se determinaron cuatro zonas importantes para la conectividad del paisaje y 198 corredores potenciales de dispersión. Genéticamente, las poblaciones de los dos linajes contienen niveles de variación genética intermedios ($H_e = 0.413$), con un índice de endogamia significativo en todas las poblaciones y tamaños efectivos reducidos. Las poblaciones presentan una estructuración genética marcada, dividida en cinco grupos genéticos, donde las poblaciones de *P. pseudostrobus* presentan la mayor divergencia. El sentido de la migración fue heterogéneo, y el grupo genético K4 es el que recibe más migrantes del resto de los grupos. Los resultados apoyan la hipótesis de aislamiento por el ambiente (IBE), como la causal más importante de la estructura genética observada, siendo las variables elevación, climáticas y una estructural (importancia del fragmento para la conectividad; dPC), las de mayor contribución, limitando el flujo genético entre las poblaciones, y promoviendo la divergencia genética y ecológica de los linajes de pinos estudiados. Este es el primer estudio que explora el enfoque del paisaje genético en especies de pinos mexicanos, por lo que puede servir como base para el desarrollo de trabajos con otras especies de pinos o de árboles de zonas templadas, que ayuden a conocer y establecer patrones genéticos y paisajísticos en estos sistemas forestales.

GENERAL ABSTRACT

The central theme of the present work was developed from the perspective of landscape genetics to determine the dynamics of habitat fragmentation and their impact on the distribution of genetic variation of two *Pinus* lineages (*Pinus montezumae* and *Pinus pseudostrobus*) distributed in the Meseta Purépecha eco-region of the state of Michoacán. The study includes the analysis of environmental and genetic data, aided by theoretical methods and concepts of population genetics, landscape ecology and spatial statistics. From this type of information two studies were developed; The first one dealing with the fragmentation and connectivity of the habitat of the eco-region, with a multitemporal approach (1986, 2011 and 2016), and the second, on the effect that habitat fragmentation has on the distribution of genetic variation of these species, with the use of molecular microsatellite nucleus markers (SSRn). The data allowed to determine that the eco-region has lost forest area (20.89%), due to the increase in agricultural cover (13.72%) and has been fragmented, where are estimated 77-244 patches / 100 hectares, depending on the type of forest Coverage, with oak forests being the most affected. Four important areas were identified for landscape connectivity and 198 potential dispersion corridors. Genetically, populations of the two lineages contain levels of intermediate genetic variation ($He = 0.413$), with a significant inbreeding index in all populations and reduced effective sizes. The populations have a marked genetic structure, divided into five genetic groups, where the populations of *P. pseudostrobus* present the greatest divergence. The sense of migration was heterogeneous, and the genetic group K4 is the one that receives more migrants from the rest of the groups. The results support the hypothesis isolation by environment (IBE), as the most important causal of the observed genetic structure, being the elevation, climatic and structural variables (importance of the fragment for connectivity, dPC) those that limit the genetic flow among the populations, promoting genetic and ecological divergence of the lineages of studied pines. This is the first study that explores the genetic landscape approach in Mexican pine species, so it can serve as a basis for the development of works with other pine or temperate zones tree species that help to know and establish genetic patterns and in landscaping in these forest systems.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La fragmentación del hábitat provoca la pérdida y reducción de los bosques, lo que conlleva a un mayor aislamiento geográfico presentando consecuencias negativas en las poblaciones, impidiendo el flujo de genes entre los fragmentos y provocando así la existencia de un patrón de reducción de los tamaños de las poblaciones (San Vicente *et al.*, 2012). Es por ello que se puede inducir un decremento futuro de genes así como la pérdida de variación genética (De abreu Moreira *et al.*, 2015), llevando a dichas poblaciones a procesos de endogamia y deriva génica, todo ello convergiendo en una disminución de la variabilidad de la población y su poder de adaptación a cambios fortuitos (Heeleman *et al.*, 2014; Vranckx *et al.*, 2014; San Vicente *et al.*, 2012). De igual forma con la reducción de los hábitats se ven beneficiadas las poblaciones de especies generalistas y decrecidas las especialistas, a la par de esto se generan las condiciones para que especies invasoras puedan colonizar los fragmentos, ya que estas modificaciones a los ecosistemas provocan cambios en el microclima dentro de los fragmentos, debido a un incremento en la insolación, el impacto del viento y la incidencia de heladas, por lo que los regímenes de humedad y temperatura se ven alterados provocando con ello efectos en la estructura y composición de la vegetación (San Vicente *et al.*, 2012). En general, el proceso de la fragmentación engloba tres fases (Valdéz, 2011): (1) pérdida del hábitat, lo que provoca reducciones de los tamaños poblacionales, lo que puede inducir a un colapso demográfico; (2) separación progresiva de los fragmentos, lo que conduce al aislamiento y por ende disminuye la capacidad de dispersión; (3) los efectos de borde, consisten en cambios en las condiciones biológicas y ambientales, lo que puede provocar alteraciones en los ciclos de vida de las especies.

La fragmentación del hábitat está considerada como la principal causa de la crisis global de biodiversidad (Frankham *et al.*, 2000). Afecta en diferentes niveles de la organización biológica; ecosistemas, comunidades, poblaciones y genes: i) reduce de manera progresiva los tamaños de las poblaciones en cada uno de los fragmentos del hábitat original, así como de toda la escala del paisaje, ii) ocasiona una pérdida definitiva de especies y poblaciones en los fragmentos (extinciones locales), y iii) causa efectos en los procesos microevolutivos de las poblaciones (como selección, deriva genética y migración) (Frankham, 1995; Hedrick, 2001). Además, los efectos de la fragmentación del hábitat no se reducen a afectaciones a comunidades y poblaciones, además, ésta tiene efectos inmediatos en otras funciones del

ecosistema, como por ejemplo, cambios en los ciclos biogeoquímicos (captura de carbono), en la disminución del hábitat y fuentes de alimento para fauna, en la disminución de la recarga de los mantos acuíferos, entre otras (García y González, 2003; Ramírez-Herrera et al., 2005, Sánchez-González, 2008).

Una de las disciplinas que aborda esta problemática es la llamada Genética del Paisaje, que se define como el amalgamamiento de la ecología y de la genética de poblaciones para ayudar a entender el efecto de la heterogeneidad territorial en los procesos microevolutivos (como el flujo genético, la deriva genética y la selección natural) analizados en diferentes escalas del paisaje natural (Manel *et al.*, 2003; Holderegger *et al.*, 2010). Este campo investiga, como los elementos del paisaje (por ejemplo, bosques abiertos o continuos, remanentes de poblaciones, barreras biológicas como ríos, y geográficas entre otras) y los factores ambientales (temperatura, precipitación, tipos de suelo, etc.) influyen en la distribución espacial de la variación genética y su conectividad a nivel del paisaje (Holderegger *et al.*, 2010). La genética del paisaje contempla dos tópicos centrales: I) el paisaje y el ambiente, los cuales son evaluados por considerar sus efectos sobre el flujo genético y la deriva genética, medidos en términos de variación neutral, y II) la interacción entre el ambiente y la variación genética adaptativa entre poblaciones e individuos, también referido como genómica del paisaje (Storfer *et al.*, 2010; Lowry *et al.*, 2010).

Aunque esta disciplina todavía carece de fundamentos teóricos y experimentales particulares, se ha logrado auxiliar de otras disciplinas, principalmente de la combinación de métodos y conceptos teóricos de la genética de poblaciones, del paisaje ecológico y de la estadística espacial. A partir de lo anterior se hacen inferencias robustas de los procesos biológicos y evolutivos implicados en la conectividad genética y ecológica a nivel del paisaje, detectando por ejemplo, patrones y discontinuidades genéticas y la relación entre estos y las características del paisaje, al identificar barreras físicas y posibles corredores ecológicos (Holderegger *et al.*, 2008; 2010). Toda esta información es de gran relevancia para la conservación y el manejo de los recursos genéticos. También ayuda a determinar barreras naturales que impiden el flujo genético entre organismos introducidos (modificados genéticamente) y nativos, de importancia práctica para la agricultura, y para determinar factores ambientales que afectan la variabilidad genética adaptativa, de interés en el contexto del cambio climático (Reusch y Wood, 2007).

Actualmente existen pocos trabajos relacionados con esta temática, la mayoría de ellos se han realizado en especies de animales (Storfer *et al.*, 2010; Segelbacher *et al.*, 2010; Blakenhol *et al.*, 2009; Sork & Smouse, 2006; Hirao & Kudo, 2004) y más recientemente se ha estudiado en las especies de plantas (Nora *et al.*, 2011; Wei *et al.*, 2013; Vranckx *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2014; Lega *et al.*, 2014; Chung *et al.*, Heelemann *et al.*, 2014; De Abreu Moreira *et al.*, 2015). Para México, son casi inexistentes los estudios formales con especies de plantas (Herrera-Arroyo *et al.*, 2013; Méndez 2015). Por ello se hace relevante generar información en sistemas de estudio con especies o grupos de especies representativas de la biodiversidad de México, particularmente en peligro de extinción o de distribución restringida.

Uno de los grupos de plantas que ha sufrido drásticamente la fragmentación y deterioro de su hábitat, es el de las coníferas. Particularmente, para México las especies del género *Pinus*, que se reconocen con estudios moleculares son 46, 3 subespecies y 22 variedades, (Krupkin *et al.*, 1996; Gernandt *et al.*, 2003; Zhang y Li, 2004; Gernandt *et al.*, 2005). Los procesos de diversificación del género ocurrieron en las principales cadenas montañosas de México, que funcionaron como corredores biológicos o como islas biogeográficas que definieron el patrón de distribución general actual (Sánchez-González *et al.*, 2008), es por ello que nuestro país es considerado un centro secundario de diversificación de *Pinus*, al contar con cerca de 42% de las especies y un alto porcentaje de endemismos (>55%), de tal forma es que se tienen representantes especies desde el nivel del mar, como *P. caribaea*, así como los pinos alpinos (>4000 m.s.nm), como *P. hartwegii* y *P. culminicola* (Yeaton, 1982; Perry, 1991; Dvorak *et al.*, 2000). En la actualidad esta biodiversidad se ve amenazada y en crisis debido a varios factores, entre los que resaltan los cambios de uso del suelo con fines agrícolas o ganaderos, tala clandestina e incendios forestales, e inherente a ello la fragmentación del hábitat (San Vicente *et al.*, 2012; De abreu Moreira *et al.*, 2015). Esta pérdida de hábitat genera el deterioro y pérdida de la variación genética, lo que conlleva a las poblaciones y/o especies a extinciones locales (Saenz-Romero & Linding-Cisneros, 2003). Además, algunas de las especies amenazadas son endémicas a México, por lo que se encuentran en peligro de extinción global (Delgado *et al.*, 2002).

México, al igual que otros países enfrenta el deterioro y la pérdida de su capital natural (SEMARNAT, 2013). En el caso del grupo de las coníferas, existe una acelerada reducción

de la superficie original de su hábitat, de tal manera que para el año 2007 se estimó que el 71.8% del país (alrededor de 140 millones de ha) estaba cubierto por comunidades naturales, y en contraste, poco más de 56 millones de hectáreas (alrededor del 28% del territorio) había sido convertida a terrenos agropecuarios, urbanos y otras cubiertas antrópicas (SEMARNAT, 2013).

En este sentido, en el presente trabajo se desarrollan dos estudios relacionados con el efecto que la dinámica de la fragmentación del hábitat tiene sobre la distribución de la variación genética de dos especies del género *Pinus*; *Pinus montezumae* Lamb y *Pinus pseudostrobus* Lindl, distribuidas en la eco-región Meseta Purépecha del estado de Michoacán. Este es un sistema de estudio biológico y paisajísticamente delimitado que es representativo de los bosques templados, pero que en su interior es muy heterogéneo, conteniendo una gran diversidad de especies y condiciones ambientales y ecológicas distintas (Brow *et al.*, 2003). En esta región, al igual que a nivel nacional, se observa un patrón acelerado de pérdida y deterioro del hábitat, con tasas de pérdida anuales de 1.8% (Bocco *et al.*, 2001). Una de las principales causas de la deforestación, se debe a cambios de uso de suelo con fines agrícolas, en específico el cultivo de aguacate, el cual incrementó su superficie cultivada en un 94% entre 1976 y 2005, una tasa de deforestación de al menos 500 ha/año (Garibay y Bocco, 2007). La principal franja productora de aguacate está conformada por 22 municipios, de los cuales 10 pertenecen a la región de la Meseta Purépecha, y por lo menos cuatro son considerados como principales productores (INIFAP, 2009; De la Tejera *et al.*, 2013). Por tanto, los procesos de fragmentación del hábitat y la degradación de los recursos naturales son inherentes a la región de estudio.

El trabajo se desarrolla en dos capítulos principales: en el primero se analiza el patrón de la fragmentación y la conectividad del paisaje de las dos especies de pino en la eco-región Meseta Purépecha, durante tres periodos de tiempo (1986, 2011 y 2016), con base al uso de Sistemas de Información Geográfica (SIG) y Teledetección, considerando parámetros de configuración y composición del hábitat, y con un enfoque analítico sobre la teoría Gráfica. El segundo capítulo trata sobre la distribución de la variación genética evaluada con marcadores microsatélites de núcleo. Para la estimación de la variación genética se usaron los parámetros de la heterocigosis observada (H_o) y esperada (H_e), el índice de endogamia (F), los tamaños efectivos (N_e), y el flujo genético (N_m). Para la determinación de de la

estructura genética se hicieron análisis de varianza molecular (AMOVA), y de agrupación genético con aproximación Bayesiana, lo cual permitió inferir las posibles subestructuraciones de la variación genética entre especies, poblaciones y micro-regiones en estudio. En conjunto se pretendió dilucidar patrones de la fragmentación espacio-temporal del hábitat asociados a la composición y distribución de la variabilidad genética de estas especies, para lo que se hicieron regresiones entre parámetros genéticos (como H_e , F_{ST} , D_s) y ambientales (capas de resistencia, orográficas y altitudinales).

Cabe mencionar que este trabajo es el primero que formalmente analiza de manera conjunta los procesos de fragmentación vs conectividad a nivel ecológico como genético, y en especies de árboles de zonas templadas, por lo que puede establecer las primeras bases empíricas y analíticas para reconocer patrones de fragmentación con ambas disciplinas de estudio (genética y ecológica) para especies del género *Pinus*. Así mismo, es clave y de gran relevancia en un sentido práctico, para el planteamiento de esquemas de conservación de estas especies, sus variedades y formas, las cuales probablemente se encuentren en peligro de extinción local, debido a las condiciones actuales de deforestación y de conflictos sociales que han repercutido drásticamente en la reducción de su hábitat natural.

Hipótesis

i) La fragmentación del hábitat debido tanto a factores naturales (topografía, tipo de suelo, clima) como antrópicos (deforestación, cambio de uso del suelo) ha aislado ecológica y genéticamente a las poblaciones de las especies en estudio, lo que se ve reflejado en una heterogeneidad ambiental y diferenciación genética (F_{ST}) marcada, niveles de variación genética bajos y de endogamia (F_{IS}) significativos, con tamaños efectivos de las poblaciones reducidos ($N_e < 1.5$).

Objetivo general

Determinar los patrones espaciales del paisaje ecológico asociados a la estructura y variación genética de *Pinus montezumae*, *Pinus pseudostrobus* y sus taxa infraespecíficos (formas y variedades) distribuidos en la eco-región Meseta Purépecha, Michoacán.

Objetivos particulares

- Delimitar y caracterizar el grado de fragmentación versus conectividad de la eco-región Meseta Purépecha, evaluados durante tres periodos de tiempo.
- Realizar estimaciones de la variación genética, estructura genética, los niveles endogamia y de los tamaños efectivos de las poblaciones.
- Analizar los patrones de diversificación genética asociados a los patrones paisajísticos, para explicar la fragmentación versus conectividad entre las diferentes microrregiones de estudio de manera integral.

Capítulo I

Fragmentación y conectividad del hábitat de dos especies de *Pinus*, distribuidas en la eco-región Meseta Purépecha, México: un enfoque espacio-temporal

Agustín Molina Sánchez^a, Patricia Delgado Valerio^b, Antonio González Rodríguez^c, Clementina González Zaragoza^a, Alberto Francisco Gómez-Tagle Rojas^a y Leonel Arturo López Toledo^a

^aInstituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. C.p. 58330 Morelia, Michoacán, México.

^bFacultad de Agrobiología Presidente Juárez, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. C.p. 60170 Uruapan, Michoacán, México.

^cInstituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México. C.p. 58190 Morelia, Michoacán, México.

RESUMEN

La fragmentación de los ecosistemas forestales es originada por diferentes factores, provoca una reducción en la conectividad del paisaje, repercutiendo de manera negativa en los diferentes niveles de su funcionamiento y estructura. En este trabajo se analizó el patrón de fragmentación y conectividad del hábitat de la eco-región Meseta Purépecha, con un enfoque multitemporal (1986, 2011 y 2016). Se usaron como especies focales a *Pinus pseudostrobus* y *Pinus montezumae*, debido a que son representativas de esta eco-región y de gran importancia ecológica y económica. A partir de una clasificación supervisada de imágenes satelitales, se seleccionaron siete clases de cobertura de uso de suelo, utilizadas como base para analizar el grado de fragmentación del paisaje, con el uso de cinco índices de configuración y composición. La conectividad se analizó con el enfoque de la teoría Gráfica, mediante el uso del índice de probabilidad de conectividad (PC) y el porcentaje de pérdida de conectividad (dPC). La detección de corredores potenciales se hizo mediante la Ruta de Menor Costo (LCP). Los índices de fragmentación sugieren que en la eco-región existe un incremento de las coberturas agrícolas (13.72%), mientras que las forestales han perdido superficie (20.89%) y se han fragmentado. Para el grado de conectividad el índice PC tuvo valores altos (8.9% para 1986 y 21.6% para 2016), mientras que dPC determinó cuatro zonas como muy importantes para la conservación de la conectividad de la eco-región. La métrica LCP infirió 198 corredores potenciales para los 252 parches de hábitat seleccionados, presentando valores promedio de 31,057 unidades de costo, extensión de 2,319 m y 13.4 de distancia efectiva. Este estudio permitió reconocer a la clase de cobertura agrícola como la mayor causa de la fragmentación y pérdida del hábitat forestal, sin embargo presenta una probabilidad de conectividad alta donde el componente dPCflux aporta el mayor porcentaje. Se proponer dos regiones para su conservación (micro-regiones Meseta y Pátzcuaro), las cuales pueden funcionar como escalones de hábitat para el movimiento de estas u otras especies de organismos, como posibles resiliencias ecológicas y como hábitats primarios. Este es el primer estudio que analiza de manera conjunta estas tres aproximaciones en especies leñosas de un ecosistema forestal con fines de restauración y conservación.

Palabras clave: Fragmentación, Conectividad, Corredores potenciales, Paisaje forestal, eco-región, *Pinus*.

ABSTRACT

The fragmentation of the forest ecosystems is caused by different factors, causes a reduction in the connectivity of the landscape, isolating the populations and negatively impacting the different levels of ecosystem functioning and structure. In this work the habitat fragmentation and connectivity pattern of the Meseta Purépecha eco-region, with a multitemporal approach (1986, 2011 and 2016), was analyzed. We use as focal species *Pinus pseudostrobus* and *Pinus montezumae*, because they are representative of this eco-region and of great ecological and economic importance. Based on a supervised classification of satellite images, seven land use coverage classes were used, used as a basis to analyze the degree of landscape fragmentation, using five indexes of configuration and composition. Connectivity was analyzed using the Graphical theory approach, using the connectivity probability index (PC) and the percentage of connectivity loss (dPC). The detection of potential corridors was done through the Least-Cost Path (LCP). Fragmentation indices suggest that there is an increase in agricultural cover (13.72%) in the eco-region, while forest cover has lost ground (20.89%) and fragmented. For the degree of connectivity the PC index had high values (8.9% for 1986 and 21.6% for 2016), while dPC determined four zones as very important for the conservation of connectivity of the eco-region. The LCP metric identified 198 potential corridors for the 252 patches of selected habitats, having average values of 31,057 units of cost, 2,319 m extension and 13.4 effective distance. This study allowed to recognize the agricultural cover class as the major cause of the fragmentation and loss of the forest habitat, nevertheless presents a high connectivity probability where the dPCflux component contributes the greater percentage. Likewise, with the determination of dispersion corridors and areas of major importance for connectivity, it was possible to propose two regions for their conservation (micro-regions Meseta and Pátzcuaro), which can function as habitat steps for the movement of These or other species of organisms, as possible ecological resiliencies and as primary habitats. This is the first study that jointly analyzes these three approaches in woody species of a forest ecosystem for restoration and conservation purposes.

Key words: Fragmentation, Connectivity, Potential corridors, Forest landscape, eco-region, *Pinus*.

I. Introducción

La fragmentación del hábitat es definida como un cambio en la configuración y estructura de los hábitats dentro del paisaje; provoca la transformación de un hábitat inicialmente dominante y relativamente continuo, en una unidad de pequeños parches o fragmentos, los cuales quedan embebidos en un hábitat naciente cualitativamente muy distinto al original (Vila *et al.*, 2006; García, 2011). Una de las principales causas de la degradación y fragmentación de hábitats, son las actividades antropogénicas; por ejemplo el cambio de uso de suelo, la sobre explotación e introducción de especies exóticas, y la adición de contaminantes al ecosistema, que influyen de manera determinante sobre el cambio climático y las altas tasas de extinción de especies (Mora *et al.*, 2005; i Linde & i Subirós, 2006; García, 2011; Mondragón & Monrrone, 2004; Challenger *et al.*, 2009; De abreu Moreira *et al.*, 2015). Sin embargo, muchas especies presentan patrones de distribución fragmentada como resultado de procesos naturales en respuesta, por ejemplo, a gradientes ambientales, procesos de sucesión, perturbaciones como deslices de tierra, inundaciones, incendios o huracanes, que generan mosaicos de hábitats con distintas comunidades ecológicas y paisajes heterogéneos (Santos & Tellería, 2006).

Existen principalmente tres mecanismos inherentes a la fragmentación (García, 2011; Valdéz, 2011); (i) pérdida del hábitat, lo que provoca reducciones de los tamaños poblacionales, pudiendo desembocar en un colapso demográfico, (ii) separación progresiva de los fragmentos, lo que conduce al aislamiento y por ende disminuye la capacidad de dispersión (pérdida de la conectividad), y (iii) los efectos de borde, que consisten en cambios en las condiciones biológicas y ambientales, lo que puede provocar alteraciones en los ciclos de vida de las especies (Murcia, 1995). Esta pérdida y aislamiento del hábitat presenta consecuencias negativas en las poblaciones, impidiendo el flujo de genes entre los fragmentos, desarrollando así la existencia de un patrón de reducción de los tamaños de las poblaciones, con lo que se ven beneficiadas las poblaciones de especies generalistas y decrecidas las especialistas (San Vicente *et al.*, 2012). La separación progresiva de los fragmentos provoca la pérdida de contacto o conectividad entre los individuos, donde el desplazamiento de los organismos entre fragmentos separados disminuye, aislando a las poblaciones y promoviendo la diferenciación entre ellas (Frate *et al.*, 2015).

Como medida opositora a la fragmentación se presenta la conectividad del paisaje, interpretada como el grado de facilidad que presenta el paisaje al movimiento de los individuos a través de los parches de hábitat (Taylor *et al.*, 1993), considerando dos tipos de conectividad: estructural y funcional (Taylor *et al.*, 2006). El elemento estructural hace referencia a la disposición o estructura espacial del paisaje en un tiempo determinado, y que puede ser identificada y descrita a partir de la medición de atributos, como el área total del hábitat, la forma de los fragmentos, la distribución de frecuencia de tamaño de los fragmentos y la distancia entre fragmentos, entre otras (McGarcia & Marks, 1995). Permite caracterizar la geometría y las propiedades espaciales de un parche (una entidad espacialmente homogénea) o un mosaico de parches (Ahern, 2001). Mientras que el elemento funcional, toma en cuenta las características del movimiento de los individuos para relacionarlas con la estructura física del hábitat (Liu *et al.*, 2014; Saura y Torné, 2009). Es decir, relaciona en términos físico-bióticos los flujos de materia, energía y organismos de hábitats o regiones, a través de la identificación o establecimiento de corredores biológicos que interconectan parches de hábitat similar, facilitando el flujo de biota entre ellos y manteniendo la viabilidad de las poblaciones (Bennett, 1999; Beier y Noss, 1998).

La modelación y evaluación de la conectividad del paisaje con fines de conservación y manejo ha ido en incremento en la última década, durante la cual se han tenido como principales objetivos: detectar áreas prioritarias para la conservación, e identificar corredores potenciales para conectar parches de hábitat (Correa *et al.*, 2016). Metodológicamente se ha hecho uso de la Teoría de Grafos y del enfoque de la Ruta de Menor Costo (least cost path), mediante herramientas como Conefor (Saura & Torne, 2009) y ArcGis (Cost distance) (ESRI, California) principalmente (Correa *et al.*, 2016).

La teoría de Grafos (Harary, 1972), hace uso de herramientas metodológicas y analíticas de la geoestadística, sistemas remotos y de información geográfica (SIG), para maximizar la eficiencia del flujo o conectividad de un paisaje, centrado en encontrar el camino más corto entre dos nodos (Urban & Keitt, 2001). Un grafo representa un paisaje como un grupo de nodos (e.g., fragmentos, hábitat, parches) conectados en diferentes grados por corredores (enlaces) que unen pares de nodos funcionales (e.g., vía dispersión) (Bunn *et al.*, 2000). Comúnmente los gráficos basados en parches se determinan como modelos de conectividad funcional ya que los enlaces representan la respuesta funcional del organismo al paisaje, por

lo que los enlaces se interpretan como corredores potenciales (Galpern *et al.*, 2011). Para incrementar la asertividad de los modelos funcionales, se asigna un valor de peso a cada nodo (atributo de nodo) el cual describe la propiedad de cada nodo, por ejemplo: área, calidad de hábitat, densidad de población, capacidad de carga entre otros (Saura & Pascual-Hortal, 2007; Saura, & Torne, 2009; Chassot *et al.*, 2011; Craven *et al.*, 2016). De igual manera para determinar la extensión máxima de los enlaces se utilizan tasas de dispersión y para especificar el nivel de precisión, los enlaces se representan como probabilidades o decisiones binarias (0/1, presencia o ausencia) (Urban *et al.*, 2009). Explícitamente, los enlaces representan la distancia geográfica entre nodos y los nodos presentan conexiones entre ellos solamente cuando ésta distancia se encuentra por debajo del umbral de movimiento ecológico de la especie focal (Galpen *et al.*, 2011).

Actualmente la teoría de grafos se ha aplicado en su mayoría (64%, Correa *et al.*, 2016), a especies focales de grupos faunísticos (Bunn *et al.*, 2000; Pascual-Hortal & Saura, 2008; Crouzeilles *et al.*, 2015; Clauzel *et al.*, 2015; Fernandes *et al.*, 2015; Segurado *et al.*, 2015; Brodie *et al.*, 2015; Pérez-Hernández *et al.*, 2015; Tittler *et al.*, 2015). Los resultados de estos estudios, en general determinan que la pérdida de hábitat induce la disminución de la conectividad y que el grado de conectividad está asociado tanto a la capacidad de dispersión de cada especie, como a la disponibilidad de hábitat. Estudios específicos de la ruta de menor costo (camino menos costoso entre dos nodos) han demostrado que los corredores incrementan las tasas de movimiento de individuos entre parches de hábitat (Tewksbury *et al.*, 2002; LaRue & Nielsen, 2008). También se ha encontrado que las evaluaciones de los costos de los corredores para una especie son menos eficientes que los corredores propuestos para múltiples especies pertenecientes a un mismo grupo funcional (Brodie *et al.*, 2015).

Sorprendentemente, para el caso de las especies de flora, son muy pocos los estudios desarrollados sobre la conectividad del paisaje (2%, Correa *et al.*, 2016), por lo que todavía no se han establecido patrones ecológicos y/o genéticos que sean influenciados por la conectividad del paisaje. No obstante a ello, algunos estudios vislumbran ciertas tendencias, por ejemplo, se ha determinado que la respuesta de algunas especies (e.g., *Kalopanax septemlobus*, etc) hacia escenarios de cambio climático, predispone a la pérdida de conectividad en grandes proporciones (>50%; Kang *et al.*, 2016). También se ha encontrado que la resiliencia ecológica de los parches de bosques fragmentados depende en gran medida

de la intensidad del uso de la tierra y de las distancias de dispersión de las especies (Craven *et al.*, 2016). Al analizar las respuestas de especies nativas e invasoras ante cambios en la configuración del paisaje, se ha encontrado que las especies invasoras pueden adaptarse más rápidamente a estos paisajes cambiantes, lo que se expresa en un aumento en su conectividad (Minor *et al.*, 2009). Otro aspecto que ha sido estudiado, es la relación que existe entre la conectividad estructural (teoría gráfica) y funcional (enfoque genético) de las poblaciones, donde se ha encontrado que existe mayor diversidad y menor endogamia en poblaciones con una conectividad estructural alta, aunque no necesariamente exista correspondencia entre conectividad estructural y funcional (Aavik *et al.*, 2014). Un estudio sobresaliente es el realizado por Molina *et al.* (2015), en *Araucaria araucana*, una especie de conífera de América de Sur, donde encontraron una correlación significativa de la fragmentación con variables estructurales (índice del parche más grande y diámetro de copa, $r = 0.71$, $p < 0.05$) y de regeneración (índice de proximidad media ponderado por el área y la regeneración, $r = 0.767$, $p < 0.05$), así como con el grado de conectividad de las poblaciones (área basal y la probabilidad de conectividad, $r = 0.676$, $p < 0.05$). Los autores proponen áreas prioritarias para la conservación, e indican que el aumento de la conectividad se debe a la reducción de la presión humana y ganadera (incremento de 175,663 ha).

Por lo anterior, es indispensable generar más información en especies focales de plantas, donde se integren elementos estructurales y funcionales del paisaje que permitan identificar patrones de fragmentación versus inter-conexión del hábitat, así como corredores biológicos eficaces, para ser integrados en los planes de manejo y conservación. La generación de este tipo de información es determinante para poder realizar acciones de restauración que logren restablecer su conectividad, reducir las tasas de extinción y mantener los servicios de los ecosistemas (San Vicente & Valencia, 2008; Haddad *et al.*, 2015).

Un sistema interesante para explorar este tipo de procesos, es la eco-región Meseta Purépecha, localizada al oeste de Michoacán, México. Esta eco-región presenta una gran heterogeneidad de condiciones bioclimáticas y ambientales, con una diversificación de microambientes y de entidades biológicas representativas principalmente por bosques de coníferas (superficie aproximada de 615, 000 Ha; Brown *et al.*, 2003). En la actualidad es una de las eco-regiones con una de las presiones de degradación más fuertes y con un gran riesgo de extinción de sus comunidades forestales, debido principalmente a la deforestación

por la extracción de madera, la cual con frecuencia es aprovechada de madera ilegal, y por la conversión de bosque a plantaciones de aguacate, las que han incrementado drásticamente en los últimos años, siendo una de las determinantes más críticas en el cambio de uso de suelo (Brown & Proyecto, 2003). En este sentido, se puede asumir que en la Meseta Purépecha se presenta una fragmentación del hábitat muy marcada, con la disminución del tamaño y conectividad de las poblaciones forestales, particularmente de especies del género *Pinus*, las cuales corren el riesgo de desaparecer localmente.

De acuerdo a lo anterior en el presente estudio se planteó analizar el patrón de la fragmentación y la conectividad del hábitat de dos especies de pino distribuidas en la ecoregión Meseta Purépecha, con base al uso de Sistemas de Información Geográfica (SIG) y Teledetección. Se seleccionaron como especies focales a *Pinus pseudostrobus* y *Pinus montezumae*, debido a la importancia ecológica, económica y social que tienen en la ecoregión; presentan una amplia distribución dentro de la misma y tienen exigencias de hábitat similares, siendo común encontrar masas mezcladas con las dos especies (Madrigal, 1982). Son consideradas como especies indicadoras de una buena calidad del hábitat, con precipitaciones de 1000 a 1500 mm, suelos profundos, bien drenados y con buena disponibilidad de nutrientes (Sáenz y Rueda, 2011). Pese a estas características sus poblaciones se han reducido drásticamente debido principalmente a actividades de cambios de uso de suelo con fines agrícolas y aprovechamientos forestales maderables (Espinoza, 2009). Por tanto, se espera que las poblaciones de las dos especies presenten una fragmentación espacio-temporal asociada a la heterogeneidad ambiental y de uso de suelo que se han acentuado a través del tiempo. Específicamente, los objetivos planteados son; (i) evaluar el patrón de fragmentación mediante métricas de área, configuración y composición del paisaje, (ii) analizar cambios espacio-temporales en la conectividad del paisaje a través de análisis de grafos, (iii) determinar zonas importantes para la conservación de la conectividad, e (iv) identificar y proponer corredores potenciales que conecten los fragmentos representativos de las especies para su restauración y conservación.

II. Materiales y métodos

2.1 Zona de estudio

La eco-región Meseta Purépecha se localiza al oeste del estado de Michoacán y cubre un área de aproximadamente 615,000 has, con una población de aproximadamente 732,147 habitantes, distribuidos en 927 comunidades pertenecientes a 19 municipios (Brown *et al.*, 2003). La región es montañosa con un rango de elevación de 621 a 3860 msnm (Fig. 1). Los suelos producto de reciente actividad volcánica han formado unidades dominantes (> 90%) de tipo andosol (órtico, húmico y vítrico) y en menor escala suelos vertisoles, luvisoles, leptosoles y cambisoles (INEGI, 2016). El clima dominante es templado sub-húmedo con una precipitación pluvial promedio entre 800 y 1100 mm principalmente concentrada en el verano y temperaturas promedio entre 11 °C y 14 °C. Sin embargo, la accidentada topografía de la región ocasiona una amplia variedad de microclimas. La vegetación del área purépecha consiste principalmente de bosque de pino-encino, bosque de pino, agricultura en menor escala y cultivos permanentes en mayor escala (Hall & Macera, 2003).

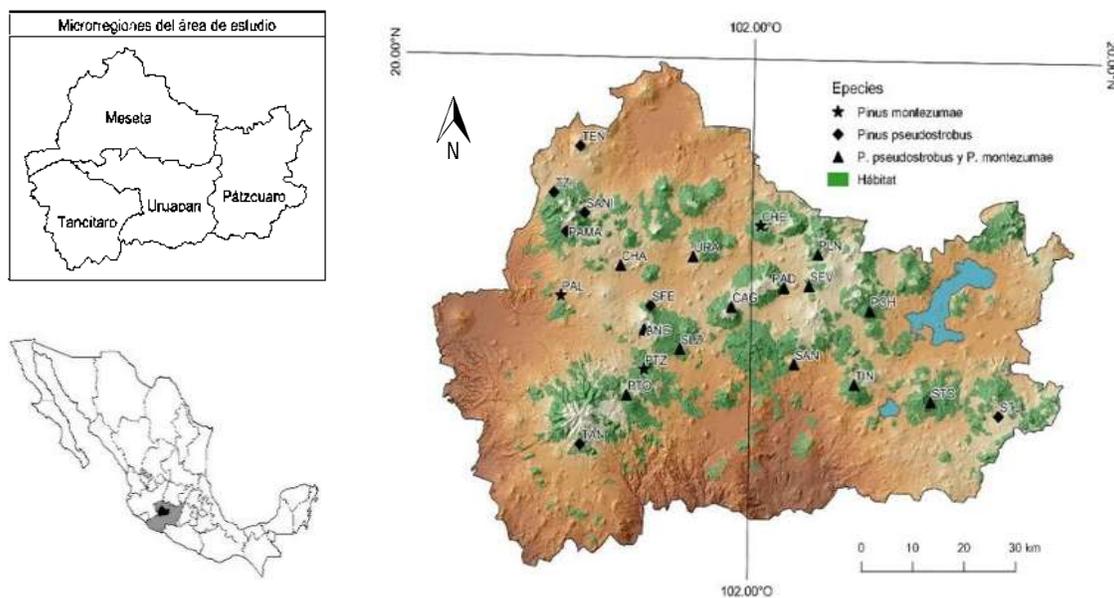


Figura 1. Localización de la eco-región Meseta Purépecha y puntos de muestreo, Michoacán México (adaptado de Brown et al. 2003).

Muestreo

Durante el periodo de Febrero 2015 a Febrero de 2016 se realizaron salidas a campo para corroborar la presencia de las poblaciones de las especies en estudio (Madrigal, 1982).

Tabla 1. Ubicación geográfica de las especies y población en estudio distribuidas en la eco-región Meseta Purépecha, Michoacán México.

Microrregión	Nº	Población	ID	Latitud N	Longitud W	Altitud (m s.a.l)
<i>Pinus pseudostrobus</i>						
Meseta	1	Pamatacuaro	PAMA	19°42'54.2"	102°20'41.5"	2738
Meseta	2	R. Padre	PAD	19°37'47.9"	101°56'20.8"	2469
Tancítaro	3	C. Prieto	PTO	19°27'09.0"	102°13'42.2"	2630
Meseta	4	Tenguecho	TEN	19°51'16.2"	102°19'18.5"	2620
Meseta	5	Urapicho	URA	19°40'42.7"	102°06'31.40"	2330
Pátzcuaro	6	Santa Juana	STJ	19°25'37.1"	101°32'17.3"	2640
Tancítaro	7	Tancítaro	TAN	19°22'13.5"	102°18'47.8"	2649
Uruapan	8	Angahuan	ANG	19°33'31.1"	102°11'50.8"	2854
Meseta	9	San Felipe	SFE	19°35'50.1"	102°11'11.4"	2612
Uruapan	10	San Lorenzo	SLZ	19°31'42.9"	102°07'50.9"	2246
Meseta	11	Sevina	SEV	19°38'2.4"	101°53'34.5"	2465
Meseta	12	Tzirio	TZI	19°46'41.5"	102°22'10.7"	2643
Uruapan	13	Tingambato	TIN	19°28'30.3"	101°48'24.6"	2660
Meseta	14	C. Aguila	CAG	19°35'53.9"	102°02'11.7"	2810
<i>Pinus montezumae</i>						
Uruapan	15	Pantzingo	PNTZ	19°29'39.2"	102°11'47.8"	2502
Meseta	16	La Palma	PAL	19°36'41.6"	102°21'10.7"	2062
Meseta	17	Cheran	CHE	19°43'48.2"	101°59'03.9"	3056
Poblaciones mezcladas de <i>P. pseudostrobus</i>/<i>P. montezumae</i>						
Meseta	18	El Pilon	PLN	19°41'6.8"	101°52'37.56"	3113
Meseta	19	San Isidro	SANI	19°44'46.3"	102°18'41.0"	2736
Pátzcuaro	20	Pichataro	PCH	19°35'41.5"	101°46'45.9"	2640
Pátzcuaro	21	Santa Clara	STC	19°26'55.2"	101°39'51.5"	2496
Meseta	22	Charapan	CHA	19°39'45.1"	102°14'35.5"	2416
Uruapan	23	San Andrés	SAN	19°30'24.0"	101°55'07.3"	2255

Para la selección de los sitios de colecta se tomó como base la presencia de árboles maduros y las áreas mayormente conservadas con base a información obtenida por parte de los dueños o poseedores de los bosques (comunidades o ejidos) y con una búsqueda de fragmentos de bosque por teledetección, visibles a una resolución de 30m. Debido al alto

nivel de perturbación que presentan los bosques de la región, se trató de explorar la mayor cantidad de sitios con presencia de las dos especies, así como sus variedades y formas, realizando un muestreo de manera sistemática dentro de las cuatro micro-regiones propuestas por Brown et al. (2003); Meseta, Pátzcuaro, Uruapan y Tancítaro (Fig. 1).

Se tomaron datos de geoposicionamiento (latitud, longitud y elevación) y dasométricos (altura y diámetro) de entre 15 y 20 individuos por población, como apoyo para realizar la clasificación de las imágenes satelitales y para obtener datos empíricos para la elaboración de la capa de resistencia (suma de capas ambientales; ver párrafo de corredores potenciales). En total se trabajó con 23 poblaciones representativas de toda el área de distribución de las especies en la eco-región (Tabla 1, Fig. 1).

2.2 Fragmentación del paisaje

A partir de una clasificación supervisada de imágenes landsat TM y 8, con resolución de 30m por pixel, y mediante el uso del algoritmo de máxima verosimilitud implementado en el programa IDRISI Selva (Eastman, 2009), se analizaron los índices de estructuración del paisaje para tres periodos (1986, 2011 y 2016) (Apéndice Ia-c). Las clases de cobertura de suelo seleccionadas para este análisis fueron Huertas (HU), Agricultura de Riego (AR), Agricultura de Temporal (AT), Bosque de Pino-Oyamel (BP-O), Bosque de Pino-Encino (BP-E), Bosque de Encino (BE) y Otros Tipos de Vegetación (OTV). Para analizar la estructura del paisaje se consideraron dos parámetros; composición (CA, MPS y PLAND) y configuración (PN, PD) (McGarigal & Marks, 1995; Gustafson, 1998). Se ha observado que estos índices tienen alto potencial para describir el estado de la conectividad estructural del paisaje (Altamirano *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2015).

La fragmentación del paisaje se determinó con tres métricas (McGarigal & Marks, 1995). El índice o métrica CA (área de clase) que determina el área total de un tipo de clase en el paisaje, el índice MPS (tamaño promedio del parche) que es el promedio aritmético del tamaño de cada parche, y el índice PLAND (composición del paisaje), que es equivalente al porcentaje del área de cada tipo de cobertura por Ha. Para determinar la configuración del paisaje se utilizó el índice PN (número de parches) el cual mide el número de parches de una clase existente en una Ha, y PD (densidad de parches) que corresponde al número de parches

de una clase de cobertura por cada 100has (McGarigal & Marks, 1995). Los índices fueron calculados mediante el software R (R Core Team, 2016).

2.3 Conectividad del paisaje e importancia para la conservación

La determinación del grado de conectividad del paisaje se obtuvo con dos parámetros basados en el uso de estructuras de grafos (Urban & Keitt, 2001); Índice de probabilidad de conectividad (PC) y Porcentaje de pérdida de conectividad (dPC), éstos son índices topoecológicos de disponibilidad de hábitat (Pascual-Hortal & Saura, 2006); El índice PC, se define como la probabilidad de que dos especies que han sido colocadas aleatoriamente dentro de un paisaje, se encuentren dentro de áreas de hábitat interconectadas, dado un conjunto de n parches y los enlaces (P_{ij}) entre ellos, por lo que es un parámetro que mide la conectividad a nivel de paisaje (Saura y Pascual-Hortal, 2007). Este toma valores de 0 a 1, incrementándose a medida que mejora la conectividad, por lo que un valor de 1 indica un caso hipotético donde el paisaje está totalmente ocupado por hábitat (Pascual-Hortal & Saura, 2006). Se seleccionó éste índice debido a que integra las características propias de los fragmentos (por ejemplo la calidad de hábitat o superficie de hábitat y las relaciones topológicas entre ellos) para determinar la probabilidad de dispersión entre pares de fragmentos, es sensible a los cambios que afectan la disponibilidad y conectividad del hábitat, y tiene la capacidad de identificar los elementos con mayor importancia para mantener la conectividad del hábitat (Saura *et al.*, 2011).

El porcentaje dPC, mide la contribución individual de cada parche de hábitat en el mantenimiento de la conectividad (Pascual-Hortal & Saura, 2008). Para determinar su contribución, se analizan de manera alterna en cada parche de hábitat, las tres fracciones que lo componen (dPC_{intra}, dPC_{flux} y dPC_{connector}), y los valores de importancia de cada uno de ellos se suman. Los valores más altos, indican una mayor importancia del parche para la conectividad del hábitat, y la suma de la importancia de cada parche puede ser mucho mayor al 100% (Saura & Rubio, 2010). Cada una de las tres fracciones nos indican la manera como un parche contribuye a la disponibilidad del hábitat: dPC_{intra} pondera su importancia tomando en cuenta el valor asignado a cada parche (para nuestro caso el área), sin tomar en cuenta su relación con los demás parches, mientras que dPC_{flux} determina la importancia del parche para la dispersión y es ponderado por el atributo del mismo y su topología con

respecto a los otros parches. El dPCconnector determina la importancia del parche como elemento conector entre parches y depende completamente de su topología (Saura & Rubio, 2010). Los valores de dPC son de utilidad para la planificación del paisaje ya que permite detectar las áreas más importantes para la conservación de la conectividad, pudiendo así concentrar los esfuerzos en las áreas que tienen mayor importancia para la red de hábitat (Saura & Rubio, 2010).

Como base para el análisis se seleccionaron los parches de hábitat compuestos por bosque de pino-oyamel y bosque de pino-encino con superficies mayores a 60 has, dado que son los sistemas en los que se distribuyen comúnmente las especies focales. Para cada uno de los periodos en estudio (1986, 2011, 2016), el criterio de distancia máxima de dispersión fue de 10 km, y se estableció un umbral de 0.5 para P_{ij} . Ambos parámetros se obtuvieron mediante la aplicación de ArcGis Conefor Sensinode 2.6 (Saura & Torné, 2009). El número de parches precisados para realizar el análisis en cada periodo fue de 170 para 1986, 201 para 2011 y 252 para 2016, y los rangos de importancia de dPC se asignaron a cinco categorías: “Muy alta”, “Alta”, “Media”, “Baja” y “Muy Baja” (Moreno, 2006).

2.4 Detección de corredores potenciales

Para determinar los corredores potenciales se construyó un modelo mediante el enfoque de la teoría de grafos, usando la técnica de la ruta de menor costo (LCP) (Andriansen *et al.*, 2003). Esta técnica es atractiva para el diseño de corredores ya que: (i) permite comparar cuantitativamente rutas de movimiento en áreas de estudio grandes, y (ii) puede modelar la conectividad como es percibida por la especie en el paisaje (de forma funcional y no solo estructural), por lo que las rutas obtenidas pueden considerarse como corredores potenciales para esa especie (Taylor *et al.*, 2006). LCP, mide las distancias efectivas (o de costo) entre los parches de hábitat, teniendo en cuenta la capacidad de dispersión entre ellos, para esto, se crearon superficies de resistencia (que podrían ser cualquier factor ambiental que le ocasiona resistencia a la dispersión del organismo) y se buscó la ruta que generó la menor resistencia o costo, mediante el algoritmo de “caminos mínimos” de Dijkstra, (Adriaensen *et al.*, 2003), el cual determinó el camino más corto, desde un vértice origen al resto de los vértices de un grafo, teniendo pesos ponderados en cada arista (Cormen *et al.*, 2001). El valor de costo total de una ruta es la suma de los valores de cada pixel, y se interpreta como la

representación de la distancia a la fuente, medida como el valor de esfuerzo (menor costo) del organismo, al desplazarse por la capa de resistencia (Adriaensen *et al.*, 2003).

Para su estimación se requirió de dos insumos: (1) la resistencia del paisaje, que indica la facilidad o dificultad con la cual un organismo puede moverse a través de un área dada, y (2) la capa fuente que representa la distribución de parches de hábitat entre los cuales se mide la conectividad (Theobald, 2005). El insumo de resistencia del paisaje se obtuvo mediante un modelo de resistencia acumulada (Liu *et al.*, 2010), para lo cual se reclasificaron las capas de elevación y pendiente obtenidas a partir de un modelo digital de elevación (DEM; INEGI, 2016). Además se requirió de las capas de tipo de suelo (INEGI, 2016) y de un modelo de distribución potencial para las especies, generado con el software MaxEnt (Philips & Dudik, 2008), se usaron los parámetros que vienen por omisión en el programa y una salida de tipo logística con un umbral de mínima presencia de entrenamiento (Tabla 2; Apéndice III). Las capas fueron reclasificadas con valores entre 0 (sin resistencia) y 10 (resistencia más alta) (McRae & Kavanagh, 2011).

Tabla 2. Valores asignados para la reclasificación de capas de resistencia.

Capa	Intervalo	Valor de resistencia
DEM	2300 – 2700	0
	2700 – 3900	2
	2000 – 2300	4
	0 – 2000	8
Modelo de distribución potencial	0.65 – 0.907	0
	0.4 – 0.65	5
	0.2 – 0.399	7
	0.0018 – 0.199	10
Pendiente	4 – 7	0
	8 – 14	3
	0 – 3	6
Tipo de suelo	54	0
	62	5
	Otros	9
	Agua	10

Para la capa fuente, los parches de hábitat seleccionados fueron aquellos que tuvieran los siguientes tipos de vegetación: (i) bosques de pino-oyamel y (ii) bosques de pino-encino, con superficie mínima de parche de 60 has, esto con la finalidad de disminuir la cantidad de parches de hábitat y aligerar el proceso. Estos parches de hábitat se obtuvieron del mapa de clasificación del año 2016. La resolución del pixel fue de 900m y la estimación de LCP se realizó mediante la extensión ArcGis Linkage Mapper 1.0.2 (McRae & Kavanagh, 2011).

III. Resultados

3.1 Fragmentación del paisaje

Para el año 1986 se tuvo un máximo de 173,368 parches representado por la clase BE. El valor de la mediana lo presentó OTV con 94,472 parches y el mínimo lo presentó BP-O con 49,382. En el 2011 el valor máximo de parches fue de 201,067 para BE, y la clase HU mostró el valor de la mediana con 121,104 parches y AT exhibió el menor número con 54,226. Para el 2016 la clase AR tuvo la máxima de parches con 206,765, la mediana representada por AT con 79,997 y el valor mínimo fue para la clase HU con tan solo 49,614 parches (Tabla 3). En cuanto al tamaño promedio del parche (MPS), para 1986 el máximo lo presentó AT con un valor de 1.58 has, mientras que la mediana pertenece a BP-E con 0.74 has y el valor mínimo lo obtuvo HU con 0.4 has.

Para el periodo de 2011 AT tiene el valor máximo con 2.33 has, la mediana la presenta HU 0.62 has y el menor valor lo presentan AT y BP-E con 0.45 has. La ponderación máxima para el 2016 la presenta AT con 1.30 has, mientras que la mediana con un valor de 0.93 has lo presenta la clase BP-O y el valor mínimo BE con 0.32 has (Tabla 2).

Referente a la densidad de parches (PD) para el periodo 1986 el valor más alto lo tiene la clase HU con 252 parches/100 has, el valor medio con 134 parches es de BP-E y el mínimo con 63 parches es de la clase AT. En el segundo periodo el valor máximo lo presentó AR con 223 parches, mientras que la mediana con un valor de 161, lo presentó HU y el valor más bajo fue de la clase AT con 43 parches. El tercer periodo presenta un valor máximo de 244 para BE, a su vez la mediana con una densidad de 108 parches para BP-O y la menor densidad fue para AT con 77 parches/100 has (Tabla 2).

Tabla 3. Métricas de fragmentación obtenidas para las siete clases de cobertura analizadas para los tres periodos 1986, 2011 y 2016, en la eco-región Meseta Purépecha.

ID	Tipo de Cobertura	Periodo	PN	CA (has)	MPS (has)	PD /100 has	PLAND (%)
HU	Huertas	1986	126,145	50,079	0.40	252	7.12
		2011	121,104	75,266	0.62	161	10.70
		2016	43,614	76,776	1.76	104	10.92
AR	Agricultura	1986	52,004	29,456	0.57	177	4.19
		2011	111,750	50,143	0.45	223	7.13

	de riego	2016	206,765	99,226	0.48	208	14.11
AT	Agricultura De temporal	1986	78,824	124,549	1.58	63	17.71
		2011	54,226	126,243	2.33	43	17.95
		2016	79,997	104,072	1.30	77	14.80
BP-O	Bosque de pino- oyamel	1986	49,382	50,227	1.02	98	7.14
		2011	73,353	88,182	1.20	83	12.54
		2016	78,171	72,309	0.93	108	10.28
BP-E	Bosque de pino- encino	1986	95,732	71,197	0.74	134	10.13
		2011	136,336	61,962	0.45	220	8.81
		2016	100,155	96,131	0.96	94	13.67
BE	Bosque de encino	1986	173,368	160,415	0.93	108	22.81
		2011	201,067	103,935	0.52	193	14.78
		2016	169,259	54,321	0.32	244	7.72
OTV	Otros tipos de vegetación	1986	94,472	63,456	0.67	149	9.02
		2011	145,012	105,056	0.72	138	14.94
		2016	56,118	16,648	0.30	211	2.37

NP (Número de parches por clase); CA (Área de Clase); MPS (Tamaño promedio del parche); DP (Densidad de parches *100has); PLAND (Índice de composición del paisaje, % de clase de cobertura).

Para PLAND en 1986 la clase con mayor superficie de ocupación fue BE con 22.81%, seguido de AT con 17.71% y AR, que presentó la menor superficie con 4.19%. En 2011 la clase AT tuvo el mayor porcentaje de ocupación con un 17.95%, mientras que OTV ocupó el segundo lugar con un 14.94% de ocupación y la superficie mínima la presentó AR con un 7.13%. Por último en 2016 AT tuvo 14.8%, representando el valor más alto de ocupación, seguido de la clase AR con un 14.11%. La ocupación más baja fue para OTV con un porcentaje de 2.37% (Tabla 2).

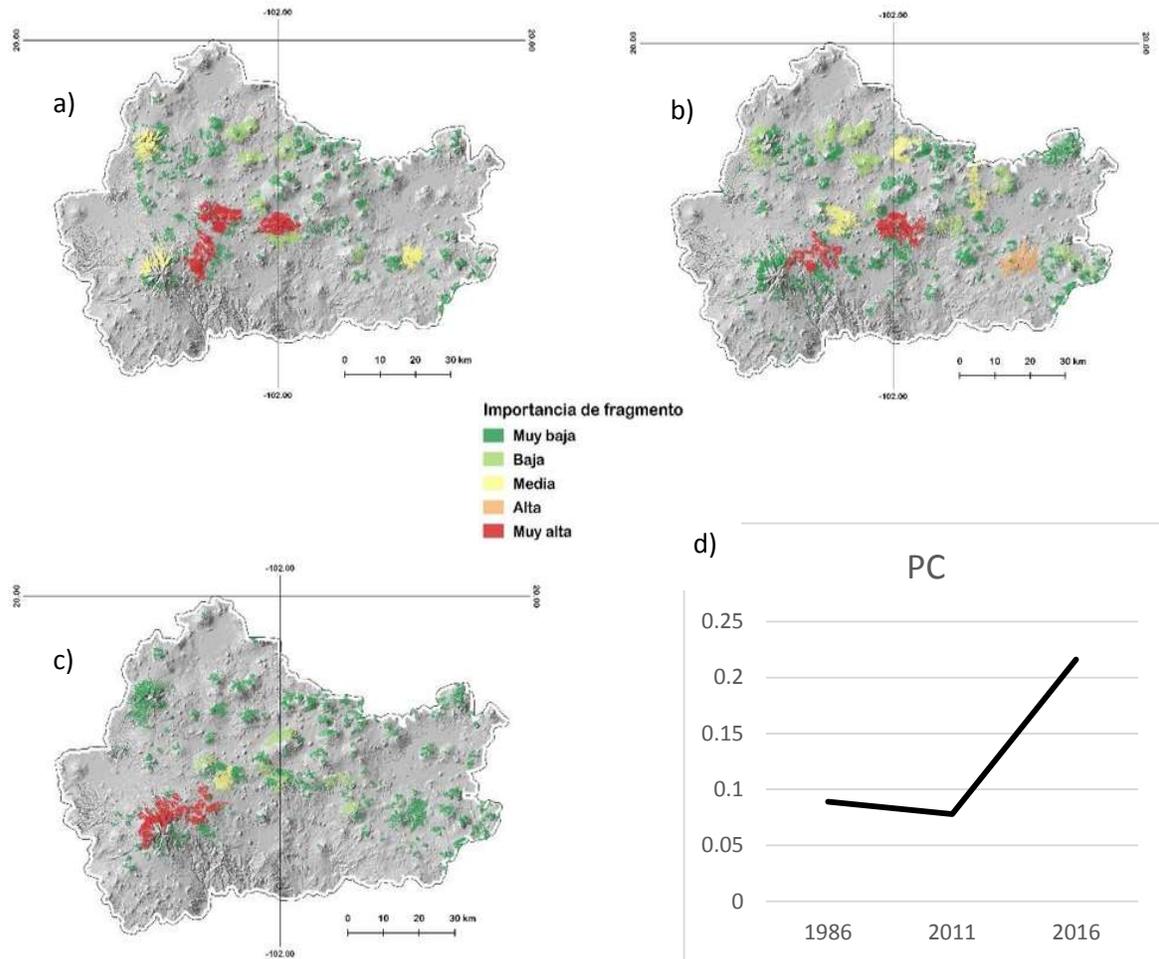


Figura 2. Importancia de los fragmentos en la conectividad del paisaje dPC; a) 1986; b) 2011; c) 2016; d) Valores generales PC para los tres periodos de análisis, en el eje X se tienen los periodos y en Y el porcentaje de conectividad.

3.2 Conectividad del paisaje e importancia para la conservación

Los resultados del índice PC indican que para 1986 se presentó un valor de conectividad de 0.089, con una disminución para el 2011 presentando un valor de 0.078, pero para el 2016, la conectividad tuvo un incremento considerable, llegando a 0.216 (Fig. 2d). Esto significa que para el 2016 existe una probabilidad de 21.6% de que dos organismos ubicados en cualquier fragmento de hábitat dentro del paisaje puedan encontrarse.

El índice dPC para el periodo de 1986, presentó un valor máximo de 15.5% para el parche más importante para la conservación del hábitat, el cual corresponde a el área de San Lorenzo,

seguido de un 14.6% y 14.2% para el área de San Andrés Coru y San Juan Nuevo respectivamente (Tabla 4 y Fig. 2a). Correspondiente al periodo 2011, se presentan los valores más altos asignados a un parche de hábitat de los tres periodos analizados, ya que se obtuvo una asignación de 25.4% para el mayor valor de importancia en el área de Tancítaro, seguido de un 22.1% en el área de San Juan Nuevo (Tabla 4 y Fig. 2b). Para 2016 el área de San Andrés Coru presentó el valor más alto, con un 20.6% y el área de San Juan Nuevo un 16.6% de importancia (Tabla 4 y Fig. 2c). Todos estos valores describen a éstas áreas como de importancia “Muy Alta” para la conectividad, y solo el periodo de 2016 es el único que también presenta parches con una importancia “Alta”, localizados al sureste de la eco-región entre las comunidades de Santa Clara y Zirahuen (Tabla 4 y Fig. 2c).

Tabla 4. Principales valores de importancia del porcentaje de pérdida de conectividad (dPC) de las especies de pino en los tres periodos de análisis (1986, 2011y 2016) para la eco-región Meseta Purépecha, Michoacán, México. Solo se plasman los parches con asignaciones “Muy Alta”, “Alta” y “Media”.

id	Zona	Microrregión	Área (ha)	dPC %	Valor de importancia	dPC intra	dPC flux	dPC connec.	
1986	107	San Lorenzo	Uruapan	4,928	15.5	Muy Alta	0.6	12.9	2.1
	114	San Andrés	Uruapan	4,368	14.6	Muy Alta	0.4	11.5	2.7
	155	Coru	Tancítaro	4,462	14.2	Muy Alta	0.5	11.7	2.0
	44	San Juan Nuevo	Meseta	3,229	8.2	Media	0.2	7.5	0.5
	148	San Isidro	Tancítaro	2,567	7.4	Media	0.2	6.8	0.4
	145	Tancítaro	Pátzcuaro	2,543	7.4	Media	0.1	5.8	1.5
2011	181	Santa Clara	Tancítaro	6,110	25.4	Muy Alta	2.0	21.3	2.1
	157	Tancítaro	Tancítaro	3,165	22.1	Muy Alta	0.5	12.1	9.5
	116	San Juan Nuevo	Tancítaro	1,727	11.9	Media	0.2	7.0	4.7
2016	147	San Lorenzo	Uruapan	6,165	20.6	Muy Alta	0.7	14.4	5.5
	186	San Andrés	Tancítaro	4,748	16.5	Muy Alta	0.4	10.6	5.5
	200	Coru	Pátzcuaro	4,328	12.9	Alta	0.4	8.5	4.0
	128	San Juan Nuevo	Uruapan	3,804	11.1	Media	0.3	8.9	1.9
	110	Santa Clara	Meseta	2,554	10.0	Media	0.1	6.0	3.8
	49	San Lorenzo	Meseta	2,622	8.4	Media	0.1	6.1	2.2
		Cheran							

3.3 Detección de corredores potenciales

El análisis de costo generó 198 enlaces (corredores), de los cuales dos se encontraron fuera del umbral de dispersión (10 km), los mismos que presentaron las extensiones con valores más altos de costo. El promedio del costo fue de 31,057 unidades, la extensión de los enlaces fue de 2.319 km y el promedio de la relación distancia efectiva ponderada por los costos

(CwdToPathRatio) fue de 13.40. En cuanto a su extensión los valores se encuentran entre 868 y 15.029 km. El enlace de mayor costo fue el 55 con 278,107 unidades, en una extensión de 11.495 km (extremo Nor-Este de la microrregión Pátzcuaro), seguido del enlace 197 con 283,182 unidades de costo, en una extensión de 15.029 km (extremo Sur-Oeste de la microrregión Tancítaro).

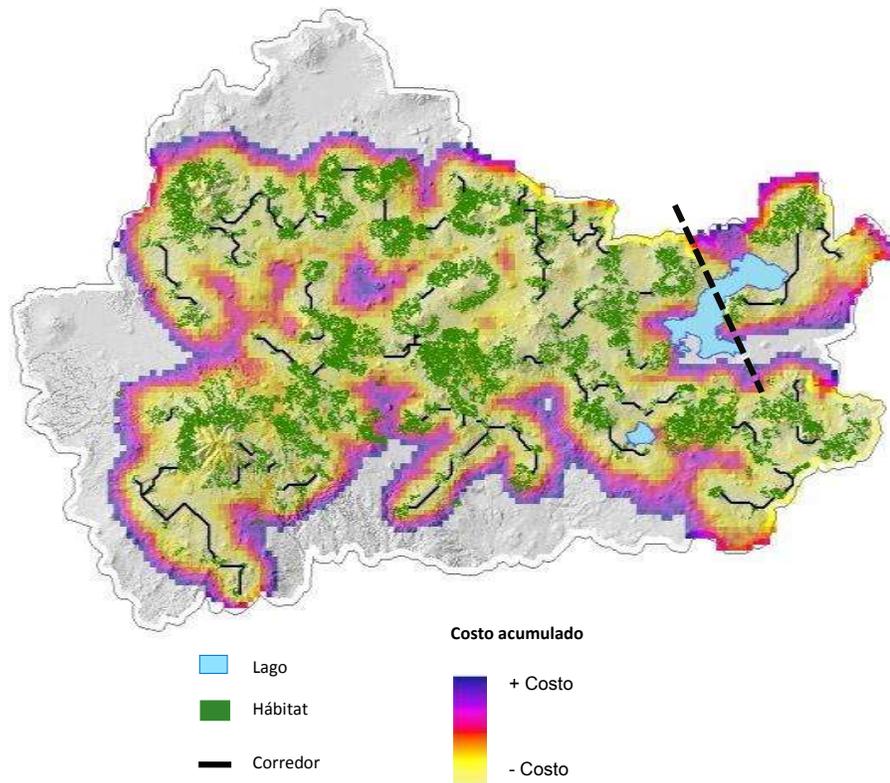


Figura 3. Probabilidad de conectividad y corredores potenciales de especies de pino en la Meseta Purépecha, Michoacán México. La línea punteada indica la zona que divide los dos componentes obtenidos, donde el lago de Pátzcuaro funge como una barrera.

Los valores más bajos de costo los presentaron dos enlaces; 57 con 0 unidades de costo y una extensión de 0.868 km (Nor-Oeste de la microrregión Pátzcuaro), y el enlace 158 con 2,170 unidades de costo con una extensión de 2.963 km (Centro-Sur de la microrregión Pátzcuaro) (Tabla 5). Al hacer el análisis a nivel de las microrregiones el promedio de costo mínimo y CwdToPathRatio promedio se presentó para la Meseta con un valor de 15, 628

unidades y 10.32 respectivamente, seguido de Pátzcuaro con 28, 231 unidades y 11.45 y Uruapan con 42, 986 y 17.76 (Tabla 6).

Por tanto, el paisaje se puede dividir en dos componentes (parches-corredores) principales; el primer componente está localizado en el extremo noreste de la eco-región (microrregión Pátzcuaro) y el segundo está formado por el resto del hábitat, el cual se encuentra interconectado (microrregiones Uruapan, Tancítaro y Meseta). La división de estos dos componentes se debe principalmente a la presencia del lago de Pátzcuaro, que representa o actúa como una barrera para la dispersión de las especies (Fig. 3).

Tabla 5. Valores de los principales corredores para la eco-región Meseta Purépecha, tomando como referencia su costo.

ID de enlace	Distancia de costo	Longitud de ruta de menor costo (km)	Relación de distancia efectiva ponderada por los costos (CwdToPathRatio)
57 mínimo	0	0.868	0
55 máximo	278,107	11.495	24.19
media	31,057	2.319	13.40
mediana	17,795	0.868	20.50

Tabla 6. Valores de costo por microrregión (Meseta, Pátzcuaro, Tancítaro y Uruapan) dentro de la Meseta Purépecha. Se tomaron en cuenta solo los corredores que se ubicaban dentro de cada microrregión.

Microrregión	Nº corredores	Costo total de los corredores	Min / Max costo	Costo promedio	Min / Max largo (km)	Promedio de CwdToPathRatio
Meseta	94	1,469,119	2,604 / 91,616	15,628	0.868 / 5.778	10.32
Pátzcuaro	51	1,439,813	0 / 278,107	28,231	0.868 / 11.495	11.45
Tancítaro	37	1,665,786	8,680 / 238,182	45,021	0.868 / 15.029	17.56
Uruapan	36	1,547,503	4,340 / 181,769	42,986	0.868 / 7.304	17.76

IV. Discusión

El enfoque de análisis espacial de una región, permite entender los procesos y patrones de fragmentación y conectividad de una manera precisa, cuando se analiza desde un enfoque multitemporal (Altamirano *et al.*, 2007; Echeverría *et al.*, 2006). Por ello consideramos que los resultados de este estudio pueden ser contemplados como información base para los

responsables en la toma de decisiones para el desarrollo de esquemas de conservación, restauración y manejo del hábitat forestal de la eco-región Meseta Purépecha.

4.1 Fragmentación del paisaje

Los resultados de los análisis de fragmentación muestran un escenario de pérdida del hábitat de la eco-region Meseta Purépecha, donde la superficie de las clases de cobertura agrícolas (HU, 3.8% y AR, 9.92%) han ido en incremento a lo largo de los tres periodos de análisis (1986, 2011, 2016), mientras que las coberturas forestales (BP-O, BE y OTV) en general, han ido perdiendo superficie (2.26, 15.09 y 12.57% respectivamente). Específicamente, para el caso de HU (huertas) se observa que ha incrementado la superficie de forma constante, de tal manera que los parches aislados que existían en 1986, ahora han transformado el paisaje en una masa continua y homogénea. Este efecto se observa principalmente en la zona sur de la eco-región (microrregiones de Tancítaro y Uruapan). Por su parte la clase AR (agricultura de riego), es la que presentó más cambios, con un incremento exponencial en el área total que ocupa (4.19 % en 1986 y 14.11% para 2016). Su incremento ha sido distinto a HU, ya que ha mantenido una heterogeneidad del paisaje y aún presenta pequeñas superficies rodeadas de vegetación nativa. Al respecto, existen debates sobre si los efectos del cambio de uso de suelo homogeneizan o generan una heterogeneidad del paisaje (Echeverría *et al.*, 2006; Cayuela *et al.*, 2006), aunque recientemente se ha demostrado que los efectos de la fragmentación están mediados por la variación de los rasgos de las especies, tales como el modo de dispersión, forma de reproducción y tiempo de vida entre otros (Nora *et al.*, 2011; Haddad *et al.*, 2015).

Para la clase AT (agricultura de temporal) se encontró que se ha mantenido constante con mínimos cambios, conservando sus grandes extensiones continuas cultivables, presentándose para 2011 y 2016 el mayor porcentaje de ocupación del paisaje. En contraste, la clase BP-O ha perdido superficie y se ha estado fragmentando, por la deforestación y cambio de uso de suelo. La clase BP-E ha ganado superficie de forma peculiar, ya que este cambio se debe a la modificación en la composición de la comunidad provocado por los aprovechamientos selectivos predominantes de especies de pinos (Garibay & Bocco, 2012), y por tanto ha incrementado de manera indirecta la densidad de encinos. La clase BE es la que más ha sufrido los estragos del cambio de uso de suelo con fines agrícolas (HU y AR), presentando

pérdidas de superficie y fragmentación significativas. Actualmente ocupa el penúltimo lugar en superficie, contrario al primer lugar de ocupación del paisaje que presentó para el primer periodo (22.81% en 1986 y 7.72% para 2016). De tal forma, los resultados muestran la misma tendencia que se ha encontrado globalmente de pérdida y fragmentación de superficies forestales e incremento de las antrópicas (Aguayo *et al.*, 2009; Challenger *et al.*, 2009; Molina *et al.*, 2015; Reddy *et al.*, 2016).

4.2 Conectividad del paisaje

Los valores de conectividad obtenidos en este estudio (PC de 0.078-0.216) son cercanos a los reportados por Chassot *et al.* (2011), para un bosque tropical de Costa Rica, quienes encontraron valores de 0.03 para el índice IIC y 0.14 para PC, con un umbral de dispersión de 0.5 km. Mientras que otros estudios han obtenido promedios más bajos como en el realizado para un bosque sub-tropical de China (IIC = 0.064) con umbrales de 2-12 Km (Liu *et al.*, 2014), o en dos especies de mamíferos distribuidos en la cuenca de Cuitzeo México, con un IIC de 0.0032 para *Lynx rufus escuinapae* con distancias de dispersión entre 1-10 km e IIC de 0.00089 para *Bassariscus astutus* con distancias entre 0.2-5, km (Correa *et al.*, 2014), así como en otras dos especies de mamíferos, con valores de PC de 4.0×10^{-5} para *Caluromys philander* y 3.4×10^{-4} para *Leopardus pardalis* (Crouzeilles *et al.*, 2015). Con esto podemos observar que la conectividad del paisaje depende del organismo focal y por supuesto de sus distancias de dispersión (Craven *et al.*, 2016), que se percibe como paisajes conectados para unas especies y desconectados para otras. Es por ello que se ha recomendado realizar este tipo de análisis con un enfoque multiespecie (Nogues & Cabarga-Varona, 2014), como es nuestro caso, debido a que se contemplan las mismas distancias de dispersión para dos especies de pino y sus variedades, por lo que los resultados pueden extrapolarse a las demás especies de pino que se encuentran en la eco-región (*Pinus leiophylla*, *P. douglasiana*, *P. oocarpa*, *P. michoacana*, *P. lawsonii*; Madrigal, 1982).

La métrica dPC (Fig. 2), nos permitió visualizar los parches más importantes para la conectividad del hábitat en los distintos periodos de análisis, infiriendo que si se le asigna un alto valor en más de un periodo a algún parche, tiene una alta prioridad para conservar la conectividad (Saura & Rubio, 2010). Desde esta perspectiva toma peso la recomendación de realizar análisis multitemporales, que permitan hacer más robusta y mejor fundamentada la

toma de decisión de los espacios a conservar (Altamirano *et al.*, 2007). Los resultados de los componentes de dPC (Tabla 4), son similares en aportación a los presentados para especies hipotéticas en hábitats forestales (dPC = 35.2 donde dPCflux aportó un el 21.6%; Saura & Rubio, 2010) y para *Accipiter gentilis* (dPC = 2.61 donde dPCflux aportó 2.57%; Baranyi *et al.*, 2011), quienes encontraron que dPCflux es el componente que más aporta a la importancia del nodo, pero son contrarios a los resultados de Craven *et al.* (2016), quienes obtuvieron valores más altos para dPCconnector en bosques mixtos de Canadá. Estos cambios en la forma como los componentes de dPC aportan a la importancia de cada nodo, reflejan en gran medida los rangos de dispersión utilizados, entendiendo que cuando existen distancias de dispersión cortas dPCintra tiene mayor importancia en esa disponibilidad, ya que ese organismo no puede llegar a los otros parches, caso contrario cuando se tienen distancias de dispersión muy grandes, dPCflux determina casi por completo la conectividad y disponibilidad de hábitat, ya que su rango de dispersión le permite desplazarse a mayor distancia, por lo que puede llegar a más parches de hábitat (Saura & Rubio, 2010; Liu *et al.*, 2014). Tal es el caso de este estudio; las semillas y polen de los pinos del subgénero *Pinus* al cual pertenece estas especies, son dispersados por el viento, y el polen pueden alcanzar mayores distancias (600 km; Di *et al.*, 1996) con relación a las semillas (12-91 m) dependiendo del tamaño de la semilla, de su ala y de la dirección del viento (Savolainen 2007), siendo uno de los factores que ha contribuido a que las especies focales (*P. pseudostrobus* y *P. montezumae*) presenten una interconexión potencialmente alta del sistema en la Meseta Purépecha. Es importante resaltar que el umbral de dispersión utilizado para modelar el paisaje de las especies focales fue el adecuado, pero puede ser muy grande (10 km) para otras especies; las distancias de dispersión promedio utilizadas en otros estudios han sido más cortas, realizados por ejemplo, en aves, mamíferos (2,3 km, Pascual-Hortal & Saura, 2008; 0.2-5 km, Correa *et al.*, 2014; 0.25-2 km, Craven *et al.*, 2016), y con análisis hipotéticos de dispersión (0.1-100 km, Wang *et al.*, 2016). Por tanto, no podemos generalizar que el paisaje tiene una buena conectividad para todas las especies, lo que va a depender de la capacidad de dispersión del organismo en estudio. De manera similar, se ha visto que las reacciones a la fragmentación pueden tardar en aparecer, dependiendo de las especies y del tamaño del fragmento, pero en general se van incrementando con el tiempo, observándose

afectaciones en la pérdida de riqueza de especies, inmigración y pérdida de función del hábitat, con casos más drásticos en fragmentos pequeños y aislados (Haddad *et al.*, 2015).

Las zonas con mayor importancia para los tres periodos, fueron los bosques de San Juan Nuevo y San Andrés Coru localizados en la parte Sur-Oeste y Centro de la eco-región (microrregiones de Tacítaro y Uruapan). Es importante mencionar que la comunidad de San Juan Nuevo ha mantenido un aprovechamiento constante y diversificado de sus bosques desde hace más de 30 años (Velázquez *et al.*, 2003), y se le han asignado reconocimientos a nivel nacional e internacional por el manejo sustentable que tiene de sus áreas boscosas, motivo por el cual se han mantenido conservados y bajo manejo sus bosques, ya que es la principal fuente de ingresos de la comunidad (Velázquez *et al.*, 2003). Esto asegura su permanencia y no amerita realizar acciones inmediatas de conservación. En contraste, para el caso del área de San Andrés Coru (segunda zona con mayor importancia) actualmente presenta un alto grado de degradación (Alvarado *et al.*, 2014), debido a cambios de uso de suelo con fines agrícolas que ponen en riesgo la permanencia de estos bosques. Por lo que es urgente realizar obras de conservación y de ser posible de restauración, para detener el deterioro que presenta y tratar de recuperar la funcionalidad del área, ya que se localiza al Centro de la eco-región y su pérdida provocaría una ruptura a la red de conectividad.

Otras dos áreas importantes fueron las de Tancítaro (periodo 2011) y San Lorenzo (1986), a las que se les asignó una importancia de conectividad “Muy alta”. Pese a que la zona de Tancítaro tiene un área designada como reserva (Alvarado *et al.*, 2014), ésta protege solamente una pequeña parte de estos bosques, pero también está latente a los cambios de uso de suelo con fines agrícolas, ya que éste municipio está considerado como uno de los principales productores de aguacate de la franja aguacatera (Bravo-Espinoza *et al.*, 2009). Por su parte la Comunidad de San Lorenzo presenta problemas con la tala ilegal indiscriminada y cambios de uso de suelo, por lo que se recomienda la conservación de al menos algún porcentaje de éstas dos zonas.

4.3 Corredores potenciales para las especies

Las estimaciones de los corredores potenciales (198) para *P. pseudostrobus* y *P. montezumae* con el uso del índice CwdToPathRatio (relación de distancia efectiva ponderada por los costos) fueron bajos (0.0 a 35.02) con extensiones relativamente cortas (0.868-15.029

Km), comparados con el único estudio formal en el que han reportan este índice para dos especies de mamíferos; *L. rufus escuinapae* (medias de 76.4 - 86.19), y *B. astutus* (98.13 - 102.96), con longitud de los corredores de costo de 7.6 - 4,660 km y de 23.4 - 4.891 km, respectivamente (Correa *et al.*, 2014). Por tanto, los resultados indican que para la zona de estudio y especies focales, los corredores presentan menos resistencia al movimiento o que la distancia efectiva es menos costosa, esto debido a que las condiciones tomadas en cuenta para la capa de resistencia fueron relativamente homogéneas, como fueron; el tipo de suelo, el cual es el idóneo para las especies en más de un 90% (INEGI, 2016) y la distribución potencial, que generó una ocupación del 80% de las especies en la eco-región (siendo la temperatura máxima del mes más cálido, la variable de mayor contribución al modelo), lo que se corrobora con los datos del Inventario Estatal Forestal (Alvarado *et al.*, 2014), quienes mencionan que la vocación de la Meseta Purépecha es eminentemente forestal.

Al considerar solamente los corredores existentes por microrregión (Tabla 6), la Meseta presenta el mayor número de corredores (94) y los valores más bajos en cuanto al promedio de costo (15,628), largo de corredor (0.868 - 5.778 km) y CwdToPathRatio (10.32). Esto se debe al tamaño y distribución de los parches de hábitat, donde dPC asignó valores de importancia bajos, ya que en general los parches presentan áreas reducidas pero su distribución es continua (Fig. 2c). Los valores más cercanos a los de la Meseta son los de Pátzcuaro, aunque se incrementan casi al doble con un costo promedio de 28,231, un largo de corredor entre 0.868 - 11.495 km y un valor de CwdToPathRatio de 11.45 (Tabla 6). Muy por encima de la microrregión Meseta se encuentran las microrregiones Tancítaro y Uruapan con una asignación del promedio de costo de 45,021 y CwdToPathRatio de 17.56, 42,986 y 17.76 respectivamente. Lo anterior indica que estas dos últimas zonas, presentan la mayor resistencia al movimiento de las especies, y a su vez contienen la mayor incidencia de cambios de uso de suelo con fines agrícolas (HU y AR) (Bravo-Espinoza *et al.*, 2009). Los corredores 92 y 107 son importantes ya que conectan a las zonas de San Andrés Coru con San Lorenzo (ambas en la microrregión Uruapan) (24,770 unidades de costo y CwdToPathRatio de 14.56), y San Lorenzo con San Juan Nuevo (36,214 unidades de costo y CwdToPathRatio de 14.75), que son las zonas a las que dPC asignó importancia “Muy Alta” para la conectividad.

4.4 Recomendaciones y Perspectivas

En general, se observó que los bosques templados de la Meseta Purépecha, presentan algún grado de degradación, con una disminución de la densidad de las poblaciones y de la superficie forestal, ocasionada fundamentalmente, por el avance de la mancha agrícola (cultivo de aguacate, de frutillas) y aprovechamientos maderables ilegales. Debido a esta preocupante situación y a partir de los resultados obtenidos, es que se desprende una estrategia de conservación que se puede desarrollar en dos vertientes;

La primera vertiente, tiene que ver con los corredores de dispersión propuestos (198) que en general conectan toda la eco-región, pero en el caso de especies de dispersión de semillas y polen por el viento como los pinos, no se puede considerar como un continuo, ya que el movimiento de semillas o polen depende de su capacidad de dispersión (mencionada anteriormente) y de la dirección predominante de los vientos, además de que la longitud máxima obtenida de los corredores fue corta (15.029 km). Para esta región la dirección de los vientos es Sur-Este, tanto para el periodo de dispersión de semillas (noviembre-febrero) como del polen (abril-mayo) (Fig. 4), pero es más heterogénea a nivel de las microrregiones dividiéndose en dos direcciones; Meseta y Pátzcuaro que es Sur-Este, y Tancítaro y Uruapan que predomina la dirección Sur-Oeste y en menor medida la Sur-Este. Por lo que sería recomendable, proponer reservas o zonas de amortiguamiento para las microrregiones Pátzcuaro y Tancítaro, con la idea de que la dispersión de semillas inicie en esas microrregiones y que posteriormente la planta que se establezca y sobreviva, pueda generar de manera gradual y natural, un continuo de individuos a través de todos los corredores propuestos.

Actualmente para la Meseta Purépecha solo se cuenta con 18,022 has de áreas protegidas (Alvarado et al., 2014), y dos de ellas precisamente se encuentran dentro de las dos microrregiones propuestas (reserva Cerro del Estribo en Pátzcuaro y área de protección de flora y fauna Pico de Tancítaro en Tancítaro). Sin embargo, estas áreas deben de incrementar su tamaño, el cual se ha disminuido por el cultivo de aguacate, los incendios y extracción de madera clandestina, de no ser así se corre el riesgo de perder localmente a éstas especies y otras especies de plantas y animales asociadas, y lo que es más importante, se puede perder la continuidad de los flujos ecológicos (Haddad *et al.*, 2015).

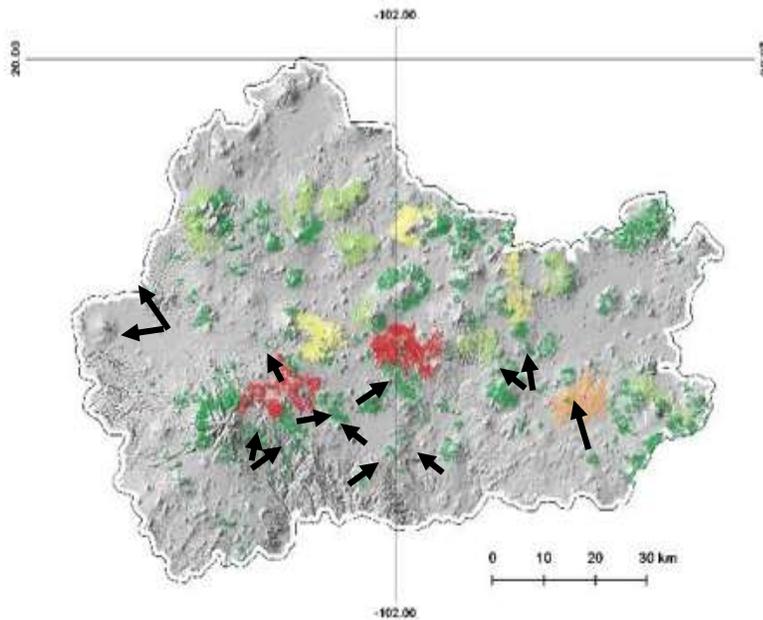


Figura 4. Dirección predominante de los vientos para el periodo de Noviembre a Marzo para la Meseta Purépecha. La dirección de la flecha representa la dirección del viento para esa estación meteorológica.

De manera paralela, se deben de considerar los resultados obtenidos para la conectividad del paisaje, donde los parches de mayor importancia se encuentran en las microrregiones de Tancítaro y Uruapan. Estos parches pueden funcionar como escalones de hábitat llamados Stepping Stone (stepping stones, Bennett, 1999), que unen parches de manera parcial y ayudan a acelerar la conectividad del paisaje, con lo que se podría finalmente cubrir todos los corredores propuestos (198 corredores). Además, se ha visto que estos escalones de hábitat tienen mayor importancia para el movimiento de algunas especies (plantas y animales) que los corredores de dispersión y que pueden funcionar como resiliencias ecológicas, capaces de tolerar perturbaciones eventuales, sin alterar significativamente su funcionamiento (Pérez-Hernández *et al.*, 2015; Mory *et al.*, 2013; Craven *et al.*, 2016). Aunado a lo anterior, es recomendable analizar el efecto de la matriz circundante (Baum *et al.*, 2004), que para estas micro-regiones serían los cultivos de aguacate los que han impactado en la fragmentación del paisaje, y esto podría repercutir sobre la eficacia de la dispersión de semillas dentro de los corredores y parches.

Estas acciones deben de ir acompañadas con actividades de restauración de los bosques con menores superficies y bajas densidades (Rodrigues *et al.*, 2009), para después reconectar con los parches o stepping stones propuestos. Se ha recomendado realizar estas actividades

con germoplasma proveniente de sitios conservados por las comunidades, donde aún exista vegetación nativa (Crouzeilles *et al.*, 2015), como sería a partir de planta proveniente de las zonas de Tancítaro, Uruapan y Pátzcuaro. También se ha concluido que las plantaciones forestales contribuyen a la mejora de la conectividad en las redes de bosques naturales, al aumentar la disponibilidad de hábitat nativo para las especies forestales, pero solo cuando las especies replantadas son nativas ya que actúan como stepping stones (Crouzeilles *et al.*, 2014). Para el caso de las plantaciones y reforestaciones que se han realizado en la Meseta Purépecha, en un gran porcentaje de ellas se ha utilizado germoplasma ajeno a las áreas y en los peores casos se han hecho con especies exóticas. Por lo que los resultados deben de tomarse con mesura antes de tomar decisiones, ya que el aumento de la conectividad del paisaje de la Meseta Purépecha puede deberse a la aparición de manchones provenientes de plantaciones forestales con especies exóticas. Las cuales se ha documentado que tienen efectos negativos sobre la regeneración y establecimiento de especies leñosas nativas (Dummel & Pinazo, 2013).

En general, consideramos que la aplicación de la propuesta planteada, puede incrementar en gran medida la conectividad de las especies focales, así como de otras especies de fauna y de flora asociadas, además de que para algunas especies, los corredores pueden convertirse en hábitats primarios y no solo corredores de movimiento (Sieving *et al.*, 2000), logrando con ello que las obras de conservación o restauración sean más eficientes.

Apéndice. Material suplementario

Información suplementaria sobre mapa de cobertura y de suelo de la Meseta Purépecha para tres periodos (Apéndice I); Capa de resistencia acumulada del paisaje (Apéndice II);

Agradecimientos

Agradecemos a Keith McMillan y a dos revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias que enriquecieron y mejoraron el trabajo. También agradecemos a Juan Pablo Vargas y Aridahi González por su ayuda durante el trabajo de campo y laboratorio y a Camilo Correo por el soporte en el análisis de los corredores potenciales. Este trabajo fue apoyado por una beca de Maestría CONACYT-402771 de A. Molina., y por el proyecto FROFOCIE-2016 y CIC-2016-2017 de P. Delgado.

Literatura citada

- Aavik, T., Holderegger, R., & Bolliger, J., 2014. The structural and functional connectivity of the grassland plant *Lychnis flos-cuculi*. *Heredity*, 112(5), 471-478.
- 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.
- Aguayo, M., Pauchard, A., Azócar, G., & Parra, O., 2009. Land use change in the south central Chile at the end of the 20th century: understanding the spatio-temporal dynamics of the landscape. *Revista chilena de historia natural*, 82(3), 361-374.
- Aguirre Ochoa, M. y R. Medina Niño., 2006. La inclusión de los pequeños y medianos productores en el cluster de aguacate de la región de Uruapan, Michoacán, México; y sus efectos en el desarrollo rural. *Territorios rurales en movimiento*, Santiago de Chile.
- Altamirano A, Echeverría C, Lara A., 2007. Efecto de la fragmentación forestal sobre la estructura vegetacional de las poblaciones amenazadas de *Legrandia concinna* (Myrtaceae) del centrosur de Chile [Effect of forest fragmentation on vegetation structure of *Legrandia concinna* (Myrtaceae) threatened populations in southcentral Chile]. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 27-42. [in Spanish] - doi: 10.4067/S0716- 078X2007000100003
- Altamirano, A., Miranda, A., & Jiménez, C., 2012. Incertidumbre de los índices de paisaje en el análisis de la estructura espacial. *Bosque (Valdivia)*, 33(2), 171-181.
- Alvarado, L. G., Andrae, D., Domínguez, R., Garibay, G. A., Martínez, Y., Mas, J.,... & Vázquez, F. F., 2014. Inventario Estatal Forestal y de Suelos, Michoacán de Ocampo. Comisión Forestal del Estado de Michoacán (COFOM). 376 pp.
- Andersson, E., 1965. Flowering and seed setting in conifers. A short review. *Cone and seed studies in Norway spruce (Picea abies L. Karst.)*. *Stud. For. Suet.*, 23: 5-214.
- Baranyi, G., Saura, S., Podani, J., & Jordán, F., 2011. Contribution of habitat patches to network connectivity: redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators*, 11(5), 1301-1310.
- Baum, K. A., Haynes, K. J., Dilleuth, F. P., & Cronin, J. T., 2004. The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology*, 85(10), 2671-2676.
- Bennett, A. F., 1999. Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation (No. 1). *Iucn*.
- Bennett, A. F., 2003. Linkages in the landscape: the role of linkages and connectivity in wildlife conservation. *IUCN, Gland*.

- Bocco, G., Mendoza, M., & Masera, O. R., 2001. La dinámica del cambio del uso del suelo en Michoacán: Una propuesta metodológica para el estudio de los procesos de deforestación. *Investigaciones geográficas*, (44), 18-36.
- Bravo-Espinoza, M., Sánchez-Pérez, J., Vidales-Fernández, J. A., Sáenz-Reyes, J. T., Chávez-León, J. G., Madrigal-Huendo, S., & Muñoz-Flores, H. J., 2009. Impactos ambientales y socioeconómicos del cambio de uso del suelo forestal a huertos de aguacate en Michoacán. Mexico City: INIFAP.
- Brodie, J. F., Giordano, A. J., Dickson, B., Hebblewhite, M., Bernard, H., Mohd-Azlan, J., Anderson, J. & Ambu, L., 2015. Evaluating multispecies landscape connectivity in a threatened tropical mammal community. *Conservation Biology*, 29(1), 122-132.
- Brown, S., & de Proyecto, C., 2003. Finalización de Líneas Base para Proyectos de Deforestación Evitada.
- Brown S, Dejong B, Guerrero G, Hall M, Masera O, Marsoli W, Ruíz F and Shoch D., 2003. Modelación de la deforestación en México y sus implicaciones para los proyectos de captura de carbono. Finalización de líneas base para proyectos de deforestación evitada. Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional. Winrock International. 50 pp.
- Brudvig, L. A., Wagner, S. A., & Damschen, E. I., 2012. Corridors promote fire via connectivity and edge effects. *Ecological applications*, 22(3), 937-946.
- Burel, F., & Baudry, J., 2002. *Ecología del paisaje: conceptos, métodos y aplicaciones*. Mundi Prensa Libros S.A.
- Cayuela, L., Benayas, J.M.R., Echeverría, C., 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the highlands of Chiapas, Mexico (1975e2000). *For. Ecol. Manag.* 226, 208e218.
- Challenger, A., Dirzo, R., López, J. C., Mendoza, E., Lira-Noriega, A., & Cruz, I., 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. *Capital natural de México*, 2, 37-73.
- Chassot, O., Finegan, B., & Monge-Arias, G., 2011. Red de conectividad ecológica en el Caribe Norte de Costa Rica. *Rev Latinoam Conserv*, 2(1), 60-70.
- China, J. D., 2002. Teledetección del bosque. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones Libro Universitario Regional, Costa Rica, 625-646.
- Clauzel, C., Xiqing, D., Gongsheng, W., Giraudoux, P., & Li, L., 2015. Assessing the impact of road developments on connectivity across multiple scales: Application to Yunnan snub-nosed monkey conservation. *Biological Conservation*, 192, 207-217.
- CONAFOR, 2011. Situación de los recursos genéticos forestales en México. Informe final del proyecto TCP/MEX/3301/MEX (4). URL: <http://www.fao.org/3/a-be793s.pdf>. Consultado 16/06/2016.

- Cormen, T. H., Leiserson, C. E., Rivest, R. L., Stein, C., 2001. Introduction to algorithms. MIT Press, Cambridge.
- Correa Ayram, C. A., Mendoza, M. E., Salicrup, D. R. P., & Granados, E. L., 2014. Identifying potential conservation areas in the Cuitzeo Lake basin, Mexico by multitemporal analysis of landscape connectivity. *Journal for nature conservation*, 22(5), 424-435.
- Correa Ayram, C. A., Mendoza, M. E., Etter, A., & Salicrup, D. R. P., 2016. Habitat connectivity in biodiversity conservation: a review of recent studies and applications. *Progress in Physical Geography*, 40(1), 7-37.
- Craven, D., Filotas, E., Angers, V. A., & Messier, C., 2016. Evaluating resilience of tree communities in fragmented landscapes: linking functional response diversity with landscape connectivity. *Diversity and Distributions*.
- Crouzeilles, R., Prevedello, J. A., Figueiredo, M. D. S. L., Lorini, M. L., & Grelle, C. E. V., 2014. The effects of the number, size and isolation of patches along a gradient of native vegetation cover: how can we increment habitat availability? *Landscape ecology*, 29(3), 479-489.
- Crouzeilles, R., Beyer, H. L., Mills, M., Grelle, C. E., & Possingham, H. P., 2015. Incorporating habitat availability into systematic planning for restoration: a species-specific approach for Atlantic Forest mammals. *Diversity and Distributions*, 21(9), 1027-1037.
- Davis, B., 2000. Las políticas de ajuste de los ejidatarios frente a la reforma neoliberal en México. *Revista de la CEPAL*. URL: http://repositorio.cepal.org/bitstream/handle/11362/10710/072099119_es.pdf?sequence=1&isAllowed=y. Consultado 07/07/2017.
- De Abreu Moreira, P., Brandão, M. M., de Araujo, N. H., de Oliveira, D. A., & Fernandes, G. W., 2015. Genetic diversity and structure of the tree *Enterolobium contortisiliquum* (Fabaceae) associated with remnants of a seasonally dry tropical forest. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 210, 40-46.
- Díaz, G.I., Nahuelhua, L., Echeverría, C., Marín, S., 2011. Drivers of land abandonment in Southern Chile and implications for landscape planning. *Landsc. Urban Plan.* 99, 207e217.
- Di-Giovanni F., Kevan, P.G., Arnold, J., 1996. Lower planetary boundary layer profiles of atmospheric conifer pollen above a seed orchard in northern Ontario, Canada. *For. Ecol. Manag.* 83, 87-97.
- Dummel, C. J., & Pinazo, M. A., 2013. Efecto de variables de paisaje y de rodal sobre la diversidad de especies arbóreas en el sotobosque de plantaciones de *Pinus taeda* en la provincia de Misiones, Argentina. *Bosque (Valdivia)*, 34(3), 331-342.
- Eastman, J.R., 2009. IDRISI 16: The Taiga Edition; Clark University: Worcester, MA, USA.

- Echeverría, C., Coomes, D.A., Salas, J., Rey-Benayas, J.M., Lara, A., Newton, A., 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forest. *Biol. Conserv.* 130, 481-494.
- Espinosa, D., Ocegueda, S., Aguilar, C., Flores, O., Llorente-Bousquets, J., & Vázquez, B., 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *Capital natural de México*, 1, 33-65.
- Fernandes, I., Penha, J., & Zuanon, J., 2015. Size-dependent response of tropical wetland fish communities to changes in vegetation cover and habitat connectivity. *Landscape ecology*, 30(8), 1421-1434.
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 265-280.
- Frate L, Acosta ATR, Cabido M, Hoyos L, Carranza ML., 2015. Temporal Changes in Forest Contexts at Multiple Extents: Three Decades of Fragmentation in the Gran Chaco (1979-2010), Central Argentina. *PLoS ONE* 10(12): e0142855. doi:10.1371/journal.pone.0142855
- Galpern, P., Manseau, M., & Fall, A., 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: a guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological conservation*, 144(1), 44-55.
- García, E., 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, 5a. ed., Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Garibay, C., & Bocco, G., 2012. Cambios de uso de suelo en la meseta purépecha (1976-2005). INE-Semarnat y CIGA-UNAM. México, DF.
- Gilbert-Norton, L. Y. N. N. E., Wilson, R., Stevens, J. R., & Beard, K. H., 2010. A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation biology*, 24(3), 660-668.
- Granados, C., Giné, D. S., & García-Romero, A., 2015. Efecto de borde en la composición y en la estructura de los bosques templados. Sierra de Monte-Alto, centro de México. *Caldasia*, 36(2), 269-287.
- Gustafson, E. J., 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art?. *Ecosystems*, 1(2), 143-156.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., ... & Cook, W. M., 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), e1500052.
- Hall, M., Guerrero, G., & Maser, O., 2003. Apéndice 2: Modelación de líneas base de deforestación utilizando GEOMOD para las regiones de Calakmul y Meseta Purépecha en México.
- Harary, F., 1972. *Graph theory*. Reading (MA): Addison-Wesley.

- Hu G, Wu J, Feeley KJ, Xu G, Yu M., 2012. The Effects of Landscape Variables on the Species-Area Relationship during Late-Stage Habitat Fragmentation. *PLoS ONE* 7(8): e43894. doi:10.1371/journal.pone.0043894
- i Linde, D. V., & i Subirós, J. V., 2006. Ecología del paisaje y sistemas de información geográfica ante el cambio socioambiental en las áreas de montaña mediterránea: una aproximación metodológica al caso de los valles d'Hortmoier y Sant Aniol (Alta Garrotxa. Girona). *Areas: Revista internacional de ciencias sociales*, (25), 59-74.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía, (INEGI)., 2016. Conjunto de datos vectoriales edafológico, escala 1:250000, serie II continuo nacional. web: <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reccat/edafología/default.aspx>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía, (INEGI)., 2016. Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (CEM 3.0). web: <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/datosrelieve/continuoelevaciones.aspx> Consultado 12/10/2016.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía, (INEGI)., 2016. Recursos Naturales, Edafología, datos vectoriales. Web: <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reccat/edafologia/default.aspx> Consultado 12/10/2016.
- Kang, W., Minor, E. S., Lee, D., & Park, C. R., 2016. Predicting impacts of climate change on habitat connectivity of *Kalopanax septemlobus* in South Korea. *Acta Oecologica*, 71, 31-38.
- Kirchner, F., Ferdy, J. B., Andalo, C., Colas, B., & Moret, J., 2003. Role of Corridors in Plant Dispersal: an Example with the Endangered *Ranunculus nodiflorus*. *Conservation biology*, 17(2), 401-410.
- LaPoint, S., Gallery, P., Wikelski, M., & Kays, R., 2013. Animal behavior, cost-based corridor models, and real corridors. *Landscape Ecology*, 28(8), 1615.
- LaRue, M. A., & Nielsen, C. K., 2008. Modelling potential dispersal corridors for cougars in midwestern North America using least-cost path methods. *ecological modelling*, 212(3), 372-381.
- Lasarte, G. G., 2003. Alergia a polen de pino:¿ sólo en Euskadi?. *Sancho el Sabio*, 18, 105-118.)
- Liu, X. F., Shu, J. M., & Zhang, L. B. 2010. Research on applying minimal cumulative resistance model in urban land ecological suitability assessment: as an example of Xiamen City. *Acta Ecologica Sinica*, 30(2), 421-428.
- Liu, S., Dong, Y., Deng, L., Liu, Q., Zhao, H., & Dong, S., 2014. Forest fragmentation and landscape connectivity change associated with road network extension and city expansion: a case study in the Lancang River Valley. *Ecological Indicators*, 36, 160-168.

- Loya-Carrillo, J. O., Aguilar-Estrada, S. A., Bravo-Peña, L. C., & Sánchez-Flores, E., 2013. Evaluación espacio-temporal del impacto del crecimiento urbano sobre la cobertura vegetal en la región fronteriza Nogales, México y Arizona, Estados Unidos, durante el periodo 1995-2010. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales*, 9(1), 124-140. fronteriza Nogales, México y Arizona, Estados Unidos, durante el periodo 1995-2010. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales*, 9(1), 124-140.
- Madrigal Sánchez, X., 1982. Claves para la identificación de las Coníferas Silvestres del Estado de Michoacán. *Bol. Div. No. 58. Inst. Nal. de Inv. Forestales. SARH México, DF.*
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O., 1967. *The theory of island biogeography*(Vol. 1). Princeton University Press.
- McGarigal, K., Marks, B.J., 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. General Technical Report PNW-GTR 351, Pacific Northwest Research Station, USDA Forest Service, USA, pp. 122.
- McRae, B. H. and Kavanagh, D. M., 2011. *Linkage Mapper Connectivity Analysis Software*. The Nature Conservancy, Seattle WA.
- Minor, E. S., Tessel, S. M., Engelhardt, K. A., & Lookingbill, T. R., 2009. The role of landscape connectivity in assembling exotic plant communities: a network analysis. *Ecology*, 90(7), 1802-1809.
- Molina, J. R., Martín, Á., Drake, F., Martín, L. M., Herrera, M. Á., 2015. Fragmentation of Araucaria araucana forests in Chile: quantification and correlation with structural variables. *iForest* 9: 244-252. – doi: 10.3832/ifor1399-008
- Mondragón, E. A., & Morrone, J. J., 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia*, 29(3), 112-120.
- Montenegro, A. L., & Ríos, O. V., 2007. Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 56(3).
- Mora, A. M. G., Anaya, J. A., & Dávila, E. Á., 2005. Análisis de fragmentación de los ecosistemas boscosos en una región de la cordillera central de los andes colombianos. *Revista Ingenierías Universidad de Medellín*, 4(7), 13-27.
- Moreno Jiménez, A., 2006. *Sistemas y análisis de la información geográfica: manual de autoaprendizaje con ArcGis* (No. 910.011 S623s). México, MX: Alfaomega.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in ecology & evolution*, 10(2), 58-62.

- Nogues, S., & Cabarga-Varona, A., 2014. Modelling land use changes for landscape connectivity: The role of plantation forestry and highways. *Journal for Nature Conservation*, 22(6), 504-515.
- Nora, S., Albaladejo, R. G., Martínez, S. G., Robledo-Arnuncio, J. J., & Aparicio, A., 2011. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Revista Ecosistemas*, 20(2-3).
- Orozco, C. G., & Bocco, G., 2012. Cambios de uso del suelo en la meseta purépecha (1976-2005). Instituto Nacional de Ecología.
- Pascual-Hortal, L., & Saura, S., 2006. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape ecology*, 21(7), 959-967.
- Pascual-Hortal, L., & Saura, S., 2008. Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research*, 127(1), 23-31.
- Peláez, C. G., Giné, D. S., & García-Romero, A. ----. Evaluación espacial de ambientes de borde para el diagnóstico de bosques fragmentados.
- Pérez-Hernández, C. G., Vergara, P. M., Saura, S., & Hernández, J., 2015. Do corridors promote connectivity for bird-dispersed trees? The case of *Persea lingue* in Chilean fragmented landscapes. *Landscape ecology*, 30(1), 77-90.
- Philips, S. J., & Dudik, M., 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175.
- R Core Team., 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reddy, C. S., Manaswini, G., Satish, K. V., Singh, S., Jha, C. S., & Dadhwal, V. K., 2016. Conservation priorities of forest ecosystems: Evaluation of deforestation and degradation hotspots using geospatial techniques. *Ecological Engineering*, 91, 333-342.
- Resasco, J., Haddad, N. M., Orrock, J. L., Shoemaker, D., Brudvig, L. A., Damschen, E. I., ... & Levey, D. J., 2014. Landscape corridors can increase invasion by an exotic species and reduce diversity of native species. *Ecology*, 95(8), 2033-2039.
- Rodrigues, R. R., Lima, R. A. F., Gandolfi, S., Nave, A. G., 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experiences in the Brazilian Atlantic forest. *Biol Conserv* 142:1242–1251
- Romero-Calcerrada, R., Perry, G.L., 2004. The role of land abandonment in landscape dynamics in SPA. Encinares del río Alberche y Cofio, Central Spain, 1984e1999. *Landsc. Urban Plan.* 66, 217e232.

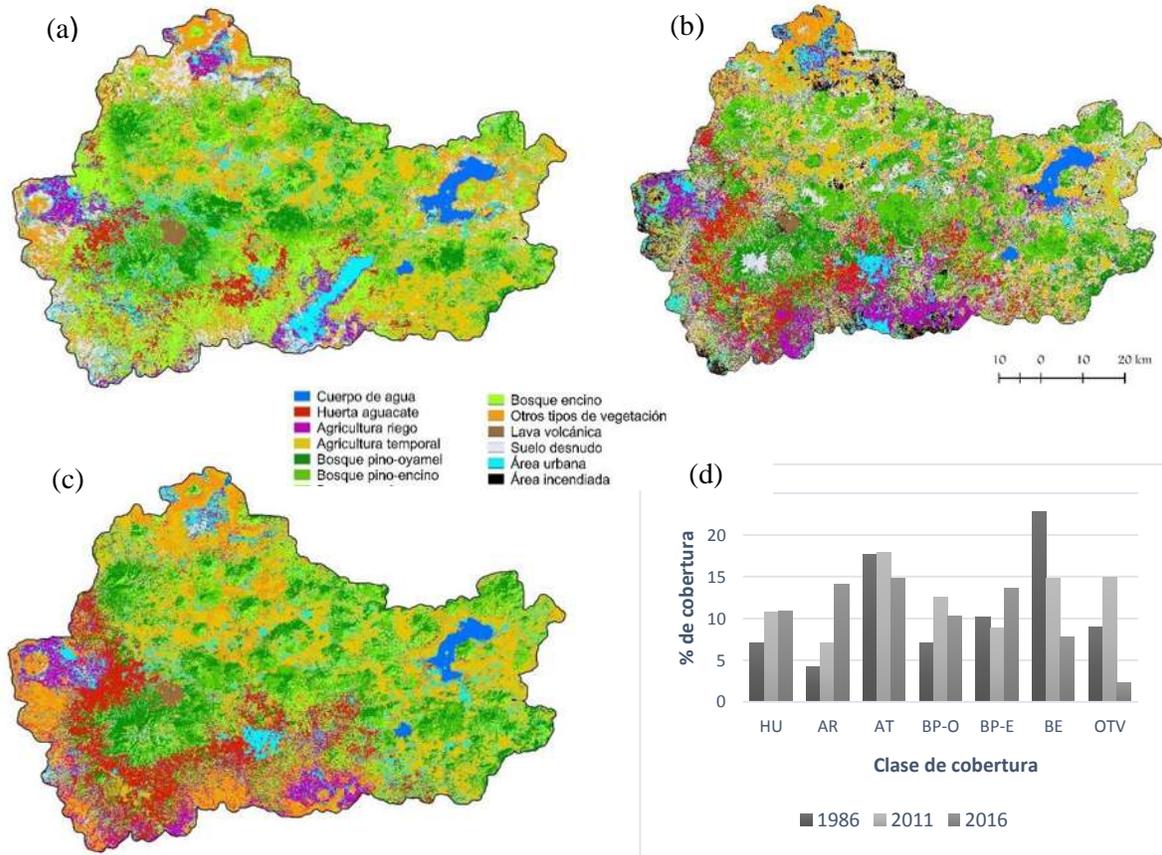
- Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- San Vicente, M. G., & Valencia, P. J. L., 2006. Efectos de la fragmentación de hábitats y pérdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial. *Polígonos. Revista de Geografía*, (16), 35-54.
- San Vicente, M. G., & Valencia, P. J. L., 2008. Evidencias sobre la eficacia de los corredores ecológicos: ¿Solucionan la problemática de fragmentación de hábitats? *Observatorio Medioambiental*, 11, 171-183.
- Saura, S., & Pascual-Hortal, L., 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, 83(2), 91-103.
- Saura, S., & Torne, J., 2009. Conefor Sensinode 2.2: a software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling & Software*, 24(1), 135-139.
- Saura, S., & Rubio, L., 2010. A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography*, 33(3), 523-537.
- Saura, S., Vogt, P., Velázquez, J., Hernando, A., & Tejera, R., 2011. Key structural forest connectors can be identified by combining landscape spatial pattern and network analyses. *Forest Ecology and Management*, 262(2), 150-160.
- Savolainen, O., Tanja, P., Knurr, T., 2007. Gene flow and local adaptation in Trees. *The Annual Review of Ecology. Evol. Syst.*, 38, 595-619.
- Sawyer, S. C., Epps, C. W., & Brashares, J. S., 2011. Placing linkages among fragmented habitats: do least-cost models reflect how animals use landscapes?. *Journal of Applied Ecology*, 48(3), 668-678.
- Schneider, L.C., Geoghegan, J., 2006. Land abandonment in an agricultural frontier after a plant invasion: the case of bracken fern in southern Yucatán, Mexico. *Agric. Resour. Econ. Rev.* 35, 167e177.
- Segurado, P., Branco, P., Avelar, A. P., & Ferreira, M. T., 2015. Historical changes in the functional connectivity of rivers based on spatial network analysis and the past occurrences of diadromous species in Portugal. *Aquatic Sciences*, 77(3), 427-440.
- SEMARNAT., 2012a. Base de datos estadísticos, módulo de consulta temática: dimensión ambiental, recursos forestales. Subsecretaría de Gestión para la Protección Ambiental, DGGFS. URL:

- http://dgeiawf.semarnat.gob.mx:8080/aproot/dgeia_mce/html/mce_index.html#. Consultado 02/05/2015.
- Sieving KE, Willson MF, De Santo TL., 2000. Defining corridor functions for endemic birds in fragmented south-temperate rainforest. *Conserv Biol* 14:1120–1132.
- Smith-Ramirez C, Celis-Diez JL, von Jenstchik E, Jimenez JE, Armesto JJ., 2010. Habitat use of remnant forest habitats by the threatened arboreal marsupial *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria) in a rural landscape of southern Chile. *Wildl Res* 37:249–254.
- Solomon, A.M., 1979. Sources and characteristics of airborne materials: Pollen. *Aerobiology: The ecological systems approach*. US/IBP Synthesis Series 10. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Soudersberg, PA, USA.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G., 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 571-573.
- Taylor, P. D., Fahrig, M. & With, K. A., 2006. Landscape connectivity: a return to the basics. *Connectivity Conservation* (eds K.R. Crooks & M. Sanjayan), pp. 29–43. Cambridge University Press, New York, NY.
- Tewksbury, J. J., Levey, D. J., Haddad, N. M., Sargent, S., Orrock, J. L., Weldon, A., ... & Townsend, P., 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12923-12926.
- Tittler, R., Filotas, É., Kroese, J., & Messier, C., 2015. Maximizing conservation and production with intensive forest management: it's all about location. *Environmental management*, 56(5), 1104-1117.
- Urban, D., & Keitt, T., 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82(5), 1205-1218.
- Urban, D. L., Minor, E. S., Treml, E. A., & Schick, R. S., 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecology letters*, 12(3), 260-273.
- Valdés, A., 2011. Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Revista Ecosistemas*, 20(2-3).
- Velázquez, A., Torres, A., Bocco, G., 2003, *Las enseñanzas de San Juan, investigación participativa para el manejo integral de recursos naturales*, México, INESEMARNAT. URL: https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=4fgXwgz8_JIC&oi=fnd&pg=PA13&dq=Cap%C3%ADtulo+5+La+comunidad+modelo+de+Nuevo+San+Juan+Parangaricutiro+&ots=kJbThIctoC&sig=6QVZS9uCrxDxir1xnsfT5J70KYA#v=onepage&q&f=false. Consultado 07/07/2017.
- Vidal-Zepeda, R., 2005. *Las regiones climáticas de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México.

- Vila Subirós, J., Llausàs Pascual, A., Ribas Palom, A., & Varga Linde, D., 2006. Conceptos y métodos fundamentales en ecología del paisaje (landscape ecology). Una interpretación desde la geografía. In Documents d'anàlisi geogràfica (pp. 151-166).
- Wang, L., Young, S. S., Wang, W., Ren, G., Xiao, W., Long, Y., ... & Zhu, J., 2016. Conservation priorities of forest ecosystems with evaluations of connectivity and future threats: Implications in the Eastern Himalaya of China. *Biological Conservation*, 195, 128-135.

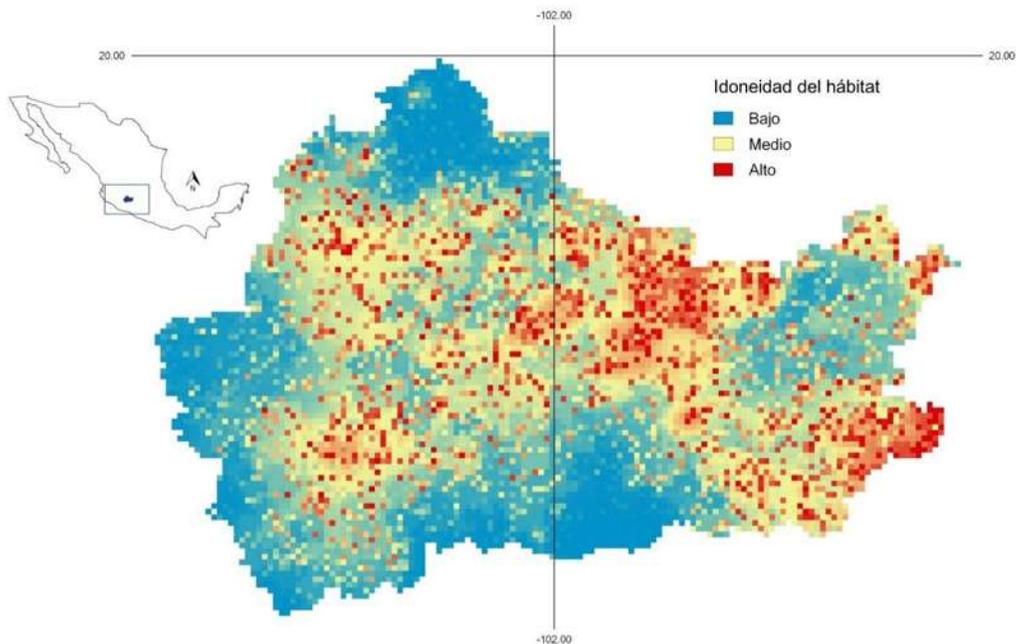
Apéndice I

Cambios en la cobertura de la eco-región Meseta Purépecha para tres periodos de tiempo; a) 1986, b) 2011 y c) 2016. En la figura d) se representa el porcentaje de cambios de cobertura durante los tres periodos de análisis.



Apéndice II

Modelo de distribución potencial para *P. montezumae* y *P. pseudostrobus* distribuidas en la eco-región Meseta Purépecha, generado con el software MaxEnt (Philips & Dudik, 2008). Se usaron 19 variables Bioclimáticas de WorldClim (Hijmans et al., 2005), así como las capas de exposición, elevación y suelo a una resolución de 900m (INEGI 2016). Para la modelación se usaron los parámetros que vienen por omisión en el programa, y una salida de tipo logística con un umbral de mínima presencia de entrenamiento.



Capítulo II

Fragmentación del hábitat y su efecto en la estructura genética de dos linajes del género *Pinus* distribuidos en la Meseta Purépecha, Michoacán, México

RESUMEN

La fragmentación del hábitat está considerada como la principal causa de la crisis global de biodiversidad. Afecta a nivel de los ecosistemas, comunidades, poblaciones y genes. Recientemente se ha tratado de integrar la información ambiental a los estudios genéticos y ecológicos bajo la perspectiva del paisaje genético, para determinar la dinámica de la fragmentación del hábitat y su repercusión en la distribución de la variación genética, lo cual tienen fuertes implicaciones para el manejo y conservación de las especies. En este estudio se analizó el efecto que la fragmentación del hábitat tiene sobre la distribución de la variación genética de dos linajes de *Pinus* (*Pinus montezumae* y *Pinus pseudostrobus*), distribuidos en la eco-región Meseta Purépecha del estado de Michoacán, con el uso de marcadores moleculares microsatélites nucleares (SSRn). Los resultados muestran que las poblaciones de los dos linajes, contienen niveles de variación genética intermedios ($H_e= 0.413$), con un índice de endogamia (F) significativo en todas las poblaciones (intervalo de 0.565 a 0.533), y con tamaños efectivos históricos reducidos (375.25-452.5). Las poblaciones presentan una estructuración genética marcada ($R_{ST}=0.129$, $P<0.05$), dividida en cinco grupos genéticos, donde la mayoría de las poblaciones de *P. pseudostrobus* están diferencialmente incluidas dentro de dos grupo genéticos (K3 y K4). El sentido de la migración fue heterogéneo, tres grupos comparten migrantes entre sus poblaciones (K1, K2 y K5), mientras que fue bidireccional para los otros dos grupos, siendo el grupo K4 el que recibe más migrantes del resto de los grupos. Los resultados también proveen fuertes evidencias de que la hipótesis de aislamiento por el ambiente (IBE) es la causal más importante de la estructura genética observada, donde las variables de mayor contribución fueron; elevación (Dem), el Rango Anual de Temperatura (R_{AT}), la Temperatura Máxima del Mes más Cálido (T_{MMC}), y la variable estructural; Importancia del fragmento para la conectividad (dPC), limitando el flujo genético entre las poblaciones, y promoviendo la divergencia genética y ecológica de los linajes de pinos estudiados. Este patrón podría ser extrapolado a otras especies de coníferas o de árboles distribuidos en la eco-región Meseta Purépecha, o con requerimientos ambientales similares.

Palabras clave: Genética del paisaje, Microsatélites de núcleo, Diferenciación genética, Fragmentación del hábitat, Aislamiento ambiental, *Pinus*.

ABSTRACT

Habitat fragmentation is considered the main cause of the global biodiversity crisis. It affects ecosystems, communities, populations and genes. Recently it has been tried to integrate the environmental information to the genetic and ecological studies from the perspective of the genetic landscape, to determine the dynamics of the fragmentation of the habitat and its repercussion in the distribution of the genetic variation, which have strong implications for the management and conservation of species. This study analyzed the effect of habitat fragmentation on the distribution of genetic variation of two *Pinus* (*Pinus montezumae* and *Pinus pseudostrobus*) lineages, distributed in the Meseta Purépecha eco-region of the state of Michoacán, with the use of Molecular microsatellite markers (SSRn). The results show that the populations of the two lineages contain levels of intermediate genetic variation ($H_e = 0.413$), with a significant inbreeding index (F) in all populations (range 0.565 to 0.533), and with reduced historical effective sizes (375.25-452.5). The populations have a marked genetic structure ($R_{ST} = 0.129$, $P < 0.05$), divided into five genetic groups, where the majority of *P. pseudostrobus* populations are differentially included within two genetic groups (K3 and K4). The sense of migration was heterogeneous, three groups share migrants among their populations (K1, K2 and K5), while it was bidirectional for the other two groups, with the K4 group receiving more migrants from the rest of the groups. The results also provide strong evidence that the isolation by environment hypothesis (IBE) is the most important cause of the observed genetic structure, where the variables of greatest contribution were; Elevation (Dem), Annual Temperature Range (R_{AT}), Maximum Temperature of the Hottest Month (T_{MHC}), and the structural variable; Importance of the fragment for the connectivity (dPC), limiting the genetic flow among the populations, and promoting the genetic and ecological divergence of the lineages of studied pines. This pattern could be extrapolated to other species of conifers or trees distributed in the Meseta Purépecha eco-region, or with similar environmental requirements.

Key words: Landscape genetics, Nuclear microsatellites, Genetic differentiation, Fragmentation of habitat, Isolation by Environment, *Pinus*.

I. Introducción

La fragmentación del hábitat está considerada como la principal causa de la crisis global de biodiversidad (Frankham *et al.*, 2000). Afecta en diferentes niveles de la organización biológica; ecosistemas, comunidades, poblaciones y genes: i) reduce de manera progresiva los tamaños de las poblaciones en cada uno de los fragmentos del hábitat original, así como de toda la escala del paisaje, ii) ocasiona una pérdida definitiva de especies y poblaciones en los fragmentos (extinciones locales), y iii) causa efectos en los procesos microevolutivos de las poblaciones (como selección, deriva genética y migración) (Frankham, 1995; Hedrick, 2001).

Numerosos estudios que analizan las posibilidades de extinción de especies se han basado en el estudio de procesos demográficos como genéticos, los cuales están relacionados con el aislamiento geográfico y el tamaño pequeño de las poblaciones (Lande, 1993). El aislamiento geográfico puede iniciar con la divergencia de las poblaciones a través de procesos como la deriva génica y mutación (Karhu *et al.*, 2005). Las fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones pueden disminuir su tamaño efectivo y resultar en la pérdida de variación genética, con aumento de los niveles de endogamia. Por tanto, las poblaciones con tamaños pequeños son más susceptibles a la extinción que las poblaciones grandes y los factores intrínsecos de las especies y ambientales incrementan este riesgo (Lande, 1993).

Recientemente se ha tratado de integrar la información ambiental a los estudios genéticos y ecológicos bajo la perspectiva del paisaje genético, para determinar la dinámica de la fragmentación del hábitat y su repercusión en la distribución y extinción de especies (Manel *et al.*, 2003). Se ha encontrado que las diferencias ambientales actúan de manera importante tanto en los procesos microevolutivos, (como el flujo genético, la deriva genética y la selección natural), como en las fluctuaciones demográficas de las poblaciones (tamaños poblacionales, reproducción y estructura de edades; Holderegger *et al.*, 2010). Estas variaciones ambientales, que puede ser originadas por procesos de fragmentación natural o antrópica, aíslan geográfica y genéticamente a las poblaciones, y terminan por generar subpoblaciones cada vez más pequeñas, sometidas a problemas crecientes de viabilidad genética y demográfica (Hedrick, 2001; Manel *et al.*, 2003).

La genética del paisaje contempla dos tópicos centrales: i) el paisaje y el ambiente, los cuales son evaluados por considerar sus efectos sobre el flujo genético y la deriva genética,

medidos en términos de variación neutral, y ii) la interacción entre el ambiente y la variación genética adaptativa entre poblaciones e individuos, también referido como genómica del paisaje (Storfer *et al.*, 2010; Lowry *et al.*, 2010). Aunque esta disciplina todavía carece de fundamentos teóricos y experimentales particulares, se ha logrado auxiliar de otras disciplinas, principalmente de la combinación de métodos y conceptos teóricos de la genética de poblaciones, del paisaje ecológico y de la estadística espacial. A partir de lo anterior se hacen inferencias robustas de los procesos biológicos y evolutivos implicados en la conectividad genética y ecológica a nivel del paisaje, detectando por ejemplo, patrones y discontinuidades genéticas y la relación entre estos y las características del paisaje, al identificar barreras físicas y posibles corredores ecológicos (Holderegger *et al.*, 2008; 2010). Toda esta información es de gran relevancia para la conservación y el manejo de los recursos genéticos.

Uno de los grupos de plantas que ha sufrido drásticamente la fragmentación y deterioro de su hábitat, es el de las coníferas, particularmente en México las especies del género *Pinus*, que se reconoce con estudios moleculares son 46 especies, 3 subespecies y 22 variedades, (Krupkin *et al.*, 1996; Gernandt *et al.*, 2003; Zhang y Li, 2004; Gernandt *et al.*, 2005). Los procesos de diversificación del género ocurrieron en las principales cadenas montañosas de México, que funcionaron como corredores biológicos o como islas biogeográficas que definieron el patrón de distribución general actual (Sánchez-González *et al.*, 2008), es por ello que México es considerado un centro secundario de diversificación de *Pinus*, al contar con cerca de 42% de las especies del mundo, y con un alto porcentaje de endemismos (>55%). De tal forma es que se tienen representantes de especies desde el nivel del mar, como *P. caribaea*, así como de especies distribuidas a altitudes mayores a los 4000 m, como *P. hartwegii* y *P. culminicola* (Yeaton, 1982; Perry, 1991; Dvorak *et al.*, 2000). Sin embargo varias de estas especies están representadas por poblaciones fragmentadas y con tamaños poblacionales pequeños por lo que corren el peligro de desaparecer localmente. Además, algunas de las especies amenazadas son endémicas a México, por lo que se encuentran en peligro de extinción global (Delgado *et al.*, 2002).

Actualmente existen pocos trabajos relacionados con la genética del paisaje en especies de plantas (Nora *et al.*, 2011; Xinzeng *et al.*, 2013; Vranckx *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2014; Lega *et al.*, 2014; Chung *et al.*, Heelemann *et al.*, 2014; Mosca *et al.*, 2014; De Abreu Moreira

et al., 2015), y para México sobresale dos estudios, uno con una especie de encino, *Quercus castanea* (Herrera-Arroyo *et al.*, 2013), y solo un estudio en una especie de conífera, *Abies religiosa* (Méndez, 2014). Por ello se hace relevante generar información en sistemas de estudio con especies o grupos de especies representativas de la biodiversidad de México, particularmente en peligro de extinción o de distribución restringida.

En este capítulo se generó información relacionada con el efecto que la fragmentación del hábitat tiene sobre la distribución de la variación genética de dos especies del género *Pinus*; *Pinus montezumae* Lamb y *Pinus pseudostrobus* Lindl, distribuidos en la eco-región Meseta Purépecha del estado de Michoacán. Lo cual es analizado con el uso de marcadores moleculares microsatélites nucleares (SSRn), ya que son altamente polimórficos y se consideran selectivamente neutros. Los SSRn han sido ampliamente usados en especies de coníferas, y en particular para varias de las especies mexicanas se ha logrado su estandarización y uso exitoso (Delgado *et al.*, 2007, 2011; Moreno y Piñero, 2009; Jardón *et al.*, 2011). Además, son unos de los marcadores más recomendados para el desarrollo de estudios sobre el paisaje genético (Murphy *et al.*, 2008; Manel, 2003).

Pinus montezumae y *P. pseudostrobus* han sido poco estudiadas a nivel molecular (Delgado *et al.*, 2007), y específicamente para la región de la Meseta Purépecha se carece de información. Esta región es un sistema biológico y paisajísticamente delimitado que es representativo de los bosques templados de Michoacán, pero que en su interior es muy heterogéneo, conteniendo una gran diversidad de especies de coníferas y condiciones ambientales y ecológicas distintas (Brown *et al.*, 2003). Debido al aislamiento y fragmentación que actualmente presentan sus poblaciones, son un sistema idóneo para contestar preguntas relacionadas con los procesos microevolutivos que han moldeado su evolución. De acuerdo con los resultados del capítulo I, en el presente trabajo se plantea la siguiente hipótesis: *Pinus pseudostrobus* presenta una mayor conectividad paisajística que *P. montezumae*, por lo que se espera que mantenga una conectividad genética entre las microrregiones, con valores altos de variación genética, flujo genético, y con una baja estructura genética, mientras que para *P. montezumae* la conectividad genética será menor con valores altos de estructuración. Los objetivos específicos fueron; i) evaluar la variación, estructura genética, los niveles de flujo genético y los tamaños efectivos de las poblaciones, ii) relacionar los patrones de diversidad genética con patrones geográficos y ambientales para

explicar la fragmentación versus conectividad genética de los taxa en estudio, y iii) proponer corredores de dispersión genéticos y paisajísticos idóneos, para la restauración y conservación de las especies.

II. Materiales y Métodos

Con base a los transectos realizados para el primer capítulo (ver Tabla 1, cap. 1), se colectaron acículas de 10 a 20 árboles por sitio, con una distancia mínima entre árboles de 50 m, para reducir las probabilidades de endogamia (Flores *et al.*, 2005). En total se trabajó con 346 muestras de 23 poblaciones, las cuales fueron etiquetadas con datos de localidad, No. de individuo y fecha de colecta. 14 de las poblaciones fueron identificadas como de *P. pseudostrobus*, tres de *P. montezumae* y seis fueron poblaciones mezcladas, las que estuvieron mayormente representadas con individuos de *P. pseudostrobus*. El material biológico se guardado en bolsas de plástico y fue almacenado en un ultracongelador a -80°C, hasta su procesamiento para la extracción de ADN.

2.1. Trabajo de laboratorio

2.1.1 Amplificación de fragmentos

El ADN se extrajo a partir de las acículas con el protocolo CTAB Miniprep para pinos (Vázquez-Lobo 1996). Se ensayaron 20 microsatélites nucleares (SSRn) derivados de *Pinus taeda* (Echt *et al.*, 1996), *P. radiata* (Smith & Devey, 1994), *P. pinaster* (Guevara *et al.*, 2005), *P. resinosa* (Boys *et al.*, 2005), de los cuales siete resultaron ser polimórficos y reproducibles para la mayoría de los individuos (Tabla 1). Las reacciones de amplificación y condiciones de PCR se realizaron con los protocolos propuestos por Elsink *et al.* (2000), los cuales se describen a continuación; para la reacción de amplificación por individuo se usaron, 2.5 uL de Buffer Tris (1M, pH 9), 2.0 uL de dNTPs (4X, 100 mM), 0.5 uL de primer Forward (10 uM), 0.5 de primer Reverse (10 uM), 11.3 uL de agua destilada, 3.0 uL de MgCl₂ (50 mM), 0.2 uL de Taq polimerasa (1U) y 3.0 uL de ADN (30 ng/uL) para obtener una reacciones de 23 uL. El programa específico de la PCR consistió en un ciclo a 94°C por 5 min; dos ciclos de 94°C por un 1 min, 60°C por 1 min y 72°C por 35 s; 20 ciclos de 94°C por 45 s, 45 s a una temperatura específica del oligo (TM), decreciendo 0.5°C cualquier ciclo, y 72°C por 1 min; 20 ciclos a 94°C por 1 min, una TM de 55 °C por 1 min and 72°C for 1 min; extensión final

de 72°C for 5 min. Las temperaturas de alineamiento para los oligos fueron; 63 °C para PtTX3013 y PtTX3107, 59 °C para PtTX3025, 57 °C para PtTX2146 y PtTX2123, and 65°C para A6E08 C° y PR 4.6 C°.

Tabla 1. Microsatélites de núcleo (SSRn) ensayados para su amplificación. Los SSRn con un asterisco son los seleccionados para su uso en este estudio.

	Nombre	Tamaño en pares de bases (pb)	Motivo de Repetición	TM	Amplificación/polimorfismo	Especie
1	PtTX 2146*	161 - 181	(GAG) ₅ ...(CAG) ₈ (CGGCAG) ₇ CGG(CAG) ₄	55	Si/polimórfico	<i>Pinus taeda</i> (Elsik <i>et al.</i> , 2000)
2	PtTX 3025*	252 - 272	(CAA) ₁₀	59	Si/polimórfico	<i>Pinus taeda</i>
3	PtTX 2123*	191-201	(AGC) ₈	57	Si/polimórfico	<i>Pinus taeda</i>
4	PtTX 3013*	125 - 145	(GTT) ₁₀	63	Si/polimórfico	<i>Pinus taeda</i>
5	PtTX 2037	140 - 160	(GTGA) ₈ (GT) ₁₄	63	Si/polimórfico	<i>Pinus taeda</i>
6	PtTX 3107*	156 - 177	(CAT) ₁₄	63	Si/polimórfico	<i>Pinus taeda</i>
7	PtTX 3127	169 - 202	(CAA) ₁₀	63	Inconsistente/polimórfico	<i>Pinus taeda</i>
8	ptTX 3020	167 – 187	A ₁₆ (CAA) ₉	65	Inconsistente/polimórfico	<i>Pinus taeda</i>
9	PR 4.6*	206 - 222	(AC) _n	55	Si/polimórfico	<i>Pinus radiata</i> (Smith & Devey, 1994)
10	NZPR413	253	(TG) ₂₃ (GT) ₆	53	Si/monomórfico	<i>Pinus radiata</i>
11	PR 9.3	92 – 108	(AC) _n	55	no	<i>Pinus radiata</i>
12	PRE 10	352 - 355	(AT) ₂₁	55	Inconsistente/polimórfico	<i>Pinus resinosa</i> (Boys <i>et al.</i> , 2005)
13	PRE 24	227 – 231	(AG) ₂₉	50	no	<i>Pinus resinosa</i>
14	PRE 16	334 – 369	(AT) ₂₂	50	Inconsistente/polimórfico	<i>Pinus resinosa</i>
15	A6E08*	124 - 152	(AC) ₁₂	60	Si/polimórfico	<i>Pinus pinaster</i> (Guevara <i>et al.</i> , 2005)
16	A5A11	266 - 330	(AC) ₂₂	60	no	<i>Pinus pinaster</i>
17	A5B01	214 - 240	(AC) ₁₄	60	no	<i>Pinus pinaster</i>
18	A7E03	104 - 142	(AC) ₁₄	60	no	<i>Pinus pinaster</i>
19	B4F08	179 - 193	(AG) ₁₃	60	no	<i>Pinus pinaster</i>
20	B5A03	266 - 304	(AG) ₁₁ ATAA(AG) ₂₀	60	no	<i>Pinus pinaster</i>

Los productos de PCR fueron enviados a servicio externo para la obtención de los simogramas (Universidad de Illinois, USA), a través de los cuales se hicieron las lecturas de los tamaños de los fragmentos (alelos) y la determinación de los genotipos (homócigos u heterócigos), con el uso del programa Peak Scanner (Applied Biosystems, 2012). Los diferentes fragmentos (alelos), serán secuenciados y enviados al GenBank.

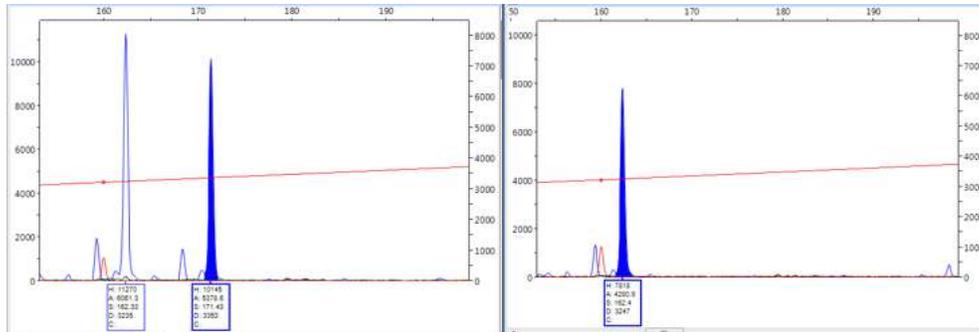


Figura 1. Simograma con la representación de los tamaños de los fragmentos del SSRn PtTX3025. A la izquierda se muestran el genotipo heterócigo de un individuo y a la derecha el genotipo homócigo.

2.2. Análisis molecular

Primeramente, se analizó la presencia de alelos nulos para todos los loci usando el programa FreeNa v. 2.2.3 (Chapuis & Stoup 2007), con base al algoritmo EM (Dempster *et al.*, 1977). Se presentó una baja proporción de alelos nulos en cinco de los siete loci (PtTX2123, PtT3025, PtTX2146, PR4.6, A6E08, 3013), los valores fueron de 0.0001 a 0.4110, este último valor es del microsatellite A6E08, presente en un individuo de las poblaciones 3- PTO y 4-TEN, y el microsatélite PtTX214 en un individuo de la población 3- PTO ($r= 0.3569$). Sin embargo, sus frecuencias fueron menores a 0.5 (Chapuis & Stoup 2007), por lo que ninguno de los microsatélites contienen alelos nulos que afecten de manera significativa en la determinación de los genotipos.

La estimación de la variación genética se obtuvo con los siguientes parámetros: número de alelos por locus (A), la heterocigosis promedio observada (H_o) y esperada (H_e) (Nei, 1987). El tamaño efectivo de las poblaciones (N_e) que es el número de individuos que contribuyen a la reproducción en la siguiente generación (Hartl & Clark 1989), se determinó de manera indirecta de acuerdo a la fórmula $\theta = 4N_e\mu$ donde $N_e = 4 \times 10^{-3}$ (Boys *et al.* 2005). De manera

similar, se estimaron los niveles de flujo genético (Nm) indirectamente con el uso de la fórmula $[(1 / F_{st}) - 1] / 4$ (Frankham *et al.*, 2004). El Nm que es el número de migrantes por generación, hace referencia al movimiento de gametos entre pares de poblaciones (Slatkin, 1993). Los análisis se obtuvieron con los programas Arlequín ver. 3.5.1.2 (Excoffier & Lischer 2010) y GenAlex ver. 6.502 (Peakall & Smouse, 2006).

La estructura genética se obtuvo con un análisis jerárquico de varianza molecular (AMOVA) con base al modelo de mutación de alelos infinitos (SMM; Slatkin, 1995). Los análisis se hicieron con todas las poblaciones y de manera independiente para las poblaciones de cada especie y para las poblaciones mezcladas, divididos en dos componentes de variación; entre (V_a) y dentro (V_b) de las poblaciones. La significancia de los estadísticos se obtuvo con 10 000 iteraciones no paramétricas (Excoffier & Lischer 2010), con el uso del programa Arlequín ver. 3.5.1.2 (Excoffier & Lischer 2010).

Para determinar la existencia de grupos genéticos asociados a la distribución espacial de las poblaciones se usó el programa BAPS (Corander *et al.*, 2008). El algoritmo define grupos de poblaciones usando la información de su distribución espacial para determinar los grupos genéticos con la mayor probabilidad. Las estimaciones fueron obtenidas asumiendo grupo (K) de 1 a 23, con 1000 burn-in iniciales y 10, 000 iteraciones. La partición que se seleccionó fue la que presentó el más alto valor de probabilidad marginal ($LogML$; probabilidad del logaritmo natural). Así mismo, con los grupos generados de mayor probabilidad, se estimaron dos parámetros, (1) la proporción de admixtura (Admixture), que permite reconocer la ancestría de los individuos (grupo ancestral al que pertenecen) a través del porcentaje de la mezcla por individuo (Corander *et al.*, 2008), y (2) las tasas de migración (M), que proporciona un estimado de la intensidad del flujo genético (máximo valor de 1), así como un diagrama con las rutas del movimiento de genes dentro y entre los grupos. Para este análisis se requirió del uso de un programa complementario, GraphViz disponible en internet en la página; www.graphvis.org.

Finalmente, para verificar las determinantes causales de la distribución de la variación genética, se pusieron a prueba dos hipótesis; la primera de aislamiento por distancia (IBD; Wright 1943) donde las distancias geográficas actúan como barreras y restringen el flujo genético entre las poblaciones, y la segunda de aislamiento por ambiental (IBE; Wang & Summers 2010), donde el flujo genético es restringido entre poblaciones que habitan en

diferentes ambientes. Por lo que la finalidad de explorar estas hipótesis es, discernir la posible asociación de la estructura genética con la distribución geográfica o con variables ambiental locales. Para ello, se hicieron análisis de regresión simple con el uso del programa estadístico PAST ver. 3.04 (Hammer, 2014). Para los datos genéticos se usaron las distancias genéticas obtenidas a partir del estadístico F_{ST} (Wright, 1951), y para los datos geográficos se usaron las distancias en Km a través del uso del sistema de coordenadas Universal Transversal de Mercator (ESRI 1992-2000). Para los datos ambientales se usaron cinco de las variables que contribuyeron de manera importante a la fragmentación del hábitat sugerida en capítulo I, y son; la elevación (Dem), la exposición (Exp), la Temperatura Máxima del Mes más Cálido (T_{MMC}), el Rango Anual de Temperatura (R_{AT}), y los valores de importancia de los parches para la conectividad (índice dPC). Todas las variables fueron transformadas a distancias euclidianas estandarizadas (Hammer, 2014). Una vez obtenidas las matrices, fueron analizadas en cinco niveles de agrupamiento; entre todas las poblaciones, entre las poblaciones de cada especie, las poblaciones mezcladas, y entre los K grupos genéticos obtenidos con el análisis de BAPS. Para la significancia estadística de las asociaciones se hicieron pruebas de Mantel, con 10, 000 iteraciones (Sokal & Rohlf 1995; Rousset, 1997).

III. Resultados y discusión

3.1 Variación genética

El porcentaje de loci polimórficos promedio fue de 91.93%. El valor más bajo se obtuvo en *P. pseudostrobis*, 89.80%, con tres loci monomórficos; el locus A6E08 en 5 poblaciones (PAMA, URA, TAN, SLZ y SEV), seguido del locus PtTX3013 en 4 poblaciones (TAN, SLZ, SEV y TIN), y el PtTX3107 en 2 (SFE y SEV). En las poblaciones mezcladas se obtuvo un 92.86 % de polimorfismo; el locus PtTX3013 fue el único monomórfico en tres poblaciones (PLN, SANI y CHA) y en las poblaciones de *P. montezumae* todos los loci fueron polimórficos. El número total de alelos fue de 63, con un promedio de alelos por locus (A) de 3.66 y de alelos efectivos (A_e) de 2.31. Las poblaciones de *P. pseudostrobis* presento el mayor valor (57 alelos), seguido de las poblaciones mezcladas (43), y de *P. montezumae* (40). Sin embargo los promedios de $A=3.52$ y $A_e=2.2$, fueron relativamente menores que los obtenidos en las poblaciones de *P. montezumae* ($A=3.86$ $A_e=2.48$) y mezcladas ($A=3.76$ y $A_e=2.39$).

Tabla 2. Estimados de la variación genética en 23 poblaciones de *P. pseudostrobus*, *P. montezumae*, distribuidas en la eco-región Meseta Purépecha.

Población	<i>N</i>	<i>A_t</i>	<i>A</i>	<i>A_e</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F</i>	$\frac{\theta}{4N\mu}$	<i>Nm</i>
<i>Pinus pseudostrobus</i>									
1- PAMA	13	26	3.714	2.350	0.174	0.402	0.496**	387.50	
2- PAD	10	26	3.714	2.447	0.148	0.542	0.734***	387.50	
3- PTO	15	28	4.000	2.505	0.155	0.470	0.676***	375.00	
4- TEN	12	28	4.000	2.507	0.205	0.396	0.516**	390.00	
5- URA	13	21	3.000	1.768	0.067	0.348	0.807***	415.00	
6- STJ	14	33	4.714	2.704	0.270	0.537	0.522**	300.00	
7- TAN	12	23	3.286	2.105	0.247	0.398	0.379**	387.50	
8- ANG	15	22	3.143	1.769	0.150	0.323	0.481**	435.00	
9- SFE	15	27	3.857	2.198	0.139	0.305	0.406**	452.50	
10- SLZ	10	18	2.571	1.716	0.148	0.298	0.359*	450.00	
11- SEV	11	18	2.571	1.627	0.123	0.313	0.497**	442.75	
12- TZI	13	29	4.143	2.913	0.168	0.520	0.627**	378.75	
13- TIN	12	23	3.286	2.086	0.145	0.357	0.435**	409.75	
14- QCO	10	23	3.286	2.143	0.195	0.418	0.520**	382.00	
Promedio	12		3.520	2.203	0.167	0.402	0.541		2.220
			(0.207)	(0.155)	(0.016)	(0.025)	(0.039)		(0.402)
<i>Pinus montezumae</i>									
15- PTZ	15	31	4.429	2.750	0.183	0.471	0.594***	375.25	
16- PAL	11	29	4.143	2.670	0.210	0.484	0.500***	375.50	
17- CHE	14	27	3.857	2.482	0.166	0.403	0.602***	388.50	
Promedio	13		4.143	2.634	0.186	0.453	0.565***		5.561
			(0.562)	(0.494)	(0.037)	(0.051)	(0.086)		(1.181)
<i>Poblaciones mezcladas de P. pseudostrobus/P. montezumae</i>									
18- PLN	14	26	3.714	2.386	0.213	0.404	0.489**	388.50	
19- SANI	11	23	3.286	2.232	0.099	0.416	0.678***	383.50	
20- PCH	14	20	3.857	2.397	0.190	0.403	0.285**	388.50	
21- STC	14	29	4.143	2.228	0.159	0.417	0.558**	383.50	
22- CHA	13	29	4.143	2.808	0.214	0.449	0.386**	376.75	
23- SAN	10	24	3.429	2.284	0.190	0.443	0.594**	377.25	
Promedio	13		3.665	2.308	0.172	0.414	0.533		3.456
			(0.170)	(0.136)	(0.013)	(0.020)	(0.031)		(0.902)
Total		57	3.665	2.308	0.172	0.413	0.532	392.64	3.74
			(0.170)	(0.136)	(0.0126)	(0.0195)	(0.031)		(0.462)

A_t= número total de alelos; *N*= número de individuos; *A*= promedio de alelos por locus; *A_e*= promedio del número de alelos efectivos; *H_o*= heterocigosis observada; *H_e*=heterocigosis esperada; *F*= índice de endogamia;

N_e = tamaño efectivo y N_m = promedio del flujo genético. Valores de significancia P (*= 0.01; **= 0.05; ***= 0.001). En paréntesis, se indica la desviación estándar (DE).

Lo anterior sugiere que las frecuencias de varios de los alelos de las poblaciones de *P. pseudostrobus* son bajas (no se transmiten a las siguientes generaciones) en comparación con *P. montezumae* y las poblaciones mezcladas.

En efecto, en *P. pseudostrobus* se obtuvieron 16 alelos únicos, 5 en *P. montezumae* y 3 en las poblaciones mezcladas. Solo dos alelos de *P. pseudostrobus* presentaron frecuencias superiores a 0.05; el alelo 134 del locus PtTX3013 (frecuencia de 0.200) y el alelo 128 del locus A6E08 (frecuencia de 0.100).

El promedio de la H_o (0.172) fue menor a la H_e (0.413), el cual se desvía de manera significativa del equilibrio Hardy-Weinberg ($P < 0.01$) (Tabla 2). Los valores de F fueron altos y significativos (promedio de $F = 0.532$, $P = 0.000$), y muy similares para los tres grupos de poblaciones, aunque el valor que se presentó entre las poblaciones de *P. montezumae* fue relativamente mayor ($F = 0.565$), seguido de las poblaciones de *P. pseudostrobus* ($F = 0.541$) y las mezcladas ($F = 0.533$). Por tanto, todas las poblaciones presentan menos individuos heterocigos que los esperados en el equilibrio entre mutación y deriva genética.

Aunque los resultados de la H_e se encuentran dentro del intervalo reportado para especies de pinos (0.400 a 0.800; Karhu, 2001; Zinck & Rajora 2016), fueron marginalmente bajos en comparación con la mayoría de las especies estudiadas, debido fundamentalmente a que se presentaron dos loci monomórficos en 4 y 5 poblaciones. No obstante a ello, un estudio realizado con las mismas especies en poblaciones de México y Guatemala, también presentaron niveles de variación genética bajos en ambas especies (*P. montezumae*, $H_e = 0.300$, $A = 9$; *P. pseudostrobus*, $H_e = 0.270$, $A = 11$), y al igual que en el presente trabajo, la variación genética fue menor en *P. pseudostrobus*. Por tanto, podemos considerar que para estas especies la existencia de bajos niveles de variación genética es común, y que para el caso de la zona de estudio, podría deberse al efecto de las barreras ambientales que aíslan a las poblaciones e impiden el flujo de genes entre ellas. Lo anterior es corroborado con los resultados obtenidos en el primer capítulo de este estudio, ya que la fragmentación del hábitat fue marcada entre las poblaciones, debido a barreras orográficas, altitudinales y climáticas.

3.2 Tamaños efectivos y flujo genético

La estimación promedio del tamaño efectivo (N_e) fue de 392.94 individuos que contribuyen a la reproducción en las siguientes generaciones. El estimado más alto se presentó en *P. pseudostrobus* con un promedio de 399.518, seguido de las poblaciones mezcladas con un promedio de 383.00 y *P. montezumae* con 379.833 individuos. Los valores extremos se presentaron en las poblaciones de *P. pseudostrobus*, los cuales oscilaron entre 300 (STJ) a 452.50 (SFE) individuos. Estos resultados indican que las poblaciones presentan tamaños efectivos históricos reducidos en comparación con otras especies de pino, como por ejemplo, con el complejo de pinos de *P. caribaea*, los cuales se distribuyen en la cuenca del Caribe ($N_e = 1080-567$ Rebolledo *et al*, en revisión 2017), o en *P. resinosa*, de distribución amplia en EUA y sur de Canadá, pero con poblaciones fragmentadas (N_e de 615 individuos; Boys *et al.*, 2005). En contraste, son similares a los obtenidos en otras especies de pino con una distribución más restringida o fragmentada como *P. rzedowskii*, distribuida en México, y que además es considerada en peligro de extinción (N_e entre 46-485, López 2016), y como *P. pinaster*, especie del Mediterráneo con distribución fragmentada (N_e entre 42.5-359.1; Naydenov *et al.*, 2014), sugiriendo que las poblaciones de *P. pseudostrobus* y *P. montezumae* de la eco-región Meseta Purépecha, han presentado históricamente tamaños poblacionales reducidos, contribuyendo pocos individuos a la reproducción o transmisión de genes de una generación a otra.

Aunque no se cuenta con estimados de los tamaños censales pasados o presentes de las especies en esta eco-región, en la actualidad los bosques naturales han sido reducidos drásticamente por la tala clandestina y por el cambio de uso de suelo para el desarrollo de huertas de aguacate. En este sentido, tanto los factores ambientales (e.g., la topografía, la altitud y el clima), como antrópicos podrían estar influyendo en los tamaños efectivos reducidos que se obtuvieron en las poblaciones de estas especies.

Por su parte, el promedio de Nm fue bajo, de 3.75 migrantes por generación. Este valor se encuentra dentro del promedio obtenido para especies de pinos ($Nm = 2.42$) con el uso de SSRn, con un intervalo de 0.42 en *P. resinosa* (Boys *et al.*, 2005) a 3.78 en *P. taeda* (Al-Rabah'Ah, 2003). Nuevamente estas diferencias tiene que ver con el grado de aislamiento y de los patrones de distribución de las especies, siendo mayor el Nm en especies con poblaciones grandes y de distribución amplia, como es el caso de *P. taeda*, con una amplia

distribución en EUA. Interesantemente, para *P. pseudostrobus*, que está representada con el mayor número de poblaciones en la eco-región, se obtuvo el valor de Nm más bajo (2.22 migrantes), mientras que el valor más alto fue para *P. montezumae*, ($Nm= 5.56$). Lo anterior sugiere al igual que el análisis de fragmentación del hábitat de la eco-región (ver capítulo I), que las poblaciones de *P. pseudostrobus* se encuentran más fragmentadas y aisladas que las poblaciones de *P. montezumae*, conformadas por densidades más bajas y con tamaños efectivos más reducidos, los que probablemente impide el adecuado movimiento de genes entre ellas. En coníferas, la dispersión de polen puede alcanzar mayores distancias (600 km; Di *et al.*, 1996) que la de las semillas (12-91 m) (Savolainen, 2007), sin embargo parece ser que no ha sido muy eficiente su dispersión en las especies en estudio, debido probablemente a este tipo de barreras geográficas y ecológicas, que han limitan un mayor Nm entre todas las poblaciones.

3.3 Estructura genética

El Análisis de AMOVA muestra una diferenciación significativa entre las poblaciones analizadas ($R_{ST}= 0.129$, $P= 0.000$), con una diferenciación más marcada entre las poblaciones de *P. pseudostrobus* ($R_{ST}= 0.177$, $P= 0.000$), seguido de las poblaciones mezcladas ($R_{ST}= 0.130$, $P= 0.000$) y de *P. montezumae* ($R_{ST}= 0.061$, $P= 0.000$), lo anterior sugiere que las poblaciones de cada grupo son genéticamente diferentes. El mayor porcentaje de varianza en todos los grupos de análisis se presentó dentro de las poblaciones (37.5% a 93.86%), mientras que el porcentaje de variación entre poblaciones fue menor (6.10% a 12.90%) (ver Tablas 3 a la 6). Estos resultados son similares a los obtenidos en la mayoría de las especies de pinos analizados con SSRn (*P. pinaster*, $R_{ST}= 0.111$, Mariette *et al.*, 2001; *P. radiata*, $R_{ST}= 0.145$, Karhu *et al.*, 2006; *P. taeda*, $R_{ST}= 0.041$, Al-Rabab'ah 2003; *P. oocarpa*, $R_{ST}= 0.130$, *P. tecunumani*, $R_{ST}= 0.075$ y *P. patula*, $R_{ST}= 0.083$, Dvorak *et al.*, 2009). Dados los mecanismos de dispersión de las semillas y el polen (mayormente anemófila), los valores de estructura genética no son fuertes y las estimaciones están por debajo de 0.2 (Ledig *et al.*, 1998).

Tabla 3. Análisis de AMOVA para las 23 poblaciones en estudio de *P. montezumae* y *P. pseudostrobus*.

Recurso de variación	Suma de cuadrados	Componentes de variación	Porcentaje de variación
<i>Entre poblaciones</i>	13269.780	18.49544	12.90885
<i>Entre individuos dentro de poblaciones</i>	45413.530	53.72971	37.50052
<i>Dentro de individuos</i>	20101.000	71.05208	49.59063
Total	78784.311	143.27723	

Tabla 4. Análisis de AMOVA para 14 poblaciones de *P. pseudostrobis*.

Recurso de variación	Suma de cuadrados	Componentes de variación	Porcentaje de variación
<i>Entre poblaciones</i>	8803.970	23.70572	17.75266
<i>Dentro de poblaciones</i>	35251.251	109.82766	82.24734
Total	44055.221	133.53338	

Tabla 5. Análisis de AMOVA para 14 poblaciones de *P. montezumae*.

Recurso de variación	Suma de cuadrados	Componentes de variación	Porcentaje de variación
<i>Entre poblaciones</i>	756.149	8.50996	6.1367
<i>Dentro de poblaciones</i>	9990.410	130.1633	93.86
Total	136.246	138.673	

Tabla 6. Análisis de AMOVA para 14 poblaciones mezcladas de *P. pseudostrobis* y *P. montezumae*.

Recurso de variación	Suma de cuadrados	Componentes de variación	Porcentaje de variación
<i>Entre poblaciones</i>	3083.592	21.48342	12.99977
<i>Dentro de poblaciones</i>	20272.868	143.77660	87.00023
Total	23356.460	165.26003	

3.4 Grupos genéticos y distribución espacial

El análisis bayesiano BAPS, genero *K* cinco grupos con la mayor probabilidad marginal ($P= 0.996$). El primero grupo (*K1*) contiene solo a la población mezclada 22-CHA y el *K2* a la población 17-CHE de *P. montezumae*. El grupo *K3* incluye nueve poblaciones; ocho de *P. pseudostrobis* y una mezclada (20-PCH). El grupo *K4*, fue el más heterogéneo conformado por 10 poblaciones; cinco de *P. pseudostrobis*, dos de *P. montezumae* y tres mezcladas. El último grupo *K5* incluye una población de *P. pseudostrobis* (6-STJ) y una mezclada (21-STC) (Figura 2). Por tanto, las poblaciones de *P. pseudostrobis*, están

subestructuradas genéticamente en tres grupos (*K3*, *K4* y *K5*), también se observa que las poblaciones del grupo *K3* de *P. pseudostrobus*, presenta la mayor subestructuración geográfica, ya que las poblaciones se distribuye en tres zonas de la eco-región; zona oeste (poblaciones de *P. pseudostrobus*), zona centro (poblaciones de *P. pseudostrobus*), y zona este (una población de *P. pseudostrobus* y una mezclada). Mientras que el grupo *K4*, solo formo dos grupos geográficos; uno en la zona oeste y otro en la zona centro-este, presentando una heterogeneidad similar de especies en ambos subgrupos. Cabe mencionar que las población 21-STC (mezclada), incluida en el grupo genético *K5* junto con la población 6-STJ de *P. pseudostrobus*, se ubican en sitios geográficos muy cercanos, por lo que esta población mezclada podrían ser consideradas como de *P. pseudostrobus*.

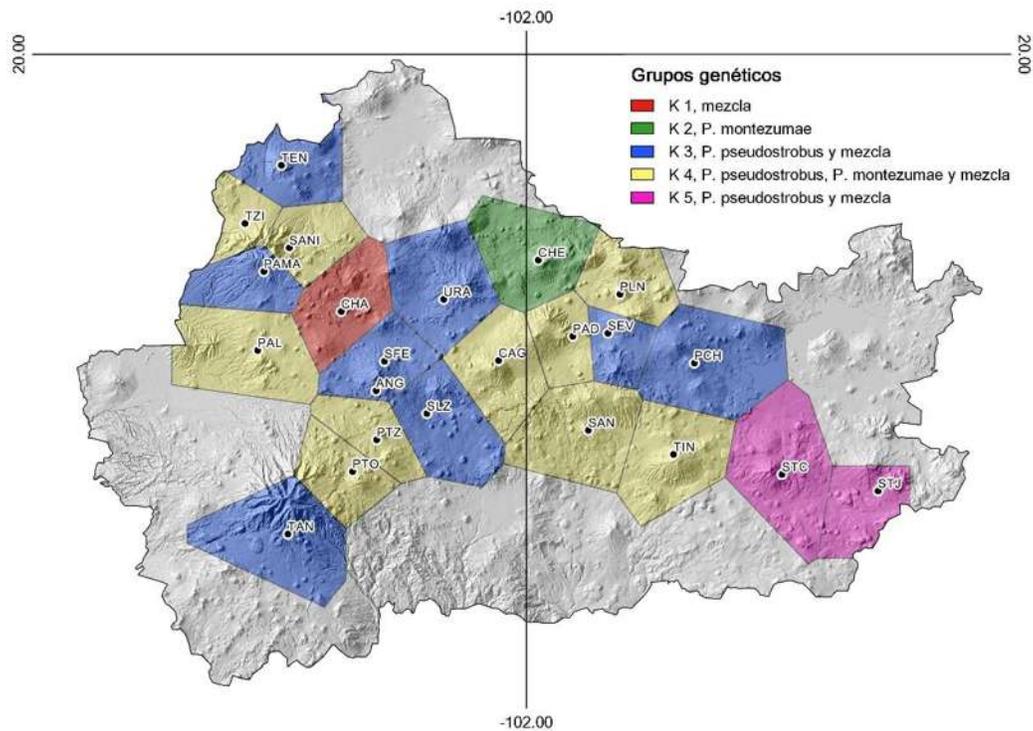


Figura 2. Asociación espacial del análisis de agrupación bayesiana BAPS. Se muestran *K* cinco grupos con la mayor probabilidad marginal.

En general, se puede considerar que los grupos genéticos obtenidos son heterogéneos, los cuales no se asocian de manera clara a las especies o grupos determinados a priori, más bien, se observa una subestructuración asociada a la distribución geográfica “microespacial” de las poblaciones que tienen una distribución más continua al interior de cada grupo. Lo que podría ser causado por factores ambientales, a pesar de que la eco-región potencialmente esta interconectada (fundamentalmente por el tipo de suelo y clima que es similar para toda la zona; ver capítulo I). Sin embargo otros factores podrían estar limitando el movimiento de genes entre ellas.

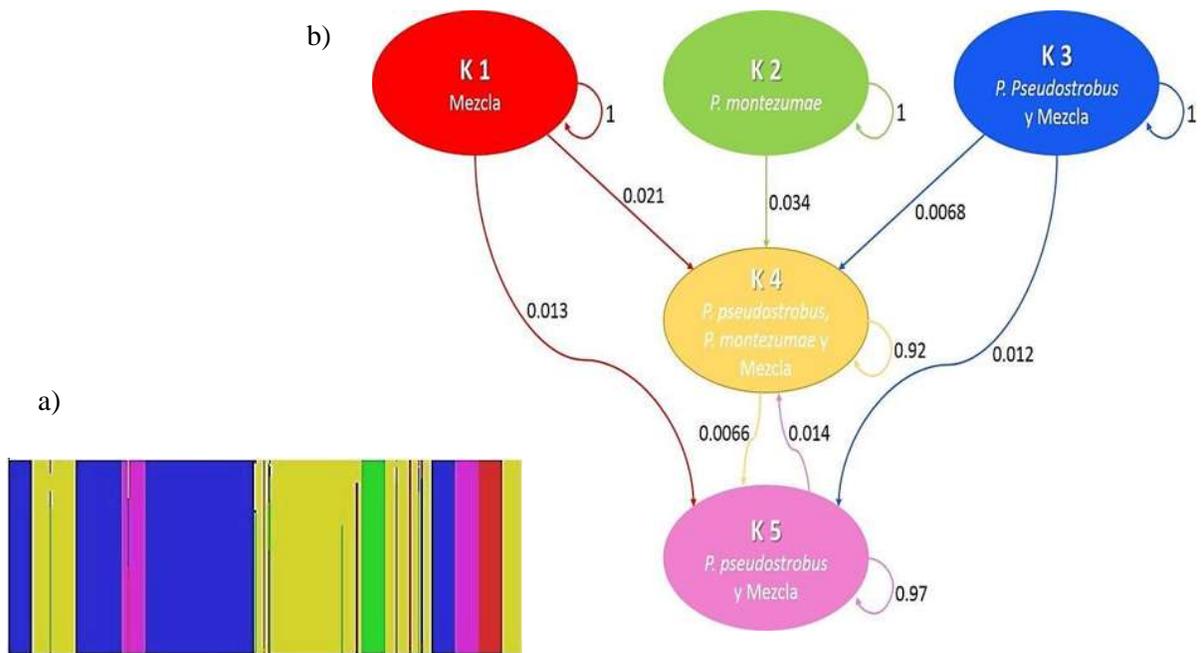


Figura 3. Diagramas de admixia y de las rutas de migración de los individuos de *P. montezumae*, *P. pseudostrobis* y de las poblaciones mezcladas. a) probabilidad de asignación de cada individuo a los *K* cinco grupos obtenidos con el análisis de BAPS, y b) proporción y direccionalidad del flujo genético dentro y entre grupos.

El análisis de mezclas (Admixture), muestra un bajo número de individuos con mezcla entre grupos, lo que indica que existe poco intercambio de genes entre las poblaciones de cada grupo (Figura 3a). La mayor parte del *Nm* se presenta al interior de cada grupo, generando grupos genéticos relativamente homogéneos. El único grupo que muestra una proporción mayor de genotipos de las tres clases de poblaciones fue el K4, por lo que se presenta una mezcla de individuos pertenecientes al resto de los grupos. En la figura 3b, se observan las rutas de migración de genes entre los grupos, donde los grupos que no reciben

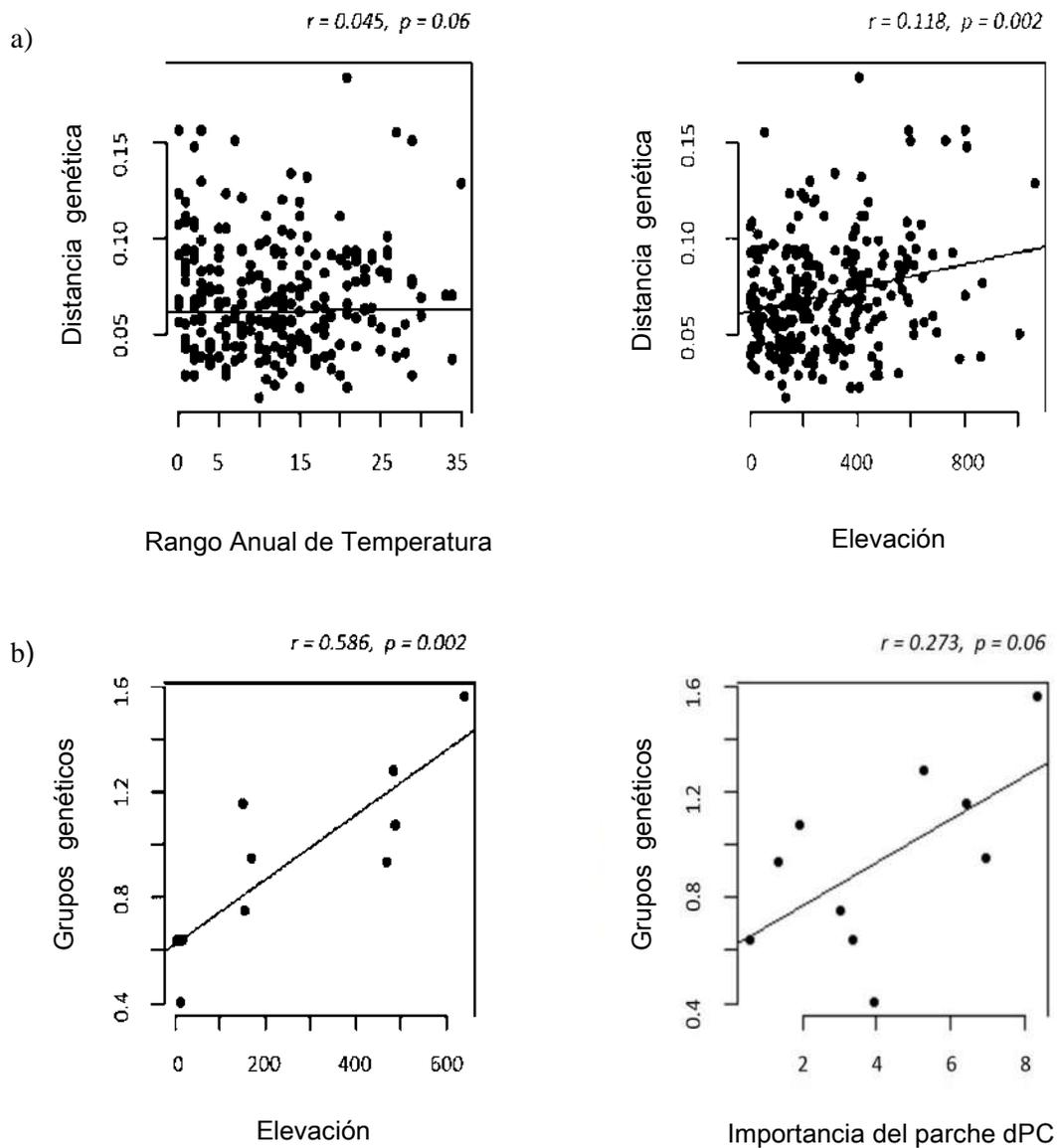
migrantes de otros grupos, ni entre ellos, solo dentro de los grupos, fueron el $K1$, $K2$ y $K3$, pero si se observa inmigración de genes hacia los grupos $K4$ y $K5$, aunque los valores son muy bajos (entre 0.0068 a 0.013). El grupo $K4$ es el que recibe más migrantes del resto de los grupos, lo cual contribuye a la heterogeneidad observada, conteniendo genotipos de las poblaciones de *P. montezumae*, *P. pseudostrobus* y de las poblaciones mezcladas. Además es el grupo que incluye a las poblaciones con los valores de variación genética más altos.

Algunos trabajos realizados con plantas muestra resultados similar de la distribución de la variación genética a los obtenido en este estudio (diferentes clases de árboles, Kamm *et al.*, 2010; *Quercus castanea*, Herrera-Arrollo *et al.*, 2013; *Abies religiosa*, Méndez, 2014; *Quercus oleoides*, Deacon & Cavender-Bares 2015), los cuales, en general sugieren que la estructura genética representada por grupos genéticos diferenciales, puede atribuirse a diferentes tipos de factores, resaltando los factores geográficos, ambientales, históricos del área en estudio, o intrínsecos de las especies; como por ejemplo, los tipos de ciclo de vida, los sistemas reproductivos, la capacidad de dispersión de las especies, entre otros. Cabe resaltar el trabajo realizado por Méndez (2014), en 12 poblaciones de *A. religiosa*, distribuidas en el volcán del Ajusco, México, con el uso de microsatélites de cloroplasto (SSRcp), donde obtiene una estructura genética marcada, conformada por tres grupos genéticos, los cuales atribuyen a la existencia de una dinámica metapoblacional, ocasionada probablemente por la complicada historia natural de la región asociada al volcán del Ajusco.

3.5 Asociación de variables

Se obtuvieron valores de correlación significativos entre las distancias genéticas y ambientales (IBE) en dos de los cinco grupos analizados; entre todas las poblaciones y entre los grupos genéticos obtenidos con el análisis de BAPS (Figura 4a-c). La variable ambientales asociadas al nivel de todas las poblaciones fue la elevación (Dem), con un valor de correlación bajo pero significativo ($r= 0.118$; $p= 0.002$). La variable climática, Rango Anual de Temperatura (R_{AT}) fue marginalmente correlacionada ($r= 0.0445$; $p= 0.063$). Las asociaciones con los grupos genéticos fueron, la Dem ($r= 0.587$; $p= 0.002$) y la variable, Importancia del fragmento para la conectividad (dPC) con una correlación menor pero significativa ($r= 0.273$; $p= 0.002$).

Adicionalmente y con base a los resultados anteriores, se consideró interesante hacer regresiones más finas al interior de los grupos que contenían un mayor número de poblaciones (*K3* y *K4*) de los cuales, solo se obtuvieron asociaciones significativas para las poblaciones del grupo *K4*, pero con más variables ambientales, conjuntando así las dos variables que fueron significativas a nivel de todas las poblaciones, más la variable dPC y la variable Temperatura Máxima del Mes más Cálido (T_{MMC}), que anteriormente no había sido significativa.



c)

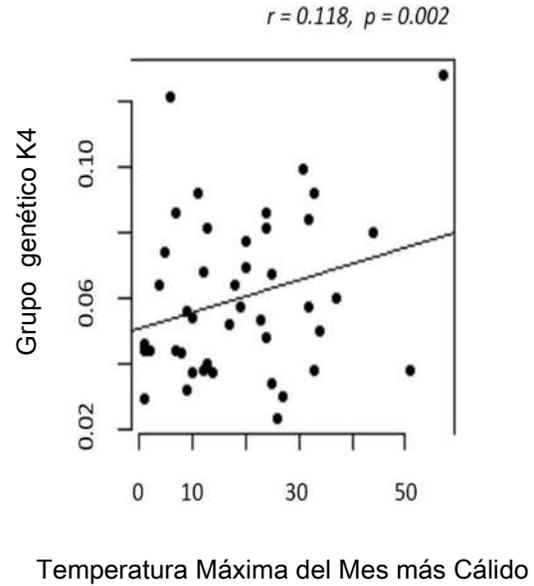
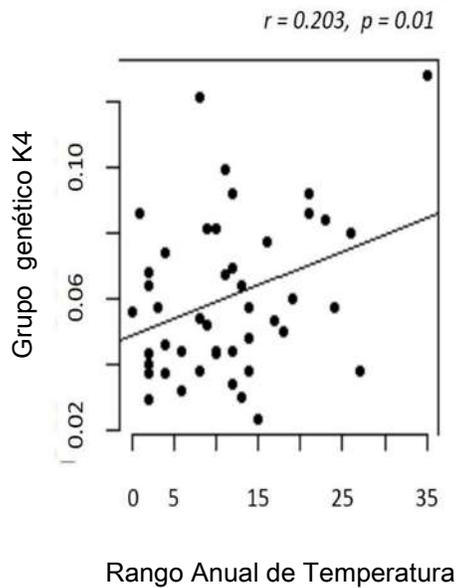
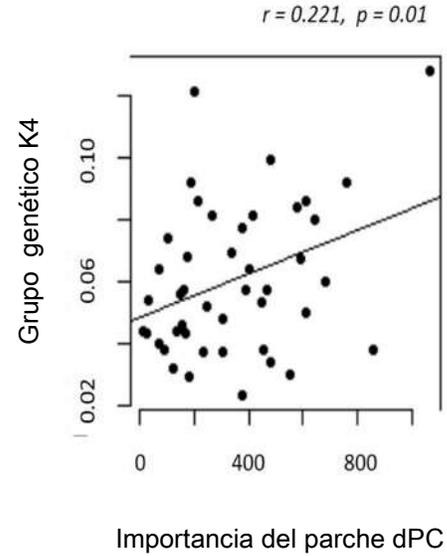
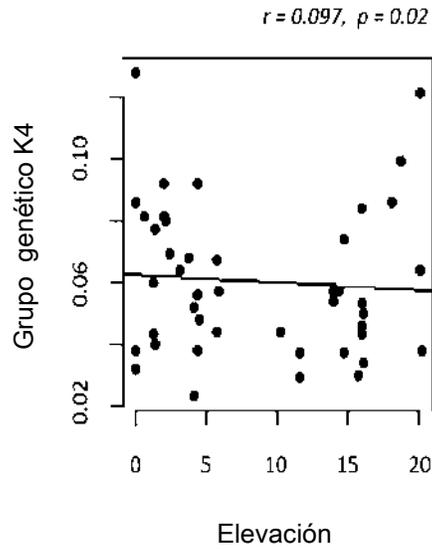


Figura 4. Correlaciones significativas para las pruebas de Mantel para cinco niveles y seis variables; a) nivel general, b) nivel de grupos genéticos, c) dentro del nivel de grupos genéticos, K 4.

En contraste, las correlaciones entre las distancias genéticas y geográficas (IBD) no presentaron valores de asociación con ninguna de las agrupaciones analizadas. Por tanto los resultados apoyan la hipótesis de asociación con variables ambientales (Dem , R_{AT} , T_{MMC}) y

estructurales del sistema (dPC) como las determinante causales de la distribución de la variación genética observada.

Estudios empíricos han demostrado que la hipótesis de IBE, se cumple más a una escala espacial fina (local o de microhábitats), y que la hipótesis de aislamiento por distancia (IBD), es más común en estudios que abarcan áreas geográficas mayores, analizadas a nivel biogeográfico (macrohábitats) y con especies de distribución amplia (Reznick & Ghalambor 2010; Deacon & Cavender-Bares, 2015; Lee & Mitchel-Olds, 2011; Wang *et al.*, 2013). Actualmente existen pocos estudios que analicen estos patrones en especies arbóreas, resaltando el trabajo realizado por Mosca *et al.* (2014), en un sistema alpino de *Abies alba* y *Larix decidua*, con el uso de SNPs, encuentran un efecto fuerte de IBD e IBE (aislamiento por adaptación) sobre la estructuración genética, asociado a variables de temperatura y suelo en *A. alba*, y precipitación en ambas especies.

IV. Conclusiones

Los resultados muestran que las poblaciones de los dos linajes de pinos distribuidos en la eco-región Meseta Purépecha, contienen niveles de variación genética relativamente bajos comparados con otras especies de pino, con un índice de endogamia significativo en todas las poblaciones, el cual se acentúa en las poblaciones con tamaños efectivos reducidos. Se presenta una estructuración genética espacial marcada, dividida en cinco grupos genéticos; las poblaciones de *P. pseudostrobus* están divididas dentro de los grupos K3 y K4, por tanto, el Nm entre ellas fue bajo y limitado.

El sentido de la migración fue heterogéneo, tres grupos comparten migrantes entre sus poblaciones (K1, K2 y K5), mientras que fue bidireccional para los otros dos grupos, siendo el grupo K4 el que recibe más migrantes del resto de los grupos, contribuyendo a la diversidad genética observada, al contener genotipos de las poblaciones de *P. montezumae*, *P. pseudostrobus* y de las poblaciones mezcladas. Lo cual tiene fuertes implicaciones para el planteamiento de esquemas de manejo y conservación de las especies.

Los resultados también proveen fuertes evidencias de que la hipótesis de IBE contribuye de manera importante a la estructura genética observada, donde las variables causales de mayor contribución fueron ambientales y estructurales, limitando el flujo genético entre las poblaciones, promoviendo la divergencia genética y ecológica de los linajes de pinos

estudiados. Patrón que podría ser extrapolado a otras especies de coníferas o de árboles distribuidos en la eco-región Meseta Purépecha, o con requerimientos ambientales similares.

Perspectivas

En este estudio se examinaron patrones de diversidad genética con marcadores diploides, y sería interesante explorar marcadores haploides, como del cloroplasto, que en coníferas es heredado vía paterna (Ledig *et al.*, 1998), por lo que permitiría diferenciar la contribución del polen a la estructura genética obtenida y delimitar la magnitud del flujo genético.

De manera similar, sería importante explorar marcadores o genes sujetos a selección, con los cuales se espera obtener señales de adaptación local, debido a la acción de la selección divergente, proceso que se puede estar presentando en los diferentes ambientes de la eco-región y que no se lograron detectar con los SSRn.

También, analizar muestras de diferentes estadios de desarrollo de las plantas (semillas, plántulas o juveniles), para comparar los patrones de diferenciación espacial y genética de las poblaciones, con la finalidad de establecer patrones más claros de subestructuración espacial y temporal.

Finalmente, es necesario usar programas genéticos y de ecología del paisaje que puedan ser aplicados a una escala más fina del sistema, para detectar otros procesos causales de la diferenciación genética obtenida, tanto de tipo ambiental, como estructural y funcional del paisaje, que no se lograron detectar con las metodologías usadas.

Agradecimientos

Agradecemos a Juan Pablo Vargas y Aridahi González por su ayuda durante el trabajo de campo y laboratorio. Este trabajo fue apoyado por una beca de Maestría CONACYT-402771 de A. Molina., y por el proyecto FROFOCIE-2016 y CIC-2016-2017 de P. Delgado.

Literatura citada

- Alía, R., Leal, D. A., Alba, N., Martínez, S. G., & Soto, Á. 2003. Variabilidad genética y gestión forestal. *Ecosistemas: Revista científica y técnica de ecología y medio ambiente*, 12(3), 6.
- Angers, B. et al. 1999. Canonical correspondence analysis for estimating spatial and environmental effects on microsatellite gene diversity in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Mol. Ecol.* 8, 1043-1053.
- Anguiano, C. J.; Alcántar, R. J.J.; Toledo, B. R.; Tapia, V. L. M.; Ruiz, C.J.A. y Rodríguez, C. Y. 2006. Caracterización edafo-climática del área productora de aguacate de Michoacán. Libro Técnico N0. 4. INIFAP-CIRPAC. Prometeo Editores. Guadalajara, Jalisco. 214 p.
- Aguilar R. M. 1996. (a). Comportamiento de cuatro especies de pino establecidos en cuatro espaciamientos en Capacuaro, Michoacán. Folleto Técnico. No. 6. CIRPAC-INIFAP. Uruapan, Mich. México. 26 p. Mayo del 2006).
- Blakenhol N, et al. 2009. Identifying future research needs in landscape genetics: where to from here?. *Landscape Ecology*, 24: 455-463.
- Bocco, G., Mendoza, M., & Masera, O. R. 2001. La dinámica del cambio del uso del suelo en Michoacán: Una propuesta metodológica para el estudio de los procesos de deforestación. *Investigaciones geográficas*, (44), 18-36.
- Brow S, Dejong B, Guerrero G, Hall M, Masera O, Marsoli W, Ruíz F and Shoch D. 2003. Modelación de la deforestación en México y sus implicaciones para los proyectos de captura de carbono. Finalización de líneas base para proyectos de deforestación evitada. Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional. Winrock International. 50 pp.
- CATIE. 1997. Nota técnica sobre manejo de semillas forestales. *Pinus pseudostrobus* Lindl. No. 13. Turrialba, Costa Rica.
- Chung, M. Y., Nason, J. D., López-Pujol, J., Yamashiro, T., Yang, B. Y., Luo, Y. B., & Chung, M. G. (2014). Genetic consequences of fragmentation on populations of the terrestrial orchid *Cymbidium goeringii*. *Biological Conservation*, 170, 222-231.
- Cornejo, E.H, Pereyra, J.A., Mares, O., Valencia, S., Flores, C. 2005. Índice de sitio para *Pinus montezumae* Lamb. En la región de Cd. Hidalgo, Michoacán. *Revista Fitotécnica Mexicana*, vol. 28, núm. 3. 213-219 pp.
- Cosse, Mariana. S/f. Impacto de las características del ambiente En la estructura genética de tres especies de mamíferos. Proyecto ANII Fondo Clemente Estable, FCE_2_2011_1_5700, Genética del paisaje.
- De Abreu Moreira, P., Brandão, M. M., de Araujo, N. H., de Oliveira, D. A., & Fernandes, G. W. 2015. Genetic diversity and structure of the tree *Enterolobium contortisiliquum* (Fabaceae)

- associated with remnants of a seasonally dry tropical forest. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 210, 40-46.
- De la Tejera Hernández, B., Santos, Á., Santamaría, H., Gómez, T., & Olivares, C. 2013. El oro verde en Michoacán: ¿un crecimiento sin fronteras?. *Crecimiento económico y políticas públicas*, 15.
- Delgado, P., Piñero, D., Rebolledo, V., Jardón, L., & Chi, F. 2011. Genetic variation and demographic contraction of the remnant populations of Mexican Caribbean pine (*Pinus caribaea* var. *hondurensis*: Pinaceae). *Annals of Forest Science*, 68(1), 121-128.
- Delgado, P. y D. Piñero. 2002. Sistemática Filogeográfica y sus Aplicaciones a la Evolución y Conservación de los Bosques de Coníferas en México: El Caso de *Pinus montezumae* y *Pinus pseudostrabus*, *Acta Universitaria* (Universidad e Guanajuato), 12:3-19.
- Delgado, P., Cuenca A., Escalante A.E., Piñero D. 2002 Comparative genetic structure in pines: evolutionary and conservation consequences. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 27-37.
- Echt, C. S., P, May Marquardt., M. Hseih, and R. Zahorchak. 1996. Characterization of microsatellite markers in eastern white pine. *Genome*, 39: 1102-1108.
- Eguiluz P. T. 1978. Ensayo de integración de los conocimientos sobre el género *Pinus* en México. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo. México, D. F. 623 p.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.1: an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1: 47-50.
- Farjon, A. 2013. *Pinus montezumae*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 31 July 2015.
- Farjon, A. y B. T. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica monograph 75. The New York Botanical Garden, Bronx, New York. 291 p.
- Frankham, R. 1995. Conservation Genetics. *Annual Review of Genetics*, 29: 305-327.
- Frankham R, D. Ballou and David A. Briscoe. 2004. A primer of conservation genetics. Cambridge: Cambridge university Press.
- Fischer J, Lindenmayer DB. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 265-280.
- Garibay, O. C. y G. Bocco. 2007. Situación actual en el uso del suelo en comunidades indígenas de la Región Purépecha. Documento Técnico. CIGA-UNAM, Delegación Estatal de la Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. Morelia, Mich. 60 p.
- Gernandt, D. S., & Pérez-de la Rosa, J. A. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, 126-133.
- Gernandt, D. S., López, G. G., García, S. O., & Liston, A. 2005. Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon*, 54(1), 29-42.

- Glaubitz, J. C., Moran, G. F., Young, A., Boshier, D., & Boyle, T. 2000. Genetic tools: the use of biochemical and molecular markers. *Forest conservation genetics: principles and practice*, 39-59.
- Gram WK. y Sork VL. 2001. Association between environmental and genetic heterogeneity in forest tree populations. *Ecology* 82: 2012-2021.
- Guillot G, Mortier F. y Estoup A. 2005. GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes*, 5: 712-715.
- Hedrick, P.W. 2001. Conservation genetics: where are we now? *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 629-636.
- Heelemann, S., Krug, C. B., Esler, K. J., Poschlod, P., & Reisch, C. 2014. Low impact of fragmentation on genetic variation within and between remnant populations of the typical renosterveld species *Nemesia barbata* in South Africa. *Biochemical Systematics and Ecology*, 54, 59-64.
- Herrera-Arroyo, M. L., Sork, V. L., González-Rodríguez, A., Rocha-Ramírez, V., Vega, E., & Oyama, K. 2013. Seed-mediated connectivity among fragmented populations of *Quercus castanea* (Fagaceae) in a Mexican landscape. *American journal of botany*, 100(8), 1663-1671.
- Hirao A y Kudo G. 2004. Landscape genetic of alpine-snowbed plants: comparisons along geographic and snowmelt herb *Primula*. *Heredity*, 100: 424-430.
- Holderegger, R. *et al.* 2008. Land ahead: using genome scans to identify molecular markers of adaptive relevance. *Plant Ecol. Div.* 1: 273-283.
- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. 2009. Impactos ambientales y socioeconómicos del cambio de uso del suelo forestal a huertos de aguacate en Michoacán.
- Jiménez, P., & Collada, C. 2000. Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y su uso en los programas de conservación. *Forest Systems*, 9(4), 237-248.
- Kioko.,J. Albrencht. y S. Uncovsky.1993.Seed collection and handling. In: Albretch ed. Tree seed handbook of Kenya.GTZ Forestry Seed Centre, Muguga Kenya. German Development Cooperation. 30-54 p.
- Lega, M., Fior, S., Li, M., Leonardi, S., & Varotto, C. 2014. Genetic drift linked to heterogeneous landscape and ecological specialization drives diversification in the Alpine endemic columbine *Aquilegia thalictrifolia*. *Journal of Heredity*, 105(4), 542-554.
- Madrigal S. X. 1982. Claves para la identificación de las coníferas silvestres del Estado de Michoacán. Boletín Divulgativo. No. 58. INIF-SARH. México, D. F. 100 p.
- Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol Evol.* 18:189-197.

- Martínez, S. G., Miguel, I., Allué-Andrade, M., Miranda, R. A., & Sánchez, L. G. 2003. Estructura poblacional y flujo genético en un regenerado natural de *Pinus pinaster* AIT.(COCA, SEGOVIA). *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, (15).
- Martínez, M. 1948. Los Pinos de México. Ed. Botas. México, D.F. 361p.
- Masera, O. 1996. Deforestación y degradación forestal en México. *Documentos de trabajo*, 19.
- Méndez I. 2015. Efectos paisajísticos en la distribución de la diversidad genética en una población de *Abies religiosa*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Muñoz Flores, H. Jesús, García Magaña, Jesús, Orozco Gutiérrez, Gabriela, Coria Avalos, Víctor M., Muñoz Vega, Yadira Yolanda. 2012. Evaluación dasométrica de un área semillera de *Pinus montezumae* Lamb. A 13 años de su establecimiento en el municipio de Zacapu, Michoacán. *Foresta Veracruzana*, 14: 1405-7247 [Fecha de consulta: 31 de julio de 2015] Disponible en:<<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49728290001>> ISSN
- Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. New York: Columbia University Press.
- Nora, S., Albaladejo, R. G., Martínez, S. G., Robledo-Arnuncio, J. J., & Aparicio, A. 2011. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Revista Ecosistemas*, 20(2-3).
- Patiño V. F., De la Garza L. P., Villagómez A. Y., Talavera A. I. y Camacho M. F. 1983. Guía para la recolección y manejo de semillas de especies forestales. Boletín Divulgativo. No. 63. INIF-SFF-SARH. México. D. F. 181 p.
- Perry P, J. 1991. The Pines of México and Central América. Timber Press. Portland 231 p.
- Platt, W. J., W. G. Evans. and S. L. Rathbun. 1988. The population dynamics of a log-live conifer (*Pinus palustris*), Amer. Naturalist. 131: 491-55.
- Pritchard, J. K., M. Stephens and P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945-959.
- Reush,T.B.H. y T. B. Wood. 2007. Molecular ecology of global change. *Molecular ecology* 16:3973-3992.
- Rousset, F. 2008. Genepop'007: a complete reimplementación of the Genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resources*, 8: 103-106.
- Sáenz, R. J. T., Muñoz F. H. J. y Rueda S. A. 2011. Especies Promisorias de Clima Templado para Plantaciones Forestales Comerciales en Michoacán. Libro Técnico Núm. 10. SAGARPA-INIFAP-CIRPAC-Campo Experimental Uruapan. Uruapan, Michoacán, México. 213 p.
- Saenz-Romero, C., Snively, A. E., & Lindig-Cisneros, R. 2003. Conservation and Restoration of Pine Forest Genetic Resources in Mexico. *Silvae Genetica*,52(5-6), 233-236.

- Sánchez-González, A. 2008. Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y bosques*, 14(1), 107-120.
- Santos T, Tellería J.L. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 15, 3-12.
- Segelbacher G, Samuel A. Cushman SA, Bryan K. Epperson BK, Marie-Josée Fortin MJ, Olivier , Olivier J. Hardy OJ, Holderegger R, Taberlet P, Waits LP and Manel S. 2010. Applications of landscape genetics in conservation biology: concepts and challenges, Review. *Conserv. Genet.* 11: 375-385.
- SEMARNAP. 2006. Especies con usos no maderables en bosques de encino, pino y pino-encino en los estados de Chihuahua, Durango, Jalisco, Michoacán, Guerrero y Oaxaca. *Pinus pseudostrobus* Lindl. Procymaf. In: <http://www.semarnat.gob.mx/pfnm/PinusPseudostrobus.html>.
- Semarnat, 2013. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. Compendio de Estadísticas Ambientales. Indicadores Clave y de Desempeño Ambiental. Edición 2012.
- Schlötterer, C. 2000. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma*, 109, 365–371.
- Slatkin, M. y N.H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43:1349-1368.
- Sork BL y Smouse PE. 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree population. *Landsc. Ecol*, 21: 821-836
- Storfer, A. *et al.* 2010. Landscape genetics: where are we now? *Mol. Ecol.* 19: 3496-3514.
- Suzán, H., 1988. Estudios ecológicos de un bosque de *Pinus nelsoni* en Tamaulipas. In: Passini, J.M., Cibrian, D., Eguiluz, T. (Eds.), II Simposio Nacional de Pinos Piñoneros. Cemca, México, pp. 199–210.
- Suzán A H, Gerardo Sánchez R G, Martínez AJG, Villa MS, Francob M. 2002. Population structure of *Pinus nelsoni* Shaw, an endemic pinyon pine in Tamaulipas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 165: 193-203.
- Torrachi, S. S/f. Deforestación de Bosques Montanos y patrones de pérdida de hábitats en la región sur del Ecuador. 20 p.
- Vázquez-Lobo A. 1996. Evolución de hongos endófitos del género *Pinus* L: Implementación de técnicas moleculares y resultados preliminares. Tesis Biología. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J., López-Upton, J. 2006. Variación entre procedencias de *Pinus pseudostrobus* establecidas en dos sitios en Michoacán, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, vol. 29, núm. 2. 121-126 pp.

- Velásquez, A., J.F. Mas, J.R. Díaz-Galleos, R. Mayorga-Saucedo, P.C. Alcántara, R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra y J.L. Palacio. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo de México. *Gaceta 62. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAT, México.* 21-37.
- Vendramín, G. G., L. Lelli., P. Rocci., and M. Morgante. 1996. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae. *Mol. Ecol*, 5: 595-598.
- Vranckx, G., Mergeay, J., Cox, K., Muys, B., Jacquemyn, H., & Honnay, O. 2014. Tree density and population size affect pollen flow and mating patterns in small fragmented forest stands of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Forest Ecology and Management*, 328, 254-261.
- Wang, Z. F., Lian, J. Y., Ye, W. H., Cao, H. L., & Wang, Z. M. 2014. The spatial genetic pattern of *Castanopsis chinensis* in a large forest plot with complex topography. *Forest Ecology and Management*, 318, 318-325.
- Wei, X., Meng, H., & Jiang, M. 2013. Landscape genetic structure of a streamside tree species *Euptelea pleiospermum* (Eupteleaceae): contrasting roles of river valley and mountain ridge. *PloS one*, 8(6), e66928.
- Weir B.S. 1996. Genetic data analysis II. Sinauer: Sunderland, MA.

Conclusiones generales

En general, se observó que los bosques templados de la Meseta Purépecha, presentan algún grado de degradación, con una disminución de la densidad de las poblaciones y de la superficie forestal, ocasionada fundamentalmente, por el avance de la mancha agrícola (cultivo de aguacate, de frutillas) y aprovechamientos maderables ilegales.

Los corredores de dispersión propuestos conectan toda la eco-región, pero en el caso de especies de dispersión de semillas y polen por el viento como los pinos, no se puede considerar como un continuo, ya que el movimiento de semillas o polen depende de su capacidad de dispersión (mencionada anteriormente) y de la dirección predominante de los vientos, además de que la longitud máxima obtenida de los corredores fue corta (15.029 km).

Respecto a la conectividad del paisaje, los parches de mayor importancia se encontraron en las microrregiones de Tancítaro y Uruapan. Estos parches pueden funcionar como escalones de hábitat “Stepping Stone”, que unen parches de manera parcial y ayudan a acelerar la conectividad del paisaje, con lo que se podría finalmente cubrir todos los corredores propuestos (198 corredores).

Las poblaciones de los dos linajes de pinos estudiados, contienen niveles de variación genética relativamente bajos comparados con otras especies de pino, con un índice de endogamia significativo en todas las poblaciones, el cual se ve acentuado en las poblaciones con tamaños efectivos reducidos.

Se presenta una estructuración genética marcada, dividida en cinco grupos genéticos; las poblaciones de *P. pseudostrobus* están divididas dentro de los grupos K3 y K4, por tanto, el Nm entre ellas es limitado. El sentido de la migración fue heterogéneo, tres grupos comparten migrantes entre sus poblaciones (K1, K2 y K5), mientras que fue bidireccional para los otros dos grupos, siendo el grupo K4 el que recibe más migrantes del resto de los grupos, contribuyendo a la diversidad genética observada.

La hipótesis de IBE contribuye de manera importante a la estructura genética observada, donde las variables causales de mayor contribución fueron ambientales y estructurales, limitando el flujo genético entre las poblaciones, promoviendo la divergencia genética y ecológica de los linajes de pinos estudiados.