

RESUMEN

Se presenta y discute el concepto de genética de comunidades, entendido como un marco teórico que unifica los dominios de la genética de poblaciones y la ecología de comunidades, con el objeto de comprender desde los mecanismos base de la evolución de un organismo en una comunidad, hasta identificar el rol de la diversidad genética en la generación de patrones en las comunidades.

Se identifican situaciones donde la genética de comunidades podría tener un rol potenciador en las actuales y futuras iniciativas de conservación y restauración de bosques templados de Chile, donde en atención a la cantidad de especies y posibles híbridos se presenta como un potencial escenario a explorar.

Palabras clave: Genética de comunidades, conservación y restauración de bosques.

SUMMARY

It is presented and discussed the concept of community genetics, understood as a theoretical framework that unifies the domains of population genetics and community ecology, in order to understand from the mechanisms underlying the evolution of an organism in a community, to identify the role of genetic diversity in the generation of patterns in communities.

Situations are identified where the community genetics could have an enhancing role in the current and future of conservation and restoration initiatives of temperate forests of Chile, where, considering the quantity of species and their possible hybrids, appears as a potential scenario to explore.

Key words: Community genetics, forests conservation and restoration.

INTRODUCCION

Tradicionalmente la genética ha permitido comprender el traspaso de características deseables (rasgos) desde los progenitores a la descendencia y entender cómo estos rasgos son afectados por el ambiente (Vavilov, 2009; Bradshaw, 2016; Osakabe *et al.*, 2016; Tiwari, 2017). El análisis estadístico de las fuentes de variación, o genética cuantitativa, impulsó el desarrollo tecnológico de programas de mejoramiento genético en plantas y animales, estableciendo que la correcta evaluación de la variación genética es el punto crucial para una acertada conclusión y toma de decisiones en dichos programas (Falconer y MacKay, 1996).

El conocimiento de la variabilidad genética también permite comprender la evolución de las poblaciones de las especies (Fisher, 1930; Haldane, 1932), cuya dinámica es promovida principalmente durante la reducción y/o expansión de las poblaciones ante cambios ambientales, los cuales moldean los patrones observables de diferenciación específica a través de respuestas de selección y adaptación (Woodward, 1987; Hewitt, 2000; Longley *et al.*, 2001; De Mazancourt *et al.*, 2008; Perfecti *et al.*, 2009; Norberg *et al.*, 2012; Franks *et al.*, 2013). Es por ello que la identificación inequívoca de genes y el monitoreo de los cambios en las frecuencias alélicas, aun en *loci* neutros, constituye una aproximación deseada para comprender la evolución de las poblaciones (Ipinza, 2015; Gallo *et al.*, 2006).

Desde mediados del siglo pasado se aplica la genética a niveles superiores (i.e., poblaciones, comunidad y ecosistemas) con el objeto de entender la distribución de los genes en el espacio, disciplina que recibió el nombre de Genética de Poblaciones (Hartl, 1980), y de la cual se desprenden los principios teóricos que permiten entender la dinámica de las poblaciones a nivel espacial, con parámetros tales como la distancia genética o la relación entre distancia genética y geográfica, y entender también los procesos evolutivos a nivel de población (Wright, 1931; 1943; Cavalli-Sforza y Edwards, 1967; Nei, 1973; 1977). El siglo XXI trajo avances en áreas tales como biología molecular, ecología del paisaje y estadística espacial (Longley *et al.*, 2001; Marjoram y Tavaré, 2006; Pickrell and Pritchard, 2012; Beck, 2013), lo que permitió mejorar la comprensión de la implicancia de la genética a niveles superiores, desarrollándose nuevos enfoques a partir de la Genética de Poblaciones tales como la Genética de Paisaje (Wheeler y Neale, 2013; Fitzpatrick y Keller, 2014) y la Ecología Molecular (Eguiarte y Souza, 2007; Narum *et al.*, 2013).

A diferencia de la Genética de Poblaciones, la Genética del Paisaje considera los atributos del paisaje para explicar la estructura genética, tales como montañas, ríos, ciudades, otros, los cuales funcionan como barreras, así como otros atributos que facilitan el movimiento de individuos (corredores), asimismo, también evalúa variables ambientales como temperatura, humedad, altitud y otras, con el fin de medir la relación entre dichas variables y procesos de micro y macroevolución, tales como flujo génico, deriva génica, selección o especiación (Manel *et al.*, 2003; Sork and Waits, 2010).

Desde otra perspectiva, la Ecología Molecular se puede resumir como el empleo de herramientas moleculares para resolver problemas ecológicos, solucionando los problemas clásicos de la ecología de poblaciones: ¿cómo definir una población?; ¿dónde acaba y dónde inicia?; ¿cómo analizar a las poblaciones híbridas? y ¿cuáles son realmente las especies que les dieron origen?, siendo a menudo confundida con genética de poblaciones (Eguiarte y Souza, 2007)

Las disciplinas mencionadas constituyen un marco lógico que permite conocer las causas de la variación intraespecífica de las poblaciones, lo que ha tenido grandes implicancias en:

Optimizar los programas de mejoramiento genético de especies de interés económico (Tooker y Frank, 2012; Muranty *et al.*, 2014).

Comprender los efectos ecológicos de la diversidad genética para anticipar los cambios en la estructura y función de las poblaciones, información útil en el diseño de estrategias de conservación en poblaciones naturales (Souto *et al.*, 2014).

Revelar la importancia de la diversidad genética en la restauración de ecosistemas degradados, informando si el hábitat a restaurar debería manejarse con una combinación de genotipos de las especies componentes (Ipinza y Gutiérrez, 2014).

Si bien un creciente número de estudios provee evidencia de la importancia de la variabilidad genética a niveles superiores, por mucho tiempo estos estudios se limitaron solo a comprender la evolución de las poblaciones *per se* (Whitham *et al.*, 2003), dejando fuera las interacciones ecológicas que existen entre las diferentes poblaciones de especies (i.e., mutualismo, comensalismo, parasitismo, otras).

Posteriormente, la motivación por comprender cómo los procesos evolutivos y/o ecológicos de las especies de una comunidad tienen lugar en las mismas escalas de tiempo, y cómo estos procesos podrían estar correlacionados, ha abierto una nueva perspectiva a la cual se ha denominado genética de comunidades (Driebe and Whitham, 2000; Whitham *et al.*, 2003; 2006; Whitlock, 2014).

GENÉTICA DE COMUNIDADES

El término genética de comunidades fue introducido por Antonovic (1992) como un moderno intento de integrar la ecología de comunidades y la genética cuantitativa para comprender los procesos de evolución a niveles superiores. Entender este enfoque requiere utilizar la

comunidad en un marco evolutivo (Whitham *et al.*, 2003; Fisher *et al.*, 2004), definido por las interacciones genéticas y ecológicas que existen entre las especies que la componen. Existen dos perspectivas para comprender la genética de comunidades:

La perspectiva *Reduccionista*, derivada del concepto individualista de comunidad (Gleason, 1927), la cual se basa en los rápidos cambios ambientales (antropogénicos o naturales) que afectan a una comunidad. Su enfoque es documentar cómo estos cambios catalizan el flujo de abundancia de individuos en comunidades multi-especies y, consecuentemente cómo alteran la composición genética de los miembros de la comunidad, proporcionando materia prima para que actúe la selección natural. En este sentido es necesario la incorporación de la dinámica espacial y la biología de la población de las especies interactuantes, para predecir el efecto ecológico y evolutivo de los cambios ambientales.

La perspectiva *Holística*, que trata de entender cómo algunos genes particulares y/o combinaciones de estos en una especie clave de la comunidad, pueden alterar la estructura, composición y función de la comunidad u ecosistema a la cual pertenecen (Agrawal, 2003). Para consensuar conceptos, a partir de este punto el artículo hará énfasis en la perspectiva holística.

Si bien la genética de comunidades posee ciertas limitaciones derivadas del gran número de especies que forman una comunidad, de los diferentes genotipos de especies, sobre todo en plantas que naturalmente forman híbridos (Arnold 1997; Orians 2000), y de las complejas interacciones que envuelven a los diferentes grupos taxonómicos, es necesario hacer este salto conceptual, dado que en condiciones naturales las especies no se desarrollan en el vacío, sino más bien son el producto de las interacciones con otras especies y el ambiente. (Whitham *et al.*, 2003; 2006).

CONSECUENCIAS DEL FENOTIPO EXTENDIDO

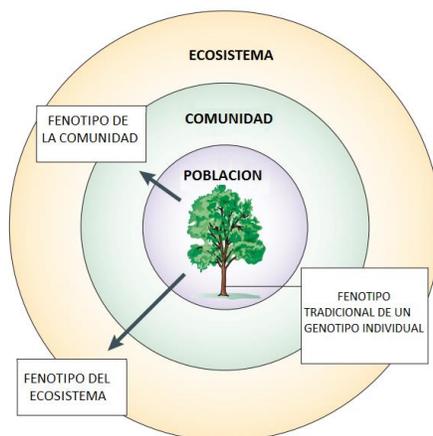
El creciente número de estudios acerca de genética de comunidades (Driebe y Whitham, 2000; Treseder y Vitousek, 2001; Madritch y Hunter, 2002; McIntyre y Whitham, 2003; Schweitzer *et al.*, 2004, 2005; Wimp *et al.*, 2005; Bailey *et al.*, 2006; Bangert *et al.*, 2006; Fisher *et al.*, 2006; Leroy *et al.*, 2006; Bailey 2011; Schweitzer *et al.*, 2011; Bailey *et al.*, 2012; Woolbright *et al.*, 2014) ha dejado en evidencia cómo algunos genes considerados de alto alcance, especialmente aquellos expresados en especies claves, presentan un fenotipo más allá de un nivel individual o poblacional, teniendo consecuencia a nivel de comunidad y ecosistema, lo que Dawkins (1999) tempranamente denominó como el Fenotipo Extendido, y el cual es heredable (Figura N° 1, Caja N° 1).

Considerando lo anterior se pueden plantear dos hipótesis:

Diferentes genotipos de especies consideradas claves dentro una comunidad, podrían soportar diferentes comunidades asociadas.

A medida que aumenta la diversidad genética en una especie clave también lo hace la diversidad de la comunidad asociada.

Si ambas hipótesis pueden demostrarse tomando en cuenta el rol de la diversidad genética en la adaptación entonces es posible afirmar que la variación genética intraespecífica de las especies claves puede afectar la supervivencia de las especies relacionadas dentro la comunidad, y por consecuencia la función del ecosistema (Caja N° 2), lo que tiene importantes implicaciones para la conservación, restauración y manejo de ecosistemas (Wimp *et al.*, 2005).



(Fuente: Adaptado de Whitham *et al.*, 2006).

Figura N° 1
REPRESENTACIÓN DEL FENOTIPO EXTENDIDO

Caja N° 1

Resumen de Conceptos Claves Utilizados en este Artículo

(Adaptado de Whitham *et al.*, 2003)

AFLP: (*del inglés, Amplified Fragment Length Polymorphism*). Tipo de marcador molecular basado en la restricción de fragmentos de ADN mediante enzimas de restricción con la consecuente amplificación mediante reacción de cadena de la polimerasa.

Comunidad: Asociación de especies interactuantes que viven en un mismo lugar.

EGII: (Efectos Genéticos Indirectos Intraespecíficos). Influencia ambiental en el fenotipo de un individuo, que se debe a la expresión de genes en otro individuo de una especie diferente.

Especies claves: Estudios han reconocido que un número pequeño de especies, relativo al tamaño de la comunidad, definen la estructura y los procesos dentro de esta, distinguiéndose dos tipos. Por una parte las denominadas *especies abundantes*, es decir aquellas que tienen un efecto desproporcionado en su ambiente en relación a su abundancia (Paine, 1966) y por otra las *especies claves*, que son aquellas cuyos efectos genéticos trascienden a un nivel de comunidad o ecosistema (Whitham *et al.*, 2003).

Loci neutros: Conjunto de alelos (genes) que no tienen implicancia en la eficiencia biológica de una especie, pero sí representa un grado de variabilidad genética.

Heredabilidad (en Comunidad): Si las interacciones entre los miembros de una comunidad son pasadas intactas desde la comunidad de progenitores a la comunidad descendiente las interacciones serán heredables a un nivel de comunidad.

Híbrido: Progenie de un cruzamiento entre genotipos distintos de forma natural o artificial. En silvicultura, el término es comúnmente utilizado para cruzamientos entre especies, pero también es válido para referirse a cruzamientos entre procedencias, ecotipos, poblaciones o líneas puras.

Fenotipo extendido: Un genotipo es expresado tradicionalmente en un fenotipo a nivel de individuo- población. En este contexto, en especies claves la expresión de genes que interactúen con otras especies distintas, producirá un fenotipo a nivel de comunidad u ecosistema, es decir, la

variación del fenotipo de una comunidad o ecosistema está asociado a los efectos genéticos indirectos (EGI) de las especies claves. Este concepto ha sido acuñado como *Fenotipo Extendido* (Figura N° 1), término correspondiente al título del famoso libro de divulgación científica escrito por Richard Dawkins cuyo actual subtítulo es “*el largo alcance del gen*” (Dawkins, 1999).

Heredabilidad (Individual): El fenotipo individual puede ser cuantificado mediante herramientas estadísticas de genética cuantitativa clásica, del mismo modo existen enfoques para cuantificar la heredabilidad a niveles superiores.

Población Interactuante Mínima Viable (PIMV): (*del inglés, Minimum Viable Interacting Population*). Tamaño mínimo requerido de una población para mantener la diversidad genética a niveles requeridos por especies dependientes e interactuantes.

RFLP: (*del inglés, Restriction Fragment Length Polymorphism*). Tipo de marcador molecular basado en la restricción de ADN mediante enzimas de restricción. El polimorfismo lo entrega las diferencias en el tamaño de los fragmentos.

Caja N° 2

Estudios de Genética de Comunidades

El objetivo general del creciente número de estudios de genética de comunidades, ha sido intentar comprender el rol de los factores genéticos en la generación de patrones de composición a nivel de comunidad (Martinsen and Whitham, 1994; Dungey *et al.*, 2000; Wimp *et al.*, 2005; Bailey *et al.*, 2006; Bangert *et al.*, 2006; Leroy *et al.*, 2006; Schweitzer *et al.*, 2011) y/o en la regulación de procesos ecosistémicos tales como el ciclo del nitrógeno (Augustine and Frank 2001; Madritch y Hunter, 2002; Fischer *et al.*, 2006), ciclo del agua (Fisher *et al.*, 2004), ciclo de nutrientes (Schweitzer *et al.*, 2004; 2005; 2011) entre otros. Si bien es una perspectiva bajo desarrollo, existe una fuerte evidencia de como el fenotipo extendido puede tener consecuencias a niveles superiores. A continuación se describen dos casos de estudios en lo que se ha demostrado este supuesto.

a) Patrones de composición

Bailey *et al.* (2004) testearon la hipótesis de que las diferencias entre genotipos puros e híbridos del genero *Populus* (considerada una especie clave) podrían presentar diferencias fitoquímicas y por ende afectar las preferencias de alimentación del castor americano (*Castor canadensis*). Para su evaluación los investigadores utilizaron como área de estudio riveras naturales con presencia de *P. fremontii*, *P. angustifolia* y sus respectivos híbridos y experimentalmente utilizaron jardines comunes con diferentes genotipos (determinados mediante RFLP), en donde fueron dispuestos ejemplares de castores para dilucidar si existe un patrón de herbivoría explicado por la variabilidad genética de los diferentes especies de *Populus*.

Las mediciones, correspondientes a observaciones tomadas como variables categóricas, fueron analizadas mediante un Test de Chi-cuadrado y mostraron que las preferencias de alimentación de los castores están significativamente determinadas por los genotipos de *P. fremontii* y sus híbridos ($\chi^2 = 13.94$, $gl = 2$, $P < 0.001$). En relación a la composición fitoquímica, este estudio mostró que los castores poseen un patrón de herbivoría selectivo, en otras palabras, se encontró que las preferencias de los castores estaban negativamente correlacionadas ($F = 18.72$, $gl = 1, 18$, $r^2 = 0.52$) con la concentración de taninos condensados en el tejido de la corteza de los genotipos, indicando que la concentración de taninos puede ser uno de los rasgos (heredables) de la planta, que tiene un fenotipo extendido.

b) Procesos ecológicos

Genung *et al.* (2010) examinaron experimentalmente la influencia de la diversidad genética sobre el proceso ecológico de polinización, utilizando jardines comunes evaluaron el efecto de 21 genotipos (determinados mediante AFLP), clonalmente replicados de *Solodago altissima* (considerada una especie clave), sobre algunos parámetros tales como abundancia floral de las plantas (número de

inflorescencias), abundancia (cantidad/tiempo) y riqueza de polinizadores (tipos de *taxas*) que visitaban los diferentes genotipos. Se calculó la heredabilidad en sentido amplio para cada uno de estos parámetros, determinándose que los genotipos explicaban de 43 a 73% de la variación en la abundancia floral, y de 56 a 86% de la variación en abundancia de polinizadores, medidos en período 2007 y 2008, respectivamente.

En un segundo análisis se evaluó las correlaciones fenotípicas y genéticas usando análisis de regresión entre la abundancia floral como variable independiente y la abundancia y riqueza de polinizadores como variables dependientes. De este análisis se concluyó que las correlaciones fenotípicas y genéticas muestran coeficientes positivos ($r^2 = 0,47 - 0,67$) y que además siguen un patrón a través de los años de medición. Estos resultados sugieren que la diversidad genotípica de la planta a nivel poblacional, podría tener un impacto directo en la abundancia floral, lo que indirectamente afecta la abundancia de visitantes. Congruentemente con el concepto de fenotipo extendido, los resultados proporcionan evidencia de que la variación genética tiene efectos extendidos sobre la abundancia y riqueza de visitantes de flores (a través de los efectos sobre las visitas), es decir los genotipos con mayor abundancia floral (rasgo heredable, $H^2 = 0,43 - 0,73$) atraen mayor cantidad de polinizadores. Si bien existen estudios que muestran que el aumento en la abundancia floral atrae una mayor cantidad de polinizadores, existen pocos estudios que muestran este patrón a nivel genético.

En conclusión, en ambos ejemplos se muestra como algunos rasgos definidos genéticamente, por lo que puede cuantificarse, tienen consecuencias a nivel de comunidad, por lo que soportan el concepto de fenotipo extendido.

APLICACIÓN EN ESTRATEGIAS DE CONSERVACION EN ECOSISTEMAS FORESTALES

La incorporación de herramientas de diferentes disciplinas en el desarrollo de soluciones, contribuye a optimizar los recursos humanos, financieros y técnicos. Es por ello que vistos los esfuerzos que se están realizando para llegar a la ordenación forestal sostenible (Ipinza, 2015), es necesario tener una visión conjunta de los ecosistema forestales, siendo la genética de comunidades una herramienta que da soporte a esta visión.

Aunque desde hace años se reconoce la importancia de conservar la diversidad genética de las especies leñosas en cualquier estrategia de conservación, restauración y manejo de ecosistemas forestales (Whitham *et al.*, 2003; Ipinza, 2015), la importancia de la diversidad genética a nivel de comunidad aún ha sido poco apreciada.

No obstante, si se considera que la conservación de una especie en particular se relaciona con un subconjunto de genomas de otras especies, entonces su supervivencia está estrechamente ligada a la conservación de las especies que poseen estos genomas específicos (EGII, Caja N° 1). Consecuentemente, es más preciso conservar las especies y sus genotipos asociados, que conservar todos los individuos de la población de las otras especies. En este punto, la conservación de una especie se debe pensar como el tamaño de Población Interactuante Mínima Viable (PIMV) (Caja N° 1), la cual representa de mejor manera la conservación de las especies y sus interacciones (Whitham *et al.*, 2003). Es en esta falencia donde se puede integrar la genética de comunidades como un elemento facilitador para entender ecosistemas complejos, unificando campos diversos, desde la genética hasta los estudios de ecosistemas (Schweitzer *et al.*, 2004), permitiendo mejorar la comprensión de la función de los genes a nivel de ecosistema, en la medida que se usa esta información para mejorar las estrategias.

Si bien no existe un modelo *a priori* para integrar esta nueva perspectiva, existen tres pasos que deben ser considerados:

Primero, determinar las especies claves y las relaciones ecológicas que existen entre estas especies y especies asociadas.

Segundo, determinar si estas relaciones tienen una base genética y si es posible medir la heredabilidad de estas relaciones. Una vez realizado este paso, es esperable que

especies genéticamente similares soporten comunidades similares. En este punto es clave el uso de herramientas de biología molecular, al respecto, si bien en el pasado los estudios de diversidad genética y de genética adaptativa mediante el uso de marcadores moleculares, solían ser posibles solo para un conjunto *a priori* de candidatos o para un conjunto limitado de *loci* al azar, debido al número restringido de marcadores disponibles y al costo de la realización de los ensayos, hoy las nuevas técnicas moleculares permiten evaluar una gran cantidad de variables alélicas a un costo y tiempo reducido (Elshire *et al.*, 2011). Además, con el desarrollo de la genómica es cada vez más sencillo secuenciar masivamente el genoma de las especies y contar con secuencias de genes cuya función sea conocida, de tal manera que puedan realizarse estudios de asociación genotipo-fenotipo.

Tercero, a partir del razonamiento de los pasos anteriores, se logra un cierto poder predictivo sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades o ecosistemas, basado en el conocimiento de los genotipos de las especies claves, información que puede ser utilizada para diagnosticar el estado de una comunidad o ecosistema y, consecuentemente, proponer estrategias para mejorar estrategias de conservación, restauración y manejo de ecosistemas forestales.

En Chile, el Instituto Forestal (INFOR), a través de su línea de Conservación y Mejoramiento Genético, ha identificado situaciones donde la genética de comunidades podría tener un rol potenciador en las actuales y futuras iniciativas de conservación y restauración de bosques templados, donde en atención a la cantidad de especies y posibles híbridos se presenta como un potencial escenario a explorar.

Si se consideran los avances en la restauración de ecosistemas de Chile, particularmente el caso de los bosques siempreverdes del sur, es irrefutable la presencia de especies heliófilas (también llamadas pioneras) y especies dríadas (también llamadas tolerantes), en donde las segundas necesitan del desarrollo de las primeras para que generen las condiciones necesarias para su establecimiento mediante el denominado "efecto nodriza".

Si se analizan las relaciones ecológicas que ocurren en este ejemplo, se puede afirmar que las especies tolerantes tienen una relación de inquilinismo, utilizando a las intolerantes como un abrigo temporal o permanente, sin embargo, desde el punto de vista del manejo forestal, las especies tolerantes podrían estar influyendo sobre la poda natural de las especies pioneras, permitiéndole a estas concentrar su energía en el crecimiento apical.

Además, puede ocurrir que una de las especies tolerantes atraiga a los dispersores, favoreciendo consecuentemente a las especies pioneras, siendo esto una relación de mutualismo y ya no inquilinismo, tal como ya ha sido reportado por Van Ommerem y Whitham (2002). Estos autores demostraron que al examinar la relación entre el muérdago y los enebros como una simple interacción bidireccional, la relación es parasitaria, sin embargo, cuando incluyeron las aves dispersoras de semillas de estas especies, en una interacción de tres vías, se vio una relación mutualista donde el muérdago ayuda a atraer las aves que efectúan la dispersión de los enebros; además se evidenció que esta relación tiene una base genética, y por lo tanto puede ser cuantificable (mediante la heredabilidad). Este último caso podría ser evaluado en los bosques siempreverdes y eventualmente potenciar las estrategias para su restauración.

Otros casos que cabe mencionar son los programas que está llevando a cabo el Instituto Forestal para la restauración de paisajes agrícolas a través del establecimiento de especies nativas de aptitud melífera, en lo que se denominan huertos melíferos (Molina, 2017, Comunicación personal). En este sentido, tal como Genung *et al.* (2010) determinaron que la alta diversidad genética de *Solodago altissima* se correlacionaba con las visitas de las abejas, podría evaluarse si la diversidad genética de algunas especies nativas claves desde el punto de vista productivo, tales como Ulmo (*Eucryphia cordifolia*), Quillay (*Quillaja saponaria*), u otras que se consideren claves, tendría efecto en la actividad de las abejas, y utilizar esta información en el diseño de los huertos melíferos.

CONCLUSIONES

La genética de comunidades es un área relativamente nueva, pero que adquiere capital importancia para predecir qué especies van a componer finalmente una comunidad determinada. En tal aspecto, los factores abióticos determinan la supervivencia de las especies, mientras que los componentes bióticos mediante competencia, mutualismo u otras interacciones serán los responsables de determinar finalmente que especies permanecen en la comunidad. El enfoque planteado por la genética de comunidades fija entonces un marco conceptual, donde convergen la genética de poblaciones involucrando a la diversidad genética y la ecología de comunidades que involucra a la diversidad de especies.

Como premisa fundamental, esta nueva disciplina plantea que los organismos de una especie responden a la interacción con los de otras especies en función de los genotipos de los interactuantes involucrados, de modo que la composición genética de los mismos tendrá efecto en la estructura de la comunidad resultante. En efecto, la variación genética de una especie dominante puede determinar el ambiente biótico experimentado por el resto de la comunidad.

En el contexto de la conservación y restauración de especies y ecosistemas forestales, la genética de comunidades constituye un nuevo paradigma que puede contribuir al éxito de esas iniciativas y que por lo tanto debe integrarse en las estrategias modernas que persigan tales objetivos.

REFERENCIAS

Augustine, D. and Frank, D., 2001. Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. *Ecology* 82: 3149-3162.

Antonovic, J., 1992. Toward community genetics. En: **Fritz, R., Simms, E.** (Eds). Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution and genetics. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 426-429 pp.

Arnold, M., 1997. Natural Hybridization and Evolution. Oxford, University Press, Oxford, UK.

Agrawal, A., 2003. Community genetics: New insights into community ecology by integrating population genetics. *Ecology* 84:543-544.

Bailey, S.; Schweitzer, J.; Rehill, B.; Lindroth, R.; Martinsen, G. and Whitham, T., 2004. Beavers as molecular geneticists: A genetic basis to the foraging of an ecosystem engineer. *Ecology* 85 (3): 603 – 608.

Bailey, J.; Wooley, S.; Lindroth, R. and Whitham, T., 2006. Importance of species interactions to community heritability: A genetic basis to trophic-level interactions. *Ecology Letters* 9: 78–85.

Bailey, J., 2011. From genes to ecosystems: a genetic basis to ecosystem services. *Population Ecology* 53:47-52.

Bailey, J.; Genung, M.; O'Reilly-Wapstra.; Potts, B.; Rowntree, J.; Schweitzer, J. and Whitham, T., 2012. New frontiers in community and ecosystem genetics for theory conservation, and management. *New Phytologist* 193:24-26

Bangert, R.; Turek, R.; Rehill, B.; Wimp, G.; Schweitzer, J.; Allan, G.; Bailey, J.; Martinsen, G.; Keim, P.; Lindroth, R. and Whitham, T., 2006. A genetic similarity rule determines arthropod community structure. *Molecular Ecology* 15: 1379–1391

Beck, T., 2013. Principles of ecological landscape design. Washington: Island Press.

Bradshaw, J., 2016. Scientific breeding in the twentieth century and future goals. En: *Plant Breeding: Past, Present and Future.* Springer Press. 39-71 pp.

Cavalli-Sforza, L. and Edwards, A., 1967. Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* 19:233-257.

- Dawkins, R., 1999.** The Extended Phenotype. The long reach of the gene. Oxford University Press. Oxford, U.K.
- Driebe, E. and Whitham, T., 2000.** Cottonwood hybridization affects tannin and nitrogen of leaf litter and alters decomposition. *Oecologia* 123: 99-107
- De Mazancourt, C.; Johnson, E. and Barraclough, T., 2008.** Biodiversity inhibits species evolutionary responses to changing environments. *Ecology Letters* 11:380–388.
- Dungey, H.; Potts, B.; Whitham, T. and Li, H., 2000.** Plant genetics affects arthropod community richness and composition: Evidence from a synthetic Eucalypt hybrid population. *Evolution* 54:1938–1946.
- Eguiarte, L. y Souza, V., 2007.** Introducción a la ecología molecular. En: **Eguiarte, L.; Souza, V. y Aguirre, X.** *Ecología Molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 15 – 22 pp.
- Elshire, R.; Glaubitz, J.; Sun, Q.; Poland, J.; Kawamoto, K. and Buckler, E., 2011.** A Robust, Simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. *PLoS ONE* 6(5): e19379.
- Falconer, D. and MacKay, T., 1996.** Introduction to Quantitative Genetics. Longman, Harlow, UK.
- Fisher, R., 1930.** Genetical theory of natural selection. Oxford. Clarendon Press.
- Fischer, D.; Hart, S. and Whitham, T., 2004.** Genetic variation in water-use parameters in cottonwoods: Ecosystem implications. *Oecologia* 139: 288-297.
- Fischer, D.; Hart, S.; Rehill, B.; Lindroth, R.; Keim, P. and Whitham, T., 2006.** Do high-tannin leaves require more roots? *Oecologia* 149:668–675
- Fitzpatrick, M. and Keller, S., 2014.** Ecological genomics meets community-level modelling of biodiversity: Mapping the genomic landscape of current and future environmental adaptation. *Ecology Letters* 18:1-16.
- Franks, S.; Weber, J. and Aitken, S., 2013.** Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations *Evolutionary Applications* ISSN 1752-4571.
- Gallo, L.; Marchelli, P.; Azpilicueta, M. y Crego, P., 2006.** El uso de marcadores genéticos en el género *Nothofagus*. *Bosque* 27(1): 3-15.
- Genung, M.; Lessard, J.; Brown, C.; Bunn, W.; Cregger, M.; Reynolds, W. N.; Felker-Quinn, E.; Stevenson, M.; Hartley, A.; Crutsinger, G.; Schweitzer, J. and Bailey, J., 2010.** Non-Additive Effects of Genotypic Diversity Increase Floral Abundance and Abundance of Floral Visitors. *PLoS ONE* 5(1): e8711.
- Gleason, H., 1927.** Further views on the succession concept. *Ecology* 8:299–326.
- Haldane, J., 1932.** The causes of evolution. Oxford, England: Macmillan.
- Hartl, D. L., 1980.** Principles of population genetics. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA
- Hewitt, G., 2000.** The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907–913
- Ipinza, R. y Gutierrez, B., 2014.** Consideraciones genéticas para la restauración ecológica. *Ciencia e Investigación Forestal* 20 (2): 51-70.
- Ipinza, R., 2015.** El papel de la conservación genética. En: **Gutiérrez, B.; Ipinza, R. y Barros, S (Eds).** *Conservación de recursos genéticos forestales: Principios y Prácticas*. Instituto Forestal, Chile. 11-16 pp.
- Leroy, C.; Whitham, T.; Keim, P. and Marks, J., 2006.** Plant genes link forests and streams. *Ecology* 87: 255–261
- Longley, P.; Goodchild, M.; Maguire, D. and Rhind, D., 2001.** *Geographic Information Systems and Science*. New York, Wiley.

- Madritch, M. and Hunter, M., 2002.** Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community. *Ecology* 83, 2084–2090.
- Manel, S.; Schwartz, M.; Luikart, G. and Taberlet, P., 2003.** Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18:189-197.
- Marjoram, P. and Tavaré, S., 2006.** Modern computational approaches for analysing molecular genetic variation data. *Nature Reviews: Genetics* 7: 759-770.
- Martinsen, G. and Whitham, T., 1994.** More birds nest in hybrid cottonwoods. *The Wilson Journal of Ornithology* 106:474–481.
- McIntyre, P. and Whitham, T., 2003.** Plant genotype affects long-term herbivore population dynamics and extinction: Conservation and population implications. *Ecology* 84:311–322.
- Muranty, H.; Jorge, V.; Bastien, C.; Lepoittevin, L.; Bouffier, C. and Sanchez, L., 2014.** Potential for marker-assisted selection for forest tree breeding: Lessons from 20 years of MAS in crops. *Tree Genetics & Genomes* 10 (6):1491-1510.
- Narum, S.; Buerkle, C.; Davey, J.; Miller, M. and Hohenlohe, P., 2013.** Genotyping-by-sequencing in ecological and conservation genomics. *Molecular Ecology* 22:2841-2847.
- Nei, M., 1973.** Analysis of Gene Diversity in Subdivided Populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 70(12):3321-3323.
- Nei, M., 1977.** F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Annals of Human Genetics* 41:225-233.
- Norberg, J.; Urban, M.; Vellend, M.; Klausmeier, C. and Loeuille, N., 2012.** Eco-evolutionary responses of biodiversity to climate change. *Nature Reviews: Genetics* 2:747–751.
- Orians, C., 2000.** The effects of hybridization in plants on secondary chemistry: Implications for the ecology and evolution of plant-herbivore interactions. *American Journal of Botany* 87:1749–1756.
- Osakabe, Y.; Sugano, S. and Osakabe, K., 2016.** Genome engineering of woody plants: Past, present and future. *Journal of Wood Science* 62:217–225.
- Paine, R., 1966.** Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.
- Pickrell, J. and Pritchard, J., 2012.** Inference of Population Splits and Mixtures from Genome-Wide Allele Frequency Data. *PLoS Genet* 8(11): e1002967.
- Perfectti, F.; Picó, F. y Gómez, J., 2009.** La huella genética de la selección natural. *Ecosistemas* 18(1):10-16.
- Schweitzer, J.; Bailey, J., Rehill, B., Martinsen, G., Hart, S., Lindroth, R., Keim, P., Whitham, T. 2004.** Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes. *Ecology Letters* 7: 127–134
- Schweitzer, J., Bailey, J.; Hart, S.; Wimp, G.; Chapman, S. and Whitham, T., 2005.** The interaction of plant genotype and herbivory decelerate leaf litter decomposition and alter nutrient dynamics. *Oikos* 110: 133-145.
- Schweitzer, J.; Fischer, D.; Rehill, B.; Wooley, S.; Woolbright, S.; Lindroth, R.; Whitham, T.; Zak, D. and Hart, S., 2011.** Forest gene diversity is correlated with the composition and function of soil microbial communities. *Population Ecology* 53:35–46.
- Sork, V. and, Waits, L., 2010.** Contributions of landscape genetics – approaches, insights, and future potential. *Molecular Ecology*, 19: 3489-3495.
- Souto, C.; Mathiasen, P.; Acosta, M.; Quiroga, M.; Vidal-Russell, R.; Echeverría, C. and Premoli, A., 2014.** Identifying Genetic Hotspots by Mapping Molecular Diversity of Widespread Trees: When Commonness Matters. *Journal of Heredity* 2014: 537-545.

- Tiwari, A., 2017.** Plant Breeding: A prospect in developing world. *Microbiology* 8: 272-278
- Tooker, J. and Frank, S., 2012.** Genotypically diverse cultivar mixtures for insect pest management and increased crop yields. *Journal of Applied Ecology* 49:974–985.
- Treseder, K. and Vitousek, P., 2001.** Potential ecosystem-level effects of genetic variation among populations of *Metrosideros polymorpha* from a soil fertility gradient in Hawaii. *Oecologia* 126:266–275.
- Van Ommeren, R. and Whitham, T., 2002.** Changes in interactions between Juniper and Mistletoe mediated by shared avian frugivores: Parasitism to potential mutualism. *Oecologia* 130:281–288.
- Vavilov, N., 2009.** Origin and Geography of Cultivated Plants. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Whitham, T.; Young, W.; Martinsen, G.; Gehring, C.; Schweitzer, J.; Shuster, S.; Wimp, G.; Fischer, D.; Bailey, J.; Lindroth, R.; Woolbright, S. and Kuske, C., 2003.** Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology*, 84:559-573.
- Whitham, T.; Bailey, J.; Schweitzer, J.; Shuster, S.; Bangert, R.; LeRoy, C.; Lonsdorf, E.; Allan, G.; Di Fazio, S.; Potts, B.; Fischer, D.; Gehring, C.; Lindroth, R.; Marks, J.; Hart, S.; Wimp, G. and Wooley, S., 2006.** A framework for community and ecosystem genetics from genes to ecosystems. *Nature Reviews: Genetics* 7: 510-523.
- Whitlock, R., 2014.** Relationships between adaptive and neutral genetic diversity and ecological structure and functioning: A meta-analysis. *Journal of Ecology* 102:857-872.
- Wheeler, N., Neale, D. 2013.** Landscape genomics [Online Learning Module]. Pine Reference Sequence. Extension Foundation. Disponible en: <http://www.extension.org/pages/67919>
- Wimp, G.; Martinsen, G.; Floate, K.; Bangert, R. and Whitham, T., 2005.** Plant genetic determinants of arthropod community structure and diversity. *Evolution* 59(1):61-9.
- Woodward, F., 1987.** Climate & Plant Distribution. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press. UK. 174 p.
- Woolbright, S.; Whitham, T.; Gehring, C.; Allan, G. and Bailey, J., 2014.** Climate relicts and their associated communities as natural ecology and evolution laboratories. *Trends in Ecology & Evolution* 29: 406-416.
- Wright, S., 1931.** Evolution in Mendelian Populations. *Genetics* 16: 97–159
- Wright, S., 1943.** Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138.

