



CAPÍTULO 3
FLUJO GÉNICO



Valeria Alavez, Ana Wegier y Alma Piñeyro Nelson

¿Qué es el flujo génico?

Las poblaciones de una especie, generalmente, intercambian genes entre ellas en mayor o menor medida. En este proceso, que se denomina flujo génico, los genes pueden ser transportados por individuos (como la mayoría de los animales) o por gametos (como el polen o las gametas de muchos organismos marinos). Los migrantes que tienen éxito en reproducirse en su nueva población y dejan descendencia en la siguiente generación son aquellos que contribuyen al flujo génico (Futuyma, 2005).

El flujo génico es un componente principal de la estructura poblacional, ya que determina hasta qué punto cada población local de una especie es una unidad evolutiva independiente. Si existe una gran cantidad de flujo génico entre poblaciones locales, entonces todas ellas evolucionan juntas; pero si hay poco flujo génico, cada población evoluciona en forma casi independiente (Slatkin, 1995). Por lo tanto, el flujo génico homogeniza las poblaciones de una especie, es decir, las conduce a tener las mismas frecuencias alélicas, a menos que exista suficiente oposición de otras fuerzas divergentes como la deriva génica y la selección natural (Futuyma, 2005).

Las características de una especie afectan mayormente su capacidad de dispersión y flujo génico. Por ejemplo, es más grande entre organismos con mayor capacidad de movimiento como las mariposas monarca,

los mejillones y otros invertebrados marinos de larvas planctónicas que son transportadas a grandes distancias por las corrientes. Aunque muchas especies migratorias como los salmones o las aves tienen una gran capacidad de desplazarse distancias largas, se suelen aparear cerca de su sitio de nacimiento, formando poblaciones genéticamente distintas, razón por la cual es muy importante conocer a fondo la biología de las especies y su estructura genética cuando se quieren realizar estrategias para la conservación de las especies, estudios de análisis de riesgo o diseñar medidas de bioseguridad.

Hibridación e introgresión

El proceso de hibridación se puede definir, desde un punto de vista biológico y evolutivo, como la cruce entre individuos pertenecientes a poblaciones genéticamente diferentes. La hibridación frecuentemente conduce a un proceso conocido como introgresión, el cual consiste en la incorporación de genes de un taxón a otro o a más poblaciones (Ellstrand, 2003). La hibridación y la introgresión son subconjuntos del flujo génico, definido por Futuyma (2005) como “la incorporación de genes a la poza genética de una población a partir de otra población u otras más”. Las consecuencias evolutivas de la hibridación pueden ser profundas, por ejemplo, puede actuar como un medio para el escape de genes de cultivos genéticamente modificados (transgenes) a las poblaciones naturales de las plantas, lo cual presenta problemas potenciales como la evolución de supermalezas, la pérdida de valioso germoplasma en centros de diversidad y la introgresión de transgenes a las poblaciones naturales, que es el impacto ambiental potencial más frecuentemente discutido en el ámbito de la biotecnología de plantas. Estas preocupaciones se intensifican por el hecho de que contaminantes, como químicos nocivos o la radioactividad, generalmente decaen con el tiempo, mientras que los transgenes no necesariamente decaerán en el ambiente, por el contrario, éstos pueden aumentar su frecuencia al paso del tiempo, si los organismos en los que ellos residen tienen éxito en reproducirse y pasar sus genes a las siguientes generaciones.

El impacto de los genes de los cultivos en las poblaciones silvestres es una cuestión que atañe a cualquier variedad de planta cultivada, transgénica o no. Por lo tanto, la experiencia histórica de los cultivos mejorados con métodos tradicionales puede aportar lecciones valiosas

para predecir la probabilidad de escape de transgenes hacia el medio silvestre y las consecuencias de su presencia en éste. El conocimiento del impacto de los transgenes escapados requiere, en primer lugar, un conocimiento del movimiento de los genes domesticados a las poblaciones naturales y su impacto en dichas poblaciones.

Generalmente, se supone que la hibridación espontánea, en la cual los alelos domesticados son capaces de entrar a las poblaciones silvestres, ocurre cuando el polen de una planta domesticada fertiliza una planta silvestre. El progenitor (macho) que aporta el polen puede ser una planta en cultivo, un voluntario que se quedó de una plantación anterior, una planta escapada recientemente de cultivo o inclusive una planta que creció al margen de la carretera al germinar de una semilla que accidentalmente cayó del vehículo que la transportaba. Podemos suponer que el polen de esta planta, generalmente transportado por un insecto o el viento, dependiendo de su síndrome de dispersión, encuentra su camino a la flor de un pariente silvestre. La planta silvestre, actuando como el progenitor (hembra) de la semilla, puede crecer junto a la planta domesticada, en un campo adyacente o a una distancia sorprendentemente lejana del origen del polen (Ellstrand, 1999 y 2003).

Una ruta alternativa de la hibridación puede involucrar una planta silvestre, que actúa como el progenitor del polen, y una cultivada, como progenitor de la semilla. En este caso, el polen encuentra su camino para fertilizar la planta cultivada. La semilla híbrida resultante puede caer al suelo y germinar, o bien ser intencionalmente sembrada. Si el híbrido se encuentra germinando y creciendo entre o cerca de otros híbridos naturales o de plantas silvestres genéticamente puras, entonces puede fungir como progenitor del polen y los genes de la planta domesticada pueden todavía entrar al pool genético de las poblaciones naturales (Ellstrand, 1999 y 2003).

Escenarios más complejos son posibles. Los mejoradores de plantas en ocasiones emplean una tercera especie como “puente genético” para mover genes de especies que no son compatibles entre sí, pero que pueden hibridar con la especie que se usa como puente (Ellstrand, 1999 y 2003); lo mismo sucede en el campo, por ejemplo, con especies de algodón (ver más adelante).

La terminología básica para nombrar a los híbridos y los descendientes híbridos inmediatos es la siguiente: si la cruce entre plantas domesticadas y plantas silvestres es exitosa, los individuos de su progenie serán propiamente llamados “híbridos” o en notación genética F_1 .

Algunas veces dicha progenie se denomina "híbridos de primera generación" para distinguirla de los individuos de generaciones posteriores. Si los híbridos de primera generación son fértiles y tienen progenie, estos individuos tendrán una designación específica dependiendo de la identidad de sus padres. Cruzas *híbrido X híbrido* ($F_1 \times F_1$), incluyendo la autofertilización de F_1 , resultarán en progenie F_2 , cuyos individuos también se llaman "segregantes" o "híbridos de segunda generación". Pero si un híbrido de primera generación se cruza con una de las especies parentales, su progenie será la "retrocruza de primera generación" o B_1 . Una cruce entre una retrocruza de primera generación y la misma especie parental produce la "retrocruza de segunda generación" o B_2 . Generaciones adicionales de retrocruzas se denominan B_3 , B_4 , etc. De individuos cuya historia genética involucra múltiples eventos de retrocruza durante varias generaciones se dice que son producto de un proceso de introgresión (Ellstrand, 1999 y 2003).

Las plantas cultivadas naturalmente se cruzan con sus parientes silvestres. De hecho, la hibridación espontánea entre un cultivo dado y al menos uno de sus parientes silvestres es la regla y no la excepción como en algún momento se pensó (Tabla 5.1), por lo tanto no podemos esperar que las plantas transgénicas se comporten de manera diferente (Ellstrand, 1999 y 2003).

¿Cómo se estudia el flujo génico?

Los métodos para estimar el flujo génico en poblaciones naturales se dividen en directos e indirectos (Slatkin, 1985). Los métodos directos son aquellos que implican observaciones detalladas de la especie o experimentos que miden el grado de dispersión. Por ejemplo, las mediciones de la distancia a la que se dispersan las semillas o el polen, el seguimiento de los dispersores y, cuando es posible la liberación y recaptura de individuos, son datos que pueden proveer estimaciones de la distancia promedio entre el punto de liberación y el punto de recaptura; las estimaciones de las distancias de dispersión pueden ser convertidas en estimaciones del flujo génico si se asume que los individuos que se dispersan poseen las mismas oportunidades de aparearse que los residentes. También es posible seguir el progreso de alelos distintivos al interior de una población que no contiene dichos alelos, mostrando por tanto que el flujo génico ha ocurrido, como sería el caso de los transge-

nes (Handel, 1982). Un método ligeramente diferente es la utilización de métodos genéticos para la determinación de la paternidad y para computar la distancia entre los progenitores y sus descendientes (Ehrlich y Raven, 1969, Ellstrand y Marshall, 1985).

Las estimaciones directas indican los detalles de la dispersión, incluyendo el periodo en la historia de vida de la especie en el cual ocurre la migración, sin embargo, siempre están sujetas a las condiciones espacio-temporales en que fueron realizadas las mediciones y, por lo tanto, son muy sensibles al diseño experimental y no son extrapolables a otras condiciones ambientales (por ejemplo a diferentes años) ni a otros espacios geográficos.

Los métodos indirectos son aquellos que utilizan observaciones de las frecuencias alélicas u otras características medibles de las especies para deducir qué cantidad de flujo génico ocurrió en el pasado y que produjo los patrones espaciales observados en la actualidad. Los métodos indirectos dependen de modelos matemáticos que predicen los patrones que se observarían con diferentes tasas de flujo génico.

Las estimaciones indirectas tienen la ventaja de que incorporan los efectos de todos los tipos de dispersión y promedian en forma efectiva las variaciones en la dispersión a lo largo del tiempo. La desventaja es que dependen de supuestos sobre los procesos que afectan las frecuencias alélicas, y estos supuestos no pueden ser probados en forma independiente. Por ejemplo, las estimaciones indirectas asumen que la especie se encuentra en equilibrio genético y demográfico, algo que puede no ser cierto. Sin embargo, las características que se han heredado de generación en generación, sin importar, por ejemplo, las causas de la dispersión, la distancia y dirección a la que viajan los polinizadores y los eventos climáticos, están promediadas en los valores que se obtienen.

Numerosos estudios han aplicado tanto los métodos directos como los indirectos a poblaciones naturales. Al utilizar cada método en forma separada se obtiene información acerca de la especie estudiada, pero en ausencia de otros conocimientos acerca de la misma es difícil saber qué es lo que verdaderamente se está aprendiendo. Los estudios en los cuales se han utilizado métodos directos e indirectos sugieren que las especies se ubican, a grandes rasgos, en tres categorías (Slatkin, 1993). La primera contiene las especies que los estudios directos indican que poseen una gran capacidad de dispersión y que en los estudios indirectos muestran altos niveles de flujo génico. Muchas especies de aves son de

este tipo (Barrowclough y Johnson, 1988). La segunda categoría contiene las especies que tanto los métodos directos como indirectos indican que poseen una dispersión muy baja. Algunas especies de salamandras pertenecen este grupo (Slatkin, 1987). La tercera categoría contiene las especies para las cuales los estudios directos indican que la dispersión ocurre en distancias muy cortas, pero los estudios indirectos indican que hay un flujo génico sustancial a distancias mucho más grandes.

Hay dos explicaciones para la diferencia entre las estimaciones directas e indirectas del flujo génico (Slatkin, 1987). Una es que la dispersión es altamente variable en el tiempo. Puede ser que en los estudios directos se pierdan los eventos de dispersión raros, que son los responsables de los altos niveles de flujo génico hallados en los estudios indirectos. Esto es probablemente cierto para algunas especies debido a que la dispersión a largas distancias puede ser provocada por condiciones ecológicas inusuales que favorecen el flujo genético, como lo serían huracanes, cambios en las corrientes marítimas o cualquier condición climática que no podemos percibir fácilmente pero que pueda influir en el flujo genético.

Otra explicación es que estas especies no se encuentran aún en equilibrio genético bajo sus actuales condiciones demográficas. Este sería el caso si, por ejemplo, la especie hubiera expandido recientemente su distribución geográfica. Sabemos que este proceso puede ocurrir muy rápidamente (Templeton, 2006).

El que una especie se encuentre o no en equilibrio genético es de interés para comprender su potencial evolutivo. El flujo génico puede restringir la evolución de las poblaciones impidiendo la adaptación a las condiciones locales, aunque si una especie no se encuentra en equilibrio bajo los niveles actuales de flujo génico, entonces la selección no está restringida por el flujo génico y las adaptaciones locales pueden evolucionar (Slatkin y Hudson, 1991).

Flujo génico entre plantas cultivadas y sus parientes silvestres

Algunos de los cultivos sólo hibridan con miembros de la misma especie, pero otros pueden llevar a cabo hibridación interespecífica (Massinga *et al.*, 2003), y existe evidencia que demuestra que dicho flujo génico ha servido como un estímulo para la evolución de malezas más persistentes e invasivas o bien ha incrementado el riesgo de extinción por hibridación

Tabla 5.1 Cultivos importantes a nivel mundial que hibridan con sus parientes silvestres (Ellstrand, 2003).

Cultivo	Nombre Científico	Cultivo	Nombre Científico
Aguacate	<i>Persea americana</i>	Girasol	<i>Helianthus annuus</i>
Alfalfa	<i>Medicago sativa</i>	Junípero	<i>Juniperus chinensis</i>
Algodón pima	<i>Gossypium barbadense</i>	Lechuga	<i>Lactuca sativa</i>
Algodón mexicano	<i>Gossypium hirsutum</i>	Maíz	<i>Zea mays ssp. mays</i>
Arroz	<i>Oryza glaberrima</i>	Manzana	<i>Malus x domestica</i>
Arroz	<i>Oryza sativa</i>	Mijo menor	<i>Setaria italica</i>
Avena	<i>Avena sativa</i>	Mijo perla	<i>Pennisetum glaucum</i>
Azalea	<i>Rhododendron catawbiense</i>	Navo silvestre	<i>Brassica campestris</i>
Betabel	<i>Beta vulgaris</i>	Nogal	<i>Juglans regia</i>
Cacao	<i>Theobroma cacao</i>	Olmo de Siberia	<i>Ulmus pumila</i>
Café	<i>Coffea arabica</i>	Papa	<i>Solanum stenotomum</i>
Calabaza	<i>Cucurbita pepo</i>	Papa	<i>Solanum tuberosum</i>
Canola	<i>Brassica napus</i>	Plátano	<i>Musa acuminata</i>
Caña de Azúcar	<i>Saccharum officinarum</i>	Quinoa	<i>Chenopodium quinoa</i>
Centeno	<i>Secale cereale</i>	Rábano	<i>Raphanus sativus</i>
Césped	<i>Agrostis stolonifera</i>	Salsifí	<i>Tragopogon porrifolius</i>
Césped inglés	<i>Lolium perenne</i>	Sandía	<i>Citrullus lanatus</i>
Champiñón común	<i>Agaricus bisporus</i>	Sorgo	<i>Sorghum bicolor bicolor</i>
Cocona	<i>Solanum sessiliflorum</i>	Soya	<i>Glycine max</i>
Fetusca	<i>Festuca pratensis</i>	Trigo	<i>Triticum aestivum</i>
Frambuesa	<i>Rubus idaeus</i>	Trigo	<i>Triticum turgidum durum</i>
Fresa	<i>Fragaria x ananassa</i>	Uva	<i>Vitis vinifera</i>
Frijol común	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Yuca	<i>Manihot esculenta</i>

(Ellstrand, 1999 y 2003). Por ejemplo, la hibridación interespecífica del sorgo comercial (*Sorghum bicolor*) y el sorgo silvestre (*Sorghum propinquum*) resultó en el pasto Johnson (*Sorghum halepense*), una de las peores malezas del mundo. La hibridación del rábano cultivado (*Raphanus sativus*) y una maleza pariente generó el rábano silvestre (*Raphanus raphanistrum*), una maleza que ha provocado muchos problemas en el oeste de Estados Unidos (Ellstrand, 1999 y 2003).

A continuación se describen las evidencias obtenidas en investigaciones previas sobre flujo génico entre algunos de los cultivos más importantes y plantas cultivadas de la misma especie o con sus parientes silvestres. Comenzado con los antecedentes de maíz y algodón, de las cuales México es centro de origen y biodiversidad, para continuar con el girasol, del cual aún se debate si el centro de origen fue Estados Unidos o México, aunque probablemente sean ambos, sin olvidar la canola, de la cual nuestro país alberga gran cantidad de parientes silvestres con los que puede hibridar; finalmente, la soya y el arroz, de donde se desprenden experiencias muy interesantes sobre escape de genes y malezas resistentes a consecuencia del flujo génico.

Flujo génico de maíz GM a maíces nativos en México

El primer reporte sobre presencia de transgenes en razas nativas de México fue publicado en 2001 por los investigadores Quist y Chapela. En este reporte se presentaron datos que corroboraban la presencia de secuencias como el promotor 35S y el terminador NOS en maíces de la Sierra Norte de Oaxaca colectados en 2000 (Quist y Chapela, 2001). A partir de la publicación de este artículo, que causó gran revuelo a nivel internacional, ya que desde 1998 se había implantado una moratoria *de facto* a la siembra en campo de maíz transgénico en México, funcionarios de las secretarías de medio ambiente y agricultura en México (SAGARPA Y SEMARNAT, respectivamente) se dieron a la tarea de coleccionar maíz en diferentes partes del país. Desde el Instituto Nacional de Ecología de SEMARNAT se encomendó a investigadores de un laboratorio del CINVESTAV y otro de la UNAM el análisis de muestras de maíz colectadas en la Sierra Norte de Puebla, la Sierra Norte de Oaxaca y la mixteca oaxaqueña. Los resultados preliminares de esta investigación fueron dados a conocer en un reporte de la OCDE en 2001 (Ezcurra *et al.*, 2001). Los resultados finales de esta colecta fueron publicados en revistas científicas hasta 2009, pero

en el intervalo, diversos actores —funcionarios de gobierno, asociaciones civiles, investigadores— realizaron colectas de maíz en varias partes del país (para un recuento de estos muestreos, ver: Mercer y Wainwright, 2008). Por su parte, la SAGARPA llevó a cabo al menos dos muestreos en 2002, pero los resultados no se han hecho públicos.

En cuanto a los muestreos realizados por estos grupos de investigación, podemos dividirlos en dos categorías: aquellos realizados en la Sierra Norte de Oaxaca y aquellos realizados en otros estados. En el primer caso, además del muestreo realizado en 2001 por parte de INE/CONABIO, funcionarios del INE y CONABIO realizaron en 2003 y 2004 colectas de semilla de maíz en comunidades de la Sierra Norte de Oaxaca. Los resultados de estas colectas, publicados en 2005, eran todos negativos para presencia de transgenes en los acervos de maíz muestreados (Ortiz-García *et al.*, 2005a). Dado que sólo tres años antes se había reportado presencia de transgenes en esta misma zona (Quist y Chapela, 2001), las posibles interpretaciones que dichos autores dieron a sus resultados fueron: 1) los transgenes habían desaparecido de los acervos de maíz en tan sólo tres años, 2) que éstos seguían presentes pero en frecuencias bajísimas, prácticamente indetectables, o 3) nunca había habido transgenes. La publicación de estos resultados llevó a varios investigadores a concluir que la dispersión de transgenes en México podía ser controlada o “diluida” en una población de maíz de manera relativamente sencilla, por lo que su presencia en acervos de maíz nativo no era problemática (como ejemplo, ver Raven, 2005).

A pesar de que otros señalaron que esta publicación tenía errores metodológicos y de muestreo importantes (Cleveland *et al.*, 2005), Ortiz-García y sus colaboradores contestaron a las críticas (Ortiz-García *et al.*, 2005b), sin embargo la presencia o ausencia de transgenes en esta parte del territorio mexicano siguió en controversia hasta la publicación de los resultados de la colecta INE/CONABIO de 2001 y otras colectas adicionales (Piñeyro-Nelson *et al.*, 2009a). En este artículo se corroboró la presencia de transgenes en 3 de las 23 localidades colectadas en 2001 por INE/CONABIO, además de presentar datos de un muestreo de 2004 en dos de estas tres comunidades positivas que corroboraban la presencia de secuencias transgénicas en maíces nativos. Adicionalmente, se hizo un análisis de genética de poblaciones para explicar las discrepancias en el método de muestreo entre la publicación de 2005 y ésta, mientras que se presentó evidencia de falsos negativos en análisis de laboratorio con pruebas de PCR realizadas por un laboratorio comercial: GeneticID

(Piñeyro-Nelson *et al.*, 2009a). Los resultados de PCR de este artículo fueron criticados por personal de GeneticID (Schoel y Fagan, 2009), a lo que Piñeyro-Nelson y colaboradores respondieron presentando pruebas independientes de presencia de transgenes en las muestras bajo controversia, así como evidencia de que una de las pruebas de elección para realizar biomonitorio de OGM, la prueba de PCR cuantitativa, puede generar resultados no interpretables (Piñeyro-Nelson *et al.*, 2009b). Con estos resultados, la presencia de transgenes en algunas comunidades de la Sierra Norte de Oaxaca, por lo menos hasta 2004, quedó corroborada.

En la segunda categoría de esfuerzos de biomonitorio realizados en otras partes del país, en 2007 se publicó un artículo donde se informó de la presencia de transgenes en maíces nativos sembrados en los suelos de conservación de la Ciudad de México (Serratos-Hernández *et al.*, 2007), y en 2009 se publicaron los resultados de otra investigación que reportaba presencia de transgenes en comunidades puntuales de los estados de Guanajuato, Veracruz, Oaxaca y Yucatán (Dyer *et al.*, 2009).

Un resultado adicional de la investigación de Dyer (2009) y colaboradores es que, si bien se detectaron transgenes en diversas comunidades de México, éstos se encuentran muy localizados y su dispersión posterior podría ser controlada.

Algodón

Cuatro especies de algodón han sido domesticadas y las más importantes son las tetraploides, *Gossypium hirsutum* y *Gossypium barbadense*, que habitan en América e hibridan en algunas áreas de Centroamérica y el Caribe, donde viven en simpatria. Con base en caracteres morfológicos, Fryxell (1979 en Ellstrand 2003) sugirió, que tanto *Gossypium darwinii* en las Islas Galápagos como *Gossypium tomentosum* en las Islas Hawaianas (especies también tetraploides) están en peligro de extinción por causa de la hibridación con *Gossypium hirsutum*. La presencia de alelos específicos (aloenzimas) de *Gossypium hirsutum* confirmó el proceso de introgresión que *Gossypium darwinii* ha experimentado. Este caso es muy interesante, ya que el flujo génico no parece venir directamente de *Gossypium hirsutum*, sino de su hibridación con poblaciones de *Gossypium barbadense* que sostuvieron previamente introgresión con *Gossypium hirsutum*. Esta situación constituye un "puente" de introgresión natural, lo cual no está muy documentado (Ellstrand, 2003). La quinta especie tetraploide (que

contiene 4 copias de cada cromosoma) de este género es endémica del noroeste de Brasil, *Gossypium mustelinum*, en la cual también se ha documentado la introgresión con algodones domesticados de las especies *Gossypium hirsutum* y *Gossypium barbadense* (Brubaker y Wendel, 1994).

Es poco probable que las especies diploides (que contiene 2 copias de cada cromosoma) de este género, dos domesticadas en África y Asia, *Gossypium arboreum* y *Gossypium herbaceum* respectivamente, y 43 especies silvestres distribuidas en América, África, Asia y Oceanía, puedan hibridar con las especies tetraploides, aunque artificialmente se ha logrado formar hexaploides estables y se continúan las investigaciones al respecto con *Gossypium hirsutum* y algunas especies australianas (Becerra y Brubaker, 2007).

Dispersión de las semillas a larga distancia y tasas de entrecruzamiento

El principal mecanismo de dispersión del género *Gossypium* es la migración de las semillas. Esta vía se ha repetido incluso transoceánicamente en varias ocasiones en su historia, además de que se ha demostrado que las semillas pueden germinar después de permanecer tiempos prolongados en agua salada, lo que hace pensar que los eventos de introgresión descritos anteriormente fueron originados por la migración y establecimiento de semillas y un posterior contacto secundario por entrecruzamiento.

El entrecruzamiento en la especie *Gossypium hirsutum* se ha estudiado por métodos directos en casi todos los países con cultivos extensivos desde principios del siglo pasado. A este respecto, surgen tres factores interesantes: el primero es una característica de todos los estudios de flujo directo y es que éstos están sujetos únicamente a las condiciones espacio temporales en las que fueron realizados, por lo que no se pueden generalizar sus resultados, sin embargo hay un claro patrón hacia la disminución del entrecruzamiento reportado. A finales del siglo XIX y principios del xx las tasas oscilaban entre el 90 y el 30%, mientras que a finales del mismo los reportes oscilan entre el 3 y 0.3%. Es evidente que la presencia de polinizadores es afectada por los insecticidas que comenzaron a utilizarse en gran escala, aumentando además con el paso del tiempo su letalidad y tecnologías para mejorar la efectividad. Además, las técnicas y herramientas de estudio han variado, por

lo que los datos son poco comparables. Segundo, es posible que una intensa presión selectiva sobre la autopolinización esté favoreciendo estos resultados, sin embargo, imaginando que la autoincompatibilidad sea menor en las plantas domesticadas que en las silvestres, los niveles de entrecruzamiento cuando estén presentes los polinizadores puede permanecer sin cambio. Esto es importante ya que en el caso de plantas voluntarias fuera de cultivos o escapadas en otros sitios puede existir alta probabilidad de flujo génico. Tercero, los estudios realizados fuera de los centros de origen y diversidad de las especies pueden aportar información para realizar investigaciones que aporten información sobre el flujo que puede ocurrir en el área pero se debe ser muy cauteloso ya que esa información no debe ser utilizada en análisis de riesgo, ya que puede ser una guía pero no necesariamente aportar información extrapolable. En resumen, estos tres factores indican que la probabilidad de entrecruzamiento debe ser estimada en los sitios donde se realizan las liberaciones en cualquier lugar del mundo, considerando las condiciones espacio temporales y bajo ninguna circunstancia subestimada.

En México, desde 1996, se cultiva algodón genéticamente modificado de la especie *Gossypium hirsutum* de la cual es Centro de origen y diversidad. Aunque las autorizaciones se han otorgado principalmente en el norte del país, los subproductos como las semillas se venden en todo el territorio como alimento para ganado.

El algodón *Gossypium hirsutum* en su centro de origen

La especie *Gossypium hirsutum* constituye 95% de la producción mundial de algodón y es endémica de Mesoamérica. Habita en áreas con gran insolación y poca competencia, por lo que es pionera en áreas con poca vegetación que pueden ser perturbadas por causas naturales (riscos, incendios, etcétera) o artificiales (bordes de carreteras, pastizales, basureras, etcétera), principalmente ecosistemas costeros y selvas bajas. Forma parches o subpoblaciones de pocas plantas que pueden extinguirse y recolonizarse temporalmente y que a su vez forman grandes metapoblaciones (Wegier *et al.*, 2011). Se distribuye desde Centroamérica hasta el sur de Baja California Sur y Sinaloa en la costa del Océano Pacífico y desde la Península de Yucatán hasta el sur de Tamaulipas en la costa del Golfo de México, además de las islas del Caribe (Fryxel 1979; Wegier *et al.*, 2011).

Los permisos para la liberación de *Gossypium hirsutum* GM en México se han otorgado desde 1996, principalmente, en el norte del país. Las bases que se utilizaron para otorgar las primeras liberaciones fueron estudios sobre el entrecruzamiento en plantas cultivadas fuera del centro de origen y los ejemplares disponibles en los herbarios.

Las investigaciones sobre las poblaciones silvestres de esta especie comenzaron en 2002 con el objetivo de conocer la estructura genética y geográfica de las mismas, así como los patrones históricos que las formaron, con especial interés en el flujo génico histórico entre las poblaciones, ya que este podría ayudar al diseño de estrategias para prevenir el flujo de transgenes. Sin embargo, los resultados sobre el flujo génico indicaban que éste era mucho mayor a lo esperado, tanto, que lo que afecte a una población en relativamente poco tiempo pudiera afectar a la mayoría. Como los marcadores moleculares que se utilizaron migran con las semillas, este resultado indica que el flujo se da por esta vía y después hay contacto secundario por entrecruzamiento. Esta interpretación histórica fue confirmada además por evidencia reciente, ya que la presencia de transgenes de la especie en México es de 15 años, y éstos se localizaron en cuatro de las ocho metapoblaciones mexicanas (Wegier *et al.*, 2011). Otro resultado relevante es que las plantas cultivadas presentan la misma combinación de marcadores utilizados (microsatélites de cloroplasto), mientras que en los silvestres se localizaron 46 combinaciones (45 exclusivas de silvestres y el cultivado), siendo muy interesante que la combinación cultivada puede localizarse en siete de las ocho metapoblaciones, pero los transgenes se localizan en plantas con combinaciones silvestres, evidenciando la introgresión con las mismas. Finalmente, uno de los transgénicos liberados en México contiene dos transgenes *Cry1ab/ac* y *Cry2ab*, y otro contiene sólo *Cry1ab/ac*, pero el transgénico con el *Cry2ab* solo no es un evento comercial y lo encontramos así en las poblaciones, por lo que se necesitan más estudios para conocer a detalle el proceso de pérdida de función de los transgenes (Wegier *et al.*, 2011). También se encontró la combinación de cuatro transgenes diferentes, que no se venden juntos, en un solo individuo; esto se explica fácilmente porque no sabemos hace cuánto tiempo hay flujo pero si éste es abundante, el conjunto de transgenes que habrá en los individuos tiene altas probabilidades de variar respecto a los conjuntos originales comerciales e incluso, como en este caso apilarse, o acumularse en los genomas (Wegier *et al.*, 2011).

Girasol: un ejemplo de flujo genético e introgresión en el complejo silvestre-maleza-cultivo

El girasol (*Helianthus annuus* L.) se cultiva en las regiones templadas del mundo, particularmente en Europa, Sudamérica y Asia (Ellstrand, 2003). Su pariente silvestre más cercano es una planta silvestre de la misma especie, cuyas poblaciones se extienden como malezas a lo largo de Norteamérica, al igual que otras especies endémicas de mismo género con las cuales también existe evidencia morfológica y molecular de que sostiene hibridación espontánea e introgresión (e.g. *H. petiolaris*, Rieseberg, 1999; Stratsburg y Rieseberg, 2008; *H. argophyllus* y *H. petiolaris*, Kane *et al.*, 2009; *H. debilis*, Scascitelli *et al.*, 2010), lo cual sucede, principalmente, por la sobreposición de los periodos de floración y porque comparten los mismos polinizadores (Ellstrand, 2003). Por otra parte, es común que en la práctica agrícola ocurra pérdida de semillas y éstas, denominadas "voluntarias" germinen en años subsecuentes. Las plantas voluntarias, que presentan características de maleza y pueden establecerse como poblaciones asilvestradas, contribuyen al flujo genético entre las cultivadas y las silvestres, fungiendo como un puente (Reagon y Snow, 2006).

En México se detectó hibridación espontánea entre *H. annuus* silvestre y cultivado a tasas sustanciales y a largas distancias (hasta 1 km), medidas por métodos directos (Arias y Rieseberg, 1994). En general, la adecuación de estos híbridos se reduce: las plantas poseen menos ramas, flores y semillas que las silvestres, y las semillas híbridas son más propensas a ser comidas por los insectos. Sin embargo, la adecuación reducida no es una barrera para la introgresión; aunque se disminuye, la evidencia empírica muestra que existe introgresión sustancial de alelos cultivados a las plantas silvestres y que esto puede estar vinculado con el incremento en su capacidad de invadir y persistir como maleza (Ellstrand, 2003; Presotto *et al.*, 2011). De hecho, el girasol resistente a herbicida (imidazolinona), modificado por métodos tradicionales, se cruza con el girasol común silvestre (*H. annuus*), y con el de la pradera (*H. petiolaris*) y las retrocruzas con los progenitores silvestres son exitosas, lo cual refleja el potencial de dispersión de la resistencia a plantas silvestres y escapadas (Massinga, *et al.*, 2003).

Por otra parte, los efectos en la adecuación del transgén *Bt* de girasoles cultivados fueron estudiados en híbridos de *H. annuus* cultivado y silvestre. Se realizaron retrocruzas de los híbridos (girasol transgénico

Bt X girasol silvestre) con el progenitor silvestre. La primera generación de la retrocruza se analizó tanto en campo como en invernadero. En el campo, el daño a las semillas producido por los lepidópteros se redujo en los híbridos portadores del transgén, lo que resultó en un aumento en la producción, mientras que en el invernadero se observó que la presencia del transgén no tuvo ningún efecto en la fecundidad. Estos datos sugieren que el transgén *Bt* se dispersaría rápidamente en las poblaciones silvestres de girasol, aunque no necesariamente resultaría en un aumento en su persistencia o capacidad de invadir; no obstante, sí podría provocar la reducción del tamaño poblacional de los lepidópteros nativos susceptibles o que los herbívoros especialistas desarrollaran resistencia a la toxina. Más estudios son necesarios para probar estas posibilidades (Snow *et al.*, 2003).

Canola

Dos especies producen el aceite de canola: *Brassica rapa* L., que parece haber experimentado dos eventos de domesticación independientes, uno en la región mediterránea de Europa y otro en Asia, al este de Afganistán y al oeste de Pakistán; y *Brassica napus* L., de la cual aún se desconoce su origen y si la especie existe en una forma verdaderamente silvestre, pero se ha naturalizado en numerosos lugares como las Islas Británicas, Francia, Escandinavia y Norteamérica (Ellstrand, 2003). Muchas especies pueden hibridar naturalmente con la canola; buena parte son nativas del Viejo Mundo, se han expandido por todo el globo y son consideradas malezas nocivas. Algunas son brassicas silvestres (la maleza *B. rapa* var. *rapa*, *B. campestris* ssp. *campestris*, *B. oleracea*, por mencionar algunas) y otras son miembros de géneros cercanos como *Hirschfeldia* y *Raphanus*. *Brassica napus* también hibrida con *B. rapa* a pesar de que la primera es una especie tetraploide producto de la hibridación entre *B. rapa* y *B. oleracea* y la segunda es una especie diploide (Ellstrand, 2003; Warwick *et al.*, 2003).

Debido a que *B. napus* es un cultivo producido a nivel mundial y a que tiene un potencial elevado de hibridación con varios cultivos y parientes silvestres sexualmente compatibles, su variedad transgénica presenta una preocupación particular. Los transgenes podrían escapar tanto por medio del polen, transportado por el viento e insectos, como por las semillas, ya que *B. napus* puede formar un banco persistente de

semillas, lo cual puede producir poblaciones voluntarias en temporadas subsiguientes (Warwick *et al.*, 2003).

En 1995, en Canadá, se liberó comercialmente la canola genéticamente modificada con resistencia a los herbicidas glifosato y glufosinato. Seis años después, en 2001 en Quebec, se confirmó la presencia de híbridos de las variedades de canola transgénica con *B. rapa*, en campos donde previamente se había cultivado canola GM (Warwick *et al.*, 2003). Posteriormente, se monitorearon durante un periodo de cuatro años dos locaciones de dichas poblaciones de *B. rapa* para documentar la presencia de híbridos y la persistencia de los transgenes. Los resultados de ese trabajo confirmaron la persistencia de los transgenes en las poblaciones de *B. rapa*, las cuales no poseen la presión selectiva del herbicida (Warwick *et al.*, 2007).

Desde entonces numerosos estudios han documentado el escape y persistencia de poblaciones ruderales de canola genéticamente modificada en Canadá, Gran Bretaña, Francia, Japón, Estados Unidos y Australia (Schafer *et al.*, 2011) lo cual propone nuevas interrogantes respecto a las consecuencias que la presencia de dichas poblaciones pueden representar en materia de bioseguridad, por ejemplo al contribuir al flujo, establecimiento y expresión de transgenes en el ambiente, fuera de los campos de cultivo.

Soya

La soya, *Glycine max* (L.) Merr., es una especie domesticada originaria de China, cuyo centro primario de diversidad se extiende por gran parte del continente asiático (Corea, Japón, el este de Rusia, Afganistán, Cambodia, Laos, Myanmar y Vietnam; Andersson y de Vicente, 2010). Se cultiva en más de 90 países, de los cuales Argentina, Brasil, China, India y Estados Unidos son los principales productores al contribuir, en conjunto, con el 90% de la producción mundial total (Andersson y de Vicente, 2010).

Glycine max pertenece al subgénero *Soja* y, en condiciones naturales, es única y completamente interfértil con los parientes silvestres dentro de su mismo subgénero (i.e. *G. soja* y *G. gracilis*), cuya distribución se restringe al norte de Corea, Taiwán, Japón, el noreste de China y la parte adyacente de la Siberia rusa (Ellstrand, 2003). Descendencia híbrida, viable y completamente fértil se obtiene de las cruces entre *G. max* con *G. soja* y *G. gracilis* (Andersson y de Vicente, 2010).

La especie *G. soja* se considera el ancestro silvestre inmediato de la soya domesticada. Plantas híbridas, morfológicamente intermedias a *G. max* y *G. soja*, con frecuencia se hallan espontáneamente cerca de los campos asiáticos de soya, donde *G. soja* está presente (Abe *et al.*, 1999). Inclusive, existe evidencia molecular de introgresión de alelos provenientes de soya domesticada a poblaciones silvestres de *G. soja* (Kuroda *et al.*, 2006). Por otra parte, *Glycine gracilis* presenta caracteres fenotípicos intermedios entre *G. max* y *G. soja* por lo que su estado taxonómico aún no se resuelve por completo; algunos autores la consideran como un intermedio en la especiación entre *G. max* y *G. soja*, mientras que otros sostienen que es una maleza derivada de la hibridación entre éstas últimas (Abe *et al.*, 1999; Andersson y de Vicente, 2010).

Un estudio para determinar si semillas almacenadas de soya que supuestamente no eran genéticamente modificadas contenían transgenes, documentó la presencia del transgén *CP4 EPSPS* en 50% de seis muestras de cultivares convencionales de soya. Aunque este trabajo no expuso ninguna conclusión sobre los niveles absolutos de contaminación y el medio por el cual ésta ocurrió (por polen o semillas), los resultados sí enfatizan la dificultad de prevenir el movimiento de transgenes (Mallory-Smith y Zapiola, 2008).

Arroz

Las especies de arroz domesticadas y explotadas para su consumo a escala mundial son: *Oryza sativa* L., de origen asiático, cultivada en los trópicos húmedos, y *Oryza glaberrima* Steud., de origen africano, sembrada predominantemente en África, aunque gradualmente está siendo reemplazada por la primera (Ellstrand, 2003).

El género *Oryza*, además de *O. sativa* y *O. glaberrima*, incluye aproximadamente 20 especies silvestres, diploides y tetraploides, con 10 tipos genómicos diferentes. Las dos especies cultivadas poseen el genoma AA y aunque predominantemente se autopolinizan, la polinización cruzada y la hibridación con otras especies que presentan el mismo genoma es posible y de hecho ocurre espontáneamente en la naturaleza. Por el contrario, la hibridación entre especies con diferentes tipos genómicos es muy poco frecuente, ya que existen barreras reproductivas importantes como esterilidad, inviabilidad o debilidad híbrida (Andersson y de Vicente, 2010).

Existen 9 especies con el genoma AA, las 2 domesticadas y 7 silvestres, las cuales pertenecen a la sección taxonómica *Oryza*, serie *Sativae* y pueden hibridar naturalmente entre ellas (ver tabla 5.2). La adecuación de la progenie híbrida de las cruces entre el arroz silvestre y el cultivado es generalmente alta (Lu *et al.*, 2002; Ellstrand, 2003), aunque en ocasiones se ha observado una reducción en la fertilidad o alta esterilidad (Andersson y de Vicente, 2010). No obstante, el retrocruzamiento con alguno de los progenitores puede restablecer la fertilidad y estabilizar la progenie híbrida, facilitando así el flujo genético y la introgresión interespecífica (Andersson y de Vicente, 2010).

En el siglo pasado, en la India se sembraron cultivares de arroz con pigmentación púrpura para distinguir sus brotes de los brotes verdes de la maleza *O. sativa* f. *spontanea*. La estrategia falló después de algunas temporadas, ya que por la vía del flujo genético y la introgresión, las poblaciones de malezas acumularon el alelo de la pigmentación en altas frecuencias (Ellstrand, 2003).

La hibridación natural con el arroz cultivado ha implicado la casi extinción del taxón taiwanés *O. rufipogon* ssp. *formosana*; las colecciones de este arroz silvestre muestran un cambio progresivo hacia los caracteres

Tabla 5.2. Especies con genoma AA del género *Oryza* sect. *Oryza* ser. *Sativae*.

Especie	Estado	Distribución geográfica
<i>O. sativa</i>	Domesticada	Asia, América tropical, Norteamérica, África y Oceanía
<i>O. glaberrima</i>	Domesticada	África
<i>O. sativa</i> f. <i>spontanea</i>	Silvestre	Asia, América tropical y Norteamérica
<i>O. rufipogon</i>	Silvestre	Asia, América tropical, Norteamérica y Oceanía
<i>O. nivara</i>	Silvestre	Asia
<i>O. longistaminata</i>	Silvestre	África
<i>O. barthii</i>	Silvestre	África
<i>O. glumaepatula</i>	Silvestre	América tropical y África
<i>O. meridionalis</i>	Silvestre	Australia y Nueva Guinea

cultivados, a la par de un decremento en la fertilidad de sus semillas y polen (Oka, 1992).

Un estudio sobre flujo genético directo se realizó con un arroz transgénico portador del gen *bar* (*Oryza sativa* ssp. *japonica*) empleado como donador de polen a su pariente silvestre *O. rufipogon* en un campo experimental. El polen fue transportado por el viento. Se reportaron altas frecuencias de flujo del transgén, cuya detección fue disminuyendo con el aumento en la distancia mantenida con los organismos transgénicos; sin embargo, las distancias son considerables (Wang *et al.*, 2006). Otro estudio similar se realizó con arroz transgénico portador del gen *bar* B2 (*Oryza sativa* ssp. *japonica*) empleado como donador de polen a una línea de arroz BoA macho-estéril que fungía como receptor. Ambas variedades se plantaron en círculos concéntricos, con el arroz B2 ubicado al centro y el arroz BoA alrededor de éste, en un diámetro de 60 metros. Los resultados indican que el flujo genético está fuertemente relacionado con la dirección del viento y decrece con la distancia (Yuan *et al.*, 2007). No obstante, es importante tener presente que el flujo genético es afectado por muchos factores biológicos y ambientales como el tamaño del donador o receptor del polen, el grado de sincronización con el periodo de floración, la viabilidad del polen, la habilidad de entrecruzamiento del receptor, la velocidad y dirección del viento, la temperatura, la humedad, la polinización por insectos, la topografía, la geomorfología, las barreras físicas, el intercambio informal de semilla entre campesinos y otros más, y que el estudio descrito está sujeto a las condiciones de muestreo en las que se realizó, por ejemplo, la distancia máxima a la cual se podía detectar un resultado eran 60 metros. Para determinar una distancia de aislamiento adecuada y aplicar una práctica agrícola relevante en una región dada, estos factores se deben estudiar a detalle bajo condiciones locales específicas (Yuan *et al.*, 2007) y realizarse estudios de flujo genético indirecto e introgresión con los parientes silvestres.

Conclusiones

El flujo genético es un componente principal de la estructura poblacional porque determina hasta qué punto cada población local de una especie es una unidad evolutiva independiente.

Los métodos para estimar el flujo génico en poblaciones naturales se dividen en directos e indirectos, y ambos proporcionan diferente información sobre la biología de las especies. Es indispensable conocer las ventajas y desventajas de los mismos ya que, por ejemplo, los métodos directos proporcionan resultados limitados en espacio y tiempo y no deben ser extrapolados a diferentes condiciones climáticas o regiones geográficas, mientras que los métodos indirectos promedian los eventos históricos y los actuales, por lo que no reflejan el flujo producido en el tiempo en que se midió.

La hibridación y la introgresión son subconjuntos del flujo génico, y sus consecuencias evolutivas pueden ser muy profundas. El impacto de los genes de los cultivos en las poblaciones silvestres es una cuestión que atañe a cualquier variedad de planta cultivada, transgénica o no.

Son muchos los cultivos que hibridan con sus parientes silvestres por lo que es necesario analizar caso por caso, para que se fundamenten las decisiones.

Referencias

- Abe, J., A. Hasegawa, H. Fukushi, T. Mikami, M. Ohara, y Y. Shimamoto (1999). Introgression between wild and cultivated soybeans of Japan revealed by RFLP analysis for chloroplast DNAs. *Economic Botany*, 53:285-291.
- Arias, D. M. y L.H., Rieseberg (1994). Gene flow between cultivated and wild sunflowers. *Theoretical and Applied Genetics*, 89:655-660.
- Barrowclough G. y N. K. Johnson (1988). *Genetic structure of North American birds: Proceedings of the International Ornithological Congress* 19:1630-1638, 1669-1673
- Becerra Lopez-Lavalle L.A. & Brubaker C.L. (2007). Frequency and fidelity of alien chromosome transmission in *Gossypium* hexaploid bridging populations. *Genome*, 50(5), 479-491.
- Brubaker, C.L.; Wendel, J.F. (1994) Reevaluating the origin of domesticated cotton (*Gossypium hirsutum*; Malvaceae) using nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). *American Journal of Botany*, 81, 1309-1326.
- Cleveland, D.A., Soleri, D., Aragón-Cuevas, F. et al. (2005) Detecting (trans) gene flow to landraces in centers of crop origin: lessons from the case of maize in Mexico. *Environmental Biosafety Research*, 4:197-208.
- Dyer, G., Serratos-Hernández, A., Perales, H., Gepts, P., Piñeyro-Nelson, A., Chávez, A., Salinas-Arreórtua, N., Yunez, A., Taylor, E., Álvarez-Buylla, E.R. (2009) Dispersal of Transgenes through Maize Seed Systems in Mexico. *PloS One*. Vol. 4(5):e5734
- Ehrlich, P. R. y P. H. Raven. (1969). Differentiation of populations. *Science* 165:1228-1232.
- Ellstrand, N.C. (2003). *Dangerous Liaisons? When cultivated plants mate with their wild relatives*. The Johns Hopkins University Press.
- Ellstrand, N. C., y D. L. Marshall. (1985). Interpopulation gene flow by pollen in Wild Radish, *Raphanus sativus*. *The American Naturalist* 126:606-615.
- Ellstrand, N. C., H. C., Prentice y J. F., Hancock. (1999). Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 539-563.
- Ezcurra, E., Ortíz, S., Soberón Mainero, J., (2001) Evidence of gene flow from transgenic maize to local varieties in Mexico. *LMOs and the Environment: Proceedings of an International Conference, OECD*. Durham, North Carolina, 289-295.
- Fryxell, P.A. (1979) *The Natural History of the Cotton Tribe*, London: Texas A & M University Press, College Station, 245.
- Futuyma, D. J. (2005). *Evolution*. Sinauer, Sunderland. Massachusetts, USA.
- Handel, S. N. (1982). Dynamics of gene flow in an experimental population of *Cucumis melo* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany*, 69,1538-1546.
- Kane, N. C., King, M. G., Barker, M. S., Raduski, A., Karrenberg, S., Yatabe, Y., Knapp, S. J., Rieseberg, L. H. (2009). Comparative genomic and population genetic analyses indicate highly porous genomes and high levels of gene flow between divergent *Helianthus* species. *Evolution*, 63, 2061-2075.
- Kuroda, Y., Kaga A., Tomooka N. y Vaughan D.A. (2006). Population genetic structure of Japanese wild soybean (*Glycine soja*) based on microsatellite variation. *Molecular Ecology*, 15, 959-974.
- Lu, B.R., Song, Z.P. y Chen, J. (2002). Gene flow from crops to wild relatives in Asia: Case studies and general expectations. *Proceedings of the 7th International Symposium on Biosafety of Genetically Modified Organisms, Beijing, China, 12 a 16 Octubre, 2002*. (In-

- ternational Society for Biosafety Research, ISBR), 29-36 : www.isbr.info/symposia.
- Mallory-Smith, C. A. y M. Zapiola (2008). Gene flow from glyphosate-resistant crops. *Pest Management Science*, 64, 428-440
- Massinga, R. A., K. Al-Khatib, P. St. Amand y J. F. Miller (2003). Gene flow from imidazolinone-resistant domesticated sunflower to wild relatives. *Weed Science*, 51, 854-862.
- Mercer, K.L., Wainwright, J.D. (2008) Gene flow from transgenic maize to landraces in Mexico: an analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 123, 109 -115.
- Oka, H.I. (1992). Ecology of wild rice planted in Taiwán: II. Comparison of two populations with different genotypes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 33, 75-84.
- Ortíz-García, S., Ezcurra, E., Schoel, B., Acevedo, F., Soberón, J., Snow, A.A., (2005) *Absence of detectable transgenes in local landraces of maize in Oaxaca, Mexico (2003-2004)*. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.
- Ortíz-García S, Ezcurra E, Schoel B et al. (2005b) Reply to Cleveland et al.'s 'Detecting (trans)gene flow to landraces in centers of crop origin: lessons from the case of maize in Mexico'. *Environmental Biosafety Research*, 4, 209-215.
- Piñeyro-Nelson, A., van Heerwaarden, J., Perales, H.R., Serratos-Hernández, J.A., Rangel, A., Hufford, M.B., Gepts, P., Garay-Arroyo, A., Rivera-Bustamante, R. and Álvarez-Buylla, E.R. (2009a) Transgenes in Mexican maize: molecular evidence and methodological considerations for GMO detection in landrace populations. *Molecular Ecology*, 18, 750-761.
- Piñeyro-Nelson, A., van Heerwaarden, J., Perales, H.R., Serratos-Hernández, J.A., Rangel, A., Hufford, M.B., Gepts, P., Garay-Arroyo, A., Rivera-Bustamante, R. and Álvarez-Buylla, E.R. (2009b) Resolution of the Mexican transgene detection controversy: error sources and scientific practice in commercial and ecological contexts. *Molecular Ecology*, 18, 4145-4150.
- Presotto, A., Fernández-Moroni, I., Poverene, M. y Cantamutto, M. (2011). Sunflower crop-wild hybrids: identification and risks. *Crop Protection*. 30 (6), 611-616.
- Quist, D., Chapela, I. (2001). Transgenic DNA introgressed into traditional maize landraces in Oaxaca, Mexico. *Nature*, 414, 541-543.
- Raven PH (2005) Transgenes in Mexican maize: Desirability or inevitability? *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102, 13003-13004.

- Reagon, M., & Snow, A. A. (2006). Cultivated *Helianthus annuus* (Asteraceae) volunteers as a genetic "bridge" to weedy sunflower populations in North America. *American Journal of Botany*, 93(1), 127-133.
- Rieseberg, L.H., M. J. Kim y G. J. Seilert (1999). Introgression between the cultivated sunflower and a sympatric wild relative, *Helianthus petiolaris* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*. 160(1), 102-108.
- Scascitelli, M., Whitney, K. D., Randell, R. A., King, M., Buerkle, C. A., Rieseberg, L. H. (2010). Genome scan of hybridizing sunflowers from Texas (*Helianthus annuus* and *H. debilis*) reveals asymmetric patterns of introgression and small islands of genomic differentiation. *Molecular Ecology*, 19, 521-541.
- Schafer, M.G., Ross, A.A., Londo, J.P., Burdick, C.A., Lee, E.H., Travers, S.E., Van de Water, P.K. y Sagers, C.L. (2011) The Establishment of Genetically Engineered Canola Populations in the U.S. *PLoS ONE*. 6(10), e25736. doi: 10.1371/journal.pone.0025736
- Schoel, B., Fagan, J. (2009) Insufficient evidence for the discovery of transgenes in Mexican landraces. *Molecular Ecology*, doi:10.1111/j.1365-294x.2009.04368.
- Serratos-Hernández, J.A., Gómez-Olivares, J.L., Salinas-Arreortua, N., Buendía-Rodríguez, E., Islas-Gutiérrez, F., de-Ita, A. (2007) Transgenic proteins in maize in the soil conservation area of Federal District, Mexico. *Front. Ecol. Environ*, 5, 247-252.
- Slatkin M., (1985) Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16:393-430.
- Slatkin, M. (1987). Gene Flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 263, 787-792.
- Slatkin M., y R.R. Hudson (1991). Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics*, 129, 555-562.
- Slatkin, M. (1993). Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47, 264-279.
- Slatkin, M. (1995). A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequency. *Genetics*, 139, 457-462.
- Snow, A. A., D. Pilson, L. H. Rieseberg, M. J. Paulsen, N. Pleskac, M. R. Reagon, D. E. Wolf y S. M. Selbo. (2003). A Bt transgene reduces herbivory and enhances fecundity in wild sunflowers. *Ecological Applications*, 13(2), 279-286.

- Strasburg, J.L. y Rieseberg L.H. (2008). Molecular demographic history of the annual sunflowers *Helianthus annuus* and *H. petiolaris*—large effective population sizes and rates of long-term gene flow. *Evolution*, 62, 1936-1950.
- Templeton, A. (2006). *Population genetics and microevolutionary theory*. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ.
- Wang, F., Yuan Q.H., Shi L., Qian Q., Liu W.G., Kuang B.G., Zeng D.L., Liao Y.L., Cao B. y Jia S.R. (2006). A large-scale field study of transgene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to common wild rice (*O. rufipogon*) and barnyard grass (*Echinochloa crusgalli*). *Plant Biotechnology Journal*, 4(6), 667-76.
- Warwick, S.I., M.J. Simard, A. Legere, H. J. Beckie, L. Braun, B. Zhu, P. Mason, P. Seguin-Swartz y C. N. Stewart. (2003). Hybridization between transgenic *Brassica napus* L. and its wild relatives: *Brassica rapa* L., *Raphanus raphanistrum* L., *Sinapis arvensis* L. and *Erucastrum gallicum* (Willd.) OE Schulz. *Theoretical and Applied Genetics*, 107, 528-539.
- Warwick, S. I., A. Légère, M. J. Simard y T. James. (2007). Do escaped transgenes persist in nature? The case of an herbicide resistance transgene in a weedy *Brassica rapa* population. *Molecular Ecology*, 17(5), 1387-95
- Wegier, A., Piñeyro-Nelson, A., Alarcón, J., Gálvez-Mariscal, A., Álvarez-Buylla, E.R. and Piñero, D. (2011). Recent long-distance transgene flow into wild populations conforms to historical patterns of gene flow in cotton (*Gossypium hirsutum*) at its center of origin. *Mol. Ecol.* 20(19), 4182-4194.
- Yuan, Q. H., L. Shi, F. Wang, B. Cao, Q. Qian, X. M. Lei, Y. L. Liao, W. G. Liu, L. Cheng y S. R. Jia. (2007). Investigation of rice transgene flow in compass sectors by using male sterile line as a pollen detector. *Theor Appl Genet.* 115, 549-560.