

¿Son los híbridos de las especies de pinos contenedores de mayor diversidad genética con respecto a sus parentales?

Pinus es un género diverso en Norteamérica y México representa uno de sus centros de diversificación. La riqueza de las especies de pinos es atribuida a una diversificación reciente, seguida del contacto secundario y por tanto ocurre la hibridación e introgresión entre las especies, lo cual incrementa la variación de las especies y dirige a la especiación. En los pinos, la hibridación es posible a causa de sus características biológicas: son especies longevas con tamaños efectivos poblacionales grandes, tiempos generacionales que sobrelapan, polinización por el viento y barreras de aislamiento reproductivo débiles.

Palabras clave:
diversidad genética,
hibridación, introgresión,
Pinaceae, zonas híbridas.

ALFREDO ORTIZ-MARTÍNEZ^{1*}, CARLOS ORTIZ-MARTÍNEZ² Y PATRICIA DELGADO VALERIO³

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México.

²Hospital General Regional con Medicina Familiar No. 1, Instituto Mexicano del Seguro Social, Cuernavaca, Morelos, 62450, México.

³Facultad de Agrobiología “Presidente Juárez”, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, 60170, Michoacán, México

*ortiz_sfgp@comunidad.unam.mx

La diversidad genética es entendida como la variación de genes que existe dentro de una población y constituye el material crudo para el proceso de la evolución (Ivetić y Devetaković 2017). Esta diversidad genética es una medida de la heterocigosidad (Heterocigosis esperada, H_e , y Heterocigosis observada (H_o) de los individuos en las poblaciones, que se usa en los análisis genéticos de las poblaciones (Loo 2011).

En las especies de pinos se ha documentado que poseen altos niveles de diversidad genética (Ivetić y Devetaković 2017), debido a las características de su historia de vida tales como: polinización por viento, altos niveles de entrecruzamiento (Robledo-Arnuncio y Gil 2005) y tiempos generacionales largos (Shea y Furnier 2002). Otros factores que contribuyen a los altos niveles de la diversidad genética incluyen rangos espaciales grandes y la longevidad de las semillas en el suelo (Sanchez *et al.* 2014). No obstante, es posible que procesos históricos contribuyan a la alta diversidad genética de las especies, sobre todo aquellas especies que tuvieron un contacto secundario en el pasado, por ejemplo, durante las distintas etapas glaciales en las que las condiciones climáticas permitieron el flujo génico interespecífico y por tanto la diversificación de las especies de afinidad montana como los pinos. La diversidad genética es importante estudiarla ya que, en

los árboles como los pinos, el mantenimiento de los altos niveles de diversidad genética podría permitir que las especies se adapten a los rápidos cambios ambientales, debido al calentamiento global. Además, Norteamérica y especialmente México, es un país que posee una riqueza considerable e incomparable de especies de pinos, siendo necesario los estudios genéticos para el conocimiento adecuado de los recursos genéticos y la protección de los bosques.

Uno de los procesos evolutivos que se ha estudiado en el género *Pinus* es la hibridización, la cual juega un rol importante en los niveles de la diversidad genética, la cual por lo general se cuantifica con medidas como la heterocigosidad. Las poblaciones consideradas híbridas, generalmente muestran una alta diversidad genética con respecto a los parentales como consecuencia de la introgresión de alelos a sus poblaciones (Delgado *et al.* 2007). Por tanto, una especie híbrida es una entidad que deriva del material genético de dos o más parentales (Wang 2017), las cuales pueden estar intercambiando genes, sin evidencia de aislamiento reproductivo (Harrison 2012). Mientras que, la introgresión se define como la integración del material genético de una especie a

otra a través del retrocruzamiento repetido (Rieseberg y Wendel 1993) (Tabla 1).

Los estudios genéticos han propuesto tres condiciones para demostrar que la hibridización natural conduce a la especiación: 1) se produjo hibridización interespecífica, 2) hay aislamiento reproductivo entre la hibridización interespecífica y los parentales, y 3) la hibridización interespecífica causó tal aislamiento reproductivo (Schumer *et al.* 2014). En especies como los pinos la ocurrencia de la hibridización es entre especies cercanamente relacionadas y dentro de los subgéneros a los que pertenecen (Figura 1 y 2). Una vez considerando las tres condiciones previas, el proceso de hibridización debe distinguirse de diferentes escenarios hipotéticos que pudieran ocurrir al momento de analizar información molecular: 1) si la hibridización en las zonas de contacto es contrarrestada por la selección natural contra los individuos híbridos, observaríamos que sólo unas regiones del genoma presenten huellas de introgresión o bien, 2) zonas híbridas (Figura 3), donde la contribución genética de los parentales tenga un efecto significativo en la evolución y establecimiento de los híbridos.

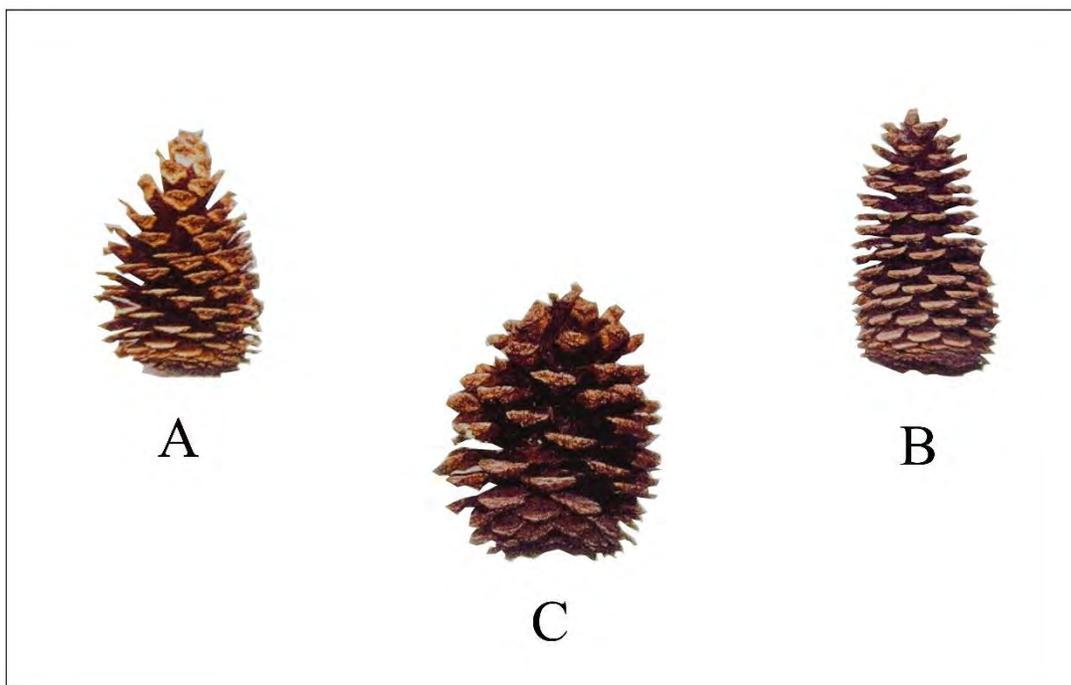


Figura 1. Ejemplo de un complejo de especies dónde observamos la variación en la forma y tamaño de los conos de las especies parentales. **A.** *P. pseudostrobus* y **B.** *P. montezumae* y **C.** el híbrido. Revisar el trabajo de Delgado *et al.* (2007) dónde se investigó a partir de datos morfológicos y moleculares la evidencia de las poblaciones híbridas. (Fotografías: Patricia Delgado Valerio).

Tabla 1. Diferencias entre los conceptos de la hibridización e introgresión.

Características	Hibridización	Introgresión
Cruce genético	Ocurre entre poblaciones genéticamente distintas	Ocurre entre especies de la misma población
Diversidad genética	Las poblaciones consideradas híbridas pueden albergar altos niveles de diversidad genética con respecto a sus parentales	El porcentaje de alelos que ingresan por el retrocruzamiento repetido a las poblaciones puede diferir de una especie parental a la especie híbrida (introgresión diferencial)

Estudios dónde se han estudiado el proceso de hibridización o introgresión en pinos

Delgado *et al.* (2007) utilizaron marcadores microsatélites de cloroplasto y encontraron que las poblaciones híbridas de *P. montezumae* x *P. pseudostrobus* mostraron la diversidad genética más alta ($He = 0.519$) con respecto a los parentales, *P. pseudostrobus* ($He = 0.416$) y *P. montezumae* ($He = 0.409$). Los resultados anteriores fueron calculados con el índice de Heterocigosis esperada (He), la cual es la probabilidad de que un individuo sea heterocigoto en un determinado locus. La introgresión observada fue unidireccionalmente en mayor grado de *P. montezumae* a las poblaciones híbridas. Los autores sugieren que está dinámica pudo haber sido el resultado de una combinación de eventos de colonización, expansiones ocurridas en el pasado y aislamiento por distancia. Actualmente, los análisis genómicos y la utilización de mutaciones puntuales, como los polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs) están en ascenso y podrían ayudarnos a descifrar la historia evolutiva de estas dos especies y tener una hipótesis más robusta al respecto.

Morales-Nieto *et al.* (2021) en el estado de Chihuahua, México, analizaron poblaciones de *P. arizonica* y *P. durangensis*. Los autores encontraron que 23 de los 100 árboles de *P. durangensis* presentaron introgresión de *P. arizonica*, mientras que el 16 % de los árboles de *P. arizonica* mostraron introgresión de *P. durangensis*. No se detectaron híbridos de generación $F1$ (este último término es utilizado en la genética para denotar a los híbridos de la primera generación descendientes del apareamiento de dos especies distintas).

Godbout *et al.* (2012) analizaron seis poblaciones híbridas de *P. contorta* Douglas ex Loudon x *P. bank-*

siana Lamb. encontrando que, en datos de las secuencias mitocondriales, los niveles más altos de diversidad genética correspondieron a *P. contorta* ($H_T = 0.74$; $H_S = 0.48$), seguido por las poblaciones híbridas ($H_T = 0.63$; $H_S = 0.39$) y *P. banksiana* ($H_T = 0.59$; $H_S = 0.34$). El análisis de estructura genética sugiere que las poblaciones híbridas forman un grupo distinto a la de sus parentales ($F_{ST} = 0.39$; *P. banksiana*, $F_{ST} = 0.34$ y *P. contorta*, $F_{ST} = 0.28$). En contraparte, el análisis de secuencias de cloroplasto sugirió que la diversidad y diferenciación genética fue más alta en las poblaciones híbridas ($H_T = 0.46$; $H_S = 0.166$; $F_{ST} = 0.90$). En este último caso, es posible que los altos niveles de diversidad genética del cloroplasto reflejen la capacidad del polen al viajar a largas distancias. Sin embargo, el uso de diferente evidencia materna y paterna nos permite enriquecer el conocimiento genético de las especies y determinar si es necesaria la inclusión de otra información molecular para tener un consenso claro sobre la historia evolutiva (ver Tabla 2 para la definición de los diferentes índices de la genética).

Wehenkel *et al.* (2020) analizaron 171 individuos de *P. herrerae* Martínez y *P. luzmariae* Pérez de la Rosa, respectivamente en el estado de Durango. Los autores encontraron que las especies compartían 87.4 % de fragmentos de Polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados (AFLP, por sus siglas en inglés). El análisis de introgresión sugiere que el 38 % de los individuos se trataban de individuos híbridos. El grado de introgresión encontrado en este estudio es alto, lo cual podría ser explicado por la reciente diversificación de este subgénero y las barreras reproductivas débiles. En este estudio se reportan árboles de *P. luzmariae* con una altura de 14-30 m con respecto a la mayoría de las poblaciones puras (6-12 m), lo cual es interpreta-

Tabla 2. Descripción de los índices de diversidad y diferenciación genética de las poblaciones. Para mayor revisión de los índices H_T y H_S revisar el trabajo de Nei (1978) y de la F_{ST} (Wright 1965).

Índices de diversidad y diferenciación genética	Descripción	Interpretación de los valores utilizados
H_T	Diversidad genética total	Valores de 0 indican que no hay diversidad genética, mientras que valores más cercanos a 1 indican que hay mucha diversidad genética, estos valores son aplicados también al índice H_S
H_S	Diversidad genética promedio dentro de las poblaciones	
F_{ST}	Es el grado de diferenciación entre las poblaciones en términos de las frecuencias alélicas	Valores de 0 indican que no hay diferenciación entre poblaciones, y de 1 indican que hay diferenciación entre las poblaciones

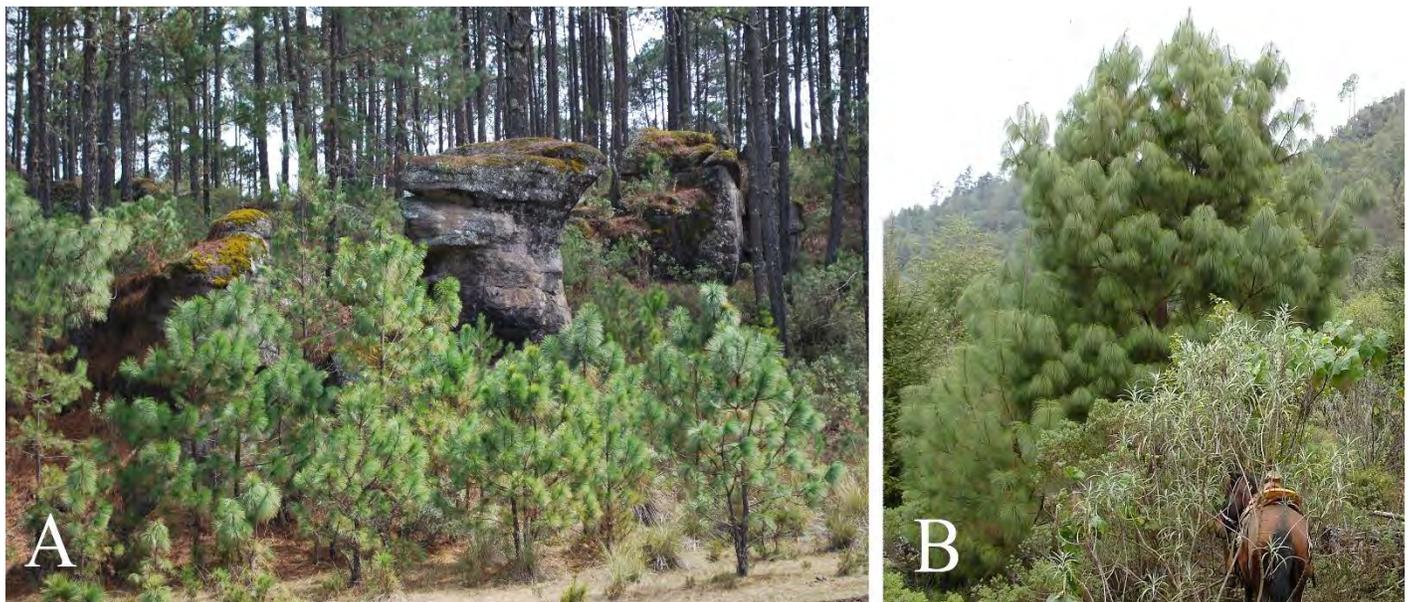


Figura 2. Dos especies de *Pinus* en México. **A.** *Pinus montezumae* Lamb. creciendo en el parque de Piedras Encimadas, Zacatlán, estado de Puebla. **B.** *Pinus pseudostrobus* Lindl. creciendo en el cerro Pelón, Santuario de la mariposa Monarca, Michoacán. (Fotografías: A. Alejandro Linares García, https://es.wikipedia.org/wiki/Pinus_montezumae#/media/Archivo:PiedrasEncimadas69.JPG B. hspauldi, https://es.wikipedia.org/wiki/Pinus_pseudostrobus#/media/Archivo:Pinus_pseudostrobus_Cerro_Pelon.jpg).

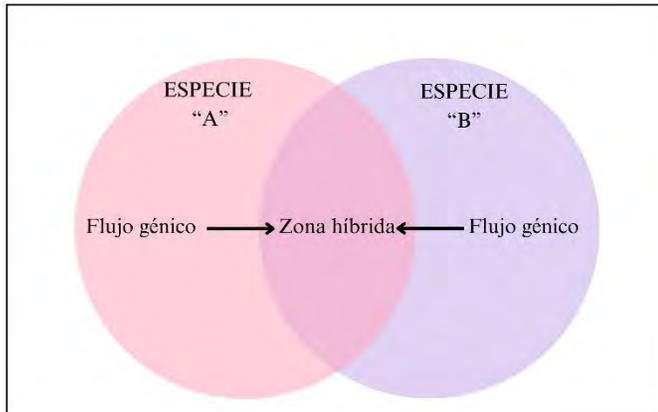


Figura 3. La zona híbrida aparece durante el contacto secundario entre las especies “A” y “B”. Los individuos híbridos formados tendrán genes de las dos especies parentales, que en esta figura se denotan por “A” y “B”. (Diagrama: Carlos Ortiz Martínez).

do como vigor híbrido o heterosis. En este caso la heterosis debe ser entendida como el mejoramiento genético por hibridación. Sin duda, quizás el estudio que nos lleva a concluir que en los pinos existe una consecuencia positiva para los híbridos, dado que al tener una talla más alta podría conferir ventajas como: la dispersión de las semillas o al éxito reproductivo.

Las investigaciones revisadas sugieren que el proceso de hibridación e introgresión es muy común en el género *Pinus*. El proceso de la hibridación es importante estudiarlo dado el incremento de la diversidad genética en las poblaciones híbridas que llegan a formar nuevas especies y es posible observar morfología intermedia entre los parentales y los híbridos. Dada la importancia del proceso evolutivo en plantas, es necesario identificar los individuos híbridos con el fin de establecer estrategias de conservación y tener una noción sobre los límites de su distribución geográfica. Finalmente, estudiar las zonas híbridas proporcionará un mejor entendimiento de los mecanismos involucrados en la especiación.

Glosario

Alelos: formas alternativas de un gen, los cuales ocupan un lugar específico en el cromosoma.

Contacto secundario: proceso por el cual se reestablece el flujo génico entre dos especies que han divergido.

Especiación: es la formación de nuevas especies.

Flujo génico: movimiento del material genético de una población a otra.

Heterocigosidad: es la medida de la diversidad genética. Su importancia radica en que cada heterocigoto lleva diferentes alelos, denotando la variabilidad existente (Arzate-Fernández *et al.* 2016).

Heterocigosidad esperada (H_e): es la diversidad genética calculada a partir de las frecuencias alélicas de una población.

Heterocigosidad observada (H_o): es la proporción de individuos heterocigotos observados en una muestra de la población.

Número de alelos: es el cálculo de alelos por locus, en loci monomórficos y polimórficos.

Selección natural: proceso mediante el cual las especies se adaptan a su medio ambiente o entorno.

Zonas híbridas: estas son regiones donde dos especies diferentes se encuentran o tienen un contacto secundario, se aparean y producen individuos híbridos.

Agradecimientos

Al Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas de la UNAM. A CONAHCYT por la beca doctoral (CVU: 706248). A los dos autores anónimos por sus valiosos comentarios para mejorar y enriquecer el trabajo.

Referencias

- Arzate F.A.M., Gutiérrez G.G. y Heredia B.R.L. 2016. Diversidad genética de dos especies de coníferas en el nevado de Toluca. Una alternativa de conservación. 1a. ed. *Universidad Autónoma del Estado de México*, México. 136 pp. <http://hdl.handle.net/20.500.11799/40416>
- Delgado P., Salas-Lizana R., Vázquez-Lobo A., Wegier A., Anzidei M., Alvarez-Buylla R.E., Vendramin G.G. y Piñero D. 2007. Introgressive hybridization in *Pinus montezumae* Lamn and *Pinus pseudostrobus* Lindl. (Pinaceae): morphological and molecular (cpSSR) evidence. *International Journal of Plant Sciences* 168: 861-875. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/518260>
- Feliner G.N., Fuertes-Aguilar J., Heuertz M., Marques I., Moharrek F., Piñero R., Riina R., Rosselló J.A., Soltis P.S. y Villa-Machío I. 2017. Is homoploid hybrid speciation that rare?

- An empiricist's view. *Heredity* 118: 513-516.
<https://doi.org/10.1038/hdy.2017.7>
- Godbout J., Yeh C.F. y Bousquet J. 2012.** Large-scale asymmetric introgression of cytoplasmic DNA reveal Holocene range displacement in a North American boreal pine complex. *Ecology and Evolution* 2: 1853-1866.
<https://doi.org/10.1002/ece3.294>
- Harrison G.R. 2012.** The language of speciation. *Evolution* 66: 3643-3657.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01785.x>
- Ivetić V. y Devetaković J. 2017.** Concerns and evidence on genetic diversity in planted forests. *Reforestación* 3: 196-207.
<https://doi.org/10.21750/REFOR.3.15.39>
- Morales-Nieto C.R., Siqueiros-Candia M., Álvarez-Holguín A., Gil-Vega K.C., Corrales-Lerma R., Martínez-Salvador M. 2021.** Diversidad, estructura genética e hibridación en poblaciones de *Pinus arizonica* y *P. durangensis*. *Madera y Bosques* 27: e2722170.
<https://doi.org/10.21829/myb.2021.2722170>
- Nei M. 1978.** Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
<https://doi.org/10.1093/genetics/89.3.583>
- Rieseberg L.H. y Wendel J.F. 1993.** Introgression and its consequences in plants. In: Harrison R. Ed. *Hybrid zones and the evolutionary process*, pp. 70-109. Oxford University Press, Oxford.
- Robledo-Arnuncio J.J. y Gil L. 2005.** Patterns of pollen dispersal in a small population of *Pinus sylvestris* L. revealed by total exclusion paternity analysis. *Heredity* 94: 13-22.
<https://www.nature.com/articles/6800542>
- Sanchez M., Ingrouille J.M., Cowan S.R., Hamilton A.M. y Fay F.M. 2014.** Spatial structure and genetic diversity of natural populations of the Caribbean pine, *Pinus caribaea* var. *bahamensis* (Pinaceae), in the Bahamas archipelago. *Botanical Journal of the Linnean Society* 17: 359-383. <https://doi.org/10.1111/boj.12146>
- Schumer M., Rosenthal G.G. y Andolfatto P. 2014.** How common is homoploid hybrid speciation? *Evolution* 68: 1553-1560.
<https://doi.org/10.1111/evo.12399>
- Shea K.L. y Furnier G.R. 2002.** Genetic variation and population structure in central and isolated populations of balsam fir, *Abies balsamea* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 89: 783-791. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.5.783>
- Wang Y. 2017.** Natural hybridization and speciation. *Biodiversity Science* 25: 565-576.
<https://doi.org/10.17520/biods.2017041>
- Wehenkel C., Mariscal-Lucero S.R., González-Elizondo M.S., Aguirre-Galindo V.A., Fladung M. y López-Sánchez C.A. 2020.** Tall *Pinus luzmariae* tres with genes from *P. herrerae*. *PeerJ* 8: e8648
<https://doi.org/10.7717/peerj.8648>
- Wright S. 1965.** The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19: 395-420.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1965.tb01731.x>

Desde el Herbario CICY, 16: 95-100 (16-mayo-2024), es una publicación semanal editada por el Herbario CICY del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., con oficinas en Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Tel. 52 (999) 942-8330 Ext. 110, www.cicy.mx/Sitios/Desde_Herbario/, webmas@cicy.mx. Editores responsables: Rodrigo Duno de Stefano, Patricia Rivera Pérez y Lilia Lorena Can Itzá. Reserva de Derechos al Título Exclusivo No. 04-2016-041413195700-203, otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor, ISSN: 2395-8790. Responsable de la publicación: José Fernely Aguilar Cruz, Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Fecha de última modificación: 16 de mayo de 2024. Las opiniones expuestas por los autores no necesariamente expresan la postura del editor de la publicación. De la misma manera, la responsabilidad sobre la veracidad y la precisión de los contenidos, le corresponde totalmente a los autores de los ensayos.